

Министерство сельского хозяйства РФ
Департамент научно-технологической политики и образования
Федеральное государственное учреждение высшего профессионального
образования
Иркутская государственная сельскохозяйственная академия

Н.И. Литвинов

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

(Учебное пособие)

Иркутск 2010

УДК 57.022

Литвинов Н.И. Теория эволюции. Учебное пособие для студентов биологических специальностей. – Иркутск: Изд-во ИрГСХА, 2010. – 120 с.

Печатается по решению методического совета ИрГСХА (протокол № 6 от 29.03.10 г.).

Рецензенты: доц. Г.В. Чудновская
доц. А.П. Демидович

Компьютерный набор: Синякова А.Б.

Изучение теории эволюции связано с некоторыми трудностями. Одна из них заключается в том, что в учебниках по этой дисциплине не всегда даётся толкование употребляемых терминов и понятий, а количество их, подчас новых для студентов, очень велико. В первой части нашего пособия и даётся объяснение некоторых наиболее распространённых в курсе теории эволюции терминов и понятий. Вторая часть пособия посвящена персоналиям. Изучать теорию эволюции, не представляя себе вклада в её развитие хотя бы наиболее известных эволюционистов, невозможно. В учебниках, разумеется, нет возможности останавливаться на описании деятельности большого числа учёных – упоминаются лишь знаковые фигуры. Мы несколько расширили список таких учёных, хотя, конечно, он не может претендовать на полноту.

Учебное пособие составлено в виде словаря. В первой части слова расположены в алфавитном порядке, во второй фамилии учёных выстроены в хронологическом порядке.

Как во всех словарях, в нашем много отсылок, они набраны курсивом.

© Литвинов Н.И., 2010.

© Издательство ИрГСХА, 2010.

Часть I

Словарь терминов и понятий

А

Аберрация хромосомная – тип *мутаций*, изменяющих структуру *хромосом*.

Автогамия – 1) Самоопыление и самооплодотворение у цветков растений, например у пшеницы, ячменя; 2) Самооплодотворение – слияние двух ядер, находящихся в одной клетке (ряд видов амёб, диатомовых водорослей и др.).

Автогенез – идеалистические концепции, которые исходят из того, что *эволюция* живой природы независима от внешних условий и направляется некими внутренними нематериальными факторами. Автогенетический характер носят: учение о градациях *Ж. Б. Ламарка*, *Батмогенез*, *номогенез* и др.

Автономизация онтогенеза в ходе эволюции – процесс сокращения детерминирующего (определяющего) значения физико-химических факторов внешней среды, ведущий к возникновению относительной устойчивости развития.

Пример: в инкубаторе при совершенно одинаковых условиях из яиц разных видов птиц развиваются птенцы с особенностями, характерными для вида.

Автополиплоидия – наследственное спонтанное кратное увеличение числа *хромосом* у растений (реже - животных) какого-либо *вида*. Многие растения-гиганты автополиплоиды.

Адаптация – процесс выработки приспособлений организмов к условиям их существования. В эволюционном смысле адаптация – совокупность всех особенностей вида (морфофизиологических, поведенческих, популяционных), обеспечивающая его существование в определённых условиях среды. Адаптации возникают в результате действия

естественного отбора и придают строению и жизнедеятельности организмов черты целесообразности.

Адаптивная зона – комплекс экологических условий в определённой части биосферы, составляющих среду жизни для данной группы организмов.

Адаптивная радиация – разветвление предкового ствола группы организмов в ходе приспособительной *эволюции* на обособленные ветви, связанные с развитием *адаптаций* к разным условиям среды. Адаптивная радиация начинается в пределах *вида* в форме различий между *популяциями*, с обособлением *подвидов*, в результате действия *дизруптивного отбора*. Адаптивная радиация – проявление *дивергенции*. Классический пример адаптивной радиации – образование многочисленных видов от одного предкового на островах (*дарвиновы вьюрки* Галапагосских островов, *гавайские цветочницы*, тенреки Мадагаскара и др.). Адаптивная радиация проявляется и в разнообразии подчинённых таксономических групп в пределах любого крупного *таксона*, например различные виды семейства Кошачьих (рысь, тигр, ягуар, лев и др.), различные семейства отряда Хищных млекопитающих (кошачьи, куны, виверровые, гиеновые и т.д.).

Аллели – различные формы одного и того же *гена*, расположенные в одинаковых участках (*локусах*) *гомологичных* (парных) *хромосом*. Аллели определяют варианты развития одного и того же признака. Различные аллели одного гена могут приводить к одинаковым или разным фенотипическим (см. *фенотип*) эффектам. Наличие нескольких аллелей каждого гена в *популяциях* обеспечивает определённый уровень генетического *полиморфизма*. Например, три аллеля обуславливают существование четырёх групп крови у человека.

Аллогенез – развитие филогенетической группы внутри одной *адаптивной зоны*. Эволюционные преобразования группы организмов, при которых у систематически близких *видов* происходят смены одних частных

приспособлений другими, но общий уровень организации остаётся прежним. При этом одни органы прогрессивно развиваются, другие теряют функциональное значение и редуцируются (см. *Редукция*) (например, при приспособлении к паразитизму). Эволюционное направление преобразований называется аллогенез, сами частные приспособления – *идиоадаптацией*, или *алломорфозом*.

Алломорфоз – см. *Идиоадаптация*.

Аллопатрическое распространение организмов – географическое распространение *видов* (или *таксонов* более высокого ранга), при котором они разобщены, т.е. не встречаются на одной и той же территории. *Подвиды* одного вида всегда имеют аллопатрическое распространение.

Аллопатрия – широко распространённый тип *видообразования*, при котором новые виды возникают из *популяций* с неперекрывающимися ареалами. Любая популяция (или их группа), изолированная географически в течение длительного времени, неизбежно приобретает специфические особенности, связанные с различиями в направлении и интенсивности *естественного отбора*. Так, на разных островах Галапагосского архипелага возникли *виды* вьюрков с различной пищевой специализацией, т.е. территориальная изоляция способствовала быстрому возникновению новых видов.

Аллохтон – *вид*, или любая другая систематическая категория, встречающаяся в данной местности (в данной *флоре* или *фауне*), но эволюционно возникшая за её пределами, т.е. появившаяся на рассматриваемой территории в результате расселения. Например, опоссум в Северной Америке аллохтон, проникший сюда из Южной Америки, а американские верблюды – гуанако и викунья – аллохтоны Южной Америки, т.к. центр происхождения этой группы в Северной Америке.

Анаболия - надставка, один из способов *филэмбриогенеза*, при котором изменения признаков взрослых организмов происходит в результате добавления новых стадий в конце периода формообразования, при этом период удлиняется. Признаки, возникающие на поздних стадиях *онтогенеза* предков, могут проявляться у потомков на тех же стадиях или сдвигаться на более ранние.

Примеры: срастание хрящей и костей в скелете взрослых позвоночных животных, у предков которых эти кости и хрящи оставались разделёнными; в филогенетическом ряду лошадей осуществлялось усиление развития среднего пальца при постепенной редукции боковых. Эти изменения повторяются в онтогенезе современных форм.

Анагенез – направление эволюционного процесса, ведущее к общему усовершенствованию строения и функционирования организмов и открывающее путь к дальнейшей прогрессивной эволюции всей филогенетической ветви.

Аналогичные органы – органы и части животных и растений, сходные по внешнему виду и выполняющие одинаковую функцию, но различные по строению и происхождению. Например: крылья птиц – видоизменённые передние конечности, крылья насекомых – складки хитинового покрова; колючки барбариса – видоизменённые листья, колючки боярышника развиваются из побегов. Для установления родства и выяснения путей *эволюции* изучаемых групп эти органы не имеют значения.

Аналогия, аналогичное сходство – сходство строения разных органов, вызванное не общностью происхождения, а сходством выполняемых функций.

Анималькулисты – биологи XVII – XVIII вв. считавшие, что в сперматозоиде заключено взрослое животное микроскопических размеров.

Развитие зародыша, по этим воззрениям, есть процесс простого увеличения его в размерах.

Аномалия – любое отклонение от известной нормы, среднего состояния, общей закономерности.

Антидарвинизм – совокупность концепций, отрицающих ведущую роль естественного отбора в *эволюции* органического мира. К таким концепциям относятся: *неоламаркизм, батмогенез, номогенез* и др.

Антропогенез – происхождение человека.

Апомиксис – размножение организмов, не сопровождающееся половым процессом. Одна из форм апомиксиса – *партеногенез*.

Апосематическая окраска – см. *предупреждающая окраска*.

Ареал видовой – часть земной поверхности (территории или акватории), в пределах которой распространён и проходит полный жизненный цикл *вид*. Размер ареала, его форма, расположение в биосфере – важные видовые признаки. Пространство, на котором происходит становление вида, называется первичным ареалом.

Можно говорить об ареалах более крупных *таксонов* – *рода, семейства* и т.д.

Ареал разорванный (дизъюнктивный, разрозненный) – видовой ареал, состоящий из двух и более частей, настолько удалённых друг от друга, что перенос семян или спор растений или перемещение животных между ними невозможны. Если отдельные изолированные участки заселены одной и той же формой – дизъюнкция гомогенная, если разными – гетерогенная. Примером гомогенной дизъюнкции может служить разрыв ареала русской выхухоли на Волжско-Донской и Уральский участки. Примером гетерогенной дизъюнкции является разрыв ареала гориллы. В западной части видового ареала обитает береговая горилла – *Gorilla gorilla gorilla*, в

восточной – горная горилла – *G. g. beringei*. Разорванным может быть не только ареал вида, но и ареал более крупного *таксона*. Например разрыв родового ареала бобра (*p. Castor*), в Евразии обитает *C. fiber*, в Северной Америке – *C. canadensis*; разрыв ареала семейства тапиров – три вида семейства в Южной Америке (равнинный, горный и центральноамериканский) и один – чепрачный тапир в юго-восточной Азии.

Аристогенез – эволюционная концепция, согласно которой прогрессивная *эволюция* осуществляется в результате возникновения и накопления особых «*генов* улучшения» – аристогенов. Под действием *естественного отбора* аристогены ведут к возникновению нового приспособления. Аристогенез – разновидность *неоламаркизма*.

Арогенез – развитие группы с резким расширением *адаптивной зоны* и выходом в другую адаптивную зону в результате приобретения каких-то принципиально новых приспособлений.

Ароморфоз – эволюционное преобразование строения и функций организмов, имеющее общее значение для организма в целом и ведущее к морфо-физиологическому прогрессу. Примеры: развитие теплокровности у птиц и млекопитающих (четырёхкамерное сердце, перьевой и шерстный покров, высокий уровень развития нервной системы и т.д.). См. *идиоадаптация*.

Архаллаксис – эволюционное изменение в начальных стадиях формообразования.

Например, увеличение числа позвонков у змей, лучей плавников у некоторых видов рыб, числа зубов у зубатых китов – результат изменения числа зачатков на начальных стадиях развития. Архаллаксис – одна из форм *филэмбриогенеза*.

Атавизм – появление у отдельных особей данного вида признаков, которые существовали у далёких предков, но были утрачены в процессе эволюции (трёхпалость у современных лошадей, развитие дополнительных пар молочных желез, хвоста у человека).

Аутбридинг – скрещивание особей одного *вида*, не состоящих в непосредственном родстве (отсутствие общих предков в 4-6 поколениях).

Аутосомы – все хромосомы в клетках раздельнополых животных, растений и грибов, за исключением *половых хромосом*.

Б

Батмогенез – эволюционная концепция Э.Копа (1871), согласно которой в основе прогрессивного развития живых существ лежит внутреннее стремление к самосовершенствованию – сила роста, или батмизм.

Бесполое размножение – размножение без участия половых клеток. Бесполое размножение происходит: 1) путём отделения от материнского организма его части и превращение её в дочерний организм; 2) путём развития специального предназначенных для размножения образований (споры, геммулы губок, статобласты мшанок), в дальнейшем отделяющихся и дающих начало дочерним особям. Бесполое размножение – древнейший способ размножения. Оно свойственно одноклеточным организмам, а также некоторым грибам, растениям и животным.

Биогенетический закон – *онтогенез* всякого организма есть краткое и сжатое повторение (*рекапитуляция*) *филогенеза* данного вида.

Биогенетический закон – частный случай соотношений онто- и филогенеза и соблюдается только при эволюции онтогенеза данного вида путём надставки его последних стадий – *анаболии*.

Биогеоценоз – взаимообусловленный комплекс живых (*биоценоз*) и косных (*биотоп*) компонентов, связанных между собой обменом веществ и энергии. Основа существования биогеоценоза – солнечная энергия, используемая растениями для синтезирования органического вещества, являющегося первым звеном, основой круговорота веществ и энергии в биогеоценозе. Биогеоценоз – система, достаточно устойчивая, гомеостатичная (см. *гомеостаз*), ибо его компоненты прошли длительное совместное развитие (*эволюцию*), в результате чего выработались *адаптации* живых элементов друг к другу и к косным. Понятие о биогеоценозе введено в науку в 1940 г. В.Н.Сукачёвым.

Биологическая эволюция – необратимое и в известной мере направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава *популяций*, формированием *адаптаций*, образованием и вымиранием *видов*, преобразованием *биогеоценозов* и *биосферы* в целом.

Биостратиграфия – раздел стратиграфии, изучающий распределение ископаемых остатков организмов в осадочных отложениях с целью установления относительного возраста и соотношения разновозрастных слоёв на различных территориях.

Биосфера – оболочка Земли, состав, структура и энергетика которой определяются прошлой и современной деятельностью живых организмов.

Целостное учение о биосфере создано В.И.Вернадским. Центральным звеном этого учения является представление о *живом веществе*. Живые организмы теснейшим образом связаны материально и энергетически с биосферой и являются огромной геологической силой. Несмотря на то, что общая масса живого вещества составляет незначительную долю массы биосферы, оно является наиболее мощным геохимическим и энергетическим фактором планетарного развития. Основным источником биогеохимической активности – солнечная энергия, используемая в процессе фотосинтеза зелёными растениями для создания органического вещества, обеспечивающего пищей и энергией все другие организмы.

Биосфера охватывает часть атмосферы до высоты озонового экрана (20-25 км), часть литосферы (особенно кору выветривания) и всю гидросферу. Нижняя граница опускается на 2-3 км на суше и на 1-2 км ниже дна океана.

В. И. Вернадский выделял в биосфере семь типов вещества: живое вещество, биогенное вещество (горючие ископаемые, известняки – т.е. вещество создаваемое и перерабатываемое живыми организмами), косное вещество (образующееся без участия живых организмов – например,

изверженные горные породы), биокосное вещество (создаётся живыми организмами и процессами неорганической природы – например, почва), радиоактивное вещество, рассеянные атомы и вещество космического происхождения (метеориты, космическая пыль).

Биота – совокупность *флоры* и *фауны* какого-либо района.

Биотоп – участок земной поверхности (суши или водоёма) с однотипными условиями среды, занятый *биоценозом*. В более узком смысле, по отношению к животным, биотоп, рассматривается как среда существования того или иного *вида*. В этом случае говорят о биотопах лисицы, биотопах соболя и т.п.

Биоценоз - совокупность растений, животных и микроорганизмов, населяющих участок суши или водоёма, живая (биотическая) часть *биогеоценоза*. Характеризуется упорядоченностью строения – структурой. Пространственная структура – размещение *видов* друг относительно друга в пространстве; видовая структура – численное соотношение *популяций* разных видов; трофическая структура – переплетающиеся трофические (пищевые) цепи. Совокупность растений, входящих в биоценоз, называется фитоценозом, совокупность животных – зооценозом. Разумеется фитоценоз и зооценоз могут существовать лишь как части биоценоза.

Борьба за существование – вся совокупность отношений между особями и факторами внешней среды, которые определяют успех или неудачу данной особи в выживании и оставлении потомства. Борьба за существование включает в себя внутривидовую и межвидовую конкуренцию, отношения хищник – жертва, а также взаимодействия организмов с абиотическими факторами среды. Результатом борьбы за существование является *естественный отбор*. Борьба за существование – одно из основных понятий в теории *эволюции* Ч.Дарвина.

Брадикалия – относительно медленной темп *эволюции*. Например, некоторые пластинчатожаберные моллюски претерпели за последние 400 млн. лет столь незначительные изменения, что современные и ископаемые формы могут быть отнесены к одним и тем же *родам*. Брадикалия обеспечивается *стабилизирующим отбором*.

В

Вегетативное размножение – один из способов бесполого размножения, свойственный многоклеточным организмам, заключающийся в образовании новой особи из части родительской. Вегетативное размножение приводит к образованию *клонов* – генетически однородных групп особей. Примером вегетативного размножения растений может служить размножение клубнями (картофель), луковицами (тюльпан), корневищами (пырей). У животных вегетативное размножение осуществляется либо путём деления, либо посредством почкования. Способностью к вегетативному размножению обладают губки, кишечнополостные, плоские черви, мшанки, некоторые кольчатые черви, а из хордовых – оболочники.

Вейсманнизм – см. *Неодарвинизм*.

Взаимоотношения внутривидовые – прямое и опосредованное влияние особей одного *вида* друг на друга, характеризующееся передачей информации и одновременно с нею вещества и энергии.

Взаимоотношения межвидовые – прямое и опосредованное влияние организмов, относящихся к разным *видам*, друг на друга, как информационное, так и с передачей вещества и энергии.

Взрыв популяционный – резкое, многократное увеличение численности особей какого-либо *вида*, связанное с выключением обычных механизмов её регуляции. Часто взрывы популяционные наблюдаются при интродукции видов.

Взрывная эволюция (взрывное формообразование) – резкое увеличение числа *видов* в какой-либо группе организмов, связанное с её *адаптивной радиацией*. Приурочена обычно к ранним этапам *эволюции таксона*.

Вид – основная структурная единица в системе живых организмов и основная *таксономическая категория* в *систематике*. Под видом понимается совокупность *популяций*, особи которых способны к скрещиванию с образованием плодового потомства, населяют определённый *ареал*, обладают общими морфофизиологическими признаками и отделены от других видов практически полным отсутствием *гибридов*.

Вид рецентный – современный, ныне существующий *вид*.

Видообразование – процесс возникновения новых *видов*. Основа видообразования наследственная изменчивость организмов (*мутации*), ведущий фактор *естественный отбор*. Видообразование может быть – *аллопатрическим* – с пространственной изоляцией отдельных популяций данного вида и *симпатрическим* – на основе территориально единой популяции. Имеет место и постепенное превращение одного вида в другой без увеличения числа видов (*филетическое видообразование*).

Виды-двойники – *виды*, не имеющие заметных морфологических отличий, но отличающиеся друг от друга какими-либо экологическими особенностями, аспектами поведения, числом *хромосом* или их строением. Такие виды возникают, вероятно, в результате действия каких-либо форм *биологической изоляции*. Ареалы видов-двойников обычно перекрываются. Примером видов-двойников могут служить восточно-европейская полёвка и обыкновенная полёвка.

Викариат систематический – замещение в разных географических районах одних видов животных и растений другими, систематически близкими к ним. Примеры: европейская лесная куница в Сибири замещена сободем, а в Северной Америке американской куницей; кавказский улар, населяющий Главный Кавказский Хребет, замещён в Закавказье каспийским

уларом, в горах Средней Азии – гималайским, на Алтае и в Саянах – алтайским.

Викариат экологический – замещение в разных географических районах одних *видов* растений и животных другими – неродственными им, но приобретшими *конвергентное сходство*, вследствие обитания в сходных условиях. Примеры: европейский крот, обитающий в Евразии, златокрот в Африке, сумчатый крот в Австралии; мыши (*Apodemus*) в Евразии и хомячки (*Peromyscus*) в Северной Америке.

Витализм – совокупность идеалистических течений в биологии, объясняющих жизненные явления действием якобы присутствующего в организме особого нематериального начала – жизненной силы, души, энтелехии.

Возрастная структура популяции – количественное соотношение особей разного возраста в *популяции*. У позвоночных животных различают следующие возрастные группы: новорожденные; молодые – особи, не достигшие половой зрелости и заметно уступающие взрослым по размерам; полувзрослые – близкие к половой зрелости и лишь немного уступающие по размерам взрослым; взрослые – половозрелые; старые – переставшие размножаться особи. Соотношение различных возрастных групп в популяции изображают в виде пирамиды возрастов и кривых выживания. От сложности возрастной структуры зависит устойчивость популяции: чем сложнее структура, тем стабильнее популяция. Видоспецифичность возрастной структуры определяется индивидуальной продолжительностью жизни особей, временем полового созревания, количеством приплодов.

Волны жизни (численности), популяционные волны – присущие всем *видам* изменения численности особей. Волны жизни могут быть периодическими и аperiodическими; обусловленными как внутривидовыми причинами, так и факторами среды. Волны жизни

(колебания численности) могут быть причиной *вымирания* малочисленных *популяций*. Одно из проявлений волн жизни вспышка массового размножения организмов (вспышка численности) – резкое многократное возрастание численности особей какого-либо вида. Может происходить как циклически, так и без закономерной периодичности. Свойственно таким видам, как некоторые саранчовые, луговой мотылёк, некоторые виды грызунов. Может достигать 10^6 раз и более по сравнению со средней численностью. За чрезмерным ростом численности обычно наступает её спад. Волны жизни могут быть причиной пульсации границ популяции. Наряду с *мутациями*, *изоляция* и *естественным отбором* волны жизни являются элементарным эволюционным фактором.

Вымирание – исчезновение любого *таксона* в результате эволюционного процесса или воздействия человека (прямого или косвенного). Палеонтологические данные свидетельствуют, что *виды*, существующие в настоящее время, составляют лишь 2-5 % из общего числа видов, образовавшихся на Земле в ходе *эволюции*: подавляющая часть существовавших видов вымерла. Следовательно, вымирание – такой же обычный эволюционный процесс, как и возникновение новых видов.

Темпы вымирания, связанного с антропогенным воздействием, в последнее время заметно возросли. Наиболее достоверными можно считать данные, свидетельствующие о ежегодном вымирании 20-30 видов животных, в том числе одного вида или *подвида* позвоночных.

Г

Гавайские цветочницы (*Drepanididae*) – *семейство* птиц отряда Воробьиных. В семействе 21-22 вида мелких птиц (длина тела 10-20 см, масса 10-30 г). Обитают лишь на Гавайских островах. Внешний облик и особенности строения разнообразны, что является следствием *адаптивной радиации*. Возникло семейство от вселившегося на острова и эволюционировавшего по нескольким направлениям какого-то одного американского вида овсянок, вьюрков или американских цветочниц. Адаптивная радиация потомков этого вселенца шла по пути пищевой специализации. Это яркий пример интенсивного *видообразования* в условиях островной *изоляции*. В настоящее время не менее 7-8 видов полностью исчезли: вымерли из-за изменения местообитаний в результате хозяйственной деятельности или истреблены акклиматизированными видами (кошки, крысы) и человеком.

Гамета – половая клетка, репродуктивная клетка животных и растений. Гаметы обеспечивают передачу наследственной информации от родителей потомкам. Гаметы обладают *гаплоидным* набором *хромосом*. Две гаметы, сливаясь при оплодотворении, образуют *зиготу* с *диплоидным* числом хромосом. Зигота даёт начало новому организму.

Гаплоидность – см. *Плоидность*.

Гастрей теория - предками всех многоклеточных животных являются колониальные простейшие, которые образуют однослойную сферическую колонию подобную бластуле. Теория сформулирована Э. Геккелем в 1872 г.

Ген – единица наследственного материала, ответственная за формирование какого-либо элементарного признака; участок молекулы *ДНК*. Материальный носитель наследственной информации.

Ген мутантный – *ген*, в котором произошли перестройки или нарушения порядка нуклеотидов, т.е. *мутация*.

Геном – совокупность *генов*, содержащихся в *гаплоидном* (одинарном) наборе *хромосом* данной клетки, данного вида организмов.

Генотип – совокупность *генов* данной клетки или организма.

Генерация – всё непосредственное потомство особей предыдущего поколения.

Генетика – наука о *наследственности* и *изменчивости* живых организмов и методах управления ими.

Геохронологическая шкала – шкала геологического времени, показывающая последовательность этапов развития земной коры.

Геохронологическая шкала (упрощена).

Эра	Период	Эпоха	Млн. лет назад по изотопным датировкам
Кайнозой	Четвертичный	Голоцен	1,8
		Плейстоцен	
	Неогеновый	Плиоцен	25
		Миоцен	
	Палеогеновый	Олигоцен	66
		Эоцен	
Палеоцен			
Мезозой	Меловой	136	
	Юрский	195	
	Триасовый	230	
Палеозой	Пермский	280	
	Каменноугольный	345	
	Девонский	400	
	Силурийский	435	
	Ордовикский	490	
	Кембрийский	570	
Протерозой		2500	
Архей		3500	

Гетерозигота, гетерозиготность – неоднородность наследственной основы (*генотипа*) организма, происходящего от родителей, в той или иной

степени, различных по какому-то наследственному признаку. Гетерозиготность, в отличие от *гомозиготности*, приводит обычно к высокой жизнеспособности организма.

Гетерозис – ускорение роста, увеличение размеров, повышение жизнестойкости и плодовитости *гибридов* первого поколения по сравнению с родительскими формами.

Гетеротопия – изменение в процессе *эволюции* места эмбриональной закладки того или иного органа. Одна из форм *ценогенезов*. Пример - закладка половых желёз у высших животных в мезодерме, а не в эктодерме, как у низших многоклеточных. Гетеротопия – путь эволюционных перестроек *онтогенеза*.

Гетерохрония - изменение в процессе *эволюции* темпов эмбриогенеза различных органов. Одна из форм *ценогенезов*. Гетерохрония может быть положительной (ускорение) или отрицательной (замедление). Пример: у высших позвоночных сдвиги на ранние стадии *онтогенеза* (по сравнению с более примитивными группами организмов) эмбриональных закладок сердца, головного мозга, глаз, а также формирование на более поздних стадиях, чем у примитивных групп кишечника и органов половой системы. Гетерохрония – широко распространенная форма эмбриональной изменчивости, приводящая к эволюционным перестройкам онтогенеза.

Гибрид – организм, полученный в результате скрещивания разнородных в генетическом отношении форм. Сам процесс такого скрещивания называется *гибридизацией*. Скрещивание особей разных *подвидов* (пород, сортов) одного *вида* – внутривидовая гибридизация; скрещивание особей, относящихся к разным видам – отдалённая гибридизация. Отдалённые гибриды встречаются в природе редко и, как правило, бесплодны. Например, гибриды соболя и лесной куницы, зайца-беляка и зайца-русака, глухаря и тетерева.

Гибридизация – скрещивание двух или нескольких наследственно различающихся по тому или другому признаку, или комплексу, форм. Отличают спонтанную гибридизацию, происходящую естественно в природе (например, гибридизация соболя и лесной куницы в месте налегания их ареалов), и искусственную. Особым случаем гибридизации служит вегетативная гибридизация – скрещивание двух растений (подвоя и привоя) с получением наследственно закреплённых, а чаще передающихся только с помощью последующих трансплантаций свойств.

Гомеостаз – способность биологических систем противостоять изменениям и сохранять относительное постоянство состава и свойств. Примером гомеостатичной системы организменного уровня является система обеспечения оптимального уровня артериального давления, которое регулируется по принципу цепных реакций с обратными связями. Отклонение давления от нормы воспринимается рецепторами сосудов, сигнал от которых передаётся в сосудистые центры, изменение их состояния ведёт к изменению тонуса сосудов и сердечной деятельности. В результате кровяное давление возвращается к норме. Гомеостаз проявляется не только на уровне организма (особи), но присущ *популяции, биоценозу, биогеоценозу*.

Гомеостаз популяционный – способность *популяции* поддерживать оптимальную внутреннюю стабильность с помощью собственных регулирующих механизмов. Численность популяции регулируется размножением и смертностью; фенотипическое и генотипическое разнообразие - *естественным отбором, мутированием и панмиксией*.

Гомозигота, гомозиготность – однородность наследственной основы (*генотипа*) организма, происходящего от родителей, сходных по тому или иному наследственному признаку.

Гомологических рядов наследственной изменчивости закон – закон, устанавливающий параллелизм в *наследственной изменчивости* организмов

(растений и животных). Сформулирован *Н. И. Вавиловым* в 1920 году. «1. *Виды и роды*, генетически близкие между собой, характеризуются тождественными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что зная ряд форм для одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны (виды н.л.), тем полнее тождество в рядах их изменчивости. 2. Целые *семейства* растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды, составляющие семейство».

Теоретической основой этого закона является представление о единстве происхождения близких систематических групп путём *дивергенции* под действием *естественного отбора*. Поскольку общие предки современных видов обладали определённым набором *генов*, то и их потомки должны обладать таким же набором генов.

Закон гомологических рядов отражает всеобщее и фундаментальное явление в живой природе. Он имеет огромное практическое значение в растениеводстве, *селекции*. На основе этого закона растениеводы и животноводы могут целенаправленно искать и находить нужные признаки и варианты у различных видов культурных растений, домашних животных и их диких родичей.

Гомологичные органы – органы животных и растений, возникающие в разных систематических группах из сходных зачатков и имеющие сходный план строения. Могут выполнять как одинаковые, так и разные функции. Например, луковица тюльпана и клубень картофеля – видоизменённые побеги и выполняют одинаковые функции; рука человека и крыло птицы – передняя конечность тетрапод, но их функции различны.

Гомологичные хромосомы – *хромосомы*, содержащие одинаковый набор *генов* и сходные по морфологическим признакам. В *диплоидном* наборе

хромосом каждая их пара представлена двумя гомологичными хромосомами, которые могут различаться *аллелями* содержащихся в них генов.

Градуализм – в эволюционной теории - представление о постепенности процессов эволюционного развития. См. *Сальтационизм*.

Груз генетический – наличие в *популяции* и *виде* в целом *летальных* и других отрицательных *мутаций*, вызывающих при переходе в *гомозиготное* состояние гибель особей или снижение их жизнеспособности. Груз генетический особенно заметен при близкородственном скрещивании (см. *Инбридинг*).

Д

Дарвин – показатель скорости эволюции количественных признаков организма (размер тела, размер отдельных частей тела). Один «дарвин» соответствует изменению среднего значения – уменьшению или увеличению данного признака – на 10% за тысячу лет. Так, темп эволюции многих признаков, касающихся размеров тела и скелета, составил для млекопитающих от десятых долей до нескольких десятков дарвинов.

Дарвинизм - теория *эволюции* органического мира, основанная на воззрениях *Ч. Дарвина* (1809-1882). Эволюция, по Дарвину, осуществляется в результате взаимодействия *изменчивости*, *наследственности* и *естественного отбора*. Вследствие изменчивости образуются новые признаки и особенности в строении и функциях организмов, наследственность закрепляет эти признаки, под действием естественного отбора устраняются организмы, не приспособленные к условиям существования (*элиминация*), таким образом, организмы в процессе эволюции накапливают всё новые приспособительные признаки, что и ведёт к образованию новых *видов* (см. *Видообразование*).

Дарвиновы (земляные или галапагосские) вьюрки (Geospizinae) – подсемейство вьюрковых птиц, которое некоторые систематики считают самостоятельным *семейством*. Обитают на Галапагосских островах и острове Кокос (один *вид*) в Тихом океане. Дарвиновы вьюрки - классический пример *адаптивной радиации*, которая шла по пути пищевой специализации и соответствующего изменения строения клюва. У представителей рода земляных вьюрков клюв вьюркового типа и питаются они семенами, лишь кактусовый земляной вьюрок имеет длинный заострённый клюв, расщеплённый язык и ест цветы и мякоть опунции. Древесные вьюрки имеют более сильный клюв, напоминающий клюв попугаев. Они питаются насекомыми и могут долбить древесину. Дятловый древесный вьюрок может,

зажав в клюве кактусовую иглу или веточку, использовать их для выпугивания или извлечения насекомых и их личинок из ходов древесины. Славковый вьюрок ищет мелких насекомых на листьях, ветках, траве. Всего в подсемействе 14 видов.

Движущий отбор, направленный отбор – одна из форм *естественного отбора*, благоприятствующая лишь одному направлению *изменчивости* и не благоприятствующая всем остальным её вариантам.

Девияция – одна из форм *филэмбриогенеза*, отклонение в развитии какого-либо органа на одной из средних стадий его формирования. Развитие чешуй у акул и рептилий, например. Закладка чешуй у тех и других осуществляется одинаково, затем у акул происходит окостенение, а у рептилий на средних стадиях эмбриогенеза - девияция – начинается процесс не окостенения, а ороговения чешуй. Сложные коренные зубы млекопитающих возникли также путём девияции.

Дегенерация - 1) Упрощение структуры органов и тканей в процессе *онтогенеза* организма (например, исчезновение хвоста у головастика при превращении его в лягушку); 2) Редукция отдельных органов и целых систем в процессе *филогенеза* (исчезновение органов пищеварения у паразитических плоских червей). См. *Регресс*.

Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) – высокополимерное природное соединение, содержащееся в ядрах клеток живых организмов; вместе с белками гистонами образует вещество *хромосом*. ДНК – носитель генетической информации, её отдельные участки соответствуют определённым *генам*. Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепей, закрученных одна вокруг другой в спираль. ДНК точно воспроизводится при делении клеток, что обеспечивает в ряду поколений клеток и организмов передачу наследственных признаков и специфических форм обмена веществ. Видоспецифичность ДНК – основа геносистематики и

используется для установления филогенетической (см. *Филогенез*) близости организмов.

Дем – небольшая (несколько десятков особей), относительно изолированная от других подобных, внутривидовая группировка, для которой характерна повышенная по сравнению с *популяцией*, степень *панмиксии*. Дем – относительно кратковременная, существующая лишь несколько поколений, группировка особей. Генетическое понятие дем соответствует экологическому – *парцелла*.

Демография – сумма статистических сведений о составе популяции: численности, плотности, *возрастном* и *половом составе*. Социально-экономическая демография изучает население людей, его географию, структуру и пр.

Депопуляция – уменьшение численности в *популяции* животных.

Депрессия численности – снижение числа особей *популяции (вида)*, вызванное внутривидовыми или иными причинами.

Дивергенция – расхождение признаков и свойств у первоначально близких групп организмов в ходе эволюции. Дивергенция возникает в результате *дизруптивного отбора*, а также *изоляция*. Результатом дивергенции может быть возникновение новых *видов*.

Дизруптивный (разрывающий) отбор – одна из форм *естественного отбора*, благоприятствующая двум или нескольким направлениям *изменчивости*, но не благоприятствующая среднему состоянию признака. При действии этой формы отбора в популяции возникает *полиморфизм*. Если дизруптивный отбор действует на популяции в разных частях ареала (*изоляция*) происходит *дивергенция* их вплоть до обособления новых *видов*.

Диплоидность – см. *Плоидность*.

ДНК – см. *Дезоксирибонуклеиновая кислота*.

Доминантность (доминирование) – 1) способность вида занимать в сообществе главенствующее положение (преобладать численно) и оказывать решающее влияние на ход биоценотических процессов; 2) преобладание эффекта действия определённого *аллеля (гена)* в процессе реализации *генотипа* в *фенотипе*, выражающееся в том, что доминантный аллель более или менее подавляет действие другого (*рецессивного*) аллеля.

Дрейф генов (генетико-автоматические процессы) – изменение частоты *генов* в *популяции* в ряду поколений под действием случайных (стохастических) факторов, приводящее к снижению наследственной изменчивости популяций. Наиболее отчётливо проявляется при резком сокращении численности популяции. Под действием дрейфа генов происходит усиление процесса гомозиготизации (см. *Гомозигота*), которая нарастает с уменьшением численности популяции. Причина этого явления – увеличение частоты близкородственных скрещиваний.

Е

Евгеника – наука о наследственном здоровье человека и путях его улучшения.

Естественный отбор – преимущественное выживание и оставление потомства наиболее приспособленными к данным условиям особями и гибель менее приспособленных. Иными словами – естественный отбор - избирательное (дифференциальное) воспроизведение разных *генотипов*. Необходимая предпосылка естественного отбора – наследственная изменчивость организмов (*мутации*); непосредственный результат – формирование приспособлений организмов к конкретным условиям внешней среды.

Естественный отбор – основной движущий фактор *эволюции* организмов.

Ж

Живое вещество – совокупность всех живых организмов биосферы (термин *В. И. Вернадского*).

Жизненная форма – у растений единица экологической классификации, т.е. группа растений со сходными приспособительными структурами (дерево, кустарник, стланец, стеблевой суккулент и т.д.).

У животных – группа особей со сходными морфологическими и экологическими приспособлениями для обитания в одинаковой среде (землерои, древесные, номады – среди наземных; прикреплённые, плавающие, ползающие – среди водных и т. д.). Как у растений, так и у животных к одной жизненной форме могут относиться виды, далёкие в систематическом отношении. Так, к стеблевым суккулентам относятся кактусы и некоторые виды молочаев; к землероям – цокор из грызунов, крот из насекомоядных и сумчатый крот из сумчатых; к номадам – северный олень и сайгак из парнокопытных и зебра из непарнокопытных и т.п.

Жизнеспособность – способность особи сохранять существование в меняющихся условиях среды.

3

Законы Ламарка – см. *Ламарка законы*.

Зародышевая плазма – материальная субстанция ядер половых клеток, определяющая совокупность наследственных задатков организма. Концепция предложена *А. Вейсманом* в 1883-85 гг. и легла в основу *неодарвинизма*. Вейсман считал, что тело организма (сома) состоит из клеток, которые стареют и умирают, в то время как половые клетки не изменяются в течение всей жизни, сохраняют зародышевую плазму и обеспечивают её передачу из поколения в поколение. Никакие возникающие в соматических клетках изменения не могут передаться потомству. Учение Вейсмана предвосхитило многие положения современной *генетики*.

Зигота – клетка, образующаяся в результате слияния *гамет* разного пола; оплодотворённое яйцо. При слиянии двух *гаплоидных* гамет в зиготе происходит восстановление присущего данному виду *диплоидного* набора *хромосом*. Обычно зигота сразу начинает дробиться и в результате дальнейшего развития возникает новый организм.

И

Идиоадаптация (алломорфоз) – возникающие в процессе *эволюции* организмов частные изменения в строении и функциях органов (приспособление к жизни в определённых конкретных условиях внешней среды), сохраняющие в целом прежний уровень организации. Примеры: разные типы строения клюва у птиц в связи с питанием различными кормами и разными способами их добывания, разные приспособления для распространения семян у растений и т.п. См. *Ароморфоз*.

Изменчивость – свойство живых организмов существовать в разнообразии признаков и свойств у особей и групп особей любой степени родства. Изменчивость присуща всем живым организмам, поэтому в природе нет особей совершенно одинаковых по всем признакам и свойствам. Кроме того, изменчивостью называется способность живых организмов отвечать морфофизиологическими изменениями на внешние воздействия, а также преобразование форм живых организмов в процессе *эволюции*.

Наследственная (генотипическая) изменчивость обусловлена возникновением разных типов *мутаций* и их комбинаций в последующих скрещиваниях. Возникновение при этом нового *генотипа*, как правило, ведёт к изменению *фенотипа*.

Ненаследственная (модификационная) изменчивость включает те изменения признаков и свойств, которые у особей или групп особей вызываются воздействием внешних факторов (питание, температура, влажность, и т.д.). Такие ненаследственные признаки (*модификации*) не передаются по наследству, они развиваются у особей последующих поколений лишь при наличии условий, в которых они возникли. Например, окраска многих насекомых при низкой температуре темнеет, а при высокой – светлеет; однако потомство изменивших окраску особей бывает окрашено независимо от окраски родителей в соответствии с температурой, при которой оно само развивалось.

Между ненаследственной и наследственной изменчивостью существует тесная связь – ненаследственные изменения являются отражением наследственно обусловленной способности организмов отвечать определёнными изменениями признаков и свойств на воздействия факторов внешней среды. Пределы ненаследственных изменений определяются *нормой реакции* генотипа на условия среды.

Изоляция - ограничение или нарушение свободного скрещивания между особями одного *вида* – один из *элементарных факторов эволюции*. Если какая-либо *популяция* изолируется географическими преградами, то со временем эта популяция может превратиться в самостоятельный вид. См. *Аллопатрия*. Различают территориально-механическую изоляцию, к которой относят все случаи возникновения преград между разными популяциями (водные барьеры для сухопутных, суша для водных организмов) и биологическую, которая подразделяется на экологическую при которой особи - обитатели разных биотопов не встречаются в течение репродукционного периода, морфо-физиологическую, которая характеризуется затруднением или невозможностью копуляции по морфологическим (например, отличия в строении мужских копулятивных органов, как у некоторых насекомых и тушканчиков) или поведенческим причинам, генетическую, проявляющуюся в снижении жизнеспособности, плодовитости или полной стерильности гибридов от межпопуляционных скрещиваний.

Значение изоляции в процессе эволюции в том, что она закрепляет и усиливает начальные стадии генотипической дифференциации, а также в том, что разделённые барьерами части популяции или вида неизбежно попадают под различное давление отбора. Изоляция ведёт к сохранению специфичности *генофондов* дивергирующих форм.

Инбридинг – близкородственное скрещивание. Скрещивание организмов, имеющих общих предков. С повышением родства

скрещиваемых увеличивается вероятность появления *гомозиготных* организмов. На практике высокая степень инбридинга приводит к появлению организмов с различными наследственными *аномалиями*, поэтому в *селекции* применяют инбридинг умеренной степени. В селекции растений применяется термин инцухт. Инцухт – близкородственное скрещивание у растений.

Индивидуальный отбор – дифференциальное размножение особей, обладающих преимуществами в *борьбе за существование* в пределах *популяции*. Индивидуальный отбор основан на соревновании особей внутри популяции. В процессе отбора особей на основе оценки их индивидуальных отличий формируются все признаки и свойства видов.

Индустриальный меланизм – возникновение тёмных форм бабочек в результате *естественного отбора* особей-меланистов в загрязнённых копотью местообитаниях. В настоящее время в Европе известно более 70 видов бабочек, у которых отмечено потемнение окраски в развитых индустриальных районах. Причины и механизмы появления меланистических форм хорошо изучены на примере берёзовой пяденицы (*Biston betularia*). Бабочки этого вида днём неподвижно сидят на светлой коре деревьев, сливаясь с фоном. В середине 19 в. в районе Манчестера начали изредка появляться меланистические формы, которые стали интенсивно распространяться в промышленных задымленных районах, вытесняя белую форму. Тёмные формы бабочек оказывались покровительственно окрашенными в связи с закопчением стволов деревьев. Исследования показали, что имеет место сильный отбор, направленный против тёмных форм в незагрязнённых местностях и против светлых в загрязнённых и закопчённых районах. Фактором отбора являются насекомоядные птицы. Всесторонние исследования, продолжавшиеся более 100 лет впервые неопровержимо доказали, что в возникновении нового признака ведущую роль играет естественный отбор.

Интенсификация функций – усиление функций, один из главных путей прогрессивного преобразования органов в ходе *эволюции* животных. Интенсификация функций связана с усложнением строения органов и организма в целом (см. *Ароморфоз*). Например, в результате усложнения строения лёгких и интенсификации дыхания у млекопитающих и птиц ткани тела лучше снабжаются кислородом, а это ведёт к интенсификации обмена веществ.

Ископаемые животные – населявшие Землю в прошлом животные, остатки которых сохранились в отложениях земной коры. Большинство ныне живущих *типов* животных известно начиная с кембрия, первые наземные животные (многоножки) – с конца силура. Настоящие рыбы появились в позднем силуре. Первые остатки наземных четвероногих (тетрапод), известны из верхнего девона, млекопитающие – с конца триаса, птицы – с конца юры (см. *Геохронологическая шкала*).

Ископаемые растения – растения геологического прошлого, остатки которых сохранились в отложениях земной коры. Среди них встречаются как ныне живущие, так и целиком вымершие. Ископаемые растения представлены обугленными остатками, отпечатками, слепками, окаменелостями. Наиболее древние ископаемые остатки – водоросли появились в докембрии, первые высшие растения – в силуре (см. *Геохронологическая шкала*).

Искусственный отбор – отбор человеком наиболее ценных в хозяйственном отношении особей животных и растений данного *вида* для получения от них потомства с желательными свойствами. Искусственный отбор – основной фактор, обусловивший возникновение пород домашних животных и сортов сельскохозяйственных растений. Принципиальные отличия искусственного отбора от естественного в том, что он часто ведёт к накоплению признаков, не приносящих пользу их обладателю, ибо человек в процессе отбора заботится, главным образом о своей пользе. Так, чрезмерно

высокая молочная продуктивность коровы вовсе не нужна для вскармливания одного (реже двух) телят, не приносят пользы самому животному короткие конечности некоторых пород овец и т. п. Фенотипическая изменчивость (см. *Фенотип*) организмов, подвергаемых искусственному отбору, повышается, а общая жизнеспособность снижается. В результате резко пониженной жизнеспособности большинство видов домашних животных и культурных растений не могут существовать в природных условиях без постоянной поддержки человека. *Естественный отбор* никогда не ведёт к закреплению признаков вредных для вида.

К

Кариология – раздел цитологии, изучающий клеточное ядро, его *эволюцию* и отдельные структуры, в т.ч. наборы *хромосом* в клетках – *кариотипы*.

Кариосистематика – раздел *систематики*, изучающий структуры клеточного ядра у разных групп организмов. Таксономическое значение имеют число и морфология хромосом, количество ДНК в ядре и другие особенности ядра. Методы кариосистематики позволяют выявлять степень филогенетической близости между разными группами организмов, устанавливать пути расселения видов, выявлять *виды-двойники* и т.п.

Кариотип – совокупность признаков хромосомного набора (число, размер, форма *хромосом*), характерных для того или иного *вида*. Сравнительный анализ кариотипов широко используется в *систематике*.

Катагенез – регрессивная *эволюция*. Связана обычно с переходом организмов в упрощённую среду. Ведёт к общему снижению уровня морфофизиологической организации и редукции ряда органов и их систем. Примером могут служить регрессивные преобразования организмов при переходе к сидячему образу жизни, паразитизму и т.п.

Катаморфоз – регрессивные преобразования организмов при переходе их к более простым условиям существования. Катаморфоз лежит в основе регрессивной *эволюции* – *катагенеза*. Примером может служить утрата или недоразвитие некоторых органов при переходе к неподвижному образу жизни или паразитизму.

Катастроф теория (катастрофизм) – концепция, согласно которой в геологической истории Земли периодически повторяются события (катастрофы), внезапно изменяющие первично горизонтальное залегание горных пород, рельеф земной поверхности и уничтожающие всё живое.

Выдвинута в 1812 г. *Ж. Кювье*. Согласно Кювье, в результате катастроф на значительной части земной поверхности погибали все растения и животные, а затем на их место приходили новые формы, уцелевшие на других участках и никак не связанные с предыдущими. Учение об *эволюции* живой природы *Ламарка* автор теории катастроф отрицал. Последователи Ж.Кювье считали, что организмы возникают вновь после катастроф в результате новых божественных «актов творения». В конце XIX столетия теория катастроф потеряла своё значение.

Квантовая эволюция – крайне быстрая *эволюция* какой-либо группы, связанная со сменой *адаптивной зоны*. Такая группа, утратив приспособленность к своей прежней адаптивной зоне, либо приобретает новый комплекс приспособлений к новой адаптивной зоне, либо вымирает. Существование квантовой эволюции подвергается сомнению многими учёными.

Кладогенез – форма *эволюции* организмов, приводящая посредством *адаптивной радиации* к образованию из одной группы (*таксона*) нескольких в пределах прежнего уровня организации.

Класс (Classis) – одна из высших *таксономических категорий* в биологической *систематике* класс объединяет родственные *отряды* животных или *порядки* растений. Например, в класс млекопитающих входят отряды насекомоядных, рукокрылых, грызунов, хищных, приматов и др.

В классе однодольных растений около 80 *семейств*, включающих свыше 2600 *родов* и около 60 тыс. *видов*.

Классификация – распределение всего множества живых организмов по определённой системе иерархически соподчинённых групп – *таксонов* (*классы, семейства, роды, виды*). Естественная классификация учитывает совокупность признаков классифицируемых объектов и отражает

исторически сложившиеся связи между ними. См. также «*Систематика*», «*Таксономия*».

Клина (клинальная изменчивость) – непрерывное, постепенное изменение признака на всём *ареале вида*, или на его части. Результат *адаптации* популяций к градициям каких-либо факторов среды.

Клон – 1) группа особей у организмов, размножающихся делением, почкованием и т.п., состоящая из потомков одной особи; 2) генетически однородное вегетативное потомство одной особи.

Коадаптация – взаимная *адаптация* разных *видов* в процессе сопряжённой *эволюции*. Например, взаимные приспособления паразита и хозяина, хищника и жертвы, насекомоопыляемых растений и соответствующих видов насекомых.

Некоторые авторы (Яблоков, Юсуфов, 1981) определяют коадаптации как взаимные приспособления органов одной особи. Например, лопатка подвижно сочленена с головкой плечевой кости. Кости подвижно прикрепленные друг к другу, имеют взаимные приспособления для обеспечения нормальной работы.

Колебания численности – изменение численности организмов во времени. Нет *видов*, численность которых оставалась бы постоянной в течение более или менее значительного периода. Размах колебаний численности у разных видов неодинаков и различия эти могут быть очень велики. Колебания численности *популяций* вида – основная причина пульсации границ *ареала*. С. С. Четвериков (1905) назвал колебания численности особей в популяциях «*волнами жизни*». Эти волны играют роль одного из факторов *эволюции*, резко и ненаправленно изменяющего генетический состав популяций.

Комменсализм – форма *симбиоза*, при которой один из партнёров (комменсал) пользуется остатками пищи другого или поселяется на нём (в

нём). Обычно пользу из такого сожительства извлекает лишь вид-комменсал, для хозяина присутствие его безразлично. Примеры: рыба-прилипало, прикрепляясь к коже акулы, преодолевает большие расстояния; рыба средиземноморский карапус использует полость тела голотурий в качестве жилища; черви-нереиды, поселяясь в раковине рака-отшельника, питаются остатками его пищи. Остатками пищи белого медведя кормятся песцы.

Компенсация (в филогенезе) – функциональное замещение в ходе *эволюции* одной системы или органа другой системой или органом. Например, у безлёгочных саламандр редукция лёгких компенсирована дыхательной функцией кожи.

Конвергенция – независимое развитие сходных признаков у разных, неродственных групп организмов к сходным условиям среды. Например, сходство форм тела и конечностей у ихтиозавров, дельфинов, хрящевых и костных рыб. В сходных, но разобщённых местообитаниях могут конвергентно развиваться целые *фауны*, включающие ряды конвергентных *видов*. Так, в Австралии *эволюция* сумчатых привела к образованию многих видов конвергентных с видами плацентарных млекопитающих, обитающими на других континентах (волк – сумчатый волк, крот – сумчатый крот, летяга – сумчатая летяга, сурик – вомбат и т.п.).

Конгруэнции – взаимоприспособления особей, возникающие в результате внутривидовых отношений. Конгруэнции выражаются в соответствии строения и функции органов матери и детёныша, органов размножения самцов и самок, в наличии приспособлений для отыскания особей противоположного пола и т.п.

Конкуренция – взаимоотношения между организмами, проявляющиеся в форме соревнования (борьбы) за одни и те же ресурсы внешней среды. Различают внутривидовую конкуренцию, когда в

соревнование вступают особи одного *вида*, и межвидовую, когда конкурируют особи разных видов.

Координация – сопряжённое изменение органов в историческом развитии. Примеры: увеличение размеров глаз ведёт к увеличению глазниц, а размеры глазниц, в свою очередь, оказывают влияние на облик основания черепа; зависимость между развитием крыла птиц, развитием грудных мышц и высотой киля грудины; редукция волосяного покрова китообразных привела к развитию подкожного слоя жира.

Корреляция – наличие функциональной и структурной взаимозависимости между структурами развивающегося организма, при которой изменение в одних органах приводит к изменениям в других. Связи между такими органами называются коррелятивными. Примеры: горох с пурпурными цветками имеет красные пятна в пазухах листьев и серую семенную кожуру; развитие короткого клюва у голубей (турман) сопровождается развитием оперения на ногах; развитие скелетных мышц сказывается на структуре костей скелета.

Козволюция – эволюционные взаимодействия организмов разных *видов*, не обменивающихся генетической информацией, но тесно связанных биологически. Говоря короче – совместная взаимосвязанная *эволюция*. Наиболее хорошо изученный пример коэволюции – цветковые растения и опыляющие их насекомые. Специфическая форма и окраска цветков и приспособленные для их опыления особенности строения и поведения насекомых.

Креационизм – концепция постоянства *видов*, объясняющая многообразие органического мира творением его богом.

Кривая выживания – график, показывающий, как по мере старения снижается число особей одного возраста в *популяции*. Строится отложением на оси абсцисс времени в годах (месяцах), а по оси ординат – числа

выживших особей (лучше в логарифмическом масштабе). Различают три основных типа кривых выживания.

Кривая типа I – большинство членов популяции доживает до возраста, близкого к максимально возможному для данного вида; свойственна крупным млекопитающим.

Кривая типа II – отражает равную вероятность гибели особей в любом возрасте; свойственна популяциям многих видов птиц и пресмыкающихся.

Кривая типа III – очень высокая смертность в раннем возрасте, а затем вероятность смерти невелика; характерна для многих растений, беспозвоночных и рыб.

Криптическая окраска – см. *Покровительственная окраска*.

Критическая (минимальная) численность популяции – минимальное число особей, которое достаточно для сохранения *популяции* в течение длительного времени. Главная угроза существованию популяций малой численности – проявление последствий *инбридинга*. Сказываются на судьбе популяции и *колебания численности*, ибо согласно закону марковских цепей, варьирующие совокупности малой численности имеют высокую вероятность сварьировать до нуля.

Л

Ламарка законы – основное положение теории *эволюции* Ж. Б. Ламарка (1744-1829) – представление об изменении организмов под воздействием среды, которое он объяснял при помощи двух законов.

Первый закон: «Во всяком животном, не достигшем предела своего развития, более частое и неослабевающее употребление какого-нибудь органа укрепляет мало-помалу этот орган, развивает его, увеличивает и сообщает ему силу, соразмерную с длительностью самого употребления, тогда как постоянное неупотребление его не приметно ослабляет его, приводит в упадок, последовательно сокращает его способности и, наконец, вызывает его исчезновение».

Второй закон: «Всё, что природа заставила особей обрести или утратить под влиянием обстоятельств, в которых с давних пор пребывала их порода, а, следовательно, под влиянием преобладающего употребления известного органа или под влиянием постоянного неупотребления известной части, - всё это она сохраняет путём размножения в новых особях, происходящих от прежних, если только приобретённые изменения общи обоим полам или тем особям, от которых произошли новые». Если отойти от несколько тяжеловесных и витиеватых, по современным представлениям, формулировок Ламарка, то кратко эти законы можно сформулировать так: первый закон - постоянное употребление органа ведёт к его усиленному развитию, а неупотребление – к его ослаблению и исчезновению; второй закон – результаты усиленного употребления или неупотреблении органов наследуются. Если первый закон, в какой-то степени, отражает существующие в природе явления, то второй, несмотря на многочисленные и продолжающиеся до сих пор эксперименты, не подтверждён. Напротив, можно считать доказанным, что изменения организмов, происходящие в течение их жизни в ответ на воздействие внешней среды, представляют собой *модификации*, которые не наследуются.

Ламаркизм – первая целостная теория *эволюции* живой природы. Сформулирована в 1809 году *Ж. Б. Ламарком* (1744-1829). Основные положения эволюционной теории Ламарка: организмы изменчивы; виды постепенно преобразуются в новые виды; в процессе исторического изменения организмов происходит постепенное совершенствование их организации; движущей силой такого совершенствования является заложенное творцом стремление к прогрессу и изначальная способность организмов целесообразно реагировать на изменения внешних условий; изменения организмов, приобретённые в течение жизни как ответ на изменения условий, наследуются.

Летальный – смертельный.

Локус – местоположение определённого *гена* (его *аллелей*) на генетической или цитологической карте *хромосомы*.

М

Макроэволюция – совокупность процессов *эволюции* живых форм на надвидовом уровне, т.е. в процессе макроэволюции формируются *таксоны* более высокого ранга, чем *вид* (*роды, семейства, отряды, классы*). Макроэволюция не имеет специфических механизмов и осуществляется только посредством процессов *микроэволюции*.

Мейоз, деление созревания – особый способ деления клеток, в результате которого происходит редукция (уменьшение) числа *хромосом* и переход клеток из *диплоидного* состояния в *гаплоидное*. Мейоз – основное звено гаметогенеза.

Меланизм – тёмная окраска животных, обусловленная большим количеством тёмного (чёрного, тёмно-коричневого) пигмента в тканях. См. *Индустриальный меланизм*.

Менделизм – учение о закономерностях наследования признаков организма. Учение основано на экспериментальном анализе *гибридов* и их потомков с помощью метода предложенного в 1865 году *Г. Менделем* (1822-1884). Менделизм можно считать начальным этапом развития *генетики*.

Менделя законы (правила) – установленные *Г. Менделем* закономерности распределения в потомстве наследственных признаков.

Первый закон Менделя, или закон единообразия гибридов первого поколения – потомство первого поколения от скрещивания форм, различающихся по одному признаку, имеет одинаковый *фенотип* по этому признаку. В дальнейшем выяснилось, что гибриды первого поколения могут проявить признаки обоих родителей.

Второй закон Менделя, или закон расщепления – при скрещивании гибридов первого поколения между собой среди гибридов второго поколения появляются особи с фенотипами исходных родительских форм и гибридов

первого поколения. Так, при полном доминировании – 75% особей с *доминантными* и 25% - с *рецессивными* признаками (3:1). При неполном доминировании 50% гибридов второго поколения имеют фенотип гибридов первого поколения и по 25% - фенотипы исходных родительских форм, т.е. расщепление 1:2:1.

Третий закон Менделя, или закон независимого комбинирования (наследования) признаков – каждая пара противоположных признаков ведёт себя в ряду поколений независимо друг от друга, в результате чего среди потомков второго поколения появляются особи с новыми (по отношению к родительским) комбинациями признаков. Например, при скрещивании исходных форм, различающихся по двум признакам, во втором поколении выявляются особи с четырьмя фенотипами в соотношении 9:3:3:1. при этом два фенотипа имеют и «родительские» сочетания, а остальные два – новые.

Микроэволюция – совокупность эволюционных процессов, протекающих внутри *вида* (в *популяциях* вида), приводящих к возникновению различий между популяциями и образованию новых видов.

Мимикрия – частный случай *покровительственной окраски*, когда один организм по расцветке или форме подобен какому-либо предмету или другому организму, далёкому ему в систематическом отношении и обычно не поедаемому хищниками. Мимикрия широко распространена у животных. Так, яйца кулика-сороки сходны по окраске и форме с галькой; бабочки-белянки сходны с несъедобными бабочками из семейства геликонид. При мимикрии различают модель (объект, которому подражают) и имитатор (подражатель). *Эволюция* мимикрии связана с накоплением под контролем *естественного отбора* мелких удачных *мутаций* у съедобных *видов* имитаторов, которые способствовали усилению *конвергентного* сходства с моделью.

Митоз – непрямо́е деление, основной способ деления клеток *эукариот*. В результате митоза происходит строго одинаковое распределение редуцированных *хромосом* (см. *Репликация*) между дочерними клетками, что обеспечивает образование генетически равноценных клеток и сохраняет преемственность в ряду клеточных поколений.

Митохондрия – органоид *эукариотной* клетки, обеспечивающий организм энергией.

Модификации – изменения признаков организма (его *фенотипа*), вызванные факторами внешней среды и не связанные с изменением *генотипа*. Модификации являются изменениями в пределах *нормы реакции*, которая контролируется генотипом. Обычно модификации не передаются следующим поколениям.

Мозаичная эволюция – неодинаковый темп преобразования различных органов при становлении новых групп организмов. В результате возникают смешанные формы, обладающие «мозаикой» признаков. Например, у гоминид рано сформировавшийся комплекс признаков, связанных с прямохождением, сочетался с небольшим объёмом мозга и рукой, сохранявшей «обезьяньи» черты.

Моногамия – форма половых отношений у животных, при которой самец спаривается только с одной самкой. При моногамии самец, как правило, принимает участие в воспитании потомства. Довольно устойчивые пары формируются у волка, лисицы, человекообразных обезьян. Широко распространена у птиц. Лебеди, аисты, орлы, грифы образуют пары на несколько лет (иногда на всю жизнь); гуси, утки – на сезон. Половой диморфизм у моногамов выражен слабее, чем у полигамов. В процессе *эволюции* моногамия развивалась как более специализированное по сравнению с *полигамией* явление.

Монофилия – возникновение *таксона* любого ранга от единственного родоначального *вида*. На основе *дивергенции* или *адаптивной радиации*. При этом *филогенез* изображается в виде родословного древа. Таково классическое понимание монофилии. Есть и другие толкования монофилии. Так, по Дж. Симпсону можно рассматривать таксон как монофилитический, если он происходит одним или несколькими корнями от одного таксона более низкого ранга, т.е. *тип* – от класса, *класс* – от отряда, *отряд* – от *семейства* и т.п. По этому определению класс млекопитающих, возникший несколькими линиями от отряда терапсид, является монофилитическим. Ещё одно определение монофилии: монофилитической называется группа, происходящая от одной группы того же таксономического ранга. Например, отряд ластоногих произошёл от отряда хищных.

Монофилия один из основных принципов *эволюции* органического мира.

Морганизм – совокупность представлений о *генах* как участках *хромосом* – носителях наследственности, сформулированных американским биологом Т. Морганом (1866-1945), его сотрудниками и учениками. Морганизм как основа хромосомной теории наследственности лежит в фундаменте современной *генетики*.

Морфа – резко выделяющаяся по внешнему виду группа *фенотипов* внутри *вида* или *популяции*. Например: альбиносы и меланисты разных позвоночных; белки бурохвостки, рыжихвостки, серохвостки. Виды и популяции, имеющие морфы называются полиморфными. Иногда морфами называют сезонные формы некоторых насекомых, озёрные и речные формы рыб.

Мутаген – любой агент (фактор), вызывающий *мутации*, с частотой, превышающей уровень спонтанных мутаций.

Мутагенез – искусственное получение *мутаций* с помощью физических или химических *мутагенов*.

Мутант – наследственно изменённая форма организма. Мутанты могут возникать спонтанно либо под воздействием *мутагенов*. Мутанты, как правило, имеют пониженную жизнеспособность. Редко возникают мутанты, обладающие в обычных условиях среды селективными преимуществами.

Мутационизм – мутационная теория – рассмотрение *эволюции* как скачкообразного процесса, происходящего якобы лишь в результате крупных наследственных изменений (макромутаций). См. *Сальтационизм*.

Из этих представлений развилась мутационная теория, согласно которой резкие внезапные *мутации* сами по себе решающий фактор эволюции, ведущий к возникновению новых видов без творческой роли *естественного отбора* или при второстепенном его значении.

Мутации – внезапные, естественные (спонтанные) или вызванные искусственно (индуцированные) наследуемые изменения генетического материала, приводящие к изменению тех или иных признаков организма.

Большинство мутаций вредны для организма. Очень редко возникают генные мутации, улучшающие те или иные свойства, но именно они дают основной материал для *естественного* и *искусственного отбора*, являясь необходимым условием *эволюции* в природе и *селекции* полезных форм растений, животных и микроорганизмов.

Наследственно изменённые формы организма, отличающиеся от исходного типа каким-либо отклонением, возникшим в результате мутации, именуется *мутантами*.

Мутуализм – форма *симбиоза*, при которой взаимоотношения между организмами-партнёрами взаимовыгодны и ни один из них не может существовать без другого. Примеры: термиты и живущие у них в кишечнике

жгутиконосцы, обладающие способностью переваривать клетчатку, поглощаемую термитами. Без симбионтов термиты клетчатку переваривать и усваивать не могут; гриб и водоросль, образующие лишайник.

Н

Наследование – передача генетической информации от одного поколения организмов другому. В основе наследования лежат процессы удвоения, объединения и распределения генетического материала и закономерности наследования у разных организмов зависят от особенностей этих процессов.

В зависимости от локализации *генов* в клетке различают ядерное (гены в *хромосомах*) и цитоплазматическое (гены в *ДНК* органоидов) наследование.

Наследственность – присущее всем организмам свойство повторять в ряду поколений одинаковые признаки и особенности развития. Это свойство обусловлено передачей в процессе размножения от одного поколения к другому материальных структур клетки, содержащих программы развития из них новых особей. Материальными носителями всех видов наследственности являются молекулы нуклеиновых кислот (*ДНК, РНК*).

Нейтрализм – концепция *эволюции*, основанная на отрицании творческого характера действия *естественного отбора* ввиду селективной нейтральности многих *мутаций*.

Необратимости эволюции закон (закон Доло) – при повторении экологических условий прошлого приспособления к этим условиям будут достигаться за счёт иных приспособлений, в результате чего *эволюция* является необратимой. Так, жабры и плавники рыб, утраченные их потомками, никогда не восстанавливаются у вторично освоивших водный образ жизни пресмыкающихся и млекопитающих.

Неодарвинизм (Вейсманизм) – эволюционная концепция созданная *А. Вейсманом* на раннем этапе развития *генетики*. В полемике с *неоламаркизмом* неодарвинизм обосновывает положение о том, что все особенности строения живых существ могут быть объяснены с точки зрения

дарвиновской теории *естественного отбора* и нет необходимости в признании какой бы то ни было внутренней тенденции к развитию. Неодарвинизм впервые в категорической форме отверг возможность наследования приобретённых признаков. Этот вывод вытекает из теоретической основы неодарвинизма – учения о *зародышевой плазме* и зародышевом пути. В соответствии с этим учением передаются по наследству лишь изменения, происходящие в наследственных единицах половых клеток – детерминантах. Вейсман, отмечая ведущую роль естественного отбора в *эволюции*, ошибочно распространял идею отбора и на отдельные части особей и наследственные детерминанты.

Значение теории Вейсмана (неодарвинизма) очень велико и её влияние на выработку современных взглядов очень значительно. Главная заслуга Вейсмана – опровержение наивного ламаркизма, который был до него общераспространённым убеждением, т.е. веры в наследование приобретённых свойств. Вторая весьма важная заслуга – сведение первоисточника процессов эволюции на известные изменения наследственного вещества половых клеток. И, наконец, надо сказать, что наше современное учение о наследственных единицах, или *генах*, самым тесным образом примыкает к теории детерминантов Вейсмана. Всё это позволяет признать Вейсмана одной из самых крупных фигур среди всех представителей эволюционной теории во второй половине XIX века (Ю.А. Филипченко).

Неокатастрофизм – совокупность эволюционных концепций, возрождающих на эволюционной основе теорию катастроф Ж. Кювье (см. *Катастроф теория*). Распространение идей неокатастрофизма в 20 веке обусловлено необходимостью объяснить такие явления, как неполнота палеонтологической летописи, отсутствие переходных форм между крупными *таксонами*, резкое возрастание многообразия органического мира в послекембрийских формациях, неравномерность темпов *эволюции* и

внезапное вымирание многих таксонов на границах геологических периодов. Все эти явления - предмет дискуссий.

Неоламаркизм – совокупность различных направлений в эволюционном учении, развивающих отдельные положения *ламаркизма*. Возник неоламаркизм во второй половине XIX в. Общее для всех концепций неоламаркизма – признание наследования приобретённых признаков и отрицание формообразующей роли *естественного отбора*.

Неотения – способность к размножению в личиночной стадии (в стадии предшествующей взрослому состоянию). Неотения известна у червей, ракообразных, паукообразных, насекомых. Особенно широко распространена у земноводных. Широко известный пример неотении – некоторые популяции амбистом – обитающих в Америке хвостатых земноводных, половозрелые водные личинки которых – аксолотли – разводятся в аквариумах. В мелких тёплых водоёмах *онтогенез* амбистом проходит с метаморфозом, в глубоких холодных – имеет место неотения.

У растений неотения известна среди моховидных, плауновых, папоротниковидных, голо- и покрытосеменных. Путём неотении и последующей прогрессивной *эволюции* могли возникнуть многие современные группы растений.

Номогенез – концепция, согласно которой *эволюция* организмов осуществляется не на основе *естественного отбора*, а на основе неких внутренних закономерностей, в частности на якобы изначально присущей всему живому целесообразности реакций на внешние воздействия. Эти закономерности целенаправленны в сторону усложнения морфофизиологической организации в живой природе. Гипотеза выдвинута *Л. С. Бергом* (1922) и противопоставлена им *дарвинизму*.

Современные эволюционисты не разделяют концепции номогенеза, но идеи о существовании определённой направленности эволюции приобрели немало сторонников. Н.Н. Воронцов (1999), например, считает главным

положительным моментом в концепции Л.С. Берга представление о том, что в эволюции существуют запретные ходы, определённая направленность преобразования некоторых признаков и структур, и это придаёт эволюции в какой-то степени направленный, канализованный характер.

Ноосфера – состояние *биосферы*, при котором разумная деятельность человека становится главным, определяющим фактором её развития. В. И. Вернадский развил представление о ноосфере как о качественно новой форме организованности, возникающей при взаимодействии биосферы и общества. Он считал, что ноосфера – это новое эволюционное состояние биосферы, направленно преобразуемой в интересах человечества. Для ноосферы характерна взаимосвязь законов природы с законами мышления. Отдельные элементы ноосферы закладываются уже на современном этапе общественного развития.

Норма реакции – пределы, в которых может изменяться *фенотип* без изменения *генотипа*. Примером узкой нормы реакции может служить икра ручьевой форели, которая развивается лишь в интервале температуры от +1 до +4°; широкая норма реакции у икры травяной лягушки, она нормально развивается при температуре от +1 до +20°. Изменения в пределах нормы реакции не создают ничего нового, новые признаки могут возникнуть только путём изменения самой нормы реакции, а оно происходит лишь на основе *мутаций*, т.е. благодаря генотипической изменчивости.

О

Овизм – представления биологов XVII-XVIII вв., полагавших, что в женской половой клетке содержится микроскопический взрослый организм при развитии лишь увеличивающийся в размерах. Овизм был более распространён, чем *анималькулизм*.

Одомашнивание (доместикация) – длительное приручение диких животных и их разведение для получения полезной человеку продукции или других целей (рабочий скот, служебные, декоративные животные и т.п.). Основную роль в создании пород домашних животных играет *искусственный отбор*. Одомашнивание животных произошло: собаки - 20-50, крупного рогатого скота, овец, коз, свиней – 8-11, лошади и осла – 6-8, кошки и одногорбого верблюда – 4, кролика, гуся, голубя – 3 тыс. лет назад в Европе и Западной Азии; курицы – 4-5, слона – 5, буйвола, яка, двугорбого верблюда, утки – 3-4 тыс. лет назад в Восточной Азии; ламы – 4-5, индюка – 2-3 тыс. лет назад в Америке; цесарки – 2-3 тыс. лет назад в Африке.

Онтогенез – индивидуальное развитие *особи* от зарождения (оплодотворения яйцеклетки или деления материнской одноклеточной особи) до конца жизни (смерти или нового деления особи).

Оплодотворение, сингамия – слияние мужской половой клетки (сперматозоид, спермий) с женской (яйцо, яйцеклетка), приводящее к образованию *зиготы*, которая даёт начало новому организму. В процессе оплодотворения происходит объединение *гаплоидных* наборов *хромосом* яйца и сперматозоида и у большинства животных определение пола развивающегося организма. В результате объединения при оплодотворении отцовских и материнских *аллелей* возникают новые, уникальные комбинации наследственных факторов. Таким образом, поддерживается генетическое

разнообразие организмов, которое служит материалом для *естественного отбора* и *эволюции вида*.

Ортогенез – концепция в эволюционном учении, утверждающая, что развитие живой природы обусловлено внутренними факторами, направляющими ход *эволюции* по определённому пути. Все изменения живых форм – результат непосредственного воздействия внешней среды и происходят по немногим, строго определённым природой организма направлениям и затем передаются по наследству. Направленность эволюции не является следствием *естественного отбора*.

Особь (индивид, индивидуум) – неделимая единица жизни. Самый существенный признак особи – строгая взаимозависимость отдельных частей. Разделить особь на части без потери «индивидуальности» невозможно. Понятие «особь» в полной мере применимо только к высшим неколониальным организмам.

Особь-основательница – *особь*, ставшая родоначальником изолированной *популяции*. Для *видов*, размножающихся половым путём, под особью-основательницей подразумевается как минимум разнополая пара. *Эволюция* изолированной популяции идёт на основе генофонда тех немногих особей, которые явились основателями. Наиболее ярко процесс этот проявляется на океанических островах и может вести к образованию островных *эндемиков* разного таксономического ранга.

Отдел (divisio) – наивысшая *таксономическая категория* в царстве растений, соответствует *типу* в зоологической номенклатуре. В отделы объединяют близкие *классы* растений. Большинство отделов выделяют среди водорослей, все цветковые растения входят в один отдел.

Отряд (ordo) – *таксономическая категория* в зоологической номенклатуре промежуточная по рангу между *семейством* и *классом*. В систематике растений отряду соответствует *порядок*.

II

Палингенез – появление у зародыша признаков, свойственных взрослым формам более или менее отдалённых предков. Пример: развитие у зародышей высших позвоночных эктодермы, энтодермы, нервной трубки, хорды, жаберных дуг и щелей, которые были свойственны их взрослым предкам и имеются у взрослых особей низших хордовых и низших позвоночных. Палингенезы позволяют делать заключения о направлении филогенетических изменений.

Пангенезис – гипотеза *Ч.Дарвина* (1868) о передаче наследственных признаков посредством мельчайших частиц (геммул), выделяемых всеми клетками тела и поступающими в половые клетки. Сам *Ч.Дарвин* признал её затем неудовлетворительной.

Панмиксия – свободное скрещивание разнополых *особей* с разными *генотипами* в *популяции* перекрестнооплодотворяющихся организмов. Та или иная степень панмиксии характерна для большинства видов растений и животных. Полная панмиксия возможна лишь в идеальных популяциях (бесконечно больших, в отсутствие *отбора*, *мутаций* и т.д.)

Панспермия – гипотеза о возможности переноса жизни в космическом пространстве с одного тела на другое. В частности, гипотеза занесения жизни на Землю из космоса с метеоритами и космической пылью. Достоверных фактов, подтверждающих внеземное происхождение микроорганизмов, найденных в метеоритах, нет.

Паразитизм – форма *симбиоза*, при которой два различных организма, принадлежащих к разным *видам*, вступают в антагонистические отношения; один из них – паразит использует другого – хозяина в качестве среды обитания и (или) источника пищи. Облигатные (обязательные) паразиты, для

которых паразитизм единственно возможный образ жизни, к ним относятся ленточные черви, сосальщики, и мн. др. Факультативные (необязательные) паразиты, в отличие от облигатных, могут существовать и вне организма хозяина, как некоторые фитонематоды, миноги, могущие питаться и как хищники, и как паразиты.

При временном паразитизме паразит нападает на хозяина только для питания (клещи, кровососущие насекомые), при стационарном – проводит на (в) хозяине большую часть жизни (ленточные черви).

Паразитов делят на эктопаразитов, обитающих на поверхности тела хозяина (вши, блохи, клещи), и эндопаразитов, живущих во внутренних полостях, тканях и клетках хозяина (трихины, споровики, сосальщики).

Параллелизм – независимое развитие сходных признаков в *эволюции* организмов на основании особенностей, унаследованных от общих предков. Широко распространён в *филогенезе* различных групп организмов. Путём параллелизма, по-видимому, развивались приспособления к водному образу жизни в трёх линиях эволюции ластоногих – моржи, тюлени ушастые, тюлени настоящие. У нескольких групп крылатых насекомых передние крылья преобразовались в надкрылья (жуки, полужесткокрылые). При действии на популяции родственных видов сходно направленного *естественного отбора* изменения этих *популяций* идут сходными путями, что и выражается в параллелизме. См. *Конвергенция*.

Партеногенез – развитие яйцеклетки (яйца) без оплодотворения. Полный естественный партеногенез, завершающийся развитием половозрелых *особей*, встречается у всех *типов* беспозвоночных и у всех позвоночных, кроме млекопитающих. Из неоплодотворённых яиц могут развиваться и самцы, и самки (поколение полоносок у тлей) или только самцы (трутни у пчёл), или только самки (ящерицы). Применение искусственного партеногенеза даёт возможность регулирования пола (например, у тутового шелкопряда), что имеет большое практическое

значение. Значение партеногенеза заключается в возможности размножения организмов при редких контактах разнополых особей (например, на периферии *ареала*), а также в возможности резкого увеличения численности потомства у *видов* и *популяций* с большой циклической смертностью. Возникновению партеногенеза способствует отдалённая *гибридизация* исходных форм, сопровождающаяся повышением *жизнеспособности* партеногенетических форм.

Партенокарпия – образование на растении плодов без оплодотворения. Плоды, образовавшиеся при партенокарпии, бессемянные или содержат семена без зародышей. Партенокарпию можно вызвать искусственно механическими, химическими, тепловыми раздражителями. Получаемые в результате этого плоды отличаются обилием, сочностью, мясистостью и хорошими вкусовыми качествами. Партенокарпия известна у многих культурных растений – винограда, яблони, груши, томата, мандарина и др.

Парцелла – мелкая биохорологическая единица. Совокупность одиночных *особей* или семей («большая семья»), живущих в непосредственной близости друг от друга и потому часто контактирующих между собой.

Персистентные формы (филогенетические реликты, живые ископаемые) – группы организмов различного таксономического ранга, переходящие из одной геологической эпохи в другую без существенных изменений. Примеры: моллюск неопелина (существует около 600 млн. лет), род плеченогих лингула и головоногий моллюск наутилус (около 500 млн. лет), мечехвосты (около 400 млн. лет), гаттерия (около 230 млн. лет), гоацин (около 120 млн. лет), опоссум (около 80 млн. лет), плауны и хвощи (не менее 250 млн. лет), кинкго (около 240 млн. лет), некоторые низшие грибы, многие бактерии (не менее 1,5-2 млрд. лет). Сохранению таких форм способствуют

постоянство физико-химических и биотических условий обитания, высокая надёжность механизмов репродукции.

Пик численности – наибольшее число особей данной *популяции*, достигаемое периодически или изредка при вспышке массового размножения. У позвоночных животных пик численности в 10^5 - 10^6 раз превышает среднюю численность, у беспозвоночных в 10^7 - 10^8 раз.

Пирамида возрастов (возрастная пирамида) – диаграмма, в которой число *особей* или их процент в каждой возрастной группе изображены в виде горизонтальных прямоугольников, поставленных друг на друга. По форме возрастной пирамиды можно судить о том, в каком направлении будет изменяться численность *популяции*.

Плейотропия – множественное действие *гена*, способность гена воздействовать на несколько признаков.

Плодовитость – эволюционно сложившаяся способность животных приносить приплод, компенсирующий естественную смертность. У разных групп животных плодовитость сильно различается. Животные с большой продолжительностью жизни и высокой степенью заботы о потомстве приносят в выводке 1-2 детёныша (иногда, как слоны, верблюды, киты не каждый год); недолговечные животные могут размножаться несколько раз в году, принося 10-15 детёнышей в каждом выводке (мелкие грызуны). Количество яиц, откладываемых насекомыми и икринок, выметываемых рыбами, может исчисляться сотнями тысяч и даже миллионами (термиты, луна-рыба). У сельскохозяйственных животных термином плодовитость принято означать величину приплода.

При длительном близкородственном разведении плодовитость снижается (иногда до полного бесплодия). Частичная или полная потеря плодовитости у потомства часто наблюдается при отдалённой *гибридизации*.

Плоидность – число наборов *хромосом*, содержащихся в клетке или во всех клетках многоклеточного организма, характерное для всех *особей* данного *вида*. Организмы или клетки, имеющие один полный набор хромосом, называются гаплоидными ($n=1$). Гаплоидны, как правило, половые клетки. Для большинства *эукариот* нормальный уровень плоидности равен двум ($n=2$), такой набор хромосом именуется диплоидным. Для ряда видов характерен более высокий уровень плоидности - полиплоидия.

Плотностно-зависимый отбор – отбор, связанный с плотностью *популяции*. Форма *естественного отбора*, действие которой обусловлено выбором двух главных стратегий размножения: *r*-стратегии и *K*-стратегии, характеризующихся следующими признаками:

r-отбор благоприятствует быстрому развитию, высокой максимальной скорости увеличения популяции, раннему размножению, небольшому размеру тела, единственному в течение жизни акту размножения, большому числу мелких потомков;

K-отбор – более медленному развитию, большой конкурентоспособности, более позднему размножению, более крупному размеру тела, повторяющимся в течение жизни актам размножения, меньшему числу более крупных потомков.

r-отбор – катастрофической, не зависящей от плотности смертностью, *кривой выживания* типа III, изменчивым, неравновесным размером популяции, короткой (обычно менее года) продолжительностью жизни;

K-отбор – зависящей от плотности популяции смертностью, *кривой выживания* типов I и II, постоянным, равновесным размером популяции, долгой (обычно более года) продолжительностью жизни.

И в первом (*r*-стратегия и соответственно *r*-отбор) и во втором (*K*-стратегия и соответственно *K*-отбор) достигается в конечном итоге равное использование ресурсов, обеспечивающих существование популяции.

Подвид (subspecies) – таксономическая категория растений и животных. Подвид – совокупность географически обособленных *популяций вида*, в которых большинство (75%) *особей* отличается одним или несколькими морфологическими признаками от особей других популяций того же вида. Латинское название подвида образуется добавлением к видовому названию третьего слова. Вид обыкновенная лисица *Vulpes vulpes*, подвид среднеазиатская лисица *Vulpes vulpes flavescens*. Особи разных подвидов одного вида могут скрещиваться. *Ареалы* подвидов всегда *аллопатричны*.

Покровительственная криптическая (защитная) окраска и форма – окраска и форма животных, делающая их обладателей менее заметными; средство пассивной защиты от хищников. Это «песочный» цвет пустынных животных, зелёная окраска живущих в траве или на фоне листьев деревьев (квакши, например) и др. Особенно важна для малоподвижных животных, а также для яиц, личинок, птенцов. У многих птиц и млекопитающих, обитателей умеренных широт, происходит сезонная смена покровительственной окраски, в частности связанная с появлением снегового покрова. Например, побеление зайца-беляка, горностая, ласки, белой куропатки и др. Все формы покровительственной окраски в той или иной степени обуславливают успех в *борьбе за существование*. Формирование покровительственной окраски - результат взаимодействия *элементарных факторов эволюции*.

Полиандрия – форма *полигамии*, при которой одна самка на протяжении сезона размножения спаривается с несколькими самцами. Полиандрия встречается у некоторых беспозвоночных (морские звёзды, ракообразные). Из позвоночных такая форма половых отношений свойственна придонным рыбам, у которых самки нерестятся в гнезда нескольких самцов; птицам (кулики-плавунчики, белохвостый песочник,

хрустан и др.), у которых самка откладывает до четырёх кладок, которые затем насиживают разные самцы.

Полигамия – система брачных отношений, при которых одна *особь* за сезон размножения спаривается более, чем с одной особью противоположного пола. Полигамия проявляется в двух формах – *полигинии* и *полиандрии*. У растений полигамия, или многодомность – образование на одном растении (или на разных растениях одного и того же вида) и обоеполых и однополых цветков.

Полигиния – форма *полигамии*, при которой за сезон размножения самец в норме спаривается с несколькими самками. Наиболее ярко выражена у млекопитающих с гаремной полигинией – ластоногих, некоторых копытных. Самец собирает группу самок (гарем), распадающуюся сразу после оплодотворения (копытные) или сохраняющуюся и после периода спаривания (ластоногие). У многих видов птиц и млекопитающих с такой формой половых отношений хорошо выражен половой диморфизм (см. *Полиморфизм*), а именно: самцы крупнее самок, имеют более яркую окраску, рога.

Полиморфизм – наличие в пределах одного *вида* резко различающихся по облику *особей*. Примером может служить половой диморфизм – внешнее различие между самцами и самками (рога самцов оленей, крупные размеры самцов ластоногих, яркий брачный наряд самцов птиц и т.п.). Полиморфизм может проявляться и в иной форме. Например, полип и медуза – проявление полиморфизма, связанного с чередованием поколений. Наличие крылатых и бескрылых самок у тлей – пример полиморфизма в пределах одного пола. У общественных насекомых полиморфизм связан с разделением функций разных особей в семье – трутень, матка, рабочие пчёлы. Полиморфизм может проявляться не только во внешнем облике (строении тела), но и в некоторых физиологических особенностях организма. Таков полиморфизм по группам крови у человека.

Полиплоидия – наследственное изменение, заключающееся в кратном увеличении числа наборов *хромосом* в клетках (часто у растений, редко у животных). При спонтанном возникновении – автополиплоидия. Большинство культурных растений – полиплоидны. Полиплоиды с тремя наборами хромосом – триплоиды, с четырьмя – тетраплоиды и т.д.

Полифилия – происхождение данной группы организмов от нескольких предковых групп, не связанных близким родством. Полифилия осуществляется путём *конвергенции* и противопоставляется *монофилии*, основанной на *дивергенции*. Установление полифелитического происхождения данного *таксона* требует его разделения на соответствующее число монофелитических групп. Например, была доказана полифилия Зайцеобразных и Грызунов, прежде объединявшихся в один *отряд*, и их выделили в два самостоятельных отряда (отряд *Lagomorpha* и отряд *Glires*), имеющих разное происхождение.

Полиэмбриония – развитие у животных нескольких зародышей (близнецов) из одного оплодотворённого яйца. Рождающиеся однояйцевые близнецы всегда одного пола. Из млекопитающих полиэмбриония, как видовая особенность, свойственна броненосцам. Так, у короткохвостого броненосца из одного яйца развивается 7-9 зародышей. Спорадическая (случайная) полиэмбриония встречается у всех животных. У человека в случае спорадической полиэмбрионии рождается 2-5 генетически однородных близнецов одного пола. У растений полиэмбриония это образование нескольких зародышей в одном семени.

Половое размножение – см. *Размножение половое*.

Половой диморфизм – частное проявление *полиморфизма*.

Половой отбор – форма *естественного отбора* свойственная некоторым животным, основанная на соперничестве *особей* одного пола (чаще мужского) за спаривание с особями другого пола. В результате

полового отбора у многих видов животных в процессе *эволюции* возникли вторичные половые признаки (яркое оперение, мощные рога, клыки самцов). Особи с ярко выраженными вторичными половыми признаками легче привлекают особей противоположного пола, что ведёт к их преимущественному размножению.

Половой состав (структура) популяции – количественное соотношение *особей* разного пола в *популяции*. Генетический механизм определения пола обеспечивает расщепление потомства по полу в отношении 1:1 – это первичное соотношение полов. В силу эволюционно выработанной неодинаковой *жизнеспособности* мужского и женского организма, уже при родах - вторичное соотношение отличается от первичного, тем более оно иное у взрослых животных (третичное соотношение). Чаще всего соотношение изменяется в пользу самок. И у животных, и у растений вторичное и третичное соотношение может колебаться в больших пределах у разных видов.

Половая структура популяции зависит от биологии вида (в частности, от биологии размножения). Она различна у моногамов и полигамов. У первых соотношение самцов и самок близко 1:1, у вторых чаще преобладают самки. У ряда видов отмечено изменение половой структуры при разном уровне численности. Чаще в годы депрессии выживаемость самок возрастает и они становятся преобладающими в популяции.

Половые хромосомы – специальная пара *хромосом* у раздельнополых организмов, в которых расположены *гены*, определяющие пол. В хромосомном наборе клеток млекопитающих и человека особи женского пола имеют две одинаковые хромосомы – XX, а мужского пола – неодинаковые – XY. У бабочек, птиц, некоторых пресмыкающихся и земноводных – обратные соотношения. В том случае, когда гетерогаметен (XY) мужской пол, у самок в результате *мейоза* образуются гаметы, содержащие все по одной X-хромосоме, у самцов в одних гаметах X, в

других – У-хромосома. Оплодотворение яйцеклетки сперматозоидом, несущим Х-хромосому, приводит к образованию ХХ-зиготы, из которой развивается женская особь; оплодотворение сперматозоидом без Х-хромосомы (с У-хромосомой), приводит к появлению мужской особи (ХУ-набор).

Популяция – совокупность генетически сходных *особей* одного *вида*, в течение большого числа поколений воспроизводящая себя на определённом пространстве; особи одной популяции имеют большую вероятность скрещиваться друг с другом, чем с особями других популяций, из-за существования различных форм *изоляции* популяций. Особи, объединённые в популяцию, характеризуются единством жизнедеятельности и обладают комплексом свойств, обеспечивающих популяции самостоятельное существование и саморегуляцию (*гомеостаз*). На внешние воздействия популяция реагирует как единое целое и эта реакция не сводится к сумме реакций слагающих её особей. Наиболее важным критерием, позволяющим отличать популяцию от иных внутривидовых группировок, являются самостоятельное, независимое существование и развитие. Оно заключается в том, что популяция может существовать без притока *генов* (особей) извне неопределённо долгое время – теоретически бесконечно.

Порядок (ordo) – см. *Отряд*.

Правило Аллена – выступающие части тела гомойотермных животных в холодном климате короче, чем в тёплом. Укорочение выступающих частей тела – *адаптация*, направленная на сокращение относительной поверхности тела, что влечёт за собой уменьшение потерь тепла.

Правило Бергмана – у гомойотермных животных одного *вида* или группы близких видов размеры тела больше в холодных частях ареала и меньше в тёплых. Закономерность эта связана с тем, что у более крупных

животных отношение поверхности тела к его объёму (массе) меньше, чем у мелких, поэтому и теплоотдача меньше. Следовательно, энергозатраты на поддержание постоянной температуры тела меньше, что особенно важно в условиях низких температур.

Для пойкилотермных животных свойственна обратная закономерность, т.е. в тёплом климате их размеры больше. Считается, что у этих животных первостепенную роль в формировании размеров тела играет не терморегуляция, а обеспеченность пищей, которая в тёплом климате лучше.

Из правила существует много исключений. Анализ *изменчивости* грызунов показал, что из 690 сравниваемых пар выборок веса тела в 554 случаях изменчивость соответствовала правилу Бергмана: из 1082 пар выборок по длине тела подтверждают правило 939 пар.

Правило географического оптимума – в центре видового *ареала* обычно существуют оптимальные для *вида* условия существования, ухудшающиеся к периферии.

Правило Глогера – у гомойотермных животных в пределах одного *вида* или группы близких видов пигментация выражена сильнее (окраска темнее) у особей, обитающих в областях с тёплым и влажным климатом, и слабее (окраска светлее) – в местностях с холодным и сухим климатом.

Преадаптация – предварительная подготовка организмов к новым, но эволюционно «известным» *виду* условиям жизни. Так, заяц-беляк белеет не тогда, когда установится снежный покров, а «заранее». Такой же предваряющий наступление неблагоприятных условий характер имеют запасание кормов, начало миграции, спячка. Для многих явлений, которые можно отнести к преадаптации, сигнальным фактором служит длина светового дня.

В процессе *эволюции* преадаптация – один из путей происхождения *адаптаций*. В этом случае, потенциальные адаптационные явления возникают, опережая существующие условия. Мутационный процесс и

скрещивания приводят к накоплению в *популяциях* скрытого резерва наследственной *изменчивости*. Часть этого резерва может быть использована для создания новых приспособлений. Так, швы в черепе млекопитающих облегчают роды, хотя их возникновение не было связано с живорождением. Освоение видом новой среды обитания возможно лишь при наличии у него особенностей, позволяющих ему выжить в новых условиях, а эти особенности могут возникнуть только в прежней в среде обитания, т.е. как преадаптации.

Предупреждающая (апосематическая) окраска – яркая окраска, характерная для хорошо защищенных, ядовитых, обжигающих, жалящих и т.п. животных. Яркая окраска заранее предупреждает хищника о несъедобности её обладателя. Бесплезность или даже опасность нападения на яркоокрашенных особей вырабатываются у хищника методом «проб и ошибок». В данном случае, отбор способствовал не только выработке ядовитых секретов и других подобных средств защиты, но и сочетанию их с яркой (обычно красная с чёрной, жёлтая с чёрной) окраской. Такую окраску имеют осы, пчёлы, божьи коровки, саламандры.

Преформизм – эволюционная концепция, основанная на признании *эволюции*, как процесса развёртывания информации, заключённой в зачатковых клетках.

Прерывистое равновесие (пунктуализм) – эволюционная концепция, направленная против представлений о непрерывном характере *видообразования* и единстве механизмов *микро-* и *макроэволюции*. Сторонники этой концепции считают, что процесс образования *видов* протекает в короткие периоды времени и сменяется длительными фазами стабилизации. Видообразование рассматривается как неадаптивный процесс. Отбор случайно возникших видов рассматривается как специфический фактор макроэволюции. Аргументы в пользу своей концепции её сторонники черпают из палеонтологической летописи, не отражающей детали

постепенного видообразования и потому недостаточной для вывода о стабилизации вида.

Принцип Гаузе – два *вида* не могут сосуществовать, если они зависят от одного и того же лимитирующего их ресурса. Обращает на себя внимание определение «лимитирующий», ибо только те ресурсы (факторы), которые лимитируют (ограничивают) рост *популяции*, могут вызвать *конкуренцию*. Нелимитирующие ресурсы, такие как атмосферный кислород, имеются в изобилии, и их использование одним организмом не приводит к недостатку или недоступности для других.

Можно этот принцип сформулировать иначе – если два конкурирующих вида сосуществуют в стабильных условиях, то это происходит благодаря тому, что они занимают разные экологические ниши.

Принцип (закон) Харди-Вайнберга – при отсутствии внешнего давления какого-либо фактора частоты *генов* в бесконечно большой панмиктической (см. *Панмиксия*) *популяции* стабилизируются в течение одной смены поколений, т.е. остаются постоянными. Отсюда следует, что в результате *мутаций* во всех популяциях имеется наследственная неоднородность, создающая генетические предпосылки *изменчивости* как основы для *естественного отбора*. Совокупность изменчивости и естественного отбора составляет процесс *эволюции*.

Прогресс в живой природе – совершенствование и усложнение организации в процессе *эволюции*. Биологический прогресс – результат успеха данной группы в борьбе за существование (повышение численности *особей*, расширение *ареала*, распадение на соподчинённые систематические группы); морфофизиологический прогресс – эволюция по пути усложнения и совершенствования организации.

Продолжительность существования вида – время от возникновения *вида*, до полного вымирания его представителей. Минимальный срок

продолжительности существования вида – 20-50 тыс. лет, максимальный до 50 млн. лет. Средняя продолжительность существования видов птиц – 2 млн. лет, млекопитающих – 800 тыс. лет, предковых форм человека от архантропов до неандертальцев – 200-500 тыс. лет.

Происхождение жизни. Основой научных представлений о происхождении жизни явилась гипотеза А. И. Опарина и Дж. Холдейна (1924, 1929 гг.), рассматривающая возникновение жизни как результат длительной *эволюции* углеродных соединений.

В процессе становления жизни выделяют четыре этапа: 1) синтез низкомолекулярных органических соединений из газов первичной атмосферы; 2) полимеризация мономеров с образованием цепей белков и нуклеиновых кислот; 3) образование систем органических веществ, отделённых от внешней среды мембранами; 4) возникновение простейших клеток, обладающих свойствами живого, в т.ч. репродуктивным аппаратом, способным передавать дочерним клеткам все химические и метаболические свойства родительских клеток. Первые три этапа – химическая эволюция, с четвёртого начинается биологическая эволюция.

По данным современной науки возраст Земли оценивается в 4,6 млрд. лет, а первые признаки жизни на ней появились около 3,8 млрд. лет назад. Уже на стадии формирования протоклеток (пробионтов), вероятно, имел место отбор, в результате которого сохранились соединения, наиболее пригодные для выполнения биологических функций. Эволюция пробионтов завершилась появлением примитивных организмов, обладающих генетическим и белоксинтезирующим аппаратами и наследуемым обменом веществ. Первые живые организмы были гетеротрофами, питавшиеся абиогенными органическими молекулами. В дальнейшем происходило уменьшение концентрации свободного органического вещества в окружающей среде и преимущество получили организмы способные синтезировать органические соединения из неорганических, что привело, вероятно около 2 млрд. лет назад, к возникновению первых

фотосинтезирующих клеток (типа цианобактерий). Поскольку при синтезе органических соединений выделяется кислород, состав атмосферы изменился. Таким образом, жизнь, возникшая на Земле, изменила те условия, которые сделали возможным её появление.

Прокариоты – надцарство, в котором объединены организмы, размножающиеся делением и характеризующиеся отсутствием в клетках настоящего ядра с оболочкой, отделяющей его от цитоплазмы. К прокариотам относятся бактерии, актиномицеты, сине-зелёные водоросли.

Промискуитет – форма половых отношений у животных, при которой за один сезон размножения осуществляется беспорядочное спаривание с разными партнёрами. Соответствует понятию *панмиксия* в популяционной генетике.

Процесс мутационный – возникновение спонтанных *мутаций* и их комбинаций при скрещивании, вызывающее наследственные изменения в *популяциях*. Мутационный процесс служит поставщиком начального эволюционного материала как резерва наследственной *изменчивости* и потому является одним из факторов *эволюции* (см. *Элементарные факторы эволюции*).

Р

Радиобиология – наука о действии всех видов ионизирующих излучений на живые организмы и их сообщества.

Радиус индивидуальной активности – максимальное расстояние, которое может преодолеть *особь* данного *вида* в течение жизни, т. е. это показатель подвижности. От степени подвижности в значительной степени зависит величина *ареала популяции* и возможность обмена *генами* между популяциями вида. Если радиус индивидуальной активности невелик, величина популяционного ареала обычно тоже невелика; у организмов с большим радиусом индивидуальной активности и популяционные ареалы обширны. У растений радиус индивидуальной активности определяется расстоянием, на которое могут распространяться пыльца, семена или вегетативные части, способные дать начало новому растению. Радиус индивидуальной активности разных видов колеблется в больших пределах. Так, у виноградной улитки он равен нескольким десяткам метров, у песца нескольким сотням километров, у ондатры нескольким сотням метров, а у северного оленя более сотни километров. У дуба пыльца может преодолевать несколько сот метров.

Размножение – присущее всем организмам свойство воспроизведения себе подобных, обеспечивающее непрерывность и преемственность жизни. При *вегетативном размножении* от организма отделяется его часть, дающая новую *особь*, при половом формировании организма происходит из сливающихся половых клеток.

Размножение половое – развитие новой *особи*, как правило, из *зиготы*, образующейся от слияния женской и мужской половых клеток (оплодотворения). Размножение половое характерно для всех *эукариот*. Поскольку каждая особь несёт в себе различные наследственные задатки, слияние *гамет* приводит к обогащению генетического материала дочернего

организма и более равномерному распределению его внутри *популяции*. Каждая гамета имеет *гаплоидный* набор *хромосом*, при оплодотворении происходит удвоение числа хромосом, т. е. образуется их *диплоидный* набор.

Разновидность (varietes) – внутривидовая *таксономическая категория* в ботанической номенклатуре, занимающая положение ниже *подвида* и выше формы. *Особь* разновидности отличаются от типичных особей вида слабо наследуемыми второстепенными признаками. Группа особей, которой присваивается ранг разновидности, не имеет чётко ограниченного *ареала*.

Расширение функций – приобретение органом или другой структурой организма в ходе *эволюции* новых функций с сохранением уже имеющейся. Примеры: у двустворчатых моллюсков жаберная полость приобрела ещё и функцию выводковой камеры; брюшные плавники акул – функцию копулятивных органов; кровеносная система гомойотермных животных принимает участие в терморегуляции. Расширение функций играет важную роль в прогрессивной эволюции организмов.

Регресс – упрощение организмов в процессе *эволюции*. Различают: биологический регресс – эволюционный упадок данной группы организмов, которая не смогла приспособиться к изменениям условий внешней среды или не выдержала *конкуренции* с другими. Биологический регресс характеризуется уменьшением численности *особей*, сужением *ареала таксона*, уменьшением числа подчинённых групп и может привести к вымиранию группы; морфофизиологический регресс – общая дегенерация, - упрощение организации в ходе эволюции группы (утрата ряда функций и выполнявших их органов). Морфофизиологический регресс – один из путей достижения биологического *прогресса*. Так, морфофизиологический регресс претерпели оболочники при переходе от активного к прикреплённому образу жизни, плоские черви приспособившиеся к эндопаразитизму.

Редукция – недоразвитие или полное исчезновение органа, нормально развитого у предков (филогенетическая редукция) или на ранних стадиях индивидуального развития (онтогенетическая редукция).

Рекапитуляция – повторение признаков далёких предков в эмбриогенезе современных организмов. На ранних стадиях развития повторяются черты строения более отдалённых предков, на более поздних стадиях развития – более близких или более родственных современных форм. Так, зародыш человека на ранних стадиях развития похож на зародыша рыб и амфибий, на более поздних стадиях развития – на зародышей других млекопитающих, на самых поздних стадиях – на плод человекообразных обезьян.

Принцип рекапитуляции не ограничивается морфологическими изменениями. Зародыш птиц на ранних стадиях развития выделяет аммиак, на более поздних – мочевины, на последних стадиях – мочевую кислоту, т. е. повторяется (рекапитуляция) *эволюция* продуктов обмена пуринов, выводимых из организма. У некоторых рептилий и птиц конечный продукт такого обмена – мочева кислота, у земноводных и большинства рыб – мочевины, у беспозвоночных – аммиак.

Описанная закономерность – основа *биогенетического закона*.

Рекомбинация – перераспределение генетического материала родителей в потомстве, приводящее к наследственной комбинативной *изменчивости* живых организмов, важной при эволюционных преобразованиях. Для осуществления рекомбинации у *эукариот* существует половой процесс, у *прокариот* – конъюгация, трансформация и трансдукция.

Реликты – *виды* и другие *таксоны* растений и животных сохранившиеся до наших дней от исчезнувших, широко распространённых в прошлом *флор* и *фаун* или таксонов, а также виды, обитающие изолированно вне области своего современного распространения. В первом случае вид (или иной таксон) является реликтом на всём протяжении своего *ареала*, во втором – только в его изолированной части. Характеризуя реликты,

называют их возраст. Так, новозеландская гаттерия – триасовый, латимерия – девонский, гинкго, секвойя, некоторые жужулицы – третичные, а карликовая берёза - ледниковый реликты. Реликтом ледниковой эпохи является заяц-беляк в Альпах, где есть обособленный от основного ареала участок его обитания, в основной части ареала он таковым не может считаться. Сохранение таких видов неизменными возможно при стабильности окружающей среды и поддержании характерной организации связей со средой. Изучение реликтовых форм позволяет строить обоснованные предположения об облике давно исчезнувших групп, их образе жизни, условиях, существовавших миллионы лет назад.

Репликация (редупликация) – процесс самовоспроизведения макромолекул нуклеиновых кислот, обеспечивающий точное копирование генетической информации и передачу её от поколения к поколению.

Рецессивность – форма взаимоотношений двух аллельных *генов* у *гетерозиготной особи*, при которой один из них – рецессивный – оказывает меньшее влияние на соответствующие признаки (фенотипические проявления) особи, чем другой – *доминантный*. Рецессивные *аллели* обозначаются строчными буквами *a, в, с*, и т. д.

Рибонуклеиновые кислоты (РНК) – высокомолекулярные органические соединения; тип нуклеиновых кислот. В клетках всех живых организмов участвуют в реализации генетической информации. Имеется три основных вида РНК: матричные, или информационные, транспортные и рибосомальные.

РНК – см. *Рибонуклеиновые кислоты*.

Род (genus) – надвидовая *таксономическая категория*, объединяющая близкородственные *виды*. Например, разные виды зайцев – беляк, русак, толай объединяются в род зайцев – *Lepus*, разные виды медведей – бурый, белогрудый, барибал, белый в род медведей – *Ursus*, разные виды берёзы - повислая, каменная и др. в род берёза – *Betula*.

Родословное древо – изображение хода *филогенеза* и родственных связей внутри любой таксономической группы организмов или всего органического мира в виде дерева, в основании которого помещены предковые формы, а на разветвлениях ствола – потомки. Родословное древо можно построить лишь при условии признания *монофилии* как основного *принципа эволюции* органического мира.

Рождаемость – скорость процесса появления новых *особей* в *популяции* животных за счёт *размножения*. Оценивают рождаемость в расчёте на одну особь, пару или одну самку за единицу времени; или числом родившихся в популяции за единицу времени (чаще за год) на 100 или 1000 особей. Рождаемость тем выше, чем больше доля особей, принимающих участие в размножении, чем больше величина выводка, чем чаще повторяются циклы размножения. Различают потенциальную и реальную рождаемость.

Рудиментарные органы – недоразвитые органы, лишённые каких-либо важных частей по сравнению с *гомологичными* структурами близких форм. Примеры: небольшие косточки в толще туловищной мускулатуры – рудименты таза у китообразных. Это подтверждение факта происхождения китов и дельфинов от наземных четвероногих предков с развитыми задними конечностями; у человека рудиментарными являются ушные мышцы и мускулатура, поднимающая волосяные фолликулы.

Руководящие ископаемые (руководящие формы) – остатки вымерших организмов, наиболее типичные для осадочных толщ определённого геологического возраста. Используются для сопоставления (корреляции) возраста осадочных отложений различных регионов. Важнейшие руководящие ископаемые при корреляции морских отложений – фораминиферы, археоциаты, плеченогие, трилобиты, аммоноидеи, белемниты, граптолиты и др.; континентальных отложений – высшие растения, в т. ч. их споры и пыльца, двустворчатые моллюски, остракоды, земноводные, пресмыкающиеся, млекопитающие.

С

Сальтации – внезапные скачкообразные преобразования организмов, якобы приводящие к появлению новых крупных *таксонов* (*отряд, класс, тип*). Представление о сальтациях отстаивали сторонники *неокатастрофизма* и *мутационизма*, которые считали, что сальтации (макромутации) являются главным фактором *макроэволюции*. Современные исследования показали, что появление жизнеспособных и плодовитых, с повышенной конкурентоспособностью макромутаций животных маловероятно. У растений крупные мутации часто оказываются вполне жизнеспособными. Однако любая крупная *адаптация* – продукт исторического развития и формируется *отбором, мутации* (сальтации в т. ч.) служат лишь исходным материалом для него.

Сальтационизм – в *эволюционной теории* – представление о скачкообразном ходе *эволюции*. См. *Градуализм*.

Селекция – выведение новых штаммов микроорганизмов, сортов растений и пород животных, а также изучение и разработка принципов и методов этого процесса.

Семейство (famile) – таксономическая категория в биологической *систематике*, объединяющая близкие *роды*, имеющие общее происхождение. Например, семейство буковых – Fagaceae образуют роды: бук - Fagus, каштан - Castanea, дуб - Quercus; семейство беличьих - Sciuridae - белки - Sciurus, сурки - Marmota, суслики - Citellus, бурундуки - Tamias. Латинские названия семейств животных заканчиваются на *idae*, растений на *aceae*.

Синийкия – квартирантство, разновидность *комменсализма*, - вид комменсал обитает в жилище животного-хозяина. Комменсал для хозяина безразличен.

Симбиогенез – гипотеза о происхождении организмов путём *симбиоза*. Современные исследователи считают, что некоторые клеточные структуры *эукариот* возникли не путём внутриклеточной дифференцировки, а в результате серии симбиозов, т. е. эукариотная клетка – симбиотический организм. Есть учёные, которые считают симбиогенез основным путём происхождения четырёх основных царств живой природы. В целом проблема симбиогенеза остаётся спорной.

Симбиоз – различные формы сожительства двух организмов разных *видов*. Симбиоз возникает на основе трофических отношений – один из партнёров питается остатками пищи, продуктами пищеварения, тканями другого; пространственных отношений – один поселяется на поверхности или внутри другого, использует его норы и т. п. По характеру отношений между партнёрами выделяют следующие типы симбиоза: *комменсализм, паразитизм, мутуализм*.

Симпатрическое распространение организмов – распространение двух или нескольких близких *видов* на одной и той же территории; противопоставляется *аллопатрическому распространению*. Симпатрическое распространение даже самых близких и морфологически трудно различимых форм, при отсутствии скрещивания в природных условиях (т.е. репродуктивно изолированных), как правило, служит надёжным признаком их видовой самостоятельности.

Симпатрия, симпатричность – способ *видообразования*, при котором новые *виды* возникают из *популяций* с сильно перекрывающимися или совпадающими *ареалами*. Симпатрия возможна лишь в тех случаях, когда две формы сосуществуют в пределах общего ареала или его части и не смешиваются, т.е. при наличии каких-либо форм биологической *изоляции*.

Синтетическая теория эволюции – возникла в результате объединения на базе *дарвинизма*: генетико-экологического изучения

структуры *популяции*, экспериментального и математического изучения борьбы за существование и *естественного отбора*, данных экспериментальной и теоретической *генетики*, развития теории *вида*. Своё название синтетическая теория *эволюции* получила от опубликованной в 1942 году книги Дж. Хаксли «Эволюция: современный синтез», а основополагающим трудом, положившим начало разработке теории можно считать книгу интернационального коллектива авторов «Новая систематика». В его создании принимали участие 23 учёных из 5 стран (Англия, США, Новая Зеландия, СССР, Германия). Среди авторов такие выдающиеся учёные как Н.В. Тимофеев-Ресовский, С. Дарлингтон, Меллер, Н.И. Вавилов, Ф. Добржанский.

Основные положения (постулаты) синтетической теории эволюции (по Н.Н. Воронцову).

1. Материалом для эволюции служат, как правило, очень мелкие, но дискретные изменения *наследственности* – *мутации*. Мутационная *изменчивость* – поставщик материала для естественного отбора – носит случайный характер.

2. Основным или даже единственным движущим фактором эволюции является естественный отбор, основанный на отборе случайных и мелких мутаций.

3. Наименьшая эволюционирующая единица – популяция, а не *особь*.

4. Эволюция носит дивергентный характер, т.е. один *таксон* может стать предком нескольких дочерних таксонов, но каждый вид имеет единственный предковый тип.

5. Эволюция носит постепенный и длительный характер.

6. Вид состоит из множества соподчинённых морфологически, физиологически и генетически отличных, но репродуктивно не изолированных единиц – *подвидов*, популяций.

7. Обмен *аллелями*, «поток *генов*» возможен лишь внутри вида. Вид есть генетически целостная и замкнутая система. Целостность вида

обеспечивается возможностью скрещивания и потоком генов между разными популяциями вида. Замкнутость вида (не всегда абсолютная) обеспечивается сложной системой барьеров, изолирующих механизмов эволюции, препятствующих обмену генами между *генофондами* разных видов.

8. Поскольку критерием биологического вида является его репродуктивная обособленность, этот критерий вида не применим к формам без полового размножения, поэтому за рамками концепции биологического вида синтетической теории эволюции оказались множество видов *прокариот*, низших *эукариот* и некоторые формы высших *эукариот* вторично утративших половой процесс.

9. Любой реальный, а не сборный таксон имеет однокорневое, *монофилитическое* происхождение. Монофилитическое происхождение - обязательное условие самого права таксона на существование.

10. Исходя из всех перечисленных постулатов ясно, что эволюция непредсказуема, имеет не направленный к некоей конечной цели, т.е. не финалистический, характер.

Система организмов. Всё многообразие организмов, которых не менее 2 млн. видов, изучает *систематика*. Современная систематика стремится к созданию эволюционной, или филогенетической системы на всех таксономических уровнях от подвидового до *классов, типов (отделов)* и царств. Общепринятая система организмов пока не создана, поэтому и число царств и более мелких *таксонов* у разных авторов неодинаково. Примером современной системы организмов может быть приведённая ниже.

А. Надцарство Доядерные организмы, или Прокариоты (Procaryota)

I. Царство Бактерии (Bacteriobiota, Bacteria)

1. Подцарство Бактерии (Bacteriobionta)

II. Царство Археобактерии (Archaeobacteria, Archaeobacteriobiota)

Б. Надцарство Ядерные организмы, или Эукариоты (Eucaryota)

I. Царство Животные (Animalia, Zoobiota)

1. Подцарство Простейшие (Protozoa, Protozoobionta)
 2. Подцарство Многоклеточные (Metazoa, Metazoobionta)
- II. Царство Грибы (Fungi, Mycobiota)
- III. Царство Растения (Vegetabilia, Phytobiota или Plantae)
1. Подцарство Багрянки (Rhodobionta)
 2. Подцарство Настоящие водоросли (Phycobionta)
 3. Подцарство Высшие растения (Embryobionta)

Систематика – раздел биологии, занимающийся описанием и обозначением всех организмов, а также их классификацией. Главным направлением в развитии систематики является *эволюционное*, которое стремится точно и полно отразить в естественной (*филогенетической*) системе генеалогические (родственные) отношения, существующие в природе.

Смена функций – один из способов преобразования органов в *эволюции*, при котором одна из второстепенных функций органа под влиянием изменения отношений организма и внешней среды становится более важной, чем прежняя главная функция. При этом изменяется и направление эволюционных преобразований органа, т. к. *естественный отбор* совершенствует структуру органа по отношению к его главной функции. Пример: подъязычная дуга висцерального черепа последовательно сменяла следующие функции – защита и опора соответствующей части глотки и пары жабер у предков рыб, участие в механизме вентиляции жабер у низших рыб, опора для жаберной крышки у костных рыб, передача звуковых колебаний и глотание у наземных позвоночных.

Смертность – интенсивность процесса гибели *особей* в *популяции*. Смертность выражается числом особей умерших (погибших) за определённый период на некоторой территории или акватории по отношению к 100 или 1000 особям.

Социал-дарвинизм – идейное течение в социологии конца 19 – начала 20 вв., объяснявшее причины исторического развития общества биологическими законами *борьбы за существование* и *естественным отбором*. Социал-дарвинизм – направление в социологии и к *эволюционной теории* не имеет отношения, а созвучен с нею только по названию.

Специализация – направление *эволюции* группы, выражающееся в приспособлении её к очень узким условиям существования, крайний вариант *аллогенеза*.

Стабилизирующий отбор – одна из форм *естественного отбора*, благоприятствующая сохранению в *популяции* сложившихся в данных условиях признаков, которые становятся преобладающими. Стабилизирующий отбор действует против проявления *изменчивости*, т.е. охраняет сложившуюся норму. Наблюдается при длительном сохранении постоянных условий среды.

Субституция органов – замещение в ходе *эволюции* одного органа другим, занимающим сходное положение в организме и выполняющим биологически равноценную функцию. Замещаемый орган при этом редуцируется, а замещающий прогрессивно развивается. Так, у хордовых осевой скелет – хорда – замещается сначала хрящевым, затем костным позвоночником.

Субституция функций – утрата в ходе *эволюции* одной из функций и замещение её другой, биологически равноценной. При этом орган, выполнявший утраченную функцию, редуцируется, а замещающую функцию выполняет другой орган. Так, перемещение с помощью ног (хождение) у змей замещено ползанием (перемещением с помощью изгибания позвоночника); дыхание с помощью жабер у наземных позвоночных замещено газообменом в лёгких.

Т

Таксон – группа организмов, связанных той или иной степенью родства и достаточно обособленная, чтобы ей можно было присвоить *таксономическую категорию* того или иного ранга – *вид, род, семейство, отряд* и т.п. Таксоны всегда подразумевают конкретные биологические объекты и тем отличаются от таксономической категории. Понятия вид, род, семейство и т.д. не являются таксонами, но конкретный вид (косуля сибирская, семейство оленей) – таксоны.

Таксономическая категория (систематическая категория) – понятие, принимаемое в *систематике* для обозначения соподчинённых групп растений и животных, отличающихся различной степенью родства. Таксономические категории разного уровня – *вид, род, семейство* и т.д. – присваиваются конкретным обособленным группам организмов – *таксонам*. Таксономические категории имеют в виду не реальные организмы, а определённый ранг классификации, ступени иерархии. Семейство – таксономическая категория, семейство оленей – таксон.

Темпы эволюции – понятие, определяющее скорость эволюционного процесса. Различают два подхода к определению темпов *эволюции* организмов: по изменению отдельных органов или структур и по возникновению новых *видов, родов* и других систематических групп. В первом случае темпы эволюции измеряются изменением средних величин признаков, например в «дарвинах». Во втором случае темпы эволюции измеряются либо числом поколений, необходимых для возникновения новой формы, либо числом лет (обычно млн. лет), либо числом новых систематических групп, возникших за единицу времени. Темпы эволюции могут варьировать в разных группах организмов в широких пределах.

Тип (Phylum) – одна из высших *таксономических категорий* в *систематике* животных. Объединяет родственные *классы*. Животные,

относящиеся к одному типу, характеризуются единым планом строения. Количество типов не является общепринятым и по разным взглядам составляет от 10 до 33.

В систематике растений типу соответствует *отдел*.

Тихогенез – *эволюция* организмов, основанная на случайных изменениях. Сторонники этой концепции считают, что эволюция обладает изначальной направленностью. Противопоставляется *дарвинизму*, который направленность эволюционного процесса объясняет деятельностью *естественного отбора*. См. *Номогенез, Ортогенез*.

Трансформизм – система представлений естествоиспытателей 17-19 вв. об исторической *изменчивости* (трансформации) организмов, предшествовавшая *эволюционному учению*. Противопоставляется *креационизму*.

У

Убиквисты – *виды* растений и животных с особенно широкой *экологической валентностью* и поэтому способные существовать в самых разнообразных условиях. Например, волк обитает в тундре, тайге, широколиственных лесах, степях, пустынях, горах.

Уровни организации жизни. Существует несколько взглядов на выделение уровней живого, отличающихся дробностью членения. Самый простой – выделение четырёх уровней организации жизни – молекулярно-генетического, организменного, популяционно-видового и биогеоценотического.

Основные уровни живого и их элементарные единицы.

Уровень	Элементарная единица
Молекулярно-генетический	Ген
Организменный	Организм, особь
Популяционно-видовой	Популяция
Биогеоценотический	Биогеоценоз

Условия существования – комплекс условий, обеспечивающих нормальную жизнедеятельность организма, - успешное развитие, рост, выживание, размножение (доступные запасы веществ, обеспечивающих метаболизм, благоприятные температурные и радиационные условия, плотность и давление среды, условия для удаления или нейтрализации продуктов метаболизма).

Ф

Фагоцителлы теория – исходной формой многоклеточных является гипотетическое животное – фагоцителла (паренхимелла), состоящая из слоя поверхностных клеток – эктодермы и внутренней клеточной массы – паренхимы. Автор теории И.И. Мечников.

Факторы среды (экологические факторы) – элементы среды, оказывающие влияние на организм. Факторы среды делятся на абиотические, биотические, антропогенные (антропогенные).

Фауна – исторически сложившаяся совокупность *видов* животных, обитающих на определённой территории (акватории). Изучением фауны занимается фаунистика – раздел зоогеографии.

Фен – дискретный, генетически обусловленный признак.

Фенетика – раздел биологии, изучающий появление и распределение *фенов*. С помощью методов фенетики можно выделить границы *популяций* и их групп, изучать структуру популяций, реконструировать *филогенез* видовых форм.

Фенотип – совокупность всех признаков и свойств *особи*, формирующихся в процессе взаимодействия её генетической структуры (*генотипа*) с внешней средой. В процессе *микроэволюции* отбор идёт по фенотипу особей. При наличии в *популяции* особей разного *генотипа* отбор по фенотипу приводит опосредованно к отбору по генотипу.

Фертильность – способность зрелого организма производить потомство.

Филетическая эволюция – *эволюция* группы организмов, характеризующаяся прогрессирующим приспособлением *особей* последовательных поколений под воздействием направленного (*движущего*)

отбора. При филетической эволюции не происходит обособления дочерних видов (*дивергенции*). В результате филетической эволюции возникает единственная неветвящаяся филетическая линия – непрерывный ряд видов, каждый из которых является потомком предшествующего вида и предком последующего.

Филогенез – историческое развитие мира живых организмов, как в целом, так и отдельных *таксономических групп*: царств, типов, классов, отрядов, семейств, родов, видов. Филогенез большинства групп имеет характер *адаптивной радиации*. Основная движущая сила, определяющая адаптивный характер, филогенетических преобразований организмов – *естественный отбор*. Любые филогенетические преобразования происходят путём перестройки *онтогенезов* особей. Таким образом, филогенез представляет собой преемственный ряд онтогенезов последовательных поколений.

Филум – определённый отрезок *филогенеза* данной группы, часть древа жизни.

Филэмбриогенез – эволюционное изменение хода индивидуального развития организмов. Основное положение учения о филэмбриогенезе – онтогенетические изменения первичны, филогенетические – вторичны.

Различают три способа филэмбриогенеза: *анаболию*, *девиацию*, *архаллаксис*. Посредством разных способов филэмбриогенеза может происходить как усложнение, так и упрощение строения и функций организмов.

Финализм – эволюционная концепция, утверждающая существование строго определённого характера *эволюции* группы, направленного к определённой цели.

Флора – исторически сложившаяся совокупность *видов* растений, произрастающих на данной территории. Исследование флоры – предмет

раздела ботаники – флористики, главная задача которой – выяснение видового состава, составление списков видов того или иного региона.

Фратрия – отрезок *филогенеза*, эквивалентный *виду* в неонтологии

Х

Хорологическая структура популяции – пространственная структура; распределение *особей* по территории (акватории) занятой *популяцией*. Зависит от распределения экологических условий (равномерное, мозаичное) и образа жизни (одиночный, одиночно-семейный, стадный, колониальный). Формирование той или иной пространственной структуры популяции направлено на разрешение двух задач – рассредоточение особей по территории во избежание *конкуренции* между ними и обеспечение возможности необходимых для поддержания целостности популяции контактов.

Хромосомная теория наследственности – учение о локализации наследственных факторов в *хромосомах* клеток. Утверждает, что преемственность свойств организмов в ряду поколений определяется преемственностью их хромосом.

Хромосомы – структурные элементы ядра клетки, содержащие *ДНК*, в которой заключена наследственная информация организма. В хромосомах в линейном порядке расположены *гены*. Самоудвоение и закономерное распределение хромосом по дочерним клеткам при клеточном делении обеспечивает передачу наследственных свойств организма от поколения к поколению.

Ц

Царство (regnum) – самая высокая *таксономическая категория* в системе организмов, официально признаваемая Международными кодексами ботанической и зоологической номенклатуры и номенклатуры бактерий. Наиболее распространённая точка зрения – существование следующих царств: архебактерии, бактерии, грибы, растения, животные. См. *Система организмов*.

Целесообразность в живой природе – приспособленность организмов к *условиям существования* и согласованность работы различных органов в целостном организме. По *Ч. Дарвину* целесообразность – результат действия *естественного отбора*.

Ценогенез – приспособление организма к специфическим условиям эмбрионального или личиночного развития. Примеры: новообразования – амнион, хорион, аллантоис, желточный мешок и т.п. временные зародышевые органы.

Центр происхождения – территория, в пределах которой возник *вид (род, семейство)* и с которой он затем расселился, заняв более обширный *ареал*. Обычно центр происхождения характеризуется наибольшим разнообразием форм – большим числом видов в пределах ареала рода, подвидов в пределах ареала вида и т.д. Так, центр происхождения рода *Lacerta* (ящерицы) – Средиземноморье, где встречается наибольшее число видов этого *таксона*.

Э

Эволюционное учение, теория эволюции – наука, изучающая общие закономерности и движущие силы исторического развития жизни. Поскольку основополагающими для эволюционного учения являются труды Ч. Дарвина, это учение часто по праву называется *дарвинизмом*. Эволюционное учение служит теоретической, методологической основой биологии. См. *Синтетическая теория эволюции*.

Эволюция – см. *Биологическая эволюция*.

Экзогенные факторы (факторы не зависящие от плотности популяции) – факторы, являющиеся внешними по отношению к *популяции* и оказывающие влияние на динамику её численности, причём это влияние одинаково сказывается на популяциях с разной плотностью. К экзогенным относятся все абиотические (температура, влажность, осадки и т.п.) и некоторые биотические факторы (обеспеченность пищей, враги, конкуренты).

Разделение факторов на зависящие от плотности и не зависящие от плотности некоторым образом условно. Так, некоторые авторы относят пищу к факторам, зависящим от плотности, на том основании, что при неизменном её количестве обеспеченность каждой *особи* тем меньше, чем выше численность их.

Экологическая валентность (экологическая пластичность, бионтность) – способность *вида* существовать при больших или меньших колебаниях данного фактора или совокупности факторов, т.е. степень приспособляемости вида к условиям среды. Количественно экологическая валентность выражается диапазоном изменений среды, в пределах которых данный вид сохраняет жизнедеятельность. Виды, обладающие широкой экологической валентностью к комплексу факторов, называются эврибионтами (эврибионтными), виды, имеющие малую приспособленность

– стенобионтами (стенобионтными). Различаются виды и по широте экологической валентности в отношении к отдельным факторам – стенотермные и эвритермные (по отношению к температуре), стеногалинные и эвригалинные (по отношению к солёности воды), стенобатные и эврибатные (по отношению к давлению), стенофотные и эврифотные (к свету) и т.п. Конечно, самочувствие организма во всём диапазоне колебаний того или иного фактора неодинаково. Существует наиболее благоприятная дозировка данного фактора – зона оптимума, вблизи же пределов выносливости организма располагаются две зоны пессимума. Зона оптимума – это зона, в которой организм затрачивает минимальное количество энергии на *адаптацию*; в ней вид имеет наибольшую *жизнеспособность*. В зонах пессимума затраты на адаптацию постепенно нарастают, достигая максимума у точек, обозначающих пределы выносливости.

Экологическая ниша – место *вида* в природе, включающее не только положение его в пространстве, но и функциональную роль в *биогеоценозе* (трофические или иные связи и пр.), положение относительно абиотических факторов. Если станция – «адрес» организма, то экологическая ниша – это адрес плюс «профессия». Согласно *принципу Г. Ф. Гаузе* (закону конкурентного исключения), два вида не могут занимать одну и ту же экологическую нишу. Любые два вида с идентичными экологическими потребностями бывают разобщены в пространстве или во времени (занимают разные ярусы в лесу, ведут дневной или ночной образ жизни). При невозможности пространственно-временного разобщения один из видов занимает (вырабатывает) новую экологическую нишу или исчезает.

Поскольку вид сам вырабатывает экологическую нишу в составе *биоценоза*, она – свойство вида. Поэтому выражения «свободная экологическая ниша», «пустующая экологическая ниша» неправомерны. В отсутствие вида в биоценозе не может быть и его экологической ниши.

Экосистема – термин, используемый в качестве синонима понятия *биогеоценоз*. Согласно другому взгляду на соотношение этих терминов «экосистема» термин более многозначный, в частности, его можно употреблять по отношению к искусственным комплексам организмов и абиотических компонентов (аквариум, космический корабль) и к отдельным частям биогеоценоза (гниющий пенёк в лесу со всеми, населяющими его организмами). Экосистемы могут иметь произвольные границы – от капли воды до океана и *биосферы* в целом, в то время как биогеоценозы всегда занимают определённую территорию и имеют естественные границы.

Элементарные факторы эволюции – мутационный процесс (см. *Мутации*), популяционные волны (см. *Волны жизни, Волны популяционные*), *изоляция*.

Элиминация – гибель организмов вследствие влияния различных факторов внешней среды.

Эндемик – вид или другой *таксон*, обитающий только в данном регионе (эндемик континента, эндемик острова, эндемик озера). Эндемики – специфическая составная часть *флоры* и *фауны* региона. Развитию эндемизма способствует географическая *изоляция*, поэтому особенно много эндемиков на океанических островах, в горных районах, в изолированных водоёмах. Например, во флоре острова Святой Елены 85% видов – эндемики, во флоре Гавайских островов – 97%, в фауне и флоре оз. Байкал – 75%.

Эндогенные факторы (факторы, зависящие от плотности популяции, факторы автоматического регулирования) – внутривидовые факторы – *рождаемость, смертность*, изменения в возрастной и половой структуре *популяции* и т.п. Так, скорость роста популяции может уменьшаться по мере увеличения её плотности за счёт сокращения рождаемости, что отмечено как в лабораторных, так и в естественных условиях. У дрозофилы снижение рождаемости при

увеличении плотности является следствием конкуренции из-за пищи и мест яйцекладки. Увеличение числа мышей в клетках в эксперименте приводит к гибели зародышей в половых путях самок, даже в случае обилия пищи. Отмечено и увеличение смертности, сопровождающее рост численности.

Динамика численности популяции зависит как от эндогенных, так и от *экзогенных* факторов, но регулируется численность только эндогенными факторами, поэтому их и называют факторами автоматического регулирования.

Эпигенез – учение о развитии организма как о процессе полного новообразования, зависящего лишь от внешних или нематериальных факторов (см. *Преформизм*).

Эффективная величина популяции – число *особей* в популяции, принимающих участие в размножении. Эффективная величина популяции составляет от 60 до 85% взрослых особей популяции.

Эукариоты – *надцарство* высших организмов, ядра клеток которых обладают оболочкой, отделяющей их от протоплазмы. Надцарство эукариот включает три *царства*: грибы, растения и животные.

Часть II

Учёные-эволюционисты

Ламарк Жан Батист (1744 - 1829) – французский естествоиспытатель и философ. Широкую известность Ламарку принесли такие его труды как: трёхтомная «Флора Франции», в которой впервые был дан определитель, построенный по дихотомическому принципу, «Гидрогеология», где он подверг критике представление о создании Земли в библейские сроки и обратил внимание на древность Земли и жизни на ней. Всего же перу Ламарка принадлежат 14 томов ботанических сочинений, 13 томов сочинений в области метеорологии и геологии, 7 томов «Естественной истории беспозвоночных», «Система беспозвоночных».

Однако, главным вкладом в науку является опубликованная в 1809 г. двухтомная «Философия зоологии». В ней Ламарк изложил теорию *эволюции*, которая стала первой последовательно эволюционной теорией. По Ламарку *виды* изменяются и между ними имеются постепенные переходы, поэтому границы разделяющие виды трудно выделить. Наличие этих переходов доказывает, что виды изменяются постепенно, превращаясь в другие виды. Развитие природы начинается с образования простейших живых тел, затем происходит их усложнение. Классификация растений и животных должна отображать действительный порядок природы, т.е. процесс развития от низших форм к высшим. Ступенчатое (лестница существ) повышение организации Ламарк назвал градацией. Градация живых тел выражает собой порядок природы «насажденный верховным творцом всего сущего». Изменение организмов Ламарк объяснял при помощи двух законов (см. *Ламарка законы, Ламаркизм*).

Заслуга Ламарка в том, что он стал первым учёным, давшим научную формулировку эволюционной идеи в биологии. Основателем эволюционной теории в биологии его признают большинство современных учёных.

Кювье Жорж (1769 - 1832) – французский зоолог. Ему принадлежит ряд крупнейших работ в области систематической зоологии, сравнительной анатомии, палеонтологии, одним из создателей которой он является. Он

автор таких классических трудов как «Лекции по сравнительной анатомии» (1800-1805), «Животное царство» (1817), «Исследования над ископаемыми» (1812-1825). Важнейшим делом Кювье была сравнительная анатомия. Основная идея его в этой области – принцип соотношения частей, т.е. учение о том, что все части организма находятся в самой тесной связи друг с другом. Он создал учение о планах строения и теорию *типов*, согласно которой все классы животного *царства* группируются в небольшое число типов, для каждого из которых характерен свой собственный план строения. В отличие от современных воззрений, Кювье считал, что каждый тип представляет строго замкнутую систему, не связанную с другими. На основе разработанного им учения о корреляциях, Кювье восстанавливал облик черепа и скелета и давал реконструкцию внешнего облика *ископаемого животного*. Кювье первый сформулировал закон постепенного усовершенствования строения ископаемых животных, если подниматься от более древних пластов к новейшим. Он отмечает, что пресмыкающиеся появились гораздо раньше живородящих четвероногих, т.е. млекопитающих, а в ещё более древних слоях есть остатки лишь рыб и моллюсков. Эта последовательная смена различных фаун происходила по мнению Кювье благодаря громадным катастрофам, происходившим время от времени на земной поверхности. Существование катастроф он стремился доказать фактами и наблюдениями из области геологии. Такие катастрофы вели к полному исчезновению животного мира прошлых геологических эпох. Возобновлялся он затем без всякой связи с предыдущими. О повторных творениях животных Кювье не говорил, т.е. этот взгляд ему приписывается необоснованно, (см. *Катастроф теория*).

Хотя Кювье и отвергал принцип постепенного исторического развития и не признавал изменчивости видов, объективно он в значительной степени содействовал подготовке фактической базы эволюционной теории.

Сент-Илер Этьен Жоффруа (1772 - 1844) – крупный французский сравнительный анатом и морфолог. В истории развития эволюционной

концепции наибольшее значение приобрели его работы, посвящённые обоснованию представлений о единстве плана строения животных. Он пишет: «Природа создала всех живых существ по одному плану, тождественному в своей основе, но изменяющемуся на тысячу ладов во всех второстепенных частях». В одной из работ 1828 г. Сент-Илер высказывает мысль об эволюционном происхождении всех живых существ. Однако, к взглядам Ламарка он не примкнул и даже отмежевался от них, не принял он и теорию катастроф Кювье. Виды, по его мнению, исчезают не в результате внезапных катастроф, а потому, что их организация оказывается не в соответствии с изменившимися условиями и если они не в состоянии сами измениться под влиянием окружающей среды, они должны уступить своё место более приспособленным собратьям. Появление новых форм может, по Сент-Илеру, происходить и внезапным путём, благодаря воздействию изменённых условий среды на зародышей. Одним из доказательств такого пути *видообразования* он считал уродства, которые образуются благодаря влиянию ненормальных условий на зародыша. Он допускал, что подобным путём, т.е. путём резкого эмбрионального изменения, могла получиться птица из какой-нибудь рептилии. Идеи Ж. Сент-Илера могут расцениваться как очень важные предпосылки для разработки эволюционной теории. Некоторые учёные (Ю.А.Филипченко, например) считают, что взгляды Ж. Сент-Илера выстраиваются в эволюционную теорию, а его имя мы должны поставить рядом с именем Ламарка. Ж.Б. Ламарк и Ж. Сент-Илер – первые настоящие эволюционисты XIX века.

Бэр Карл Максимович (Карл Эрнст фон Бэр) (1792 - 1876) – один из крупнейших естествоиспытателей XIX века. Он занимался исследованиями в эмбриологии, ихтиологии, териологии, сравнительной анатомии, географии, этнографии, охотничьем деле, рыболовстве. Наибольшую же известность принесли Бэру труды по эмбриологии. В работе «История развития животных» (1828) дан сравнительный обзор эмбрионального развития всех наиболее важных групп позвоночных животных. Работа эта положила начало

современной эмбриологии и создала сравнительную эмбриологию, дающую возможность установить родство между различными животными формами. Результатом классических исследований Бэра явился закон, согласно которому зародыши высших животных напоминают не взрослые формы низших, а сходны лишь с их зародышами. Общие признаки большой группы животных закладываются у эмбриона раньше, чем специальные. В процессе эмбрионального развития из более общих форм образуются всё менее общие, пока, наконец, не появятся самые частные. Эмбрион, таким образом, всё больше отклоняется от общих форм к более специальным. Тем самым Бэр доказал, что последовательность закладки различных признаков у эмбриона в общих чертах соответствует последовательности появления этих признаков у предков данного животного. Закон Бэра мог явиться основой для установления родства между различными систематическими группами. Чем ближе родство, тем позднее в эмбриогенезе начинается расхождение систематических признаков. Значение этого открытия Бэра для эволюционной теории было очень велико, несмотря на то, что сам он признавал *эволюцию* лишь в ограниченной степени. Без работ Бэра не было возможно создание генеалогической классификации организмов. Эмбриология, вопреки взглядам её основоположника стала одним из основных доказательств факта эволюции органических форм. Большую часть жизни К. Бэр работал в России. В 1828 г. он был избран академиком Российской Академии Наук. Его работа здесь была чрезвычайно продуктивна. Этот российский период его жизни знаменуется исследованием природы огромной империи и заботой о библиотеке А.Н. Он совершил путешествие на Новую Землю, четыре раза работал на Каспии. После выхода на пенсию Бэр уехал на родину в Дерпт (Тарту), где и скончался.

Лайель Чарльз (1797 - 1875) – английский геолог, автор теории, опровергающей учение о катастрофах. В своей книге «Основы геологии» (1831-32 гг.) Лайель развил униформистские взгляды, согласно которым изменения земной коры всегда совершались и совершаются под влиянием

одних и тех же естественных агентов и законов (так называемый принцип актуализма). К естественным агентам относятся климат, вода, вулканические силы, органические факторы. Перечисленные агенты медленно и постепенно изменяют лик Земли. О каких-либо геологических катастрофах не может быть и речи. Под влиянием слабого, но продолжительного воздействия самых обычных агентов происходят изменения, связывающие соседние геологические эпохи переходными состояниями. Лайель показал эту непрерывность и преемственность и в отношении органического мира. Он отстаивал представление о последовательности вымирания *видов* и о создании новых, о том, что процесс этот продолжается непрерывно и теперь, а также происходил в течение бесконечного прошлого и должен продолжаться в будущем. И всё это – для приспособления к переменам, которые должны вечно продолжаться на Земле. Ч. Лайель не вскрыл причинной обусловленности смены форм во времени, но его учение сыграло очень большую роль в формировании эволюционных воззрений Ч. Дарвина, который называл Ч. Лайеля своим учителем.

Дарвин Чарльз Роберт (1809 - 1882) – английский естествоиспытатель, основоположник эволюционного учения. В 1831-36 гг. совершил кругосветное путешествие на корабле «Бигль». После путешествия опубликовал «Дневник изысканий» (1839), в нём он описал впервые многих южноамериканских и островных животных – грызунов, хищных птиц, галапагосских ящериц, черепах, вьюрков и др. Опубликовал три крупных работы по геологии, в частности, «Строение и распределение коралловых рифов» (1842), в которой описал разработанную им теорию происхождения коралловых рифов. Позднее вышла монография «Усоногие раки» (2 тома, 1851-54). Основным трудом Ч. Дарвина «Происхождение видов путём естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» вышел в свет в 1859 г. В этом труде Дарвин показал, что *виды* растений и животных не постоянны, а изменчивы, что существующие ныне виды произошли естественным путём от других видов, существовавших

ранее, что наблюдаемая в природе целесообразность создавалась и создаётся путём *естественного отбора* полезных для организма ненаправленных изменений. Этот труд стал фундаментом теории *эволюции*, получившей в дальнейшем название – «*дарвинизм*». В 1868 г. опубликован капитальный труд – «Изменение домашних животных и культурных растений» (2 тома), в котором подробно излагается учение об *искусственном отборе*, и приводятся многочисленные фактические доказательства эволюции органических форм. Теория эволюции получила дальнейшее развитие в книге «Происхождение человека и половой отбор». В этом труде Дарвин рассмотрел многочисленные доказательства животного происхождения человека. Несмотря на ожесточённую критику, теория Дарвина, где центральное место занимает *борьба за существование* и естественный отбор, завоевала признание благодаря тому, что концепция исторического развития живой природы лучше, чем представление о неизменности видов, объясняла наблюдаемые факты. Большую роль в признании теории Дарвина сыграла активная её пропаганда такими учёными как А. Уоллес и Т. Гексли в Великобритании; Э. Геккель и А. Вейсман в Германии; А. Грей в США; К.А. Тимирязев и М.А. Мензбир и др. в России.

Рулье Карл Францевич (1814 - 1858) – один из наиболее видных русских предшественников Дарвина. В 1840 г. он возглавил кафедру зоологии в Московском университете и здесь проявляет себя как прекрасный педагог, талантливый лектор, оригинальный мыслитель и исследователь. Рулье был противником идеи Кювье и сторонником Ж. Сент-Илера. Он убедительно защищал идеи трансформизма, отстаивал представление о едином плане строения животных, стоял на позиции исторической изменчивости органических форм. Своё представление об историческом развитии органического мира Рулье чётко сформулировал в публичных лекциях, а также в университетском курсе лекций. В природе – говорил он – нет покоя, нет застоя. животное находится под постоянным влиянием окружающего мира. Это доказывается географическим размещением

животных, перерождением по мере перемещения их из одних условий в другие, вымиранием их, одомашниванием и, наконец, миграцией.

Эти обоюдные отношения Рулье назвал «законом двойственности жизненных элементов, или законом общения животного с миром». Закону этому Рулье придаёт наиболее общее, мировое значение.

«Представить себе животное, как и всё действительно существующее, взятым отдельно от внешнего мира – есть величайший, даже невозможный парадокс», пишет он. Но наружные условия каждой местности меняются в разные времена, поэтому и *фауна* местности должна изменяться.

Очень интересны мысли Рулье о проблеме *вида*. В ряде работ он подчёркивает, что зоолога должна интересовать не *особь*, а вид. Он показывает недостаточность существующих критериев видов, основанных на их неизменности. Как морфологические, так и физиологические критерии вида недостаточны. Для правильного суждения они должны быть дополнены экологическими критериями. Большое внимание Рулье уделял вопросу об изменчивости видов. Он доказывает, что нет оснований считать виды неизменными.

Эволюционные идеи Рулье не носили характера общих и туманных представлений. Это была теория эволюции органического мира, оказавшая огромное влияние на формирование мировоззрения и направления работ его последователей. Недостатком этой теории явилось то, что в ней ещё не было представлений о *естественном отборе* как главном факторе эволюции.

Мендель Грегор Иоганн (1822 - 1884) – основоположник учения о *наследственности* (см. *Менделизм*). В 1856-63 гг. Мендель провёл обширные опыты по *гибридизации* 22 сортов гороха. Результаты этих опытов опубликованы в 1866 г.

Количественный учёт всех типов гибридов, а также вариационно-статистический подход позволили ему впервые обосновать и сформулировать закономерности свободного расхождения и комбинирования наследственных факторов. Эти закономерности получили название *Менделя*

законов. Открытия Менделя не получили признания при его жизни. Непонятая и забытая работа Менделя привлекла всеобщее внимание лишь в 1900 г. когда Х. де Фриз, К. Корренс и Э.Чермак почти одновременно на собственных опытах убедились в справедливости выводов Менделя. Вот как оценивал Н.И. Вавилов значение Менделя: «Учение Менделя и его дальнейшее развитие представляет одну из блестящих глав в современной биологии. Остававшееся почти полвека в тени, это учение в новых условиях осветило и продолжает освещать огромную область фактов; оно стимулировало беспредельное накопление фактического материала в биологии, в то же время оно привело к крупнейшим обобщениям, одинаково затрагивающим как растительность, так и животные организмы, в том числе и человека».

Мендель сыграл революционизирующую роль в биологии, доказав, что наследственные факторы имеют корпускулярную, дискретную природу, а их переход от поколения к поколению определяется вариационно-статистическими закономерностями. Эти новые принципы позволили преодолеть трудности, стоявшие перед *дарвинизмом* и разработать современное учение о процессах *микроэволюции*. Менделизм стал теоретической основой современных методов *селекции* организмов.

Уоллес Альфред (1823 - 1913) – английский зоолог и биогеограф. В 1848–1852 гг. совершил путешествие в долину Амазонки, а в 1854-1862 гг. на Малайский архипелаг. В результате кораблекрушения все коллекции и дневники первой экспедиции пропали. Результаты второй экспедиции нашли отражение в книге «Малайский архипелаг – страна орангутанга и райской птицы». По возвращении с Малайского архипелага Уоллес занялся разработкой целого ряда вопросов общебиологического характера. В небольшой статье «О стремлении разновидностей бесконечно удаляться от первоначального типа», напечатанной в 1858 г., он высказал те же мысли о происхождении *видов* благодаря *борьбе за существование* и *естественному отбору*, что и Дарвин. В связи с эволюционной теорией большой интерес

вызвал у Уоллеса вопрос о географическом распространении организмов. Этому вопросу посвящены три крупных труда: «Географическое распространение животных» (1876), «Тропическая природа» (1879) и «Островная жизнь» (1880). Представление об эволюционных взглядах Уоллеса дают две его книги «Естественный подбор» (1870) и «Дарвинизм» (1889). В предисловии к первой книге он отмечает, что пришёл к открытию борьбы за существование и того, что Дарвин назвал позже естественным подбором, совершенно независимо от него. Иначе говоря, Дарвин и Уоллес независимо друг от друга и одновременно увидели движущий фактор эволюции – естественный отбор. Примечательно, что это обстоятельство не стало поводом для споров о приоритете и т.п. Напротив, А. Уоллес в упомянутом предисловии пишет: «Я надеюсь, настоящее сочинение докажет, что я понял с самого же начала значение и важность открытого мною закона... Но здесь и кончаются мои права на первенство. Я всегда признавал и теперь сознаю, что Дарвин начал заниматься этим вопросом раньше меня, и исполнение трудной задачи – изложение происхождения видов – не выпало на мою долю. Давно уже я испытывал все силы и убедился, что их не хватило бы на эту трудную задачу». Нельзя не отметить, что в некоторых принципиальных вопросах Уоллес оказался даже «прогрессивнее» Дарвина. Так, известно, что Дарвин признавал наследование приобретённых свойств, т.е. стоял в этом отношении на той же точке зрения, что и Ламарк и др. В «Дарвинизме» Уоллес решительно отвергает такую возможность. В течение всей жизни А. Уоллес активно развивал дарвинизм и достиг в этом выдающихся успехов. К слову, сам термин «дарвинизм» ввёл в научный оборот А. Уоллес.

Гексли (Хаксли) Томас Генри (1825 - 1895) – английский естествоиспытатель, ближайший соратник Ч. Дарвина и популяризатор его учения. Проводил исследования в области зоологии, анатомии, палеонтологии, антропологии и эволюционной теории. Гексли доказал родственную связь между медузами и полипами (1849); обосновал

положение о единстве строения черепа позвоночных животных; установил общность происхождения пресмыкающихся и птиц и доказал, что птицы произошли от пресмыкающихся. После выхода книги Ч. Дарвина «Происхождение видов» (1859) стал доказывать животное происхождение человека. Изучив сравнительно-анатомические особенности строения тела человека и обезьяны, Гексли пришёл к выводу, что анатомические различия человека и высших обезьян – гориллы и шимпанзе, гораздо меньше тех различий, которые отделяют гориллу от низших обезьян. Гексли горячо отстаивал дарвинизм от нападков со стороны противников.

Северцов Николай Алексеевич (1827 - 1885) – зоогеограф, эколог, географ, один из русских предшественников Ч. Дарвина. Уже в 1855 году, задолго до появления трудов Дарвина, в своей монографии «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» он высказал ряд глубоко продуманных идей, во многом предваривших мысли великого английского натуралиста. Так Северцов высказывает мысли, что животное царство нужно рассматривать как дерево, ветви которого представляют различные типы. Большое внимание он уделяет «переходным формам». В частности, он считает «переходной формой» от беспозвоночных к позвоночным ланцетника. По Северцову, *видообразование* протекает в тесной связи с условиями среды и носит адаптивный характер. Под влиянием теории Дарвина, которую Северцов долго и тщательно изучал, он отказался от прежних представлений о прямом влиянии среды и стал одним из самых авторитетных русских приверженцев теории *естественного отбора*. Известно, что сам Дарвин признавал роль Северцова, как его последователя и ожидал от его исследований над видообразованием и возрастными изменениями птиц богатых результатов для своей теории.

Вейсман Август (1834 - 1914) – немецкий зоолог и теоретик эволюционного учения. В 60-х годах 19 столетия начал проводить теоретические исследования, посвящённые защите и развитию учения Ч.

Дарвина. Вейсман отвергал *ламаркизм*, справедливо утверждая, что вопрос о наследовании приобретённых признаков может быть решён только с помощью опыта. Он в частности экспериментально показал, что механические повреждения не наследуются. Вейсман разработал собственную теорию наследственности, назвав её теорией зародышевой плазмы (1892). *Зародышевая плазма*, по Вейсману, это наследственное вещество, заключённое в половых клетках и обуславливающее при развитии все свойства происходящих из этих клеток особей. Эта зародышевая плазма приурочена всегда к ядру и идентична с его наиболее важным веществом – хроматином, который во время деления принимает вид *хромосом*.

Зародышевая плазма содержится только в половых клетках и это обеспечивает её непрерывность. Главным фактором *эволюции* Вейсман считал *естественный отбор*. Взгляды А. Вейсмана неверны в деталях, но в принципе они предвосхитили современные представления о дискретности носителей наследственной информации и их связи с хромосомами.

Своё учение А. Вейсман назвал *неодарвинизмом*. В 40-х годах 20 в. в СССР оно было объявлено реакционным и антинаучным. В действительности это учение было дальнейшим развитием дарвиновской теории эволюции.

Геккель Эрнст (1834 - 1919) – немецкий биолог. Широко известны труды Геккеля по развитию и пропаганде *эволюционного учения*. На основе теории Ч. Дарвина о происхождении видов Геккель развил учение о закономерностях происхождения и развития живой природы, пытаясь проследить генеалогические отношения между различными группами живых существ (*филогенез*) и представить эти отношения в виде «родословного древа». Сформулировал теорию *гастреи*: происхождение многоклеточных животных от теоретического предка, напоминающего двухслойный зародыш – гастролу. Ключом к познанию филогенеза по Геккелю служит изучение *онтогенеза*. Связь между онтогенезом и филогенезом Геккель сформулировал в форме *биогенетического закона*. Наряду с признанием

естественного отбора признавал прямое приспособление организмов к условиям среды путём наследования приобретённых признаков.

Ковалевский Александр Онуфриевич (1840 - 1901) – русский биолог, один из основоположников эволюционной эмбриологии и физиологии. А. Ковалевский был зоологом, эмбриологом очень широкого профиля. Он исследовал индивидуальное развитие червей, членистоногих, голотурий, асцидий, ланцетника. Учение о зародышевых листках –эктодерме, энтодерме и мезодерме разработанное для позвоночных, было на основе тщательного анализа множества форм, распространено им на беспозвоночных. Этот вывод А. Ковалевского имел принципиальное значение, т.к. доказывал эволюционное родство беспозвоночных и позвоночных животных. Значение эволюционно-эмбриологического метода А. Ковалевский продемонстрировал на классических работах по выяснению систематического положения асцидий, считавшихся тогда беспозвоночными. Изучив эмбриональное развитие асцидий он обнаружил, что их свободноплавающая личинка, напоминающая по форме головастика, имеет хорду, нервную трубку, бокаловидный глаз, т.е. характеризуется типичными чертами организации хордового животного. Оболочников (к которым относится асцидия) со времён А. Ковалевского стали относить в качестве подтипа к хордовым. Работы А.О. Ковалевского, И.И. Мечникова, Э.Геккеля легли в основу возникшего в конце XIX в. так называемого филогенетического направления в эмбриологии, которое обогатило дарвиново *эволюционное учение*.

Ковалевский Владимир Онуфриевич (1842 - 1883) – русский палеонтолог, основатель эволюционной палеонтологии. В. Ковалевский доказал, что морфологические преобразования зависят от развития определённых функций, а развитие функций он связывал с изменениями условий существования. Ковалевский первым из палеонтологов широко применил *эволюционное учение* для решения проблем *филогенеза* позвоночных животных. В исследовании *эволюции* копытных Ковалевский

(1873) исходил из признания отбора как закономерного процесса, переводящего неопределённые (адаптивно ненаправленные) изменения признаков в адаптивные особенности организации. При этом направление отбора определяется в основном биотическими факторами. Введённое Ковалевским понятие адаптивной иррадиации (см. *Адаптивная радиация*) групп было основано на дарвиновских принципах отбора и дивергенции. На конкретном материале он убедительно продемонстрировал, что *дивергенция* действительно является способом возникновения многообразия форм животных. Изучение палеонтологической истории млекопитающих привело Ковалевского к выводу, что в их развитии были моменты «больших переломов» - быстрого развития относительно высокоорганизованных групп и внезапного исчезновения менее совершенных. Палеонтология, бывшая со времени Кювье прибежищем катастрофических и *креационистских* концепций, стала со времён В. Ковалевского эволюционной наукой.

По словам Л. Доло (1857 - 1931) – крупнейшего бельгийского палеонтолога, «... ни один палеонтолог не воплощает так полно современную эпоху палеонтологии, как гениальный... Владимир Ковалевский, друг бессмертного Дарвина».

Тимирязев Климент Аркадьевич (1843 - 1920) – естествоиспытатель-дарвинист, один из основоположников русской школы физиологов растений. Тимирязев – один из первых пропагандистов *дарвинизма* в России. эволюционное учение Дарвина он рассматривал как крупнейшее достижение науки XIX в. В 1865 г. выпустил книгу «Краткий очерк теории Дарвина», в 1882 г. – «Чарльз Дарвин и его учение». Творческую разработку учения Дарвина Тимирязев продолжил в опубликованной в 1922 г. работе «Исторический метод в биологии...». Здесь он с позиций дарвинизма, и в первую очередь учения о *естественном отборе* объяснил эволюцию фотосинтеза и универсальное распространение хлорофилла у автотрофов. Тимирязев неоднократно подчёркивал, что современные формы организмов – результат длительной приспособительной эволюции. Тимирязев по своим

взглядам был всю жизнь ортодоксальнейшим дарвинистом, он отрицательно относился ко всем отклонениям от «настоящего» дарвинизма.

Мечников Илья Ильич (1845 - 1916) – русский биолог, один из основоположников эволюционной эмбриологии, создатель фагоцитарной теории иммунитета. Предложил оригинальную теорию происхождения многоклеточных – теорию фагоцителлы. Согласно этой теории первичный многоклеточный организм представлял собой шаровидное скопление сходно устроенных клеток – аналог бластулы. Все клетки питаются. Клетки, захватившие пищу, теряют жгутик и мигрируют внутрь шаровидной колонии, частично концентрируясь у её нижнего края. Со временем наружный слой клеток становится ответственным за движение, а внутренний – за питание на основе фагоцитоза. Такая колония, названная Мечниковым фагоцителлой, была первичным предком многоклеточных, от неё произошли, с одной стороны, губки, а с другой – бескишечные турбеллярии.

Велики заслуги И.И. Мечникова в развитии и пропаганде учения Ч. Дарвина. В 1876 г. он опубликовал «Очерк вопроса о происхождении видов» в котором высказал ряд идей, предвосхитивших современное понимание некоторых вопросов эволюции. В отличие от многих современников, И. Мечников воспринял *генетику* и считал вполне вероятными *мутации*. Лауреат Нобелевской премии (1908).

Северцов Алексей Николаевич (1866 - 1936) – советский биолог, основоположник эволюционной морфологии животных. Мировое признание получили его исследования происхождения парных конечностей позвоночных животных (1900, 1908, 1926) и эволюции низших позвоночных (1916 - 1927). А.Н. Северцов выяснил пути и направления биологического и морфофизиологического *прогресса* и *регресса*. Он установил основные направления, которыми достигается биологический прогресс, *ароморфоз* и *идеоадаптация*. А. Северцов разработал теорию *филэмбриогенеза*, согласно которой *эволюция* совершается путём изменения хода *онтогенеза*. Развитие

эволюционного учения в XX в. шло несколькими путями. Один из путей привёл к синтезу *дарвинизма, генетики* и новейших достижений *систематики* и палеонтологии. Другой – к синтезу дарвинизма, генетики, экологии и экспериментальной эмбриологии на основе морфологической теории эволюции Северцова. Этот синтез был осуществлён одним из ближайших учеников Северцова И.И. Шмальгаузенем.

Кольцов Николай Константинович (1872 - 1940) – основоположник экспериментальной биологии в России. Первым (1928) разработал гипотезу молекулярного строения и матричной репродукции *хромосом*, предвосхитившую главные принципиальные положения современной молекулярной биологии и *генетики*.

Берг Лев Семёнович (1876 - 1950) – советский физико-географ и биолог. Разработал учение о ландшафтах; исследовал озёра Западной Сибири, Балхаш, Иссык-Куль, Севан, Ладожское, Кокчетавские озёра, Аральское море; автор большого ряда капитальных работ по ихтиологии, в т.ч. монографий «Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран» ч. 1-3 (1948-49 гг.), «Система рыб ныне живущих и ископаемых» (1940). В 1922 г. Л.С. Берг опубликовал книгу «Номогенез», в которой подробно обсудил проблему направленности *эволюции*, он подчёркивал, что «...изменчивость вовсе не безгранична; пределы её могут быть наперёд предсказаны». В отличие от Дарвина, считавшего, что эволюция идёт на основе случайностей, Берг представлял эволюцию идущей на основе закономерностей. Концепция *номогенеза* Берга, т.е. эволюции на основе закономерностей была встречена многими учеными в штыки. Сегодня очень многое во взглядах Берга устарело: он критиковал ортодоксальный *дарвинизм*, ещё не прошедший через синтез с генетикой популяций. Главное позитивное в концепции Берга – это представление о том, что в эволюции существуют запретные ходы, определённая векторизованность (направленность) путём преобразования

некоторых признаков и структур, и это придаёт эволюции в какой-то степени направленный, канализованный характер (по Н.Н. Воронцову).

Четвериков Сергей Сергеевич (1880 - 1959) – советский генетик, один из основоположников эволюционной и популяционной *генетики*. Возникновение популяционной генетики связывают с появлением в 1926 г. работы Четверикова «О некоторых моментах эволюционного учения с точки зрения современной генетики». Уже в этой статье он провозгласил, что к вопросам *изменчивости, борьбы за существование, естественного отбора* нужно подходить, основываясь лишь на твёрдых законах генетики. Впервые выдвинул положения о насыщенности видов в природе возникающими *мутациями*. Подчеркнув значение мутаций, свободного скрещивания, отбора, изоляции в *видообразовании и эволюции* он перебросил мост между учением Дарвина и генетикой, заложил основы эволюционной генетики. По Четверикову большинство мутаций вредно, однако редких, регулярно возникающих, полезных мутаций вполне достаточно, чтобы обеспечить исходный материал для эволюции на основе действия естественного отбора.

Под влиянием идей Четверикова сложились крупнейшие школы популяционных генетиков в Германии и США, сам он возглавил отдел генетики в Институте экспериментальной биологии, где сформировалась целая плеяда выдающихся генетиков (Д.Д. Ромашов, Н.В. и Е.А. Тимофеевы-Ресовские, С.М. Гершензон, П.Ф. Рокицкий и др.).

Филипченко Юрий Александрович (1882 - 1930) – советский биолог, генетик. В 1913 г. приступил в Петербургском университете к чтению первого в России курса лекций по *генетике*. Организовал в университете кафедру генетики и экспериментальной зоологии. Автор первых советских учебников по генетике, *изменчивости, эволюции*. Создал лабораторию генетики АН СССР, преобразованную Н.И. Вавиловым в Институт генетики АН СССР (ныне – Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН).

Шмальгаузен Иван Иванович (1884 - 1963) – советский биолог – сравнительный анатом, эмбриолог, эволюционист. В 1920-е годы начал изучать генетику проявления признаков, затем пришёл к *генетике*, как таковой, и стал одним из первых исследователей, осуществивших синтез классического *дарвинизма*, со всеми его составляющими, с генетикой. Среди эволюционистов наибольшей известностью пользуются его книги: «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938), «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939), «Проблемы дарвинизма» (1946) и «Факторы эволюции» (1946). Уже в первой из названных работ есть ряд разделов, где возникновение новых признаков трактуется с позиций современной генетики. Пути и закономерности эволюционного процесса включают в себя и классическую *макроэволюцию*, и микроэволюционные феномены. Эта книга должна рассматриваться как одно из важнейших событий в становлении *синтетической теории эволюции*. В 1950-1960 годах И.И. Шмальгаузен первым рассмотрел эволюционный процесс с позиций кибернетики и принципа обратной связи. Он обогатил теорию эволюции разработкой теории *стабилизирующего отбора*. Научное наследие И.И. Шмальгаузена оказало и продолжает оказывать большое влияние на развитие эволюционной теории.

Морган Томас Гент (1886 - 1945) – американский зоолог, один из основоположников *генетики*. Сначала работы Моргана были посвящены экспериментальной эмбриологии, затем регенерации и определению пола у животных. С 1910 г. изучал наследования *мутаций*, обнаруженных у дрозофилы. Этот новый для генетики объект ввёл в употребление Морган. Работы с дрозофилой позволили экспериментально обосновать (совместно с Г. Мёлером и др.) представления о материальных основах наследственности, в частности, корпускулярную природу генетического материала – *генов* в *хромосомах*, закономерности их мутационной изменчивости и др. Это привело к доказательству хромосомной теории наследственности. Установленные Морганом и его сотрудниками закономерности разъяснили

цитологический механизм *Менделя законов* и послужили стимулом к разработке генетических основ *естественного отбора*. В 1933 г. Т. Морган получил Нобелевскую премию.

Вавилов Николай Иванович (1887 - 1943) – русский генетик, растениевод, географ. В 1919-20 гг. исследовал полевые культуры Поволжья и Заволжья, в 1925 г. совершил экспедицию в Среднюю Азию, с 1920 по 1940 г. руководил многочисленными экспедициями по изучению растительных ресурсов практически всего мира. В результате изучения различных *видов* и сортов растений, собранных в странах Европы, Азии, Африки, Северной и Южной Америки, он установил центры происхождения культурных растений. Под руководством и при участии Вавилова в СССР создана хранящаяся в Институте растениеводства мировая коллекция культурных растений, насчитывающая более 300 тыс. образцов. В 1920 г. сформулировал закон гомологических рядов в наследственности (см. *Гомологических рядов закон*). Этот закон показывает одну из важнейших закономерностей эволюции, состоящую в том, что у близких *родов* и видов возникают сходные наследственные изменения. Пользуясь этим законом можно предвидеть существование обнаруженных у одного вида или рода признаков и свойств, у другого вида или рода. Эти закономерности изменчивости, вскрытые Н.И. Вавиловым стали одним из источников синтеза *генетики* и эволюционизма. Впоследствии Вавилов стал одним из авторов «Новой систематики», которую считают «родоначальницей» *синтетической теории эволюции*. Он написал для неё статью «Новая систематика культурных растений». Вавилов дал определение линнеевскому виду как обособленной сложной подвижной морфофизиологической системе, связанной в своём генезисе с определённой средой и ареалом (1930).

Широко известна борьба Вавилова против псевдонаучных концепций в биологии, за развитие генетики – теоретической базы растениеводства и животноводства.

Хаксли Джулиан (1887 - 1975) – биолог, эволюционист. Правильно оценил значение *систематики* и *генетики* для построения новой системы эволюционных понятий. Он организовал и возглавил «Ассоциацию по изучению систематики в связи с общебиологическими проблемами». В конце 1930-х годов начал изучать *естественный отбор*, внутривидовые *таксоны*. Он изучил постепенный (*клинальный*) характер внутривидовой изменчивости, обсуждал проблему влияния экологических факторов на внутривидовую дифференциацию. Он явился инициатором написания «Новой систематики» (1940) и собрал для этого интернациональный коллектив из 23 авторов – авторитетных ученых. В 1942 г. Дж. Хаксли опубликовал книгу «Эволюция: современный синтез». Обе эти книги легли в основу *синтетической теории эволюции*, а вторая, кроме того, дала название самой теории. Дж. Хаксли по праву считается одним из творцов синтетической теории эволюции.

Добжанский (Добжанский) Феодосий Григорьевич (1900 – 1975) – американский генетик. Родился в России, с 1927 г. в США. Один из создателей экспериментальной генетики популяций и *синтетической теории эволюции*. Ученик ленинградского генетика, зоолога и эволюциониста *Ю.А.Филипченко*. В конце 1927 г. Ф.Добжанский стал сотрудником *Т.М.Моргана*. В 1937 г. выпустил книгу «Генетика и происхождение видов», в которой показал возможность приложения популяционно-генетических данных к решению проблемы *видообразования*. В этой книге сформулировал представление о системе «изолирующих механизмов эволюции» – тех барьеров, которые обеспечивают, с одной стороны, обособленность одного *вида* от другого, а с другой – способствуют поддержанию генетического единства вида как целого. Ф.Добжанский считал, что далеко не всегда новый вид образуется из одной *популяции*, а *дивергенция* может чередоваться с процессом слияния разных ветвей одного ствола (ретикулярная или сетчатая эволюция).

Тимофеев–Ресовский Николай Владимирович (1900 – 1981) – советский биолог, один из основоположников радиационной генетики, биогеоценологии, молекулярной биологии, *синтетической теории эволюции*. В 1925–1945 гг. работал в Германии. Много сделал для распространения эволюционных взглядов своего учителя *С.С.Четверикова* на Западе. В 1939–1943 гг. Н.В.Тимофеев-Ресовский предложил выделить элементарные эволюционные акты: элементарный эволюционный материал (*мутация*), элементарное эволюционное явление (изменение генотипического состава *популяции*), элементарную единицу эволюции (*популяция*). Большую роль в распространении современных эволюционных представлений в нашей стране сыграли книги Н.В.Тимофеева-Ресовского и его молодых соавторов: "Краткий очерк теории эволюции" Москва, 1969 и 1977 (соавторы: Н.Н.Воронцов, А.В.Яблоков), "Очерк учения о популяции", 1973 (соавторы: А.В.Яблоков, Н.В.Глотов).

Симпсон Джордж Гейлорд (1902 – 1984) – американский палеонтолог. Симпсон один из основателей современной *синтетической теории эволюции* (его работы помогли связать данные палеонтологии и *генетики*), создатель учения о темпах и формах эволюционного процесса. На русском языке изда-на его книга «Темпы и формы эволюции», М. 1948.

Майр Эрнст (1904 – 2005) – американский учёный, один из крупнейших современных зоологов и эволюционистов. Общие проблемы *эволюции* освещены Э. Майром в трёх книгах: «Систематика и происхождение видов» (1947), «Зоологический вид и эволюция» (1968) и «Популяции, виды и эволюция» (1974). Эти книги сыграли большую роль в распространении современных представлений об эволюции животного мира и прежде всего о *видообразовании* – центральной проблеме эволюционного процесса. Проблема *вида* и видообразования представлена с такой широтой и глубиной, как со времён Дарвина ещё не удавалось никому (В.Г. Гептнер). Впервые Э. Майром было показано значение *видов-двойников*, обсуждается проблема подви-

дов и полувидов. В.Г. Гептнер так отозвался о его книге «Зоологический вид и эволюция»: «... её можно охарактеризовать как энциклопедию современных представлений о виде и эволюции на уровне вида как энциклопедию современного *дарвинизма*».

Литература

- Берг Л. С. Труды по теории эволюции. 1922 – 1930. – Л.: Наука, 1977.
- Бердников В. А. Основные факторы макроэволюции. – Новосибирск: Наука, 1990.
- Берман З. И., Зеликман А. Л., Полянский В. И., Полянский Ю. И. - Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967.
- Биологический энциклопедический словарь. М., 1989.
- Большая советская энциклопедия. 3-е изд. М.: 1970 – 1978.
- Вили К., Детье В., Биология (Биологические процессы и законы). – М.: Мир, 1974.
- Воробьева Э. И., Стриганова Б. Р. – Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. - М.: Т-во научных изданий КМК, 2005.
- Воринцов Н. И., Сухорукова Л. Н. – Эволюция органического мира. – М.: Просвещение, 1981.
- Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – М.: Прогресс, 1999.
- Грант В. Эволюция организмов. – М.: Мир, 1980.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путём естественного отбора или сохранение благоприятных пород в борьбе за жизнь. Собр. соч. Т. III М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1939.
- Завадский К. М. Вид и видообразование. – Л.: Наука, 1968.
- Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. – М.: Наука, 1973.
- Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. – Л.: Наука, 1977.
- Иорданский Н. Н. Основы теории эволюции. – М.: Просвещение, 1979.
- Иорданский Н. Н. Развитие жизни на Земле. – М.: Просвещение, 1981.
- Камшилов М. М. Значение взаимных отношений между организмами в эволюции. – М. - Л.: Изд. АН СССР, 1961.
- Камшилов М. М. Эволюция биосферы. – М.: Наука, 1974.
- Келоу П. Принципы эволюции. – М.: Мир, 1986.
- Кемп П., Армс К. Введение в биологию. – М.: Мир, 1988.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. – М.: Мир, 1978.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир, 1968.
- Майр Э. Популяции, виды, эволюция. – М.: Мир, 1974.
- Медников Б. М. Дарвинизм в XX веке. – М.: Сов. Россия, 1975.
- Медников Б. М. Избранные труды. Организм, геном, язык. - М.: Т-во научных изданий КМК, 2005.
- Метлер Л., Грег Т. Генетика популяций и эволюция. – М.: Мир, 1972.

- Моисеев Н. Н. Человек и ноосфера. – М.: Мол. вардия, 1990.
- Павлинов И. Я. Введение в современную филогенетику. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2005.
- Парамонов А. А. Дарвинизм. – М.: Просвещение, 1978.
- Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981.
- Развитие эволюционной теории в СССР. – Л.: Наука, 1983.
- Реймерс Н. Ф. Популярный биологический словарь. – М.: Наука, 1991.
- Реймерс Н. Ф., Яблоков А. В. Словарь терминов, связанных с охраной живой природы. – М.: Наука, 1982.
- Северцов А. С. Введение в теорию эволюции. – М.: Изд. МГУ, 1981.
- Северцов А. С. Основы теории эволюции. – М.: Изд. МГУ, 1987.
- Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. – М.: Изд. иностр. лит-ры, 1948.
- Советский энциклопедический словарь. – М.: Советская энциклопедия, 1985.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. – М.: Мир, 1982.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1977.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. – М.: Наука, 1978.
- Филипченко Ю. А. Эволюционные идеи в биологии. - М.: Наука, 1977.
- Хаксли Дж. Удивительный мир эволюции. - М.: Мир, 1971.
- Черданцев В. Г. Морфогенез и эволюция. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2003.
- Шварц С. С. Экология и эволюция. – М.: Знание, 1974.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980.
- Шепард Ф. М. Естественный отбор и наследственность. Изд. «Просвещение» - М., 1970, 216 с.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Изд. «Наука», М., 1968, 415 с.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Изд. «Наука», Л., 1969, 492 с.
- Яблоков А. В. Фенетика. Изд. «Наука», 1980, 132 с.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. «Высшая школа», М., 1981, 343 с.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. – М.: Высшая школа, 1987.

СОДЕРЖАНИЕ

Часть I. Словарь терминов и понятий.....	3
Часть II. Учёные – эволюционисты.....	95
Литература.....	117

Литвинов Нарцисс Исаевич

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

(Учебное пособие)

Лицензия на издательскую деятельность
ЛР № 070444 от 11.03.98 г.
Подписано в печать 15.04.10 г.
Тираж 200 экз.

Издательство Иркутской государственной
сельскохозяйственной академии
664038, Иркутская обл., Иркутский р-н,
пос. Молодежный