



БИОЛОГИЯ



11

БАЗОВЫЙ
УРОВЕНЬ

Классический курс

БИОЛОГИЯ

11 класс

УЧЕБНИК ДЛЯ ОБЩЕОБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ
ОРГАНИЗАЦИЙ

Базовый уровень

Под редакцией **Д. К. Беляева**
и **Г. М. Дымшица**

Допущено
Министерством просвещения
Российской Федерации

8-е издание

Москва
«ПРОСВЕЩЕНИЕ»
2021

УДК 373:573+573(075.3)
ББК 28.0я721
Б63

Серия «Классический курс» основана в 2007 году

На учебник получены **положительные** заключения **научной** (заключение РАО № 485 от 29.11.2016 г.), **педагогической** (заключение РАО № 174 от 05.10.2016 г.) и **общественной** (заключение РКС № 168-ОЭ от 19.12.2016 г.) экспертиз.

Авторы:

Д. К. Беляев, П. М. Бородин (главы 1, 2), Г. М. Дымшиц (§ 13), Л. Н. Кузнецова (методическое обеспечение учебника), О. В. Саблина (главы 3, 4), М. Г. Сергеев (главы 5—7).

Биология. 11 класс : учеб. для общеобразоват. организаций : Б63 базовый уровень / [Д. К. Беляев и др.] ; под ред. Д. К. Беляева и Г. М. Дымшица. — 8-е изд. — М. : Просвещение, 2021. — 223 с. : ил. — (Классический курс). — ISBN 978-5-09-077432-1.

Предлагаемый учебник — элемент информационно-образовательной среды учебно-методического комплекта по биологии под редакцией Д. К. Беляева и Г. М. Дымшица. Учебник выполняет функцию одного из инструментов достижения образовательных результатов (личностных, метапредметных и предметных) по биологии в соответствии с требованиями Федерального государственного образовательного стандарта среднего общего образования. Разработанная система заданий предусматривает разные виды учебной деятельности и позволяет отрабатывать широкий спектр необходимых умений и компетенций.

УДК 373:573+573(075.3)
ББК 28.0я721

ISBN 978-5-09-077432-1

© Издательство «Просвещение», 2014
© Издательство «Просвещение»,
с изменениями, 2019
© Художественное оформление.
Издательство «Просвещение», 2014, 2019
Все права защищены

КАК ПОЛЬЗОВАТЬСЯ УЧЕБНИКОМ

В 11 классе в курсе общей биологии вы познакомитесь с современными представлениями о возникновении и развитии жизни на Земле и с особенностями популяционно-видового, экосистемного и биосферного уровней организации жизни.

Напоминаем вам, как работать с учебником. Вначале ознакомьтесь с **оглавлением** — вам будет понятна структура учебника.

Каждая **глава** начинается кратким введением. Обязательно прочитайте его: это ключ к пониманию того, о чём будет идти речь в этой главе и почему мы это изучаем. Заключение к главе подводит итог изучения темы; ваша задача — предложить свой вариант заключения.

Каждый **параграф** начинается с перечисления понятий, которые будут в нём рассмотрены. Определения некоторых понятий даны в рамках, другие просто обозначены в тексте *курсивом*. Определения понятий, выделенных курсивом, вы должны сформулировать самостоятельно.

Система заданий включает:

— задания, которые нужно выполнять по ходу чтения параграфа (рубрика «Тренируемся»);

— задания, предполагающие творческое осмысление изученного (рубрика «Анализируем ситуацию»); их рекомендуется выполнять в малых группах с последующим обсуждением. Эти задания, а также задания, отмеченные звёздочкой (*), могут послужить возможными темами для проектов. Как выполнить проектное задание по биологии, было рассказано в учебнике для 10 класса. Примерные разработки проектов вы найдёте на с. 209;

— задания после параграфа.

Лабораторные и практические работы помещены в соответствующих параграфах.

В рамках на зелёном фоне помещён дополнительный материал, не требующий запоминания (интересные факты).

Рассмотрите **форзацы**. На них будут ссылки в тексте.

Словарь поможет вам вспомнить понятия, необходимые для усвоения материала и подготовки к уроку. Термины, разъясняемые в словаре, отмечены в тексте параграфов звёздочкой (*).

В конце учебника помещены **портреты** некоторых выдающихся учёных-биологов, а также **предметно-именной указатель**.

Пользуясь учебником, будьте аккуратны. Этот учебник ещё будет служить вашим младшим товарищам.

Желаем успеха!



Раздел 1

Эволюция

ГЛАВА 1 СВИДЕТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ

Длительный процесс наследственного изменения живых существ в ряду поколений называют **биологической эволюцией**. Механизмы, закономерности и пути эволюции изучает наука *эволюционная биология*. Эта наука, используя современные методы генетики, экологии, палеонтологии, молекулярной биологии и биологии развития, анализирует свидетельства эволюции, устанавливает родство между ныне живущими видами и реконструирует эволюционные события, происходившие в далёком прошлом.

§ 1

Возникновение и развитие эволюционной биологии

- Изменяемость видов
- Борьба за существование
- Естественный отбор
- Дивергенция

Эволюционная биология до Дарвина. Эволюционная биология прошла длинный и извилистый путь развития. Возникали и проверялись различные гипотезы. Большинство гипотез не выдерживало проверки фактами, и лишь немногие из них становились теориями.

Среди мыслителей Античности и Средневековья господствовала идея о неизменности видов. Однако по мере развития науки стали накапливаться данные, противоречащие этой идее. Геологические исследования показали, что жизнь на Земле существует не несколько тысяч лет, как считалось раньше, а многие миллионы лет. Были найдены окаменевшие остатки древних животных и растений, которые были похожи на современных, но в то же время отличались от них по многим особенностям строения. Это означало, что раньше животные и растения были другими, а современные виды есть их изменившиеся

потомки. Значит, виды не всегда были такими, какими мы видим их сейчас. Значит, они менялись.

В XVIII в. и в начале XIX в. идеи об изменяемости видов высказывали Ж. Бюффон, В. Гёте, Ж.-Б. Ламарк и др.

Наибольшую известность получили взгляды французского учёного Жана-Батиста Ламарка (1744—1829). Он рассматривал эволюцию как непрерывное совершенствование живых организмов, поступательное движение от низших форм жизни к высшим.

Механизмом эволюции Ламарк считал изначально заложенное в каждом живом организме стремление к совершенству, к прогрессивному развитию. Как и почему возникло это стремление, Ламарк не объяснял и даже не считал этот вопрос заслуживающим внимания. Такой же изначальной и не требующей объяснений он считал способность живых существ к *адаптивным*, т. е. приспособительным, ответам на изменения внешней среды. Ламарк считал, что изменения, возникающие под влиянием среды, могут передаваться по наследству. Он полагал, что усиленное упражнение органов ведёт к их увеличению, а неупражнение — к дегенерации. Так, редукцию глаз у кротов Ламарк считал следствием их неупражнения в ряду поколений, а возникновение длинной шеи у жирафов — следствием упражнения шеи их предками.

Сейчас мы знаем, что способность к адаптивным реакциям на воздействия среды (модификациям*) наследственно обусловлена. Эта способность, как мы увидим дальше, сформировалась под действием естественного отбора (см. § 7). Мы также знаем, что модификации не наследуются, поскольку в природе не существует механизма, который приводил бы к изменению структуры ДНК половых клеток в соответствии с теми изменениями, которые происходят в органах и тканях в ходе адаптивных модификаций (например, в костях и мышцах вследствие упражнений).

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Используя современные знания о хранении, передаче и реализации генетической информации, докажите невозможность наследования результатов упражнения органов.

Ж.-Б. Ламарк был первым, кто предложил развёрнутую концепцию *трансформизма* — изменяемости видов. Однако он не нашёл ответа на главный вопрос: в чём причина поразительной приспособленности и приспосабливаемости живых организмов? До работ Ч. Дарвина механизм эволюции оставался неизвестным.



Чарлз Дарвин и его теория эволюции. Ч. Дарвин родился 12 февраля 1809 г. в семье врача. Во время обучения в университетах Эдинбурга и Кембриджа он получил глубокие знания в области зоологии, ботаники и геологии, приобрёл навыки и вкус к полевым исследованиям. Решающим поворотом в его судьбе стало кругосветное путешествие на корабле «Бигль» (1832—1837).



Во время путешествия на «Бигле» на меня произвело глубокое впечатление: 1) открытие гигантских ископаемых животных, которые были покрыты панцирем, сходным с панцирем современных броненосцев; 2) то обстоятельство, что по мере продвижения по материку Южной Америки близкородственные виды животных замещают одни других; 3) тот факт, что близкородственные виды различных островов Галапагосского архипелага незначительно отличаются друг от друга. Было очевидно, что такого рода факты, так же как и многие другие, можно было объяснить только на основании предположения, что виды постепенно изменялись, и проблема эта стала преследовать меня.

Ч. Дарвин. «Автобиография»

По возвращении из плавания Дарвин начинает обдумывать проблему происхождения видов. Он рассматривает разные идеи, в том числе идею Ламарка, и отвергает их, так как ни одна из них не даёт объяснения фактам поразительной приспособленности животных и растений к условиям их обитания. То, что ранним эволюционистам казалось изначально заданным и не требующим объяснений, представляется Дарвину самым важным. Он собирает данные об изменчивости животных и растений в природе и в условиях одомашнивания и обнаруживает огромный размах изменчивости в пределах видов в природе и внутри и между породами домашних животных и сортами культурных растений.

Дарвин разделял изменчивость на определённую и неопределённую. Определённой изменчивостью он называл приспособительные изменения, возникающие в ответ на действие факторов внешней среды и не передающиеся потомству. Сейчас определённую изменчивость называют модификационной. К неопределённой изменчивости он относил незначительные случайные наследственные различия между организмами. В современной науке их относят к мутационной* и комбинативной* изменчивости.

Вспоминая, как возникла его теория, Дарвин писал: «Я понял, что краеугольным камнем успехов человека в создании полезных рас животных и растений был отбор. Однако в течение некоторого времени для меня оставалось тайной, каким образом отбор мог быть применён к организмам, живущим в естественных условиях». «Благодаря продолжительным наблюдениям над образом жизни животных и растений, — продолжает Дарвин, — я был хорошо подготовлен к тому, чтобы оценить значение повсеместно происходящей борьбы за существование, меня сразу поразила мысль, что при таких условиях благоприятные изменения должны иметь тенденцию сохраняться, а неблагоприятные — уничтожаться. Результатом этого и должно быть образование новых видов».

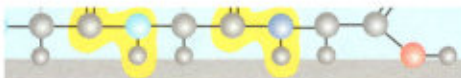
Идея о том, что *естественный отбор случайных наследственных изменений является основным механизмом эволюции*, возникла у Дарвина в 1838 г. и через много лет воплотилась в его книге «Происхождение видов», которая была опубликована в 1859 г.

Эта книга начинается с проблемы, которая на первый взгляд не имеет отношения к происхождению видов в природе. Дарвин доказывает, что причиной наследственного изменения признаков у домашних животных и растений из поколения в поколение, образования различных пород и сортов является *искусственный отбор** случайных наследственных уклонений.

Далее Дарвин показывает, насколько условны границы между разновидностями и видами. В пределах каждого вида живые организмы отличаются друг от друга по морфологическим, физиологическим, поведенческим и другим признакам. Значительная часть этих отличий наследственно обусловлена. Следовательно, *природе есть из чего отбирать*.

Дарвин доказывает, что отбор в природе идёт автоматически. Он является следствием *борьбы за существование*. При оплодотворении каждая зигота получает только шанс на жизнь. За саму жизнь приходится бороться. Мало просто выжить и благополучно состариться. Для того чтобы оставить свой след в эволюции, нужно произвести потомство. Мало просто произвести потомство, нужно это потомство сохранить. Жизнь — это непрерывная борьба за существование.

Дарвин выделяет три формы борьбы за существование: 1) с неблагоприятными факторами неживой природы — жарой, холодом, засухой и т. п.; 2) с представителями других видов — хищниками, паразитами, конкурентами; 3) внутривидовую борьбу. Он предупреждает, что борьбу за существование не следует понимать как примитивную драку: «Я применяю этот термин в широком смысле, включая



сюда зависимость одного существа от другого, а также включая не только жизнь особи, но и успех в оставлении потомства».

Кто же побеждает в борьбе за существование? Это особи, которые благодаря своим наследственным качествам оказались наиболее приспособленными к жизни *в данный период времени и в данных условиях среды*. Обратите особое внимание на это уточнение. Речь идёт не о приспособленности вообще, а о приспособленности к совершенно конкретным условиям жизни. Как только условия меняются (в ряду поколений или в разных районах обитания вида), меняются и критерии приспособленности.



Выживание и преимущественное размножение приспособленных особей Дарвин назвал **естественным отбором**.

Дарвин показал, как естественный отбор в отдельных изолированных популяциях в разных условиях существования постепенно ведёт к расхождению — *дивергенции* признаков этих популяций и в конечном счёте к их превращению в отдельные виды.

Главная заслуга Дарвина состоит в том, что он установил механизм эволюции, объясняющий как многообразие живых существ, так и их приспособленность к условиям существования. Этот механизм заключается в постепенном естественном отборе случайных ненаправленных наследственных изменений.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Сравните разнообразие пород собак и разнообразие видов семейства собачьих. Почему породы собак различаются по внешнему облику больше, чем отдельные виды в природе?

Формирование современной эволюционной биологии. Дарвин ясно понимал, что наследственная изменчивость — основной материал для эволюции. Однако во времена Дарвина было неизвестно, как возникают и передаются в ряду поколений наследственные изменения. Наследственность объяснялась смешением родительских признаков в потомстве. Именно с этой позиции выступал против теории Дарвина математик Ф. Дженкин. Он считал, что отбор полезных наследственных вариантов невозможен, так как при смешивании они растворяются, разбавляются и, наконец, исчезают вовсе. Ответ на это возражение дала теория наследственности, созданная Грегором Менделем

(см. с. 210). Наследственность дискретна. Каждый родитель передаёт своему потомку одинаковое количество генов*. Гены могут подавлять или модифицировать проявления других генов, но не способны изменять информацию, записанную в них. Иначе говоря, гены не изменяются при слиянии с другими генами и передаются следующему поколению в той же форме, в какой они получены от предыдущего (правило чистоты гамет*). В случае неполного доминирования мы действительно наблюдаем у потомков первого поколения промежуточное проявление признаков родителей. Но во втором и последующих поколениях родительские признаки могут вновь проявиться в неизменном виде.

В 20-х гг. XX столетия произошёл синтез теории Дарвина и менделевской генетики*. Возникла так называемая *синтетическая теория эволюции*. Решающую роль в осуществлении этого синтеза сыграл выдающийся отечественный генетик Сергей Сергеевич Четвериков (см. с. 211). На основании своих работ по анализу природных популяций он пришёл к пониманию механизмов накопления и поддержания индивидуальной изменчивости. Он показал, что природные популяции содержат огромные запасы наследственной изменчивости, которая служит материалом для отбора. В дальнейшем эта линия популяционно-генетических исследований процесса эволюции была продолжена в трудах Николая Владимировича Тимофеева-Ресовского, Александра Сергеевича Серебровского и Николая Петровича Дубинина.

Крупный вклад в формирование современной синтетической теории эволюции внесли Рональд Фишер, Джон Холдейн, Сьюэл Райт. Они разработали основы генетической теории естественного отбора и показали, что наряду с направленными эволюционными изменениями, обусловленными отбором, существенную роль в эволюции могут играть случайные события. Феодосий Григорьевич Добржанский и Эрнст Майр установили важную роль географической изоляции в дивергенции популяций и заложили основы современной теории видообразования. Теория естественного отбора была развита в трудах выдающегося отечественного учёного Ивана Ивановича Шмальгаузена (см. с. 211).

Основы экологии, биогеографии и этологии (науки о поведении животных), заложенные в трудах Дарвина, развились в самостоятельные науки и, в свою очередь, внесли важнейший вклад в формирование современных представлений о путях, механизмах и закономерностях эволюции. Успехи эволюционной биологии в последние годы связаны с активным использованием идей и методов молекулярной генетики и биологии развития в эволюционных исследованиях.



Выяснение законов эволюции важно для решения практических задач. Сравнительно-эволюционный анализ геномов* используют для выявления и картирования* генов, вызывающих наследственные болезни человека. Методы эволюционной биологии позволяют установить механизмы появления и распространения инфекционных болезней, анализировать эволюцию устойчивости патогенных бактерий и вирусов к лекарственным средствам. Понимание механизмов эволюции чрезвычайно важно для разработки методов сохранения фауны и флоры.

Вопросы и упражнения

1. Какие наблюдения привели Дарвина к мысли об изменчивости видов?
2. Как вы думаете, почему книга Дарвина о происхождении видов в природе начинается с происхождения пород домашних животных?
3. В чём сходство и различия между искусственным и естественным отбором?
4. Почему естественный отбор приводит к возникновению различий между разновидностями?
5. Почему современное эволюционное учение носит название синтетической теории эволюции?

Работа с информацией

6. Используя Интернет, подготовьте сообщения на темы «Путешествие Дарвина на «Бигле» и «Происхождение видов полтора века спустя».

Работа с текстом

7. На основании материала параграфа дайте определение понятия «дивергенция». Попробуйте сформулировать в одном предложении основную идею теории Дарвина.

К следующему уроку

Что такое генетический код? Как осуществляются транскрипция и трансляция? Какие генные и хромосомные мутации вам известны? (Словарь.)

§ 2

Молекулярные свидетельства эволюции

• Филогенез • Филогенетическое древо

Биохимическое единство живых организмов. Все живые организмы имеют одинаковые механизмы хранения, передачи и реализации наследственной информации. Эта информация записана в по-

следовательности нуклеотидов* ДНК* (РНК* у некоторых вирусов). Она передаётся из поколения в поколение благодаря одному и тому же механизму репликации*, транскрибируется в последовательность нуклеотидов РНК и затем транслируется в последовательность аминокислот в белках с использованием одного и того же генетического кода. Это однозначно свидетельствует о том, что все ныне живущие на Земле организмы происходят от *общего предка* и различия между ними возникли в ходе эволюции.

Молекулярно-генетическая летопись эволюции. Благодаря современным достижениям молекулярной биологии и генетики удалось расшифровать геномы человека, мыши, дрозофилы, малярийного комара, риса и многих других видов животных, растений, грибов и микроорганизмов. Мы можем сравнивать гены разных организмов и анализировать сходство и различия между ними. Мы можем изучать гены не только ныне живущих видов, но и давно вымерших, используя ДНК, сохранившуюся в ископаемых остатках.

Расшифровка образца ДНК, выделенного из фаланги пальца и зуба, найденных в Денисовой пещере на Алтае, привела к открытию ветви рода *Homo*, отделившейся от линии, ведущей к современному человеку (*Homo sapiens*), более миллиона лет назад.

Каждый организм получил свои гены от предков, а те, в свою очередь, от своих предков, и так до самого первого предка всех живых организмов. В большинстве случаев гены передавались без изменений, но изредка возникали случайные изменения — мутации*.

Геном каждого вида представляет собой генетическую летопись его эволюции.

Многие мутации представляют собой замены одних нуклеотидов на другие. Мутации возникают, как правило, во время репликации ДНК. Отсюда следует такой вывод:

Чем больше поколений отделяют современные виды от их последнего общего предка, тем больше случайных замен нуклеотидов должно было накопиться в их геномах.

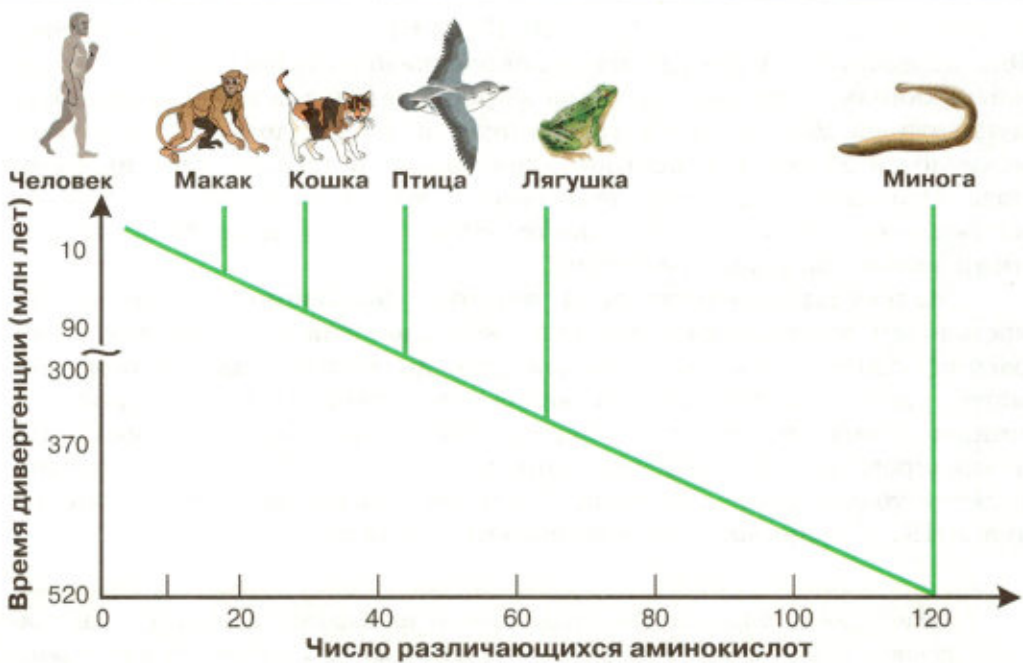


Рис. 1. Различия аминокислотного состава молекулы гемоглобина у представителей разных таксонов

Чем дальше разошлись виды, происходящие от последнего общего предка, тем больше у таких видов будут различаться одни и те же белки по аминокислотному составу. Например, последний общий предок человека и макака-резуса существовал около 30 млн лет назад, а человека и кошки — 95 млн лет назад. Сравнивая аминокислотные последовательности молекулы гемоглобина у разных видов, мы обнаруживаем гораздо меньше различий между белками (и следовательно, генами) человека и макака, чем между белками человека и кошки (рис. 1).

Оценка различий между видами по множеству генов позволяет реконструировать их эволюционную историю — *филогенез*: построить так называемое филогенетическое древо, показывающее родство различных таксонов (видов, отрядов, семейств, классов), и определить относительное время их дивергенции.

Филогенетическое древо — это диаграмма в форме дерева, отражающая происхождение видов живых организмов от общего предка.

Филогенетические деревья отдельных таксонов, построенные на основе сравнения генов, в основном совпадают с теми деревьями, что были построены на основе анализа *морфологических признаков* — признаков внешнего и внутреннего строения (см. рис. 1).

Но иногда результаты молекулярно-генетического анализа оказываются неожиданными. Морфологи долгое время выводили ветвь китов и дельфинов из основного ствола дерева млекопитающих, выделяя их в отдельный отряд китообразных. Анализ ДНК показывает, что общий предок китов и парнокопытных (бегемотов, коров, свиней) существовал в более близкое к нашим дням время (63 млн лет назад), чем общий предок парно- и непарнокопытных — лошадей, тапиров, носорогов (84 млн лет назад). Поэтому в современной систематике китов и парнокопытных объединяют в один отряд китопарнокопытных (рис. 2).

Расшифровка геномов животных и растений показала, что многие гены представлены в нескольких копиях. Удвоение всего генома или его отдельных участков происходило случайно за счёт полиплоидии* или хромосомных дупликаций*. Удвоенные участки генома становились резервом эволюции. Мутации в таких «резервных генах» менее строго выбраковывались отбором, чем мутации в основных, уникальных генах. Резервные гены со временем могли приобретать новые функции. Так, предки позвоночных, жившие около 500 млн лет назад, имели ген белка, отвечающего за связывание кислорода. Этот белок был сходен по своей функции с миоглобином — кислородсвязывающим белком мышц позвоночных. Дупликация этого гена привела к образованию двух копий. Одна в основном сохранила исходную функцию, а другая в ходе серии последовательных дупликаций эволюционировала в гены гемоглобинов — белков, которые способны транспортировать кислород по всему телу.

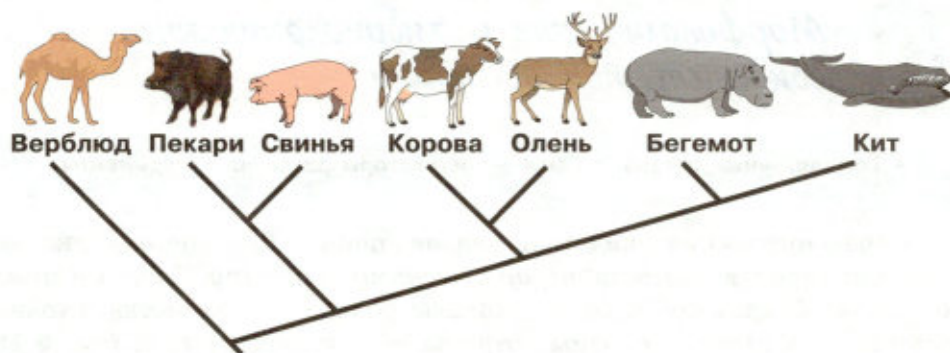


Рис. 2. Филогенетическое дерево китопарнокопытных, построенное на основе сравнения генов. Ближайшим родственником китов и дельфинов является бегемот



Молекулярные данные предоставляют нам самые убедительные свидетельства эволюции. Опираясь на эти данные, мы можем реконструировать историю жизни на Земле и ясно видеть, что все современные виды связаны неразрывными нитями родства.

Вопросы и упражнения

1. Почему идентичность способов хранения, передачи и реализации наследственной информации свидетельствует о единстве происхождения всего живого?
2. Как можно использовать данные анализа генов и белков современных организмов для реконструкции их происхождения?
3. Какие признаки называют морфологическими?

Задача

4. В таблице приведены последовательности нуклеотидов в генах митохондриальной ДНК человека, орангутана и ревуна. Определите число замен, отличающих эти виды, и постройте их филогенетическое древо, исходя из предположения, что, чем больше замен отличает пару видов, тем раньше они дивергировали.

Орангутан	ATGTTCCGCCGACCGCTGGCTATTCTCCACGAACCACAAAGATATTGGA
Ревун	ATGTTCATAAATCGCTGACTATTTTCAACTAACCATAAAGATATTGGT
Человек	ATGTTCCGCCGACCGTTGACTATTCTCTACAAACCACAAAGACATTGGA

К следующему уроку

Как регулируется работа генов? Что такое онтогенез? (Словарь.) Как устроена рука человека? Вспомните основные стадии эмбрионального развития человека. (Биология, 8—9 кл.)

§3 Морфологические и эмбриологические свидетельства эволюции

- Гомологичные органы • Гены — регуляторы развития • Рудименты

Морфологические свидетельства эволюции. Вся систематика живых организмов построена по *иерархическому принципу*. Сходные между собой виды объединяют в роды, сходные роды — в семейства, сходные семейства — в отряды, сходные отряды — в классы и т. д. (см. § 19). Если мы сравниваем виды, принадлежащие к одному роду, мы находим между ними сходство по большому числу морфологических при-

знаков. Если же мы сравним два вида, принадлежащие к разным отрядам одного класса, то обнаружим гораздо меньше сходства между ними.

Очевидно, что степень сходства определяется степенью родства: родные братья гораздо более сходны между собой, чем двоюродные.

Степень родства определяется числом поколений между ныне живущими организмами и их предками.

Родные братья имеют общего предка в первом поколении, а двоюродные — во втором. Точно так же, в терминах родства, мы можем интерпретировать и систематические категории — вид, род, отряд и т. д. Виды, принадлежащие к одному роду, отделяет от их общего предка гораздо меньшее число поколений (и соответственно лет), чем виды, принадлежащие к разным отрядам. Общий предок всех видов рода *Mus* (домовые мыши) жил на Земле около 10 млн лет назад. Примерно в то же время существовал и общий предок видов рода *Felis* (кошки), а последний общий предок мыши и кошки жил гораздо раньше — 95 млн лет назад.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Последний общий предок человека и караса существовал 435 млн лет назад, а человека и голубя — 312 млн лет назад. Назовите в строении тела человека те признаки, которые сближают его с рыбами и птицами. Какие общие признаки человека и голубя унаследованы от общего предка с карасём, а какие возникли позже?

Свидетельства общности происхождения ясно видны в строении передних конечностей млекопитающих: лапа кита, лапы крота, крыла летучей мыши, копыта лошади, руки человека (рис. 3). Несмотря на совершенно разные функции этих органов, в принципиальных чертах их строение сходно. Это свидетельствует о том, что всё современное разнообразие форм конечностей у млекопитающих возникло в результате эволюции — постепенных приспособительных изменений конечности, характерной для общего предка млекопитающих. В ходе эволюции у его потомков накапливались изменения в генах, контролирующих детали развития конечностей, но начальные стадии их формирования в онтогенезе* остались сходными и регулируются сходными генами.

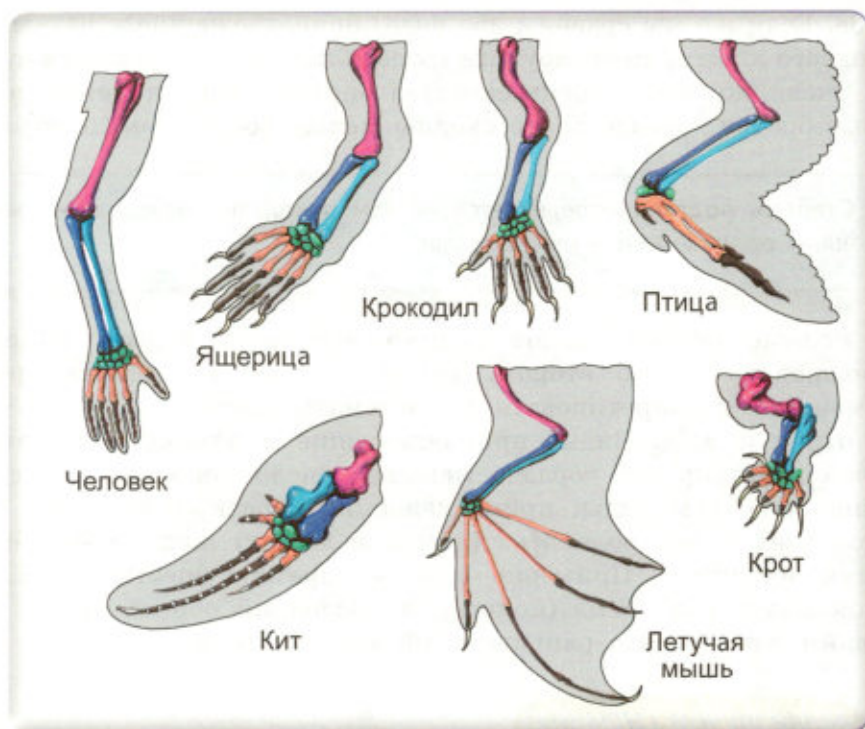
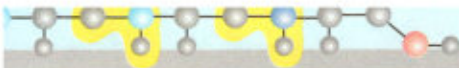


Рис. 3. Сходство и различия в строении передних конечностей позвоночных

Структуры и органы, имеющие общее происхождение, называют **гомологичными**.

Гомология конечностей у позвоночных столь выражена, что сходные элементы прослеживаются, несмотря на сотни миллионов лет дивергенции.

Эмбриологические свидетельства эволюции. В пользу эволюционного происхождения разнообразия взрослых форм животных говорят данные эмбриологии. Сравнительный анализ эмбрионов у разных представителей одного и того же типа (например, хордовых) показывает поразительное их сходство на ранних стадиях онтогенеза. Это явление было открыто Карлом Бэрром (1792—1876) и позднее названо *законом зародышевого сходства*.

Карл Бэр писал: «Зародыши млекопитающих, птиц, ящериц и змей в высшей степени сходны между собой на самых ранних стадиях как в целом, так и по способу развития отдельных частей. У меня в спирту сохраняются два маленьких зародыша, которые я забыл пометить, и теперь я совершенно не в состоянии сказать, к какому классу они принадлежат. Может быть, это ящерицы, может быть — маленькие птицы, а может быть — и очень маленькие млекопитающие, до того велико сходство в устройстве головы и туловища у этих животных. Конечностей, впрочем, у этих зародышей ещё нет. Но если бы даже они и были на самых ранних стадиях своего развития, то и тогда мы ничего не узнали бы, потому что ноги ящериц и млекопитающих, крылья и ноги птиц, а также руки и ноги человека развиваются из одной и той же основной формы».

По мере развития эмбрионов выявляются различия в строении, характерные для отдельных классов, отрядов, семейств. Это свидетельствует о том, что все хордовые унаследовали общий план развития от общего предка, а различия между ними возникли в ходе эволюции, за счёт специфических изменений на последовательных стадиях эмбриогенеза.

В самом начале эмбриогенеза в результате активности небольшого числа *генов — регуляторов развития* формируются основные оси тела: спинная — брюшная сторона, передняя — задняя сторона, левая — правая сторона. На более поздних стадиях начинают работать гены-регуляторы, которые задают правила сегментации развивающихся зародышей, определяют количество сегментов тела.

На ещё более поздних стадиях активируются гены, контролирующие дифференциацию самих сегментов. Так, взрослые змеи, птицы и млекопитающие различаются по множеству признаков. Один из них — число и положение рёбер. Ген, который индуцирует развитие грудной клетки, у всех позвоночных один и тот же — *Нохс-6*, различаются его *регуляторные элементы**. Именно от них зависит, будет ли активирован данный ген в том или ином сегменте вдоль передне-задней оси тела. У змей ген *Нохс-6* работает почти во всех сегментах эмбриональной хорды, у птиц — в её задней части, а у млекопитающих — в передней. Поэтому у змей рёбра образуются вдоль всего позвоночника от головы почти до кончика хвоста, у курицы — ближе к хвосту, а у мыши — ближе к голове (рис. 4).

У всех млекопитающих в ходе эмбриогенеза конечности сначала развиваются по общей программе и выглядят практически одинаково. Это парные зачатки передних и задних конечностей, в которых уже

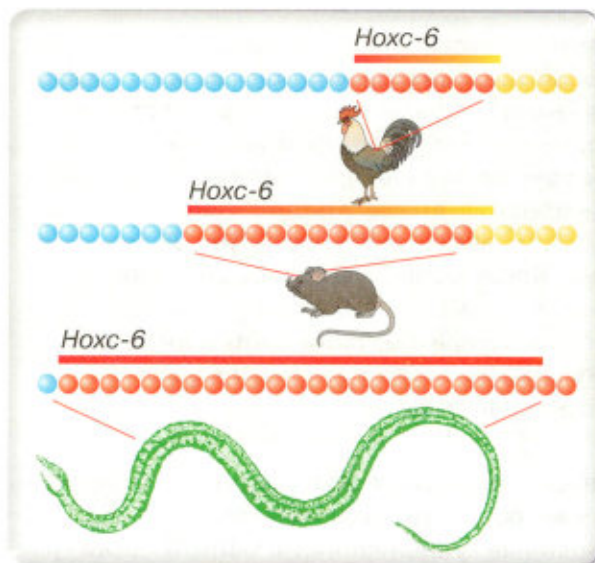


Рис. 4. Роль гена *Hoxc-6* в развитии скелета у эмбрионов птиц, млекопитающих и рептилий

есть хрящевые, мышечные, нервные и другие типы клеток. Затем вступают в действие специфические программы, возникшие в ходе эволюции позже, — разные для передних и задних конечностей и разные для представителей разных отрядов. У копытных зачатки пястных костей сливаются, у летучих мышей зачатки передних конечностей преобразуются в крылья, а задних — в лапы, у китов и дельфинов зачатки передних конечностей дают начало ластам, а зачатки задних перестают развиваться и частично разрушаются.

Рудименты и атавизмы. Некоторые органы или их части не функционируют у взрослых животных и являются для них лишними — это так называемые *рудиментарные органы*, или *рудименты*. Наличие рудиментов, так же как и гомологичных органов, тоже свидетельство общности происхождения. Рудиментарные глаза встречаются у совершенно слепых животных, ведущих подземный образ жизни. Скелет задних конечностей у кита, скрытый внутри тела, — рудимент, свидетельствующий о наземном происхождении его предков. У человека тоже известны рудиментарные органы: зубы мудрости, волосаной покров туловища и др.

Человек и человекообразные обезьяны не имеют хвоста. Данные палеонтологии и молекулярной генетики свидетельствуют о том, что последний хвостатый предок человека существовал более 30 млн лет назад. Тем не менее у человеческих эмбрионов на 4—6-й неделях развития формируется хвост, который содержит 10—12 позвонков, окончание спинного мозга, мышечные и другие клетки. На 6—8-й неделях развития в хвостовой части эмбриона 6 последних позвонков разрушаются, а остальные уменьшаются, образуя копчик. Известны случаи, когда зачаток хвоста не разрушался и ребёнок рождался с хвостом. Такие редкие случаи появления утраченных признаков предков у современных организмов называют *атавизмами*.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



У зародышей муравьедов обнаруживаются зачатки зубов, которые исчезают на более поздних стадиях развития. Объясните этот факт с точки зрения эволюции.

Таким образом, эмбриология и сравнительная анатомия дают нам убедительные свидетельства эволюции. *Сходство между ранними стадиями развития у самых разных животных обусловлено сходством генетических программ, унаследованных от общих предков.* На более поздних стадиях онтогенеза начинают проявляться различия между ними, вызванные приспособительными изменениями генов, накопленными за время их независимой эволюции. У взрослых животных на общность происхождения указывают гомологичные анатомические структуры.

Вопросы и упражнения

1. В чём причина сходства и различий в строении конечностей у разных позвоночных, передних и задних конечностей у разных видов млекопитающих?
2. Чем объясняется сходство ранних стадий эмбрионального развития животных?
3. Используя рисунок 3, предположите, сколько было пальцев на передней конечности у последнего общего предка рептилий, птиц и млекопитающих. Ответ обоснуйте.

Задача

4. Верно ли филогенетическое древо, изображённое ниже? К какому узлу (цифре в кружочке) следует добавить ветвь, ведущую к судаку? к акуле?



Работа
с информацией

Работа
с текстом

К следующему
уроку

6. Работая в паре или группе, подготовьте компьютерную презентацию на тему «Эволюция конечностей у млекопитающих».

7. На основании материала параграфа дайте определение понятия «гены — регуляторы развития».

Как современная наука оценивает время и последовательность возникновения Солнечной системы и Земли? (Естествознание, 10 кл., Интернет, дополнительная литература.)

Что такое изотопы? (Химия, 8—9 кл.) Что такое дрейф материков и чем он вызван? Как изменялось расположение континентов в истории Земли? (География, 7 кл.) Что изучает наука палеонтология?

§4

Палеонтологические и биогеографические свидетельства эволюции

• Палеонтологическая летопись • Переходные формы • Эндемичный вид

Палеонтологические свидетельства эволюции. Во времена Ч. Дарвина *палеонтологическая летопись*, т. е. история развития жизни на Земле, отражённая в геологических слоях планеты в виде ископаемых остатков, начиналась с кембрийского периода (541 млн лет назад), и в ней наблюдалось много пробелов (см. введение к главе 3 и § 15). Сейчас начало палеонтологической летописи относят ко времени примерно 3,8 млрд лет назад; пробелы в ней постепенно заполняются. Современные методы позволяют очень точно датировать возраст окаменевших остатков животных, растений и микроорганизмов, живших на Земле в отдалённые эпохи, по соотношению изотопов различных химических элементов в самих остатках и окружающих их породах.

Палеонтологическая летопись является летописью эволюции — наследственного изменения свойств живых организмов в ряду поколений.

Анализируя палеонтологическую летопись, мы видим, как из примитивных форм постепенно возникали более сложные формы живых существ.

Очень показательны в этом отношении палеонтологические свидетельства эволюции хордовых. Первые представители этого типа, сходные с современным ланцетником, обнаруживаются в слоях возрастом 530 млн лет. В более поздних слоях последовательно обнаруживаются рыбы, в ещё более поздних — амфибии, затем рептилии. При этом палеонтологическая летопись показывает, насколько условны границы между этими классами позвоночных. Найдены такие *переходные формы* между рыбами и амфибиями, динозаврами и птицами, что зачастую трудно сказать, к какому именно классу позвоночных их следует относить.



В 2004 г. было найдено ещё одно звено в цепи переходных форм между рыбами и амфибиями — тиктаалик. Его можно отнести к рыбам, потому что у него были плавники и жабры. Но его можно отнести и к амфибиям, потому что у него были лёгкие и подвижная голова. Плавники тиктаалика были, по существу, переходной формой

от плавника рыбы к конечности четвероногого. Они содержали кости плеча, предплечья и запястья, но не имели пальцев.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Опишите внешний вид, строение, образ жизни предполагаемого предка современных змей. Предположите, как могли выглядеть переходные формы.

В большинстве детально исследованных групп организмов учёные-палеонтологи выявляют *эволюционные ряды*. Исследования русского учёного Владимира Онуфриевича Ковалевского (1842—1883) и его последователей показали, что современные лошади произошли от мелких всеядных предков, живших 60—70 млн лет назад в лесах и имевших пятипалую конечность. Изменение климата на Земле, повлекшее за собой сокращение площадей лесов и увеличение размеров степей, привело к тому, что предки современных лошадей начали осваивать новую среду обитания — степи. Необходимость защиты от хищников и передвижений на большие расстояния в поисках хороших пастбищ привела к преобразованию конечностей — уменьшению числа пальцев



Рис. 5. Ряд последовательных эволюционных изменений в строении передней конечности лошади

вплоть до одного (рис. 5). Параллельно изменению конечностей происходило преобразование всего организма: увеличение размеров тела, изменение формы черепа и усложнение строения зубов, возникновение свойственного травоядным млекопитающим пищеварительного тракта.

Открытия 1990—2000-х гг. позволили восстановить историю постепенного превращения мелких наземных парнокопытных в гигантов моря — китов (рис. 6). Ископаемые остатки свидетельствуют, что наиболее древний предок китов (63 млн лет назад) жил в прибрежной зоне и кормился рыбой. Пакицетус, который жил около 50 млн лет назад, уже перешёл к полуводному образу жизни.

Амбулоцетус — ходячий кит (45 млн лет назад) был ростом с морского льва, имел довольно длинные конечности, хорошо приспособленные как для плавания, так и для хождения по дну, и длинный хвост, тоже полезный для плавания, хотя пока ещё очень мало похожий на мощный хвостовой плавник кита. Родоцетус (43 млн лет назад) сделал следующий и уже необратимый шаг в море. Его конечности сильно уменьшились, а тазовый пояс практически отделился от позвоночника. И наконец, 40 млн лет назад появился базилозаврус. Длина его тела достигала 15 м. Его передние конечности уже полностью преобразовались в мощные плавники, но он ещё сохранял тазовый пояс, а на его рудиментарных ножках всё ещё были пальцы.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Сведите вместе приведённые выше молекулярные, морфологические, эмбриологические и палеонтологические свидетельства эволюции китообразных и обсудите, как они взаимно дополняют друг друга.

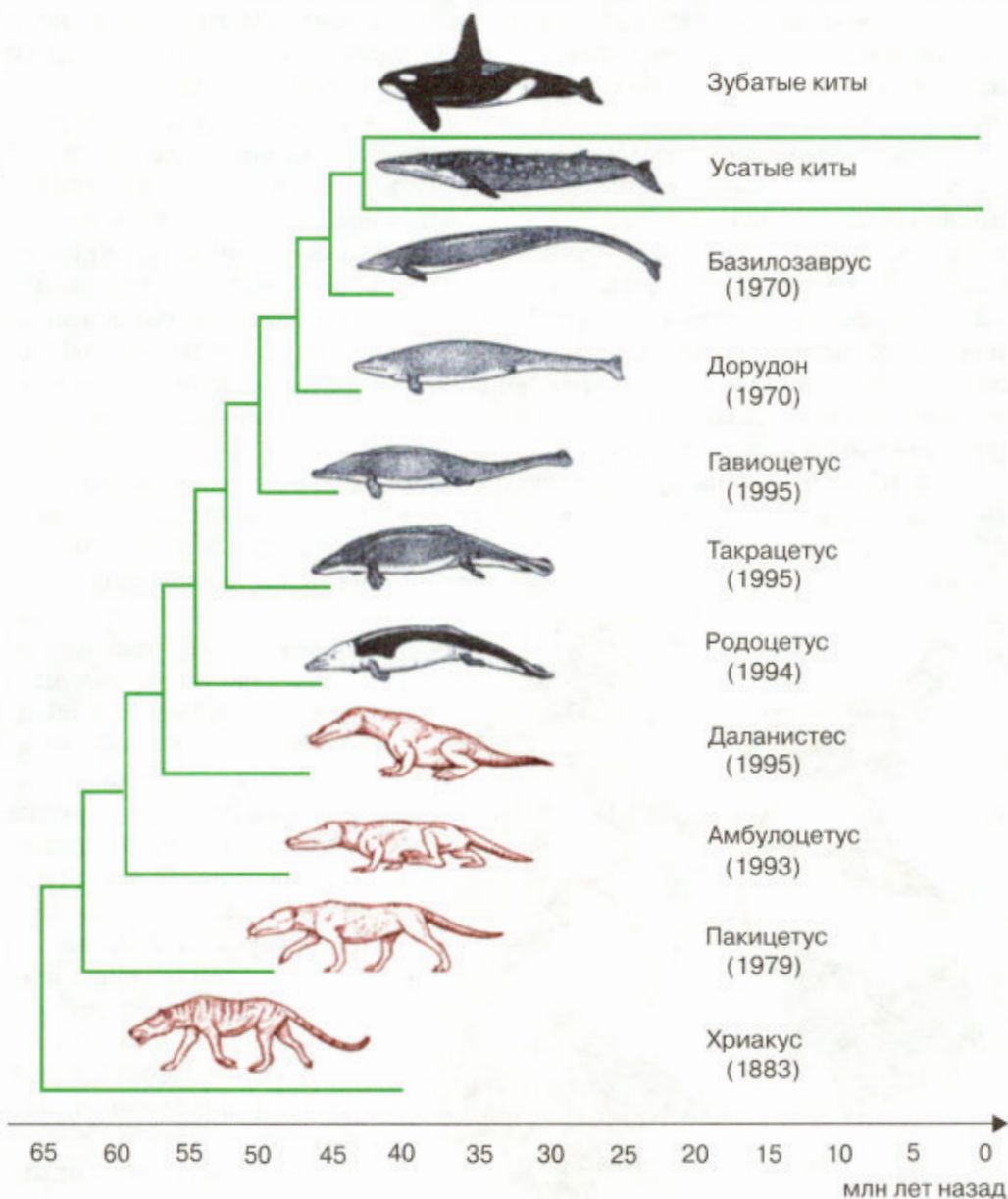


Рис. 6. Происхождение современных китов от наземных млекопитающих. Начало и конец каждой линии показывают время возникновения и вымирания соответствующего вида. (В скобках указаны даты открытия видов.)



Биогеографические свидетельства эволюции. Распространение и распределение живых организмов и их сообществ по земному шару изучает наука *биогеография*. Данные этой науки содержат убедительные свидетельства эволюции. Рассмотрим некоторые из них.

Фауна островов, которые в недавнем прошлом соединялись с континентами, таких, например, как Сахалин, Япония, Британия, практически не отличается от континентальной. В то же время между континентальной фауной и фауной океанических островов вулканического происхождения (Гавайи, Галапагосы) существуют резкие различия. До прибытия на эти острова людей там не было ни одного вида наземных млекопитающих. Их не было вовсе не потому, что острова непригодны для жизни этих видов. Как только люди завезли на острова кошек, коз и крыс, эти животные там прекрасно освоились, размножились и в ряде случаев истребили местную фауну.

В то же время на вулканических островах обитает множество *эндемичных видов*, т. е. таких, которые встречаются только там и больше

нигде. При этом многие из этих видов родственны друг другу. На Галапагосах мы наблюдаем множество видов вьюрков (рис. 7), на Гавайях обнаружено около 800 эндемичных видов дрозофил.

Особенности фауны островов получают наиболее простое объяснение с точки зрения эволюции. Эта фауна возникла за счёт заселения океанических архипелагов небольшим числом *особей-основателей*, которые смогли достигнуть островов с ближайших континентов. Оказавшись в изоляции, они осваивали разнообразные экологические ниши, изменяясь при этом. (Об экологических нишах рассказывается в § 28.)

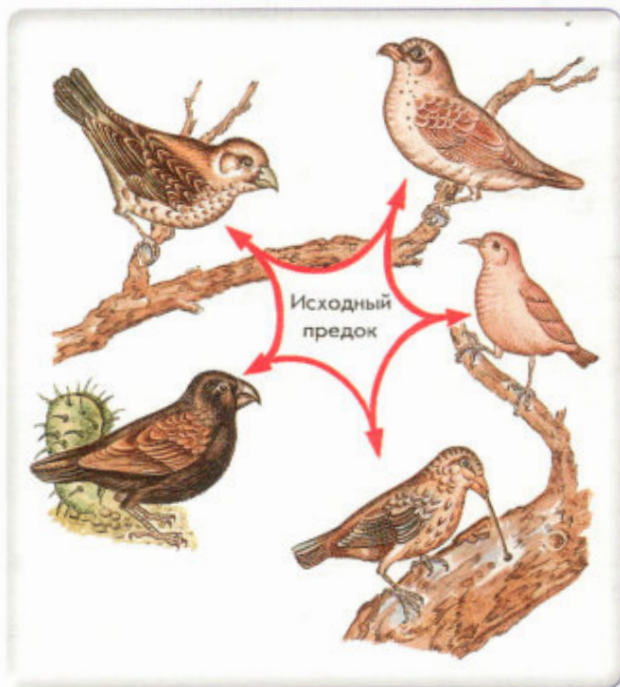


Рис. 7. Разнообразие вьюрков на Галапагосских островах

Эволюционный подход даёт ключ к пониманию различий между фауной отдельных континентов. Климатические условия саванных областей Африки, Южной Америки и Австралии поразительно сходны, но насколько различна фауна этих областей! Кенгуру населяют степи и полупустыни Австралии, но в африканской фауне нет ни одного сумчатого. Там экологическую нишу крупных травоядных занимают парнокопытные. Различия между этими биогеографическими областями по видовому составу животных невозможно объяснить климатическими условиями. Они объясняются историей формирования фаун на географически изолированных территориях.

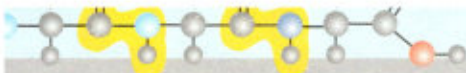
При этом следует помнить, что в далёком прошлом континенты располагались относительно друг друга совсем не так, как сейчас. Около 230 млн лет назад все континенты представляли собой единый массив — гигантский материк Пангею. Приблизительно 200 млн лет назад он раскололся, и его фрагменты медленно двигались (дрейфовали) на те места, которые они занимают сейчас.

Дрейф материков объясняет многие особенности современного распространения животных и растений. Мы понимаем, почему на таких далёких друг от друга континентах, как Южная Америка и Австралия, обитают сумчатые (опоссумы в Южной Америке, кенгуру, коала и другие в Австралии) и бескилевые птицы (нанду в Южной Америке и эму в Австралии). Десятки миллионов лет назад эти два континента соединяла Антарктида — ныне холодная и безжизненная, а тогда покрытая густыми и полными жизни тропическими лесами.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Самые древние ископаемые останки сумчатых (возраст 125 млн лет) найдены в Китае, а в Северной Америке возраст останков сумчатых составляет 112 млн лет. Останки сумчатых в породах, отложившихся 40 млн лет назад, найдены в Южной Америке, где до сих пор обитает несколько видов. В Австралии, где сумчатые доминируют, до сих пор не найдено их остатков старше 50 млн лет. Отделение Антарктиды от Австралии и Южной Америки произошло между 40 млн лет назад. Используя эти факты, реконструируйте расселение сумчатых по континентам. Обсудите причины их полного вымирания в Северной Америке и процветания в Австралии.

Таким образом, географические закономерности распределения живых организмов согласуются с геологическими и палеонтологическими данными и свидетельствуют о том, что всё современное разнообразие видов сформировалось в ходе длительного процесса эволюции.



*Вопросы
и упражнения*

1. Как можно восстановить ход эволюции на основе анализа ископаемых остатков?
2. Приведите примеры переходных форм в эволюции китообразных.
3. Фауны Северной Америки и Евразии сходны между собой, а фауны Северной и Южной Америки сильно различаются. Как вы объясните эти факты?
4. Вьюрки Галапагосского архипелага очень сходны по многим признакам и различаются по строению клюва. Какие из этого можно сделать выводы о происхождении и особенностях эволюции галапагосских вьюрков?

*Работа
с информацией*

5. Используя Интернет и дополнительную литературу, подготовьте сообщения на темы «Как учёные определяют возраст ископаемых остатков» и «Эндемики Байкала: откуда они».

*Работа
с текстом*

6. На основании материала параграфа дайте определение понятий «переходные формы», «эндемичные виды».
7. На основании материала главы напишите краткое заключение по изученному материалу. Сравните его с заключением, предложенным авторами учебника.

*Тестовые
задания*

1. Гомологичными органами являются
 - 1) передняя лапа собаки и крыло летучей мыши
 - 2) крыло бабочки и крыло птицы
 - 3) рука человека и клешня краба
 - 4) боковые плавники рыбы и боковые плавники кальмара
2. Различия фауны Южной Америки и Австралии обусловлены
 - 1) климатическими особенностями материков
 - 2) длительным временем независимой эволюции животных каждого материка
 - 3) деятельностью человека
 - 4) особенностями океанических течений
3. Естественным отбором называют
 - 1) развитие полезных признаков
 - 2) возникновение новых видов
 - 3) преимущественное размножение приспособленных особей
 - 4) вымирание динозавров
4. Определите последовательность расхождения филогенетических линий позвоночных, начиная с самого древнего класса.
 - 1) млекопитающие и земноводные
 - 2) птицы и змеи
 - 3) рыбы и миноги

5. Какие из перечисленных ниже положений характеризуют гипотезу Ламарка и какие — современную теорию эволюции? Установите соответствие.

1) гипотеза Ламарка

2) современная теория эволюции

А. наследственные изменения возникают от упражнения органов

Б. наследственные изменения возникают в результате случайных мутаций

В. движущим фактором эволюции является естественный отбор

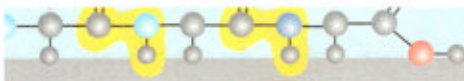
Г. движущим фактором эволюции является стремление живых организмов к совершенству

К следующему уроку

Что называют генотипом? фенотипом? Какие гены называют аллельными? Какие виды мутаций вам известны? Что служит причиной возникновения мутаций? Какие выделяют уровни организации живого? (Словарь.) Что такое ареал? экологическая ниша? (Биология, 9 кл.)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эволюция — это очень долгий процесс, который, как правило, недоступен для прямого наблюдения. В этом отношении эволюция сходна с историей. У нас нет машины времени, чтобы увидеть, как и где жили наши предки 100, 200, 1000 и более лет назад, что происходило с ними в те далёкие годы. Мы узнаём об этом на основе анализа археологических находок, архивных и литературных источников, сравнительного изучения современных языков. Мы считаем фактами только те события прошлого, которые находят независимые подтверждения из разных источников. Общность происхождения всех живых организмов на Земле, возникновение современных видов в ходе эволюции их предков подтверждаются убедительными, взаимодополняющими и непротиворечивыми свидетельствами, которые мы получаем, анализируя данные молекулярной биологии, сравнительной анатомии, эмбриологии, палеонтологии и биогеографии.



ГЛАВА 2 ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

Исследования в области эволюционной биологии позволили выявить основные факторы (движущие силы) эволюции. Это наследственная изменчивость популяций; естественный отбор, обеспечивающий приспособление организмов к меняющимся условиям жизни, и изоляция, которая может приводить к расщеплению родительских видов на дочерние виды, т. е. к видообразованию.

Эти факторы действуют на уровне видов и популяций. Вид — это группа особей, сходных по ряду признаков и способных скрещиваться между собой и давать плодовитое потомство. Совокупность особей одного вида, занимающих определённую территорию и связанных друг с другом родственными узами, называют популяцией.

§5 Популяционная структура вида

• Критерии вида • Кариотип • Виды-двойники • Репродуктивная изоляция • Генофонд

Для решения конкретных задач необходимо определять видовую принадлежность отдельных особей, отличать один вид от другого и выявлять границы между популяциями. С этой целью используют ряд критериев (отличительных признаков) вида. При этом нужно помнить, что для определения вида недостаточно какого-то одного критерия; необходима их совокупность.

Морфологический критерий вида базируется на сходстве внешнего вида и внутреннего строения у особей одного вида. Этот критерий широко используется зоологами и ботаниками. Однако он не всегда позволяет различить очень сходные между собой виды — так называемые виды-двойники.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Виды-двойники чаще всего встречаются среди насекомых и грызунов, которые распознают представителей своего вида по запаху, а также среди амфибий и птиц, у которых распознавание происходит на основе брачной песни. Как вы можете это объяснить?

Лабораторная работа 1

Морфологические особенности растений различных видов

Оборудование: живые растения или гербарные материалы растений разных видов.

1. Ознакомьтесь с ходом работы и сформулируйте её цель.
2. Рассмотрите растения двух видов, запишите их названия, составьте морфологическую характеристику растений каждого вида, т. е. опишите особенности их внешнего строения (листьев, стеблей, корней, цветков, плодов).
3. Сравните растения двух видов, выявите черты сходства и различия. Чем объясняются сходство и различия растений?

Эколого-географический критерий основывается на общности ареала (области распространения вида) и его экологической ниши (см. § 28). Однако ареалы многих видов перекрываются, в то время как отдельные популяции одного вида могут быть отделены друг от друга значительными расстояниями. Разные виды могут занимать сходные экологические ниши, а внутри одного и того же вида часто обнаруживается изменчивость по экологическим предпочтениям. Поэтому этот критерий не всегда достаточен для решения вопроса о видовой принадлежности.

Цитогенетический (кариотипический) критерий позволяет определять видовую принадлежность особей на основе анализа кариотипов.

Кариотипом называют совокупность признаков хромосомного набора, характерных для того или иного вида (определённое число хромосом, их форма, размеры и строение).

Анализируя кариотипы, можно надёжно различать даже те виды, которые почти не различаются по морфологическим признакам. Однако встречаются случаи, когда относительно далёкие виды (например, почти все представители семейства кошачьих) имеют одинаковые кариотипы. В то же время локальные популяции одного вида (например, обыкновенной бурозубки) могут значительно различаться по числу и форме хромосом.

Молекулярно-генетический критерий базируется на основе анализа последовательностей ДНК. В настоящее время создаётся международная библиотека *штрих-кодов ДНК* — уникальных для каждого



вида последовательностей нуклеотидов в определённых участках геномов. Для диагностики видов животных наиболее надёжные результаты даёт анализ последовательностей митохондриальной ДНК. Для диагностики растений используют ДНК хлоропластов и некоторых ядерных генов. Биологи пытаются найти диагностические последовательности и для других групп организмов (грибов, простейших, прокариот*). Использование этого подхода позволит в будущем однозначно идентифицировать видовую принадлежность любой особи, прочитав последовательность ДНК из сравнительно небольшого фрагмента его генома и сравнив её с эталоном.

Репродуктивный критерий. Наиболее существенной характеристикой вида является то, что он представляет собой *генетически единую систему*. Особи разных популяций одного вида могут скрещиваться и давать плодовитое потомство. Вследствие этого гены могут распространяться из одной популяции вида в другую, образовывать новые комбинации. Но они не могут перейти из одного вида в другой из-за обособленности видов друг от друга барьерами репродуктивной (от лат. *reproductio* — воспроизведение) изоляции.



Репродуктивная изоляция — это совокупность механизмов, предотвращающих межвидовой обмен генами: невозможность скрещивания особей разных видов, нежизнеспособность или стерильность межвидовых гибридов.

Однако и критерий репродуктивной изоляции не абсолютен. В точках перекрывания ареалов двух близкородственных видов иногда наблюдают гибридизацию с образованием плодовитого потомства. Так, ареалы серой и чёрной ворон перекрываются в Восточной Сибири. В зоне их перекрывания обнаружены вполне жизнеспособные и плодовитые гибриды между этими видами. Однако расширения гибридной зоны и, следовательно, перемешивания генов родительских видов не происходит. Причина заключается в генетически обусловленной избирательности скрещиваний: внутривидовые пары образуются гораздо чаще, чем межвидовые.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Подсчитайте, сколько видов позвоночных вы встречаете по дороге в школу. На основании каких критериев вы их определили? В каких случаях вы были не уверены в диагнозе и почему?

Популяция — элементарная единица эволюции. Внутри видовых ареалов могут существовать самые разнообразные преграды (реки, горы, пустыни и т. д.), которые ограничивают миграции и препятствуют свободному скрещиванию между группами особей одного и того же вида. Таким образом, *большинство видов представляют собой множество частично изолированных популяций*.

Из-за различий в условиях обитания в разных популяциях естественный отбор действует на разные признаки, с разной интенсивностью и зачастую в разных направлениях. В результате в разных популяциях одного и того же вида накапливаются разные наборы аллелей* — те, которые обеспечивают приспособленность особей к конкретным условиям обитания.

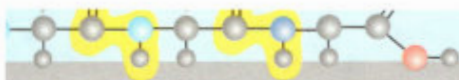
Совокупность всех аллелей, представленных в популяции, называют **генофондом**.

Крупные, многочисленные популяции, как правило, имеют богатые и разнообразные генофонды, большое число разных аллелей и значительную долю гетерозигот*. В малых популяциях обычны близкородственные скрещивания, поэтому генофонды таких популяций более бедные: в них меньше число аллелей, ниже уровень гетерозиготности. Генофонд популяции определяет средние значения тех или иных признаков. Например, северные популяции млекопитающих обладают более густым мехом, имеют более крупные размеры тела по сравнению с обитателями более тёплых областей.

Излишнюю специализацию популяций, обеднение их генофонда предотвращают *миграции*. Благодаря миграциям полезные мутации, возникающие в локальных популяциях даже в отдалённых друг от друга частях ареала, обогащают геном всего вида, становятся общим достоянием. Это гарантирует генетическое единство вида.

Мы определили эволюцию как изменение наследственных свойств живых организмов в ряду поколений. Отсюда ясно, что отдельная особь не может эволюционировать. Она существует одно поколение и является временным хранителем наследственной информации.

Современная эволюционная биология в качестве элементарной единицы эволюции рассматривает популяцию. *Каждая популяция эволюционирует относительно независимо от других популяций того же вида*. Мы можем наблюдать эволюцию отдельных популяций, прослеживая в ряду поколений изменение их генофондов и средних значений признаков.



Вопросы и упражнения

1. Какие основные критерии используют для определения видов? Какие критерии вы считаете наиболее важными при определении видовой принадлежности организма?
2. Почему только совокупность разнообразных критериев вида позволяет отличить один вид от другого?
3. Поясните, почему популяцию считают элементарной единицей эволюции.
4. В городских популяциях кошек частота аллеля чёрной окраски меха гораздо выше, чем в деревенских. Предложите этому своё объяснение.

Работа с информацией

5. Используя Интернет, подготовьте сообщение на тему «Сколько видов на планете?».

Работа с текстом

6. Попробуйте графически изобразить вид как множество, состоящее из подмножеств — популяций, между которыми осуществляется обмен генами.

К следующему уроку

Что называют модификациями? мутациями? Какие виды мутаций вам известны? Что называют комбинативной изменчивостью? Какие признаки называют качественными? количественными? (Словарь.) Что служит причиной возникновения мутаций? (Биология, 10 кл.)

§6

Наследственная изменчивость — исходный материал для эволюции

- Нейтральные мутации
- Вредные мутации
- Полезные мутации

Наследственная изменчивость. Разные виды живых организмов, как правило, сильно отличаются друг от друга по множеству признаков. Но и внутри видов также обнаруживается значительная изменчивость (рис. 8). Эта изменчивость затрагивает внешний вид особей и особенности строения их клеток, физиологию и поведение — словом, все структуры и функции живых организмов.

Принято различать модификационную изменчивость, которая возникает в ответ на внешние воздействия и по наследству не передаётся, и наследственную (генотипическую) изменчивость, обусловленную мутациями генов и комбинациями различных аллелей. Именно наследственная изменчивость является исходным материалом для эволюции.

Лабораторная работа 2

Изменчивость организмов

Оборудование: раздаточный материал, иллюстрирующий изменчивость организмов (растения 5—6 видов, по 2—3 экземпляра каждого вида, наборы семян, плодов, листьев и др.).

1. Сравните 2—3 растения одного вида (или их отдельные органы: листья, семена, плоды и др.), найдите признаки сходства в их строении. Объясните причины сходства особей одного вида.

2. Выявите у исследуемых растений признаки, по которым они различаются. Составьте таблицу, в которой охарактеризуйте изменчивость исследуемых растений по качественным* и количественным* признакам (например, цвет и размер плодов, форма и размер листа и т. п.).


3. Обсудите, какое приспособительное значение может иметь изменчивость по тому или иному признаку (например, в каких условиях более приспособлены растения с высоким стеблем, в каких — с низким).

4. Предложите эксперимент, на основе которого можно определить, являются ли выявленные различия у растений наследственными или ненаследственными.

Частота возникновения мутаций. Каждый аллель из тех, что мы наблюдаем в популяциях, когда-то возник в результате мутации. Средняя частота генных мутаций у человека и других многоклеточных составляет 10^{-5} на ген на гамету за поколение. Иными словами,



Рис. 8. Изменчивость узоров надкрылий у божьей коровки *Harmonia axyridis*



только в одной из 100 тыс. гамет определённый ген оказывается изменённым. Казалось бы, это ничтожно малая величина. Следует помнить, однако, что, по современным оценкам, геном человека содержит около 25 тыс. генов. Следовательно, в каждом поколении около четверти гамет несут новые мутации по какому-нибудь гену. Таким образом, несмотря на чрезвычайную редкость каждой отдельной мутации, в каждом поколении появляется огромное количество носителей мутантных генов. Каждый из нас является носителем множества новых мутаций и мутантных аллелей, унаследованных от наших предков.

Большинство мутаций — рецессивные*; доминантные* мутации возникают намного реже. Доминантные и рецессивные мутации ведут себя в популяциях по-разному. Доминантные мутации практически всегда проявляются в фенотипах их носителей и подвергаются действию естественного отбора. Рецессивные мутации проявляются в фенотипе только в гомозиготном* состоянии; в гетерозиготном состоянии они для отбора недоступны.

Отличить гетерозиготы по рецессивным аллелям (Aa) от доминантных гомозигот (AA) можно на основе результатов скрещиваний или анализа родословных. Однако, зная частоту рецессивных гомозигот (aa) в популяции, можно приблизительно оценить частоту рецессивного аллеля (a) и частоту гетерозигот (Aa) в популяции на основе уравнения Харди—Вайнберга. Согласно этому уравнению частоты генотипов в популяциях однозначно определяются частотами аллелей. Если частота доминантного аллеля A равна p , а рецессивного a равна q , то частоты генотипов AA , Aa и aa равны p^2 , $2pq$ и q^2 соответственно: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Оцените изменчивость человеческих популяций по качественным признакам на основе выборки из своих одноклассников. Определите частоту людей, способных складывать язык в трубочку (генотипы AA и Aa) и не способных к этому (генотип aa). Сравните ваши данные с данными, полученными в соседнем классе.

Расшифровка геномов человека, животных, растений и микроорганизмов показала, что практически каждый ген представлен в популяциях не одной, а двумя и более формами (аллелями), которые отличаются друг от друга заменой хотя бы одного нуклеотида.

Фенотипическое проявление мутаций. Мутации различаются по своим фенотипическим эффектам. Множество мутаций ни в гомо-, ни

в гетерозиготном состоянии никак не сказываются на жизнеспособности своих носителей. Такие мутации называют *нейтральными мутациями*.

Большинство мутаций, приводящих к сильным фенотипическим эффектам, оказываются *вредными*. Они нарушают скоординированное в ходе предшествующей эволюции взаимодействие генов в развивающемся организме и приводят либо к его гибели, либо к тем или иным отклонениям в развитии. Только очень немногие из вновь возникающих генных мутаций могут оказаться *полезными*.

Следует помнить, однако, насколько условна эта классификация. Полезность, вредность или нейтральность мутации зависит от условий, в которых живёт организм.

Мутация, нейтральная или даже вредная для данного организма в данных условиях, может оказаться полезной для другого организма и в других условиях, и, наоборот, полезный аллель может стать вредным при изменении внешних условий. Более того, один и тот же аллель может снижать приспособленность у гомозигот и повышать у гетерозигот, т. е. быть вредным в составе одного генотипа и полезным в составе другого. Например, у людей, гомозиготных по одной из мутаций в гене, контролирующем синтез гемоглобина, развивается тяжёлое заболевание — серповидноклеточная анемия*. В то же время гетерозиготы по этой мутации оказываются устойчивыми к малярии.

В эволюции человека мы находим интересные примеры превращения нейтральных мутаций в полезные. У наших далёких предков аллель, отвечающий за способность взрослых людей расщеплять молочный сахар, никак не влиял на приспособленность его носителей, поскольку тогда молоком питались лишь грудные младенцы. С развитием скотоводства коровье и козье молоко стало ценным продуктом питания, и данный аллель оказался крайне полезным и распространился во многих человеческих популяциях.

Большой вклад в наследственную изменчивость вносят мутации не только в генах, но и в тех участках генома, которые не кодируют белков. Мутации в этих участках изменяют эффективность связывания с ними транскрипционных факторов и регуляторных РНК и могут влиять на уровень транскрипции генов, время и место их включения и выключения, т. е. на фенотип. Хромосомные и геномные мутации также играют важную эволюционную роль, изменяя количество генов и характер взаимодействия между ними. Усложнение организмов было бы невозможно без увеличения размеров геномов за счёт полиплоидии* и удвоения отдельных участков хромосом.



В популяциях постоянно возникают всё новые и новые сочетания аллелей разных генов (это явление называют комбинативной изменчивостью*). Объединение нескольких полезных аллелей в одном генотипе может закрепляться отбором. Если же возникают комбинации вредных мутаций, то это снижает приспособленность их носителей и они быстро гибнут. Таким образом, рекомбинация в мейозе и случайное объединение гамет при оплодотворении позволяют сводить вместе полезные аллели и очищать генофонд популяций от груза вредных мутаций.

Вопросы и упражнения

1. Как возникает наследственная изменчивость в популяциях?
2. Какую роль в эволюции играют генные мутации?
3. Какие хромосомные и геномные мутации приводят к увеличению размеров генома?

Задача

4. Последовательности 2 и 3 отличаются от последовательности 1 по мутационным заменам нуклеотидов. Найдите эти мутации.
1) АТЦАЦАГТАГТАГТТГЦТГГАААГАГАААТАТЦАЦА
2) АТЦАТГТАГТААТАГЦТГГААТГАГААЦТАТЦАТ
3) АЦТАЦТГТГГААГТАГЦТГГЦААГАГАААТАЦТАЦТ

Работа с текстом

5. На основании материала параграфа составьте схему или таблицу «Эволюционная роль разных форм наследственной изменчивости».

Работа с информацией

6. Используя дополнительные источники информации, приведите примеры нейтральных, вредных и полезных мутаций в популяциях человека.

К следующему уроку

В чём суть теории вероятностей? (Математика, 9 кл.)

§7

Направленные и случайные изменения генофондов в ряду поколений


• Приспособленность • Дрейф генов

Как вы теперь знаете, элементарной единицей эволюции является популяция, а сам процесс эволюции популяций мы можем отслеживать по изменениям их генофондов. От поколения к поколению частоты аллелей в популяциях могут как меняться в определённом

направлении под действием естественного отбора, так и колебаться случайным образом.

Приспособленность и естественный отбор. Шансы организма выжить и размножиться зависят от того, насколько он приспособлен к тем условиям, в которых живёт. Для того чтобы оценить *приспособленность* каждой конкретной особи, нам не нужно измерять скорость её бега, хитрость в ускользании от хищников, умение находить и использовать пищу; нам нужно только знать, сколько она оставила потомков. *Из двух особей более приспособлена та, которая оставит больше потомков*, т. е. внесёт больше своих аллелей в генофонд следующего поколения. Это утверждение справедливо для всех живых организмов.


Как вы помните, избирательное выживание и размножение наиболее приспособленных особей в популяциях Ч. Дарвин назвал естественным отбором (см. § 1).



Благодаря естественному отбору из поколения в поколение в генофонде популяций увеличивается частота аллелей, которые определяют более высокую приспособленность их носителей, и снижается частота вредных аллелей.


Это касается не только аллелей, которые влияют на морфологию и физиологию животных. Аллели генов, контролирующих поведение, также подвергаются естественному отбору. В результате такого отбора формируются и закрепляются в генофондах многие инстинкты*, в том числе инстинкты самосохранения и заботы о потомстве.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Многие натуралисты отмечают распространённость внутривидовой взаимопомощи, кооперации и даже самопожертвования в мире животных. Птица с угрозой для собственной жизни отвлекает хищника от гнезда с птенцами. Пчела жертвует собой, атакуя врага, приближающегося к улью. Обсудите, как подобные свойства могли сформироваться и закрепиться под действием естественного отбора, если те особи, которые их проявляют, гибнут.


Эффективность естественного отбора определяется скоростью изменения признака в ряду поколений. Она зависит от того, какая доля особей доживает до половой зрелости и участвует в размножении. Чем меньше эта доля, тем сильнее отбор. Так, если при отборе на уве-



личение размера тела в каждом поколении размножаются только 5 % особей (самые крупные), то средний размер растёт гораздо быстрее, чем в случае более слабого отбора, когда в размножении участвуют все особи, у которых размер тела хоть чуть-чуть превышает средний (т. е. около 50 %).

Однако даже самый сильный отбор будет неэффективен, если изменчивость особей в популяции незначительна или носит ненаследственный характер. Если все особи в популяции совершенно одинаковы и имеют один и то же генотип (как, например, представители одной и той же линии растений-самоопылителей), то даже в условиях жёсткой конкуренции все они имеют равные шансы уцелеть или погибнуть. Из поколения в поколение генофонд такой популяции будут оставаться неизменным.

Дрейф генов. Естественный отбор приводит к *направленным изменениям* частот аллелей в зависимости от того, какое влияние они оказывают на приспособленность их носителей. Однако в небольших популяциях частоты аллелей могут меняться *случайным образом*.



Процесс случайного, ненаправленного изменения частот аллелей в популяциях получил название **дрейфа генов**.

Как вы знаете из теории вероятностей, чем меньше число испытаний, тем сильнее случайные отклонения. Если мы бросаем монетку 1000 раз, то, скорее всего, решка выпадет примерно в половине случаев. При 10 бросках решка может выпасть 7 раз, может 3 раза или не выпадет ни разу. Если количество особей, дающих начало следующему поколению, невелико, то частоты аллелей в этой выборке особей могут сильно отличаться от частот, характерных для предыдущего поколения.

Рассмотрим заселение островов жуками из континентальной популяции (рис. 9). В этой исходной популяции из нескольких сотен особей преобладали красные жуки. Частота рецессивного аллеля красной окраски была равна 80 %. Двух чёрных гомозиготных самцов и двух красных гомозиготных самок случайно занесло ветром на необитаемый остров. Они стали основателями островной популяции, в которой частота аллеля красной окраски равна 50 %. Различия в частотах аллелей между материнской и дочерними популяциями, основанными малым числом особей, называют *эффектом основателя*.

Этот эффект является частным случаем дрейфа генов. Примером эффекта основателя могут служить различия в частотах аллелей

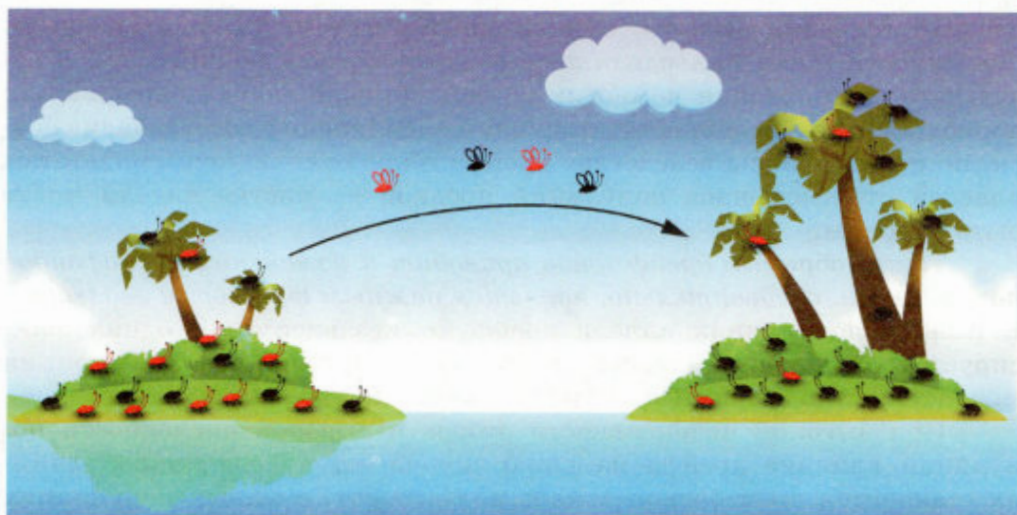


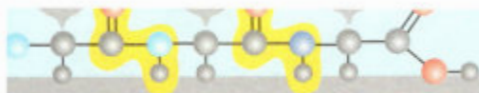
Рис. 9. Эффект основателя. Заселение острова небольшим числом особей привело к значительным различиям в частотах аллелей между континентальной и островной популяциями

между изолированными популяциями человека. Так, группы крови* *AB* и *B* часто встречаются среди населения Европы и Азии и практически полностью отсутствуют у коренных жителей Америки — индейцев. Это связано с тем, что все индейцы происходят от небольшой группы основателей — переселенцев из Азии, в которой случайно не оказалось ни одного носителя аллеля *B*.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Популяции серебристо-чёрных лисиц, населяющих разные острова Алеутской гряды, отличаются друг от друга и от материковой популяции по частотам аллелей чёрной и рыжей окраски. При этом различия не связаны ни с размерами островов, ни с расстоянием между ними. Чем могут быть обусловлены эти различия — отбором или дрейфом генов?

Другим частным случаем дрейфа генов является *эффект бутылочного горлышка*, при котором резкие изменения частот аллелей происходят на спаде численности популяций. Регулярные колебания численности наблюдают у некоторых видов грызунов (леммингов, водяных полёвок) и насекомых (саранчи): за вспышками численности



следуют так называемые популяционные ямы (см. § 27). К падениям численности могут приводить лесные пожары, наводнения и др. В результате размножения немногих особей, по воле случая переживших периоды спада численности, популяции постепенно восстанавливаются, но их генофонды вследствие дрейфа генов отличаются по частотам аллелей от генофондов популяций предков — многие аллели могут быть утеряны.

Таким образом, дрейф генов приводит к изменениям генофондов популяций и, следовательно, является важным фактором эволюции. В разных популяциях аллели дрейфуют независимо. В одних фиксируется один набор аллелей, в других — другой. Эта дивергенция может служить основой для видообразования.

При высокой интенсивности отбора и высокой численности популяций влияние дрейфа на динамику частот аллелей в популяциях становится пренебрежимо малым. Наоборот, в малых популяциях при небольших различиях по приспособленности между генотипами дрейф генов приобретает решающее значение. В таких ситуациях менее адаптивный аллель может зафиксироваться в популяции, а более адаптивный может быть утрачен.

Вопросы и упражнения

1. Что такое эффективность отбора и от чего она зависит?
2. Почему дрейф генов считают одним из факторов эволюции?
3. Какую роль в эволюции играют резкие спады и подъёмы численности популяций?

Задача

4. На прошлом уроке вы определяли в своём и соседнем классах частоту людей, способных и неспособных складывать язык в трубочку. Теперь сравните эти частоты между отдельными рядами в каждом классе. В каком случае разница в частотах более значительна — между классами или между рядами? Почему?

Работа с информацией

5. Используя Интернет, подготовьте сообщение на тему «Эволюция взаимопомощи».
6. Используя доступные источники информации, узнайте, какие значения имеет слово «дрейф».

Работа с текстом

7. На основании материала параграфа дайте определение понятия «приспособленность».

К следующему уроку

Что называют вторичными половыми признаками? (Словарь.)

• Движущий отбор • Стабилизирующий отбор • Дизруптивный отбор • Половой отбор

Движущий отбор. Отбор действует в каждом поколении не с нуля, не с чистого листа, а с того состояния популяции, в котором она оказалась в результате предшествующих поколений отбора. Если в какой-то популяции из года в год высокие растения получают преимущество в выживании и размножении, то поколение за поколением в этой популяции растёт доля высоких особей и увеличивается средний размер особей.

Отбор, при котором в ряду поколений происходит постепенное изменение частот аллелей и средних значений признаков в определённом направлении, называют **движущим отбором** (рис. 10).

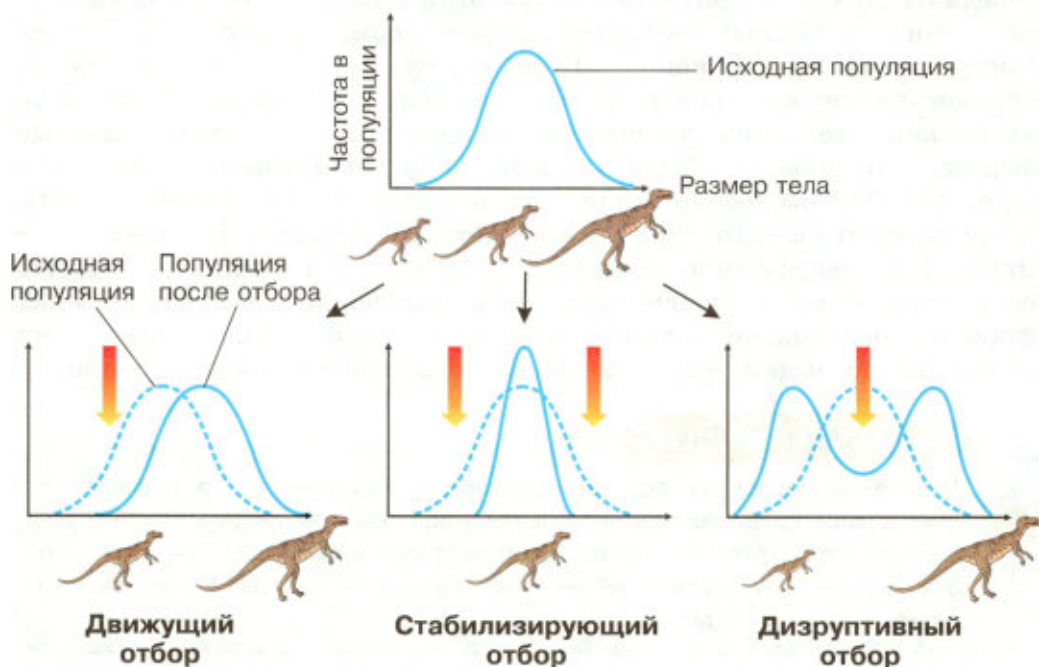


Рис. 10. Формы естественного отбора



Рис. 11. Индустриальный меланизм у бабочек


Классическим примером движущего отбора является эволюция окраски у бабочки берёзовой пяденицы. Окраска крыльев этой бабочки имитирует окраску покрытой лишайниками коры деревьев. Очевидно, такая *покровительственная окраска* сформировалась за многие поколения предшествующей эволюции. Однако с началом индустриальной революции в Англии это приспособление стало терять своё значение. Загрязнение атмосферы привело к массовой гибели лишайников и потемнению стволов деревьев. Светлые бабочки на тёмном фоне стали заметны для птиц. Начиная с середины XIX в. в популяциях берёзовой пяденицы стали появляться мутантные тёмные (меланистические) формы бабочек. Частота их быстро возрастала. К концу XIX в. некоторые городские популяции берёзовой пяденицы почти целиком состояли из тёмных форм, в то время как в сельских популяциях по-прежнему преобладали светлые формы. Это явление было названо *индустриальным меланизмом* (рис. 11). Учёные обнаружили, что в загрязнённых районах птицы чаще поедают светлые формы, а в чистых — тёмные. Введение ограничений на загрязнение атмосферы в 1950-х гг. привело к тому, что естественный отбор вновь изменил направление и частота тёмных форм в городских популяциях начала снижаться. В наше время они почти так же редки, как и до начала индустриальной революции.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

В течение последних ста лет происходит постепенное, но неуклонное уменьшение среднего размера бивней у африканских слонов. Растёт процент особей, которые вообще не имеют бивней. Биологи считают, что это явление обусловлено интенсивной охотой на слонов. Может ли оно служить примером движущего отбора?

Стабилизирующий отбор. Движущая форма естественного отбора играет решающую роль в приспособлении живых организмов к меня-

ющимся внешним условиям. Однако и в стабильных условиях существования естественный отбор не прекращается. В таких условиях он продолжает действовать в форме стабилизирующего отбора.



Стабилизирующий отбор сохраняет то состояние популяции, которое обеспечивает её максимальную приспособленность в постоянных условиях существования.

В каждом поколении элиминируются (гибнут или не размножаются) особи, отклоняющиеся от среднего оптимального значения по приспособительным признакам (см. рис. 10). На первый взгляд кажется, что наибольший вклад в генофонд следующего поколения должны вносить особи с максимальной плодовитостью. Однако наблюдения над природными популяциями птиц и млекопитающих показывают, что это не так. Чем больше птенцов или детёнышей в гнезде, тем труднее их выкормить, тем каждый из них меньше и слабее. В результате наиболее приспособленными оказываются особи со средней плодовитостью.



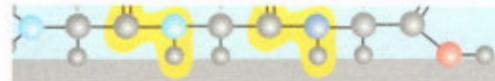
АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Установлено, что новорождённые младенцы со средней массой тела гораздо более жизнеспособны, чем те, которые имеют сниженную и повышенную массу тела. Объясните это наблюдение.

Постоянство условий не означает их неизменности. В течение года экологические условия регулярно меняются. Стабилизирующий отбор адаптирует популяции к этим сезонным изменениям. Циклы размножения приурочиваются к ним таким образом, чтобы молодняк рождался в тот сезон года, когда ресурсы пищи максимальны. Все отклонения от этого оптимального, воспроизводимого из года в год цикла устраняются стабилизирующим отбором: родившиеся слишком рано гибнут от бескормицы; родившиеся слишком поздно не успевают подготовиться к зиме.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Приведите примеры сезонных изменений в жизни животных и растений. Как вы думаете, что является внешним сигналом для наступления этих изменений: изменение температуры, влажности, освещённости, длины светового дня? К каким последствиям может приводить более раннее или более позднее наступление этих изменений?



Дизруптивный отбор. При стабилизирующем отборе преимуществом обладают особи со средним проявлением признака, при движущем — одна из крайних форм. При дизруптивном, или разрывающем, отборе преимущество приобретают обе крайние формы, а средние гибнут или проигрывают в размножении (см. рис. 10).

Действием дизруптивного отбора объясняют образование сезонных рас у некоторых сорных растений. Было показано, что сроки цветения и созревания семян у одного из видов таких растений (большого погремка) растянуты почти на всё лето, причём большая часть растений цветёт и плодоносит в середине лета. Однако на сенокосных лугах получают преимущества те растения, которые успевают отцвести и дать семена до покоса, и те, которые дают семена в конце лета, после покоса. В результате образуются две расы погремка — ранне- и позднецветущая.

В определённых ситуациях дизруптивный отбор по признакам, связанным с особенностями экологии (время размножения, предпочтение разных видов корма или разных местообитаний), может приводить к образованию экологически обособленных рас внутри вида и затем к видообразованию.

Половой отбор. В эволюции организмов, для которых характерно половое размножение, очень важную роль играет выбор брачных партнёров. Ч. Дарвин назвал его *половым отбором*. По словам Дарвина, «эта форма отбора определяется не борьбой за существование в отношениях органических существ между собою или с внешними условиями, но соперничеством между особями одного пола, обычно самцами, за обладание особями другого пола».

Самец, который живёт недолго, но нравится самкам и поэтому производит много потомков, имеет гораздо лучшую приспособленность, чем тот, что живёт долго, но оставляет мало потомков или вовсе не участвует в размножении. В каждом поколении между самцами возникает жесточайшая конкуренция за самок. Эта конкуренция может быть прямой и проявляться в виде борьбы за территорию или турнирных боёв. В косвенной форме конкуренция может быть обусловлена выбором самок.

В тех случаях, когда самки выбирают самцов, конкуренция самцов проявляется в демонстрации их яркого внешнего вида или сложного поведения ухаживания. Например, успех самца-павлина у самок и количество его потомков напрямую зависят от яркости его оперения и числа глазков на хвосте (рис. 12).

Половой отбор приводит к распространению таких «демонстративных» признаков, как хвост павлина, яркие длинные перья райских птиц, алые гребни петухов, феерические цвета тропических рыбок, песни птиц и лягушек и т. п. Эти признаки требуют неоправданных затрат энергии для их развития. Они привлекают внимание хищников. И тем не менее самки выбирают ярко окрашенных самцов. Почему? На этот счёт было предложено две гипотезы.

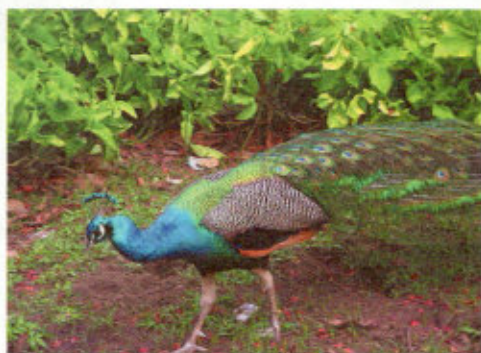


Рис. 12. Форма и расцветка хвоста павлина — результат действия полового отбора

Согласно гипотезе «хороших генов» яркость окраски перьев и гребней у птиц, чешуи и хвоста у рыб является косвенной, но очень надёжной характеристикой здоровья. Например, чем ярче окраска самца у рыбки корюшки, тем меньше он заражён паразитами. Таким образом, выбирая ярких самцов, самки выбирают хорошие гены для своих потомков.

Согласно гипотезе «привлекательных сыновей» логика выбора самок несколько иная. Если яркие самцы по каким бы то ни было причинам являются привлекательными для самок, то стоит выбирать яркого отца для своих будущих сыновей, потому что его сыновья унаследуют гены яркой окраски и будут привлекательными для самок в следующем поколении. Таким образом, возникает положительная обратная связь, которая приводит к тому, что из поколения в поколение яркость окраски самцов всё более и более усиливается.

Объясняя эти гипотезы, мы старались понять логику действий самок животных. На самом деле в выборе самцов самки не более и не менее логичны, чем во всём остальном своём поведении. Когда животное чувствует жажду, оно не размышляет о восстановлении водно-солевого баланса в организме, а просто идёт на водопой. Когда рабочая пчела жалит хищника, напавшего на улей, она не вычисляет, насколько этим самопожертвованием она повышает приспособленность своих сестёр, она следует инстинкту. Точно так же и самки, выбирая ярких самцов, следуют своим инстинктам — им нравятся яркие самцы. Все те, кому инстинкт подсказывал иное поведение, не оставили потомства.

Разделение целостного процесса естественного отбора на отдельные формы во многом условно. Один и тот же вид может находиться

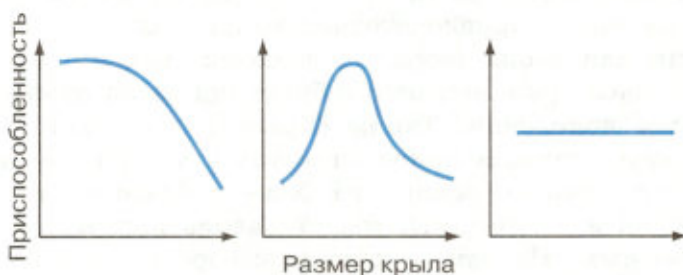
под действием разных форм отбора на разных этапах своей эволюции: движущего при смене условий существования, стабилизирующего в относительно стабильных условиях. Разные формы отбора могут действовать в разных частях ареала: стабилизирующий — в центре, движущий — на периферии. В пределах одной популяции может происходить движущий отбор по одной группе признаков, стабилизирующий — по другой, половой — по третьей.

Вопросы и упражнения

1. Сравните разные формы отбора и выделите черты сходства и различия между ними.
2. Приведите примеры разных форм отбора в природе.
3. При стабилизирующем отборе средние значения признаков в популяции остаются неизменными в ряду поколений. Значит ли это, что эволюция при этом не происходит?

Задача

4. На рисунке представлены зависимости приспособленности (вероятности выживания) мух от размеров их крыльев. Эти зависимости разные в трёх разных популяциях. При условии, что фенотипическая изменчивость этого признака целиком обусловлена наследственностью, определите, какая форма отбора действует в каждой из этих популяций, и предскажите изменение среднего значения признака в ряду поколений.



Работа с информацией

5. Используя Интернет, подготовьте сообщение на тему «Изучение естественного отбора в природе».

Работа с текстом

6. На основании материала параграфа: 1) составьте схему «Формы естественного отбора»; 2) сформулируйте определение понятия «половой отбор».

К следующему уроку

Вспомните, как устроен орган зрения у человека. (Биология, 8—9 кл.)

- Покровительственная окраска • Предостерегающая окраска
- Подражательная окраска (мимикрия) • Ароморфоз • Идиоадаптация
- Биологический прогресс

Наблюдая многообразие живых организмов на Земле, мы прежде всего обращаем внимание на их удивительные приспособления (адаптации) к тем условиям, где они обитают. У рыб, дельфинов, тюленей тело имеет обтекаемую форму — это приспособление для жизни в воде. Крылья жуков, стрекоз, бабочек, птиц, летучих мышей устроены по-разному, но все они идеально приспособлены для полёта.

Как возникали и совершенствовались эти приспособления?

Идиоадаптации и ароморфозы. Большой вклад в изучение адаптаций внес учёный-эволюционист Алексей Николаевич Северцов (1866—1936). Он выделял два пути эволюции: *идиоадаптации* — частные приспособления к условиям обитания и *ароморфозы* — адаптации, которые существенно повышают уровень организации их носителей и открывают перед ними совершенно новые эволюционные возможности.

К идиоадаптациям относят такие приспособления, как возникновение устойчивости к антибиотикам у бактерий, формирование покровительственной окраски и формы, изменения формы конечностей млекопитающих при освоении новых экологических ниш и др. За счёт идиоадаптаций возникают виды, роды, семейства, отряды. Примерами ароморфозов могут служить возникновение фотосинтеза, полового размножения, многоклеточности, лёгочного дыхания у предков амфибий, теплокровности у предков птиц и млекопитающих. Таким образом, ароморфозы характеризуют разные классы, типы и царства живой природы.

Ароморфозы при появлении практически неотличимы от идиоадаптаций. Лишь по мере их эволюционной «шлифовки» естественным отбором, согласования с многочисленными признаками организма и широкого распространения видов, имеющих эти адаптации, они становятся ароморфозами. Например, появление лёгочного дыхания у древних рыб не изменило кардинально их образ жизни. Это была типичная идиоадаптация, которая позволяла им переживать временные пересыхания водоёмов. Однако благодаря этой адаптации появилась возмож-

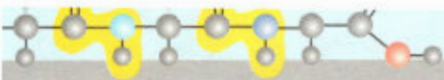


Рис. 13. Покровительственная форма и окраска у богомола

Эволюция окраски и формы животных. Индустриальный меланизм, о котором рассказывалось в предыдущем параграфе, является примером того, как в результате естественного отбора один вариант покровительственной окраски меняется на другой. *Покровительственная окраска и форма* делают животных незаметными. Одни насекомые поразительно сходны с листьями деревьев, на которых они обитают, другие напоминают засохшие веточки или шипы на стволах деревьев (рис. 13). Эти морфологические адаптации дополняются поведенческими. Например, насекомые выбирают для укрытия именно те места, где они менее заметны.

Несъедобные и ядовитые животные (насекомые, змеи, лягушки) часто имеют яркую *предостерегающую окраску* (рис. 14, верхний ряд). Хищник, раз столкнувшись с таким животным, надолго ассоциирует этот тип окраски с опасностью. Этим пользуются некоторые несъедобные животные. Они приобретают поразительное сходство с ядовитыми и тем самым снижают опасность нападения со стороны хищников (рис. 14, нижний ряд). Уж имитирует окраску гадюки, муха подражает пчеле.

Имитацию предостерегающей окраски несъедобного вида съедобным или другим несъедобным видом называют **подражательной окраской** или **мимикрией**.

Как возникли все эти удивительные приспособления? Маловероятно, чтобы единичная мутация могла обеспечивать такое точное со-



Рис. 14. Пример предостерегающей окраски и мимикрии. *Верхний ряд* — разные виды ядовитых лягушек; *нижний ряд* — разные формы одного вида-имитатора

ответствие между крылом насекомого и живым листом, между мухой и пчелой. Невероятно, чтобы единственная мутация заставляла покровительственно окрашенное насекомое прятаться именно на тех листьях, на которые оно похоже. Очевидно, что такие приспособления, как покровительственная и предостерегающая окраска и мимикрия, возникали путём постепенного отбора разных мутаций, которые вызывали небольшие изменения в форме тела, в распределении определённых пигментов, во врождённом поведении.

Самая интересная и трудная проблема — это *начальные стадии возникновения адаптаций*. Понятно, какие преимущества даёт почти идеальное сходство богомола с листом (см. рис. 13). Но какие преимущества могли быть у его далёкого предка, который лишь отдалённо напоминал лист? Ведь даже идеальное сходство современного богомола с листом не даёт стопроцентной гарантии, что ни одна птица его никогда не заметит. Однако его шансы ускользнуть от хищника выше, чем у насекомого с менее совершенной покровительственной окраской. Точно так же у его далёкого предка, лишь чуть-чуть похожего на лист, шансы на жизнь были несколько выше, чем у его родственника, вовсе на лист не похожего. Конечно, птица, которая сидит рядом с ним, в ясный день легко его заметит. Но если день туманный, если птица пролетает мимо, тогда и минимальное сходство сохраняет жизнь носителю этого едва заметного сходства. Его потомки, которые унаследуют это минимальное сходство, будут более многочисленны.

Их доля в популяции станет больше. Это приведёт к усилению отбора среди птиц на способность более точно распознавать замаскированную добычу. Минимального сходства с листом уже будет недостаточно для выживания, и естественный отбор продолжит подхватывать все те мельчайшие изменения, которые усиливают сходство богомола в окраске и форме с субстратом.

Возникновение и эволюция новых органов. Многие органы животных и растений производят впечатление тщательно продуманных и спланированных устройств. Это глаз человека с его системами точной фокусировки. Это система эхолокации летучих мышей. Это цветки растений, привлекающие опылителей окраской, формой, ароматом. Все эти сложнейшие адаптации возникли путём естественного отбора случайно возникавших мутаций. Рассмотрим для примера предполагаемые этапы возникновения глаза человека.

Эволюция глаза началась с появления небольших групп светочувствительных клеток на поверхности тела наших очень далёких предков, живших около 540 млн лет назад. Способность различать свет и тьму была, безусловно, полезна и повышала их шансы на жизнь по сравнению с абсолютно слепыми сородичами. Случайно возникшее искривление «зрительной» поверхности улучшило зрение, так как позволило определять нахождение источника света. Так постепенно возник глазной бокал. Вновь возникающие мутации могли вести как к сужению, так и к расширению отверстия глазного бокала. Расширение ухудшало зрение, сужение постепенно его улучшало — свет стал проходить через узкую диафрагму. Каждый шаг повышал приспособленность тех особей, которые менялись в «правильном» направлении. Светочувствительные клетки формировали сетчатку. Со временем в передней части глазного яблока сформировался хрусталик, выпол-

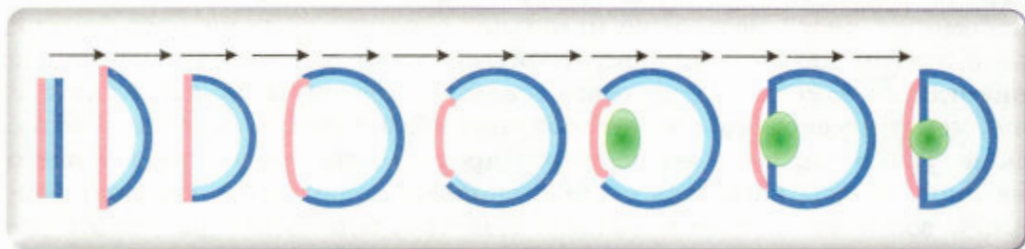


Рис. 15. Результаты компьютерного моделирования эволюции глаза. Прозрачный слой клеток обозначен розовым цветом, светочувствительный — голубым, экранирующий (пигментный) — синим, хрусталик — зелёным

няющий функцию линзы. Он возник, по-видимому, как прозрачная двухслойная структура, наполненная жидкостью.

Учёные смоделировали эволюцию глаза. В популяции виртуальных организмов, которые имели примитивный плоский «глаз» (рис. 15), изредка возникали мутации, меняющие его кривизну, а на более поздних этапах и оптическую плотность содержимого глазного бокала. Каждое улучшение оптических свойств повышало приспособленность мутантов на 1%. Оказалось, что естественный отбор таких редких и незначительных полезных изменений способен создать структуру, подобную глазу моллюска, всего за 364 000 поколений.

Все предполагаемые стадии эволюции глаза человека мы можем обнаружить у ныне живущих животных. В разных типах животных эволюция глаза шла разными путями. Благодаря естественному отбору независимо возникло множество разных форм глаза, и человеческий глаз не самый совершенный из них.

ТРЕНИРУЕМСЯ


Эхолокация у летучих мышей базируется на использовании ультразвука и служит для ориентации в темноте. Попробуйте реконструировать начальные стадии возникновения этой адаптации.

Лабораторная работа 3

Приспособленность организмов к среде обитания

Оборудование: гербарные образцы растений (водорослей, мхов, папоротниковидных, цветковых растений) или комнатные растения, веточки сосны или ели, чучела или рисунки животных различных местообитаний.

1. Определите среду обитания растения и животного, предложенных вам для исследования.
2. Выявите черты приспособленности выбранного организма к среде обитания.
3. На основании знаний о движущих силах эволюции объясните механизм возникновения этих приспособлений.
4. Рассмотрите растения, принадлежащие к разным отделам. Выявите черты усложнения в строении растений этих отделов и раскройте их значение. Укажите, какие признаки разных цветковых растений можно считать результатом ароморфозов, а какие — результатом идиоадаптаций.



Биологический прогресс. Ароморфозы и идиоадаптации ведут к *биологическому прогрессу* — усовершенствованию живых организмов в ходе эволюции. Признаками биологического прогресса являются увеличение численности и расширение ареала популяций определённых видов, интенсивный процесс видообразования.

Биологический прогресс может достигаться как за счёт усложнения, так и за счёт упрощения организации (в случае паразитических организмов), которое называют *общей дегенерацией*.

По пути общей дегенерации шла эволюция целого класса животных — ленточных червей. При переходе к паразитизму они утратили пищеварительную систему, их нервная система подверглась сильному упрощению. И тем не менее в эволюции этого класса мы наблюдаем все признаки биологического прогресса. Известно несколько тысяч видов ленточных червей, многие из которых имеют астрономическую численность. Они паразитируют на рыбах, амфибиях, рептилиях, птицах и млекопитающих и, таким образом, населяют всю Землю.

*Вопросы
и упражнения*

1. Какой фактор эволюции играет решающую роль в формировании адаптаций?
2. Могут ли сложные адаптации возникать благодаря единичным мутациям?
3. Какие преимущества даёт мимикрия одного несъедобного вида под другой?
4. Предложите возможные пути возникновения многоклеточности и объясните приспособительное значение начальных стадий этого процесса. Результаты ваших размышлений обсудите в классе.

*Работа
с информацией*

5. Используя Интернет, подготовьте сообщение на тему «Покровительственная окраска насекомых».

*Работа
с текстом*

6. На основании материала параграфа сформулируйте определения понятий «адаптация», «ароморфоз», «идиоадаптация».

*К следующему
уроку*

Какие выделяют критерии вида? Что такое популяция? (§ 5.) В чём заключается дрейф генов? (§ 7.) В чём сущность дизруптивного отбора? (§ 8.) Что такое дивергенция? (§ 1.) На какие материки раскололся суперконтинент Гондвана? (География, 7 кл.) Что такое полиплоидия? (Словарь.)

§ 10 Видообразование

• Географическое видообразование • Экологическое видообразование

Анализ молекулярно-генетических, палеонтологических и других научных данных показывает, что в ходе эволюции постоянно происходили изменение и дивергенция видов, разделение родительских видов на два или несколько новых.

Процесс образования новых видов из предковых называют **видообразованием**.

Изоляция как фактор эволюции. Необходимым условием видообразования является *изоляция*, т.е. прекращение свободного скрещивания разных групп особей внутри исходного вида.

Внутривидовая изоляция приводит к тому, что каждая популяция начинает эволюционировать независимо. Мутации, возникающие в одной популяции, не могут проникнуть в другие популяции. Естественный отбор перестраивает генетическую структуру каждой изолированной популяции на свой лад, приспособлявая каждую из них к локальным условиям. Дрейф генов также приводит к дивергенции изолированных популяций.

Независимая эволюция изолированных популяций ведёт к тому, что между ними увеличиваются генетические различия. Такие популяции становятся всё менее похожими друг на друга по ряду морфологических, физиологических и поведенческих признаков. Это, в свою очередь, ведёт к возникновению репродуктивной изоляции и к видообразованию.

Важную роль в видообразовании у растений и некоторых групп животных играет полиплоидия — кратное увеличение числа хромосом. Потомки от скрещиваний между полиплоидным и диплоидным организмами стерильны из-за нарушений в конъюгации и расхождении гомологичных хромосом* в мейозе*. Таким образом, полиплоиды репродуктивно изолированы от родительского диплоидного вида, но плодотворны при самоопылении или при скрещивании друг с другом. Необходимым условием видообразования за счёт полиплоидии является способность организмов к партеногенезу, самоопылению или вегетативному размножению. В этом случае вновь возникший полиплоид может размножиться и стать родоначальником нового вида.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Видообразование на основе полиплоидии часто встречается у растений и редко — у животных. Почему?

В зависимости от факторов, которые вызывают внутривидовую изоляцию, выделяют два основных способа видообразования (рис. 16).

Географическое, или *аллопатрическое* (от греч. «аллос» — другой, «патрис» — родина), видообразование происходит в том случае, когда нарождающиеся виды оказываются пространственно разобщёнными, изолированными друг от друга и от исходного вида труднопреодолимыми географическими барьерами.

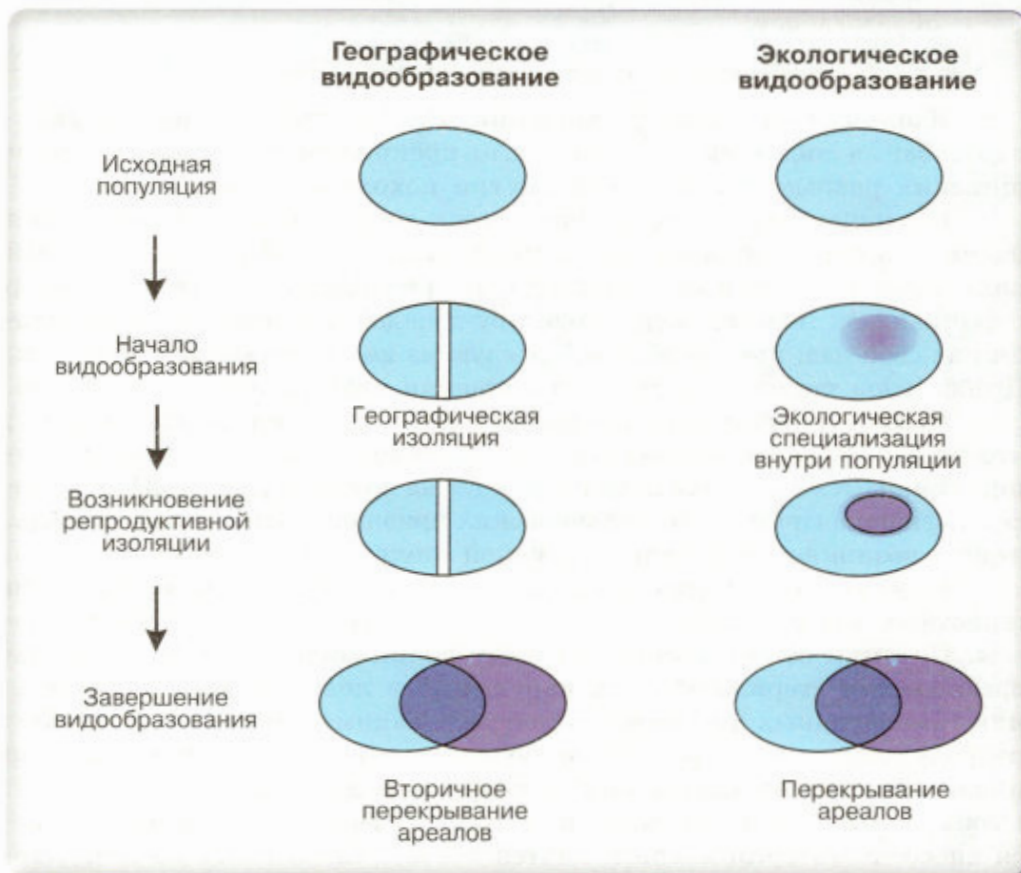


Рис. 16. Основные этапы географического и экологического видообразования

Внутривидовая изоляция может также возникнуть в пределах одной территории между определёнными группами особей, различающимися по своим экологическим предпочтениям. Такой способ видообразования называют *экологическим* или *симпатрическим* (от греч. «син» — вместе, «патрис» — родина).

Географическое видообразование. Пространственная изоляция может возникать в ходе распространения вида по ареалу. Расселение слонов в пределах Африки привело к образованию двух видов африканских слонов (лесного и саванного). Следствием расселения за пределами Африки стало образование четырёх ныне живущих подвидов индийских слонов и, как показал анализ ДНК, вымерших мамонтов.

Две популяции одного вида, обитающие на разных краях ареала, могут отличаться друг от друга по морфологии, физиологии, поведению столь же значительно, как и разные родственные виды.

Известно два подвида певчих птиц — зелёных пеночек. Их ареалы перекрываются в центральной Сибири, но скрещивания между ними не происходит. Двигаясь на юг, мы обнаруживаем кольцо связанных друг с другом популяций, которое охватывает Тибетское плато. При этом соседние популяции пеночек свободно скрещиваются. По-видимому, современные сибирские подвиды возникли в результате расселения из популяции, обитавшей к югу от Тибета. К тому времени, когда ареал сомкнулся, различия между краевыми популяциями стали столь значительными, что обеспечили их надёжную репродуктивную изоляцию.

Заселение разных островов континентальными видами приводит к изоляции островных популяций от исходной популяции и друг от друга и, как следствие, к географическому видообразованию. Анализ последовательностей ДНК разных видов вьюрков, обитающих на Га-лапагосских островах, показывает, что все они являются потомками одного-единственного континентального вида (см. рис. 7).

К географическому видообразованию может приводить также *фрагментация ареалов*. Причиной фрагментации ареалов могут быть глобальные изменения климата. Во время ледниковых периодов лесные массивы фрагментируются и популяции лесных видов животных оказываются изолированными друг от друга. К разрывам ареалов ведёт также дрейф материков. Общий предок бескилевых птиц — африканских страусов, австралийских эму, южноамериканских нанду — обитал на юге Гондваны. Раскол этого суперконтинента на отдельные материки привёл к фрагментации ареала этого вида и к географическому видообразованию.

Хозяйственная деятельность человека (вырубка лесов, прокладывание дорог, строительство поселений) ведёт как к фрагментации ареалов видов, так и к устранению барьеров между изолированными популяциями.

Экологическое видообразование. Экологическая изоляция возникает в тех случаях, когда разные особи одного вида, обитающие на одной территории, различаются по своим экологическим особенностям. Эти различия ведут к возникновению репродуктивной изоляции и видообразованию.

Экологическое видообразование сыграло важную роль в возникновении множества близкородственных видов на одной территории. Яркие примеры подобного видообразования — фауны озёр Байкал, Севан, Малави, Виктория и др. Например, в африканском озере Виктория, которое образовалось всего 1,2 млн лет назад, обитает более 500 видов рыб-цихлид, отличающихся друг от друга по морфологии, образу жизни, поведению и ряду других признаков (рис. 17). Молекулярно-генетический анализ показывает, что все они произошли от общего предка и, очевидно, на одной территории. Возможно, в быстром видообразовании рыб-цихлид в африканских озёрах важную



Рис. 17. Разнообразие видов цихлид озера Виктория

роль играл *половой отбор*. Огромное внутривидовое разнообразие окрасок рыб послужило основой для быстрой дивергенции локальных или семейных группировок по особенностям их половых предпочтений и в конечном счёте привело к видообразованию.

Дизруптивный *отбор на усиление пищевой специализации* также мог вести к репродуктивной изоляции между отдельными группами особей. Среди африканских цихлид есть и растительноядные рыбы, и насекомоядные, есть и хищники, питающиеся другими видами рыб. По-видимому, в предковой популяции существовало генотипическое разнообразие по пищевым предпочтениям.

Экологическая изоляция может формироваться и поддерживаться благодаря *разобщению сезонов размножения*. Примером может служить возникновение ранне- и поздноцветущих рас у растения погремка лугового в результате дизруптивного отбора.

Экологическое видообразование играло большую роль в эволюции паразитических организмов. Некоторые паразиты могут использовать несколько видов-хозяев. Эти виды паразитов образуют так называемые «расы по хозяину». Представители рас могут использовать несколько видов-хозяев, но в силу своих генетических особенностей предпочитают какой-то один. Углубление такой специализации за счёт дизруптивного отбора может привести к экологическому видообразованию.

Вопросы и упражнения

1. Какие вы знаете способы видообразования?
2. Перечислите возможные причины географического видообразования.
3. В каких случаях происходит экологическое видообразование?
4. Проанализируйте изменения, которые произошли в результате деятельности человека на территории вашей области за последние 1000, 500, 100, 10 лет, и оцените их влияние на популяционную структуру разных видов животных и растений.

Работа с информацией

5. Используя Интернет, подготовьте сообщение на тему «Видообразование и половой отбор».
6. Используя дополнительные источники информации, приведите примеры образования «рас по хозяину» у паразитов растений и животных.

К следующему уроку

Какие существуют возбудители и переносчики заболеваний растений, животных и человека? (Биология, 5—9 кл.) Какие выделяют формы естественного отбора? (§ 8.) Что такое мимикрия? (§ 9.)

• Лекарственная устойчивость • Вавиловская мимикрия

Ошибочно думать, что эволюция — это то, что происходило очень давно. Эволюция происходит постоянно, в том числе и в наши дни. Мы вольно или невольно ей способствуем и можем наблюдать её воочию.

Лекарственная устойчивость. Печально известны многочисленные случаи возникновения и эволюции устойчивости к лекарствам у многих видов бактерий. В течение нескольких лет возникли и распространились по больницам всего мира устойчивые к антибиотикам штаммы золотистого стафилококка. Появляются и распространяются новые, устойчивые к противотуберкулёзным препаратам штаммы бактерий, вызывающих туберкулёз.

Показательно, что эти эволюционные процессы идут при нашем непосредственном участии. И более всего способствуют этой эволюции те люди, которые не понимают, как она происходит.

Каждый раз, когда мы принимаем не прописанные врачом антибиотики при острых респираторных заболеваниях (вызываемых вирусами, на которые антибиотики не действуют), каждый раз, когда мы прекращаем принимать прописанные врачом лекарства, как только почувствуем себя лучше, мы проводим очень эффективный отбор бактерий на устойчивость к лекарственным средствам.

Болезнетворные организмы — *патогены* (вирусы, бактерии, простейшие, гельминты), населяющие наш организм, различаются по множеству признаков, в том числе и по устойчивости к лекарствам. Недостаточные дозы лекарств убивают наименее устойчивых, создавая тем самым преимущества в размножении наиболее устойчивым. Прекратив на второй день принимать лекарство, которое необходимо принимать пять дней, перепробовав в небольших дозах несколько лекарств, мы создаём линии патогенов с *множественной лекарственной устойчивостью*. Штаммы, устойчивые к нескольким антибиотикам, могут возникать благодаря переносу генов устойчивости между отдельными штаммами.

Устойчивость к антибиотикам приобретают не только болезнетворные микроорганизмы, но и полезные бактерии, обитающие в нашем желудочно-кишечном тракте и необходимые для нормального переваривания пищи. В этом, казалось бы, нет никакой опасности. Между тем

опасность есть, и очень серьёзная. Мутации устойчивости к антибиотикам, возникшие и распространившиеся в микрофлоре кишечника, могут быть перенесены плазмидами в геномы болезнетворных бактерий.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Во многих странах распространена практика добавления малых доз антибиотиков в корм скоту. Это делается для ускорения роста животных, для профилактики заболеваний, для улучшения сохранности продуктов животноводства. Обсудите роль такой практики в эволюции патогенов.

Устойчивость к инсектицидам. Когда в середине XX в. впервые начали применять инсектициды — средства химической борьбы с насекомыми — переносчиками опасных заболеваний и вредителями сельского хозяйства, первые результаты были впечатляющими. Однако очень скоро в природе стали появляться популяции, устойчивые к инсектицидам. За истекшие полвека выявлено около 2500 случаев возникновения такой устойчивости.

Исследуя устойчивость насекомых к инсектицидам, учёные обнаружили, что генетические механизмы устойчивости неодинаковы в разных популяциях. В одних случаях устойчивость определялась доминантным геном, в других — рецессивным, отмечено не только аутосомное наследование, но и наследование, сцепленное с полом. Соответственно и физиологические механизмы устойчивости к инсектицидам оказались различными. Среди них накопление яда кутикулой, повышенное содержание липидов, способствующих растворению инсектицида, повышение устойчивости нервной системы к действию ядов, снижение двигательной активности и др. Здесь, как и в случае с устойчивостью к лекарствам, мы наблюдаем очень быструю эволюцию, вызванную непродуманными действиями людей.

Мутации устойчивости к инсектицидам обнаруживают даже в тех популяциях насекомых, которые с инсектицидами не встречались. В то время когда насекомые не сталкивались с инсектицидами, эти мутации были нейтральными. Но как только люди стали применять инсектициды, эти мутации стали не просто полезными, они стали ключевыми для выживания. Те особи, которым по наследству досталась такая мутация, вовсе не нужная их родителям, жившим в доинсектицидную эру, приобрели колоссальное преимущество перед теми, кто такой мутации не имел.

Разные популяции устойчивы к разным типам инсектицидов. Благодаря обмену мигрантами гены устойчивости проникают из одной



популяции в другую. В результате под влиянием миграции и естественного отбора формируется общая для вида многокомпонентная система устойчивости к целому спектру инсектицидов.

Эволюция растений в антропогенных ландшафтах. Человек начал возделывать растения более 10 тыс. лет назад. Это было важнейшим этапом в развитии человеческой цивилизации и одновременно крупнейшим преобразованием флоры Земли.

Урожайность культурных растений напрямую зависит от эффективности борьбы с сорняками. На протяжении большей части истории растениеводства эта борьба велась вручную — путём удаления сорняков и их семян. В таких условиях получали преимущество в размножении и широко распространялись сорные растения, семена которых были похожи на семена культурных растений. Так возникло сходство семян рыжика посевного (который сотни лет назад был сорняком на льняных полях) с семенами льна (рис. 18), семян природных разновидностей овса с зёрнами возделываемой человеком плёчатой пшеницы — полбы. Сорняки синхронизировали время созревания своих семян с временем созревания семян культурных растений. Это сходство между сорными и культурными растениями, возникшее в результате столетий совместного произрастания и эволюции, было названо в честь великого русского учёного Н. И. Вавилова *вавилонской мимикрией*. Вавиловская мимикрия стала начальным пунктом для создания культурных сортов ряда сорняков-имитаторов: овса, рыжика посевного и некоторых других. Эволюционируя в направлении всё большего сходства с культурными видами, они приобретали свойства, полезные для человека.



Рис. 18. Лен посевной и его семена (слева) и рыжик посевной и его семена


Адаптация растений к жизни в сельскохозяйственных и промышленных ландшафтах может вести к видообразованию. Первым шагом в этом направлении можно считать образование сезонных рас у сорных растений (см. § 10). Интересные реакции на антропогенные изменения были выявлены у растений душистый колосок и полевица тонкая. В популяциях этих видов обнаруживаются растения, способные расти на отвалах шахт. Это связано с тем, что такие растения содержат гены устойчивости к токсическому действию тяжёлых металлов. Они быстро заселяют (колонируют) эти земли, непригодные для произрастания других растений. При этом колонизаторы отличаются от других представителей тех же видов более ранним началом цветения (скороплодностью). В результате снижается вероятность переопыления между нормальными (позднеспелыми) и мутантными (скороплодными) формами одного и того же вида, и постепенно между ними возникает репродуктивная изоляция.

Эволюция чужеродных видов. Побочным эффектом деятельности человека стало проникновение разных видов животных и растений на новые территории. В новых условиях существования многие из таких видов претерпевали быстрые эволюционные изменения.

Одни из видов плодовой мушки дрозофилы проник из Европы в Северную Америку в 1980-х гг. Для популяций этого вида, обитающих в Европе, характерна географическая изменчивость: чем дальше на север, тем длиннее крылья. В Америке в первые десять лет после заселения ничего подобного не наблюдалось. В течение последующих десяти лет естественный отбор привёл к возникновению такой же точно вариации по длине крыла от юга к северу.

Около 40 лет назад учёные переселили группу ящериц с одного острова в Адриатическом море на другой, где до этого ящериц не было. Когда в середине 2000-х гг. сравнили ящериц этих двух островов, то обнаружили, что на новом острове они перешли с питания насекомыми на растительную пищу. Это, в свою очередь, привело к изменениям в строении их желудков и челюстей.

Таким образом, мы можем наблюдать в природе эволюционные преобразования животных, растений и микроорганизмов. В ряде случаев мы можем помимо своей воли очень сильно влиять на эволюцию. Эволюция не абстрактная теория, придуманная учёными, в которую одни верят, а другие не верят. Эволюция — это процесс, который создал нас и окружающую нас биосферу. Этот процесс идёт постоянно и затрагивает ключевые составляющие нашей жизни — здоровье, благополучие, состояние окружающей среды. Поэтому понимание механизмов эволюции имеет непосредственное практическое значение.



Вопросы
и упражнения

1. Что такое множественная лекарственная устойчивость и как она возникает?
2. Какую роль играют мутации и естественный отбор в эволюции устойчивости насекомых к инсектицидам?

Задача

3. Попросите своих друзей и знакомых ответить на следующие вопросы:
 - а) Как часто вы принимаете антибиотики без назначения врача? (Варианты ответа: всегда, редко, никогда.)
 - б) Прекращаете ли вы приём антибиотиков, как только вам станет лучше? (Варианты ответа: всегда, редко, никогда.)Оцените частоту разных ответов и объясните вашим друзьям основы эволюции патогенов.

Работа
с информацией

4. Объясните смысл выражения «Отделять зёрна от плевел» и его происхождение.

Работа
с текстом

5. На основании материала параграфа сформулируйте определение понятия «вавилонская мимикрия».

К следующему
уроку

- Что такое факторы эволюции? (Вступление к главе 2.) Какие органы называют гомологичными? Что такое дивергенция признаков? (§ 1.)

§ 12 Макроэволюция

- Микроэволюция • Макроэволюция • Конвергенция • Параллелизм
- Аналогичные органы • Вымирание

Микро- и макроэволюция. Генетические изменения внутри видов, т. е. приспособление локальных популяций к условиям обитания, их дивергенцию в результате отбора и дрейфа генов и в конечном счёте видообразование принято называть *микроэволюцией*.

Процесс образования надвидовых таксонов (систематических групп) называют *макроэволюцией*. В ходе макроэволюции виды, возникшие в результате микроэволюции, становятся родоначальниками новых родов, те, в свою очередь, родоначальниками семейств и т. д.

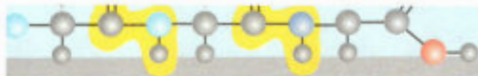
Процесс макроэволюции имеет две основные составляющие: дивергенцию и вымирание таксонов.

Дивергенция. Различия между видами усиливаются с течением времени. Как только завершается процесс видообразования, прекращается обмен генами между новыми видами и их геномы становятся всё более и более разными. В каждом из них возникают разные мутации, а дрейф генов и естественный отбор меняют частоты аллелей в разных направлениях.

Рассмотрим дивергенцию хищных млекопитающих. Все они происходят от общего предка, жившего около 55 млн лет назад. Сейчас на Земле существует около 300 видов хищных, которые очень сильно отличаются друг от друга. К этому отряду относятся и крохотная ласка (взрослая особь весит 50 г), и гигантский морской лев с массой до 5 т. Некоторые виды хищных освоили водную среду, причём приспособления к жизни в воде возникали несколько раз независимо в разных семействах. Среди куньих мы наблюдаем начальные стадии перехода к водному образу жизни — у выдр и каланов лапы снабжены плавательными перепонками. У ластоногих (тюленей и моржей) конечности изменились гораздо больше. Они стали похожими на плавники амфибий, черепах, китов. Таким образом, дивергенция признаков внутри одного таксона может приводить к сходству между разными таксонами.

Выделяют два типа такого сходства: конвергенцию и параллелизм. О *конвергенции* говорят в тех случаях, когда обнаруживается внешнее сходство в строении и функционировании какого-либо органа, имеющего у сравниваемых групп живых организмов совершенно разное происхождение. Например, крыло стрекозы и крыло летучей мыши имеют общие черты в строении и функционировании, но формируются в ходе эмбрионального развития из совершенно разных клеточных элементов и контролируются разными группами генов. Такие органы называют *аналогичными*. Они внешне сходны, но различны по происхождению.

При *параллелизме* сходство организмов, относящихся к разным таксонам, основано на сходных изменениях одних и тех же гомологичных структур. Примером параллелизма могут служить передние плавники китов и тюленей. Их последний общий предок был наземным животным и имел типичные для большинства млекопитающих пятипалые конечности. Его потомки в ходе дивергенции разделились на отряды хищных и китопарнокопытных. Большинство представителей этих отрядов относятся к наземным животным. Предки китов и тюленей независимо друг от друга перешли к водному образу жизни. Естественный отбор в сходных условиях привёл к возникновению у этих животных сходных органов на основе гомологичных зачатков.



Преобразование одних групп живых организмов открывает новые возможности для изменения других, т. е. новые направления эволюции. Освоение суши растениями открыло её для животных. Возникновение и распространение покрытосеменных растений стимулировали возникновение множества новых таксонов насекомых-опылителей. Это, в свою очередь, ускорило образование новых видов растений.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Обсудите природу и механизмы возникновения хвостовых плавников у китов и тюленей. К какому типу относится их сходство — к конвергенции или параллелизму?

Вымирание. Вторая составляющая макроэволюции — вымирание, т. е. исчезновение всех представителей определённого биологического вида. Оно происходит в тех случаях, когда смертность начинает превышать рождаемость. Вымирание может быть обусловлено разными причинами: изменением климата, истощением пищевых ресурсов, появлением новых инфекций, вселением хищников или конкурентов на территорию данного вида и т. д.

Значительную роль в макроэволюционных событиях сыграли массовые вымирания. Так, во время «великого пермского вымирания» (около 250 млн лет назад) погибло более 95 % живших тогда видов (см. § 16). Глобальное вымирание в конце мелового периода (около 65 млн лет назад) ознаменовало закат эпохи динозавров. Оно позволило птицам и млекопитающим освоить освободившиеся экологические ниши и таким образом способствовало ускорению макроэволюции этих таксонов.

Единое древо жизни. Все современные организмы происходят от общих предков. Общий предок близких видов жил на Земле несколько миллионов лет назад. Общий предок организмов, принадлежащих к одному классу (рыб, земноводных, рептилий), жил сотни миллионов лет назад. Около миллиарда лет назад существовал общий предок основных типов животных (червей, моллюсков, членистоногих, хордовых).

Представьте на минуту всю бесконечно длинную цепь ваших предков: ваших родителей, дедушек и бабушек и так далее в глубь времён. Эта цепь тянется миллиарды лет и состоит из миллиардов особей. Она неразрывна. Ни один из ваших предков не был убит на войне, не упал в пропасть, не умер от инфекции или переохлаждения, не был съеден саблезубым тигром, динозавром, хищной стрекозой (иными словами, не погиб ни от одной из множества напастей, от которых погибли де-

сятки, сотни, тысячи его соплеменников) до тех пор, пока не произвёл на свет хотя бы одного потомка, который следовал за ним в этой цепи ваших, именно ваших предков. Миллиарды гибли, не оставив потомков, но среди них не было ни одного из ваших предков. Все мы — наследники победителей в борьбе за существование. Все наши предки прошли через очень жёсткий, а порой и жестокий естественный отбор. Именно он сделал нас такими, какие мы есть сейчас.

«Родство всех существ одного класса иногда изображают в форме большого дерева. Я думаю, что это сравнение очень близко к истине. Зелёные ветви с распускающимися почками представляют существующие виды, а ветви предшествующих лет соответствуют длинному ряду вымерших видов. Из многих побегов, которые расцвели, когда дерево ещё не пошло в ствол, сохранилось всего два или три, которые разрослись теперь в большие ветви, несущие остальные веточки: так было и с видами, живущими в давно прошедшие геологические периоды, — только немногие из них оставили по себе ещё ныне живущих модифицированных потомков.

Как почки в процессе роста дают начало новым почкам, а эти разветвляются и заглушают многие слабые ветви, так было и с великим Древом Жизни, наполнившим своими мёртвыми опавшими сучьями кору земли и покрывшим её поверхность своими вечно расходящимися и прекрасными ветвями».

Чарлз Дарвин

*Вопросы
и упражнения*

1. Что называют макроэволюцией? В чём её отличия от микроэволюции?
2. Охарактеризуйте дивергенцию и вымирание таксонов как составляющие макроэволюции.

*Работа
с текстом*

3. На основании материала параграфа сформулируйте определение понятия «аналогичные органы». Чем аналогичные органы отличаются от гомологичных?

*Тестовые
задания*

1. Элементарной единицей эволюции является
 - 1) биосфера
 - 2) организм
 - 3) популяция
 - 4) вид
2. Дрейф генов — это
 - 1) переселение особей из одной популяции в другую
 - 2) образование новых аллелей за счёт мутаций
 - 3) случайные и ненаправленные изменения частот аллелей в популяциях
 - 4) вымирание отдельных популяций



3. Отбор, при котором преимущество получают особи со средним значением признака, называют

- | | |
|--------------------|-----------------|
| 1) движущим | 3) дизруптивным |
| 2) стабилизирующим | 4) половым |

4. Внешнее сходство конечностей морских черепах и морских котиков — это пример

- | | |
|-----------------|------------------------|
| 1) конвергенции | 3) параллелизма |
| 2) дивергенции | 4) аналогичных органов |

5. Установите соответствие между способом видообразования и его характерными особенностями.

СПОСОБ ВИДООБРАЗОВАНИЯ

- 1) географическое
- 2) экологическое

ХАРАКТЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ

- А. начинается с географической изоляции популяций
- Б. начинается внутри одной популяции; репродуктивная изоляция возникает на основе экологической специализации
- В. репродуктивная изоляция возникает вследствие приспособления локальных популяций к разным условиям среды и дрейфа генов
- Г. репродуктивная изоляция возникает за счёт дизруптивного и полового отбора

К следующему уроку

Что называют матричным принципом? Что такое трансляция? Чем различаются автотрофы и гетеротрофы? В чём суть витализма? (Словарь.)



ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Направляющей силой эволюции является естественный отбор случайных наследственных изменений, возникающих в результате мутаций. Он обеспечивает приспособление популяций к условиям среды. Отбор в различных условиях по-разному изменяет генофонды популяций, а изоляция популяций и дрейф генов приводят к нарастанию различий. Со временем генофонды популяций становятся несовместимыми и родительский вид разделяется на два или более дочерних вида. Чередование процессов видообразования и вымирания видов приводило к формированию таксонов более высокого уровня: родов (миллионы лет назад), отрядов (десятки миллионов лет назад), классов (сотни миллионов лет назад).

ГЛАВА 3 ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

С глубокой древности и до нашего времени о происхождении жизни на Земле было высказано огромное количество гипотез. Современная наука рассматривает только те гипотезы, которые не противоречат известным законам природы. Следует понимать, что строго доказать, т. е. воспроизвести в лаборатории, весь процесс возникновения жизни невозможно. Во-первых, эксперимент затянулся бы на миллионы лет. Во-вторых, известно, что развитие таких сложнейших систем, какой является живая природа, может идти разными путями, но привести к одному и тому же результату — тому разнообразию живого, которое мы видим сегодня. Какой именно путь имел место в действительности, выяснить нельзя. Однако можно воспроизвести в лабораторных условиях отдельные этапы процессов, которые привели к появлению живых существ, выяснить необходимые для этого условия и определить вероятность того или иного события. На этом пути достигнуты значительные успехи. Продолжается также изучение палеонтологической летописи — ископаемых остатков организмов, живших когда-то на Земле.

§ 13

Современные представления о возникновении жизни

• Абиогенез • Биогенез

Теория возникновения жизни на Земле. Всё многообразие гипотез о происхождении жизни на Земле сводится к двум взаимоисключающим точкам зрения.

Сторонники теории *биогенеза* (от греч. «биос» — жизнь и «генезис» — происхождение) полагали, что всё живое происходит только от живого. Их противники защищали теорию *абиогенеза* (лат. *a* — отрицательная приставка); они считали возможным происхождение живого от неживого.

Учёные древности и Средневековья допускали возможность самозарождения живых организмов. По их мнению, рыбы могли зарождаться из ила, черви — из почвы, мухи — из мяса и т. д. А чтобы самозародились мыши, нужно было положить в сосуд зерно, заткнуть сосуд грязной рубашкой и ждать.

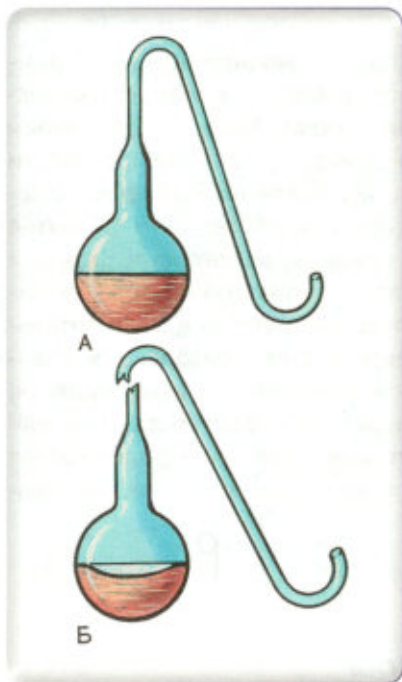


Рис. 19. Схема опыта Пастера:

А — в колбе с S-образным горлом питательная среда после кипячения долго остаётся стерильной; Б — если удалить S-образное горло, то в среде быстро развиваются микроорганизмы

Знаменитый французский учёный Луи Пастер в 1860-х гг. экспериментально продемонстрировал невозможность самозарождения микроорганизмов. Он кипятил в колбе различные питательные среды, в которых могли развиваться микроорганизмы. При длительном кипячении в колбе погибали не только бактерии, но и их споры. Пастер присоединял к колбе S-образную трубку с открытым концом, чтобы не препятствовать проникновению так называемой «жизненной силы». Микроорганизмы и их споры оседали в изгибе трубки и не попадали в питательную среду. Хорошо прокипячённая питательная среда оставалась стерильной, в ней не наблюдалось самозарождения микроорганизмов (рис. 19).

Абиогенный синтез органических веществ. Эксперимент Пастера продемонстрировал невозможность самопроизвольного зарождения живых организмов в лабораторных условиях. Вопрос о возникновении жизни на нашей планете оставался открытым. Ведь Земля существует не вечно, её формирование закончилось примерно 4,5 млрд лет назад. Значит, и жизнь на ней как-то должна была появиться. Было выдвинуто предположение, что живая материя была занесена на Землю из космоса. В этом нет ничего невероятного, однако тогда возникает вопрос о том, как появилась жизнь во Вселенной, которая тоже имела начало. Другими словами, оказалось, что разумной альтернативы абиогенезу нет. Но конечно, абиогенным путём не могут возникнуть не только черви или мухи, но и самые примитивные прокариоты. Когда современные

учёные говорят об абиогенезе, они имеют в виду абиогенное возникновение органических макромолекул.

Гипотеза А. И. Опарина. В 1924 г. известный биохимик Александр Иванович Опарин высказал предположение, что при мощных электрических разрядах в земной атмосфере, которая 4—4,5 млрд лет назад состояла из аммиака NH_3 , метана CH_4 , углекислого газа и паров воды, могли образоваться простейшие органические соединения, необходимые для возникновения жизни. Предположение Опарина подтвердилось. В 1955 г. американские исследователи Стэнли Миллер

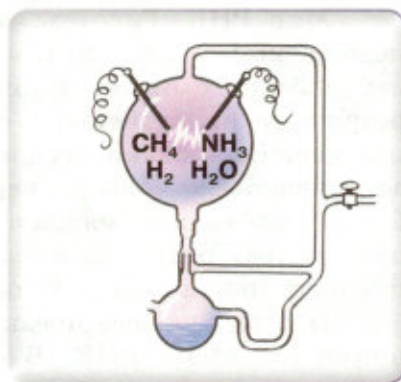


Рис. 20. Схема прибора Миллера

и Гарольд Юри, пропуская электрические разряды напряжением до 60 000 В через смесь CH_4 , NH_3 , H_2 и паров H_2O под давлением в несколько паскалей при температуре 80°C (рис. 20), получили простейшие жирные кислоты, мочевину, уксусную и муравьиную кислоты и разные аминокислоты. Как мы уже знаем, аминокислоты — это те «кирпичики», из которых построены молекулы белков. При высокой температуре аминокислоты способны к реакции конденсации — образованию пептидных связей с отщеплением воды и образованием пептидов.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Напишите формулу простейшей аминокислоты — аминокислоты (глицина) и реакцию образования дипептида из двух её молекул.

В концентрированных растворах молекулы белков могут образовывать сгустки, подобные сгусткам желатина в водных растворах. Такие сгустки способны к простейшему обмену веществ: из раствора они адсорбируют различные соединения, которые преобразуются в результате реакций внутри сгустка и выделяются в окружающую среду. Подобные сгустки белков (коацерваты), которые могли образовываться в тёплых мелководных водоёмах, Опарин считал предшественниками клеток — *пробионтами*.

В 1929 г. британский биолог Джон Бёрдон Холдейн независимо от Опарина выдвинул гипотезу абиогенного происхождения жизни. В отличие от российского учёного Холдейн считал, что первичным событием было возникновение не коацерватов белков, а макромолекул, способных к самовоспроизведению.



Мир РНК. Гипотеза А. И. Опарина обладает принципиальным недостатком. Дело в том, что возникновение хотя бы нескольких молекул белка с одной и той же последовательностью аминокислот в результате их случайного соединения — событие практически невероятное. Ведь белки неспособны к самовоспроизведению, для синтеза одинаковых молекул нерегулярного полимера, каковым является белок, необходима матрица. Одновременное возникновение матрицы для синтеза белка, способа кодирования последовательности аминокислот в нём и самого белка — событие абсолютно невероятное.

Поэтому учёные предположили, что первые живые системы возникли на основе РНК. В отличие от ДНК и белков РНК способна осуществлять все необходимые для жизни процессы: кодировать генетическую информацию, самовоспроизводиться без участия белковых ферментов, катализировать различные химические реакции, создавать сложные пространственные структуры.

В «РНК-мире» все функции выполняли разные РНК и рибонуклеотиды. Свидетельством служит то, что и сейчас РНК и рибонуклеотиды осуществляют самые разнообразные функции. Например, аденозинфосфат не только представляет собой мономер РНК, но и в виде трифосфата (АТФ) служит универсальным аккумулятором и переносчиком энергии. Этот же нуклеотид в циклической форме (цАМФ) служит универсальным внутриклеточным передатчиком сигналов. Некоторые молекулы-посредники, участвующие в обмене веществ и энергии (НАД-Н, НАДФ-Н, ФАД-Н₂, кофермент А), тоже являются производными АМФ. Наконец, разные РНК отвечают за все стадии синтеза белков.

Одним из самых важных этапов в происхождении жизни было возникновение информационной связи между РНК и белками — генетического кода. Это позволило РНК передать основную часть структурных и каталитических функций белкам, которые справлялись с ними лучше, чем РНК. Позднее и функция хранения и передачи генетической информации в ряду поколений была передана другой молекуле — ДНК. ДНК оказалась более надёжным «хранилищем», чем РНК, так как химически она более устойчива.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Существует предположение, что первой светоулавливающей молекулой была молекула АДФ. Молекулы АДФ поглощают свет не в видимой, а в ультрафиолетовой части спектра. Как вы думаете, почему фотосинтетикам пришлось сменить АДФ на поглощающий видимый свет хлорофилл?

Автотрофы или гетеротрофы? Без поступления энергии жизнь существовать не может.

Живые существа представляют собой так называемые **открытые системы**, т. е. системы, в которые энергия поступает извне.

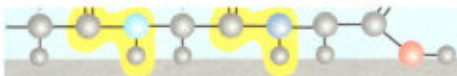
Как вы знаете, по способам потребления энергии организмы делят на две большие группы: автотрофные* и гетеротрофные*. Автотрофные организмы используют солнечную энергию (фотоавтотрофы) или энергию, получаемую при окислении неорганических соединений (хемоавтотрофы), гетеротрофные используют энергию, которая выделяется при распаде органических веществ.

Так как органические вещества возникли абиогенным путём, можно предположить, что первые организмы могли быть гетеротрофами, получавшими энергию в результате расщепления этих органических соединений. Однако ясно, что в таком случае все готовые органические вещества довольно скоро будут использованы и существование гетеротрофов станет невозможным. Если же представить себе, что первые организмы всё-таки были автотрофами, возникнет проблема «отходов». Из главы 6 вы узнаете, что для устойчивого существования биосферы необходимы и производители органических веществ (автотрофы), и их потребители (гетеротрофы). Поэтому, скорее всего, отдельные черты автотрофности и гетеротрофности возникали одновременно, так что гетеротрофы при наличии соответствующих условий могли «подпитываться» солнечным светом.

Некоторые современные прокариоты, например галобактерии, живущие в водоёмах с очень высоким содержанием солей, могут получать энергию как с помощью фотосинтеза, так и при окислении органических соединений. Для фотосинтеза они используют не хлорофилл, а красный пигмент бактериородопсин. Галобактерий считают одними из самых древних обитателей Земли.

Некоторые учёные считают, что первые живые системы возникли не в мелководных водоёмах, а в глубинах Океана в местах выхода перегретых геотермальных вод, содержащих большое количество различных химических соединений. В такие места солнечный свет никогда не попадает, поэтому первые обитатели Земли могли быть хемоавтотрофами.

Возможно ли возникновение жизни на Земле сейчас? Из того, что мы знаем о происхождении жизни на Земле, ясно, что процесс



возникновения живых организмов из простых органических соединений был крайне длительным. Чтобы на Земле зародилась жизнь, понадобился длившийся много миллионов лет эволюционный процесс, в течение которого сложные молекулярные структуры, прежде всего нуклеиновые кислоты и белки, прошли отбор на устойчивость и способность к воспроизведению себе подобных.

В некоторых местах Земли, несомненно, до настоящего времени сохранились условия, в которых возможен абиогенный синтез простейших органических веществ (аминокислот, сахаров). Но на Земле не существует таких пригодных для обитания мест, которые не были бы уже заняты. Так что если сейчас на Земле и возникнут молекулы достаточно сложных органических соединений, то существовать сколько-нибудь продолжительное время они не смогут. Они немедленно будут использованы гетеротрофными организмами. У них не будет ни малейшего шанса сохраниться и эволюционировать.

Спор сторонников биогенеза и абиогенеза закончился, как это нередко и бывает, объединением, казалось бы, несовместимых точек зрения. Жизнь возникла на Земле абиогенным путём. Этот путь возможен только при условии отсутствия живых организмов. В настоящее время живое может происходить только от живого. Возможность повторного возникновения новой жизни на Земле исключена.

Вопросы и упражнения

1. Назовите основные этапы, из которых мог бы слагаться процесс возникновения жизни на Земле.
2. В чём заключаются недостатки гипотезы А. И. Опарина?
3. Как вы думаете, почему человек пытается ответить на вопрос о возникновении жизни на Земле?
4. Почему повторное возникновение жизни на Земле невозможно?
5. Дайте определение понятия «жизнь».

Работа с текстом

6. Рассмотрите первый форзац учебника. Какие процессы, изображённые на нём, могли играть роль источников энергии для первых живых систем? Какие из изображённых органических молекул были наиболее важны для возникновения первых живых организмов? Какие вещества могли быть заключены внутри мембраны пробионтов?

К следующему уроку

Какие палеонтологические свидетельства эволюции вам известны? (§ 4.) Что такое геохронологическая шкала? (География, 7—8 кл.) Как происходит фотосинтез? (Словарь.)

• Геохронология • Эон • Эра • Криптозой • Фанерозой • «Кислородная катастрофа»

Геохронология. Историю живых организмов на Земле изучают по геологической летописи — сохранившимся в осадочных горных породах остаткам, отпечаткам и другим следам жизнедеятельности. Этим занимается наука палеонтология. Для удобства изучения и описания вся история Земли разделена на отрезки времени, имеющие различную длительность. Их границы палеонтологи различают по исчезновению одних и появлению других групп живых организмов.

В геологической летописи эти отрезки времени соответствуют разным слоям осадочных пород с включёнными в них ископаемыми остатками.

Учение о временной последовательности формирования и возрасте горных пород, образующих земную кору, называют **геохронологией**.

Чем глубже расположен слой осадочных пород, тем древнее находящиеся там ископаемые. Такое определение возраста находок является *относительным*.

Названия этих отрезков времени греческого происхождения. Самые крупные такие подразделения — *зоны*, их два — *криптозой* (скрытая жизнь) и *фанерозой* (явная жизнь). Зоны делят на *эры* (рис. 21). В криптозое две эры — *архей* (древнейший) и *протерозой* (первичная жизнь). Промежуток времени между образованием Земли (около 4,6 млрд лет назад) и началом архея (около 4 млрд лет назад) называют *катархеем* (ниже древнейшего). Осадочные породы того времени не сохранились, так как они были переплавлены в ходе геологических процессов. Фанерозой включает в себя три эры — *палеозой* (древняя жизнь), *мезозой* (средняя жизнь) и *кайнозой* (новая жизнь). В свою очередь, эры разделены на *периоды*; периоды делят на более мелкие части.

Для того чтобы выяснить, какие реальные промежутки времени соответствуют эрам и периодам, определяют содержание изотопов различных химических элементов в горных породах и остатках организмов. Поскольку скорость распада радиоактивных изотопов строго




Рис. 21. История развития жизни на Земле и формирование современной атмосферы

постоянная и хорошо известная величина, можно определить *абсолютный возраст* найденных ископаемых. Чем дальше от нас отстоит тот или другой период времени, тем с меньшей точностью определяется его возраст.

Так называемый уран-свинцовый метод основан на том, что радиоактивный изотоп урана — ^{238}U , существующий на Земле с момента её образования, распадается с образованием лёгкого изотопа свинца — ^{206}Pb . Так как период полураспада ^{238}U равен 4,47 млрд лет, метод позволяет датировать самые ранние события на Земле.

Глобальные катастрофы. Путь развития жизни на Земле не был гладким и ровным. Геологическая летопись сохранила свидетельства глобальных катастроф, когда вдруг исчезали благополучно существовавшие в течение миллионов лет сообщества живых организмов, а на смену им появлялись новые обитатели Земли, непохожие на прежних. Смена эр в истории Земли всегда сопряжена с вымиранием значительной части живых существ. Конечно, эта смена флор и фаун была «мгновенной» только в геологическом масштабе времени, на самом деле она занимала тысячелетия.




Глобальная катастрофа — относительно кратковременное (в геологическом масштабе времени) событие, сопровождающееся резкой сменой условий существования живых организмов на Земле и приводящее к значительной перестройке экосистем.

В чём причины таких катастроф? Основной причиной является изменение климата. Периоды тёплого климата сменялись мощными оледенениями, когда Земля становилась огромным «снежком». Климат зависит и от *наклона оси вращения Земли*, который иногда меняется, и от *положения материков*, которые постоянно находятся в движении. Движение (дрейф) материков приводит к изменению циркуляции в атмосфере, в Океане исчезают и вновь возникают течения. А атмосферная и океаническая циркуляция — это перенос тепла от экватора к полюсам, относительное выравнивание температуры на поверхности планеты.

Но кроме этого, мощное влияние на климат оказали некоторые последствия деятельности живых организмов. Пожалуй, наиболее масштабной была так называемая «*кислородная катастрофа*», когда в атмосфере началось накопление кислорода в результате возникновения фотосинтеза* (см. рис. 21).

Древнейшие фотосинтетики использовали в качестве источника протонов и электронов сероводород. У них «отходом производства» была элементарная сера, поэтому кислород в атмосфере не накапливался. Кислород начал накапливаться только после перехода на более распространённый источник протонов и электронов — воду. Некоторые современные анаэробные фотосинтезирующие прокариоты также используют не воду, а другие восстановленные соединения — сероводород, серу, органические соединения или молекулярный водород.




Для анаэробных* организмов, составлявших древнюю биосферу, кислород оказался сильнейшим ядом, так как он окислял биополимеры. Тогда выжить удалось только тем из анаэробов, которые нашли бескислородные «убежища» в океанских глубинах и в толще земной коры. Это была, по-видимому, первая глобальная катастрофа в истории развития жизни на Земле.

Значительные последствия имело и возникновение хищничества. Возможно, это произошло в конце криптозоэя, когда вымерла богатейшая фауна многоклеточных животных, которые были неподвижны и не имели скелета. Поэтому они были абсолютно беззащитны перед хищниками. Вопреки широко распространённому мнению, столкновения Земли с астероидами, как правило, не вели к глобальным катастрофам, хотя и могли оказывать заметное влияние на живой мир пострадавшей местности.

Катастрофы оказали огромное влияние на ход эволюции живых существ. Когда условия существования меняются незначительно, результатом действия стабилизирующего отбора является идеальная приспособленность всех живых организмов именно к этим условиям. Любое возникшее новшество, любая мутация нарушает это равновесие, мутанты не могут выдержать конкуренции с уже существующими видами. Масштабное вымирание приводит к резкому уменьшению конкуренции. Выжившие мутанты получают время для постепенного совершенствования приспособлений к новым условиям.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



В противовес эволюционным теориям в XIX в. Жорж Кювье выдвинул теорию катастроф. По его мнению, эволюции не было, а новые виды возникали заново после вымирания в результате катастроф. К концу века теория катастроф была наукой отвергнута. Однако в настоящее время снова говорят о роли глобальных катастроф. Как, по вашему мнению, теория катастроф сочетается с эволюционной теорией?

Катастрофы создают условия для крупных эволюционных сдвигов, значительно меняющих состав биосферы. Так, «кислородная катастрофа», погубив значительную часть анаэробов, создала условия для мощного развития аэробов, за счёт кислородного дыхания гораздо более эффективно использующих энергию, чем анаэробы.

Вопросы
и упражнения

3. Что такое глобальная катастрофа?

Работа
с информацией

1. Как учёные узнают, когда жили организмы, окаменелости которых они извлекли из земли?

2. Какие единицы времени используют палеонтологи?

4. Что такое цианобактерии? Какую роль они играют в жизни Земли? Найдите в доступных источниках информации ответы на эти вопросы.

Работа
с текстом

5. На основании материала параграфа дайте определение понятия «эра».

К следующему
уроку

Какую формулу имеет озон? Что представляет собой озоновый экран? (Химия, 8—11 кл.; Словарь.) Что называют ароморфозом? (§ 9.)

§ 15 Развитие жизни в криптозое

• Архей • Протерозой

По мнению учёных, планета Земля сформировалась 4,6—4,5 млрд лет назад. Около 4 млрд лет назад стала остывать и затвердела земная кора, на Земле возникли условия, позволившие развиваться живым организмам. Эти первые организмы были одноклеточными, не имели твёрдых оболочек, поэтому обнаружить следы их жизнедеятельности очень трудно. Неудивительно, что учёные долгое время считали, что Земля значительную часть времени своего существования была безжизненной пустыней. Хотя на криптозой приходится около $\frac{7}{8}$ всей истории Земли, интенсивное изучение этой зоны началось только в середине XX в. Применение современных методов исследования, таких как электронная микроскопия, компьютерная томография, методы молекулярной биологии, позволило установить, что жизнь на Земле намного древнее, чем представлялось ранее. В настоящее время науке не известны такие осадочные породы, в которых бы не было следов жизнедеятельности. В самых древних известных на Земле осадочных породах, возраст которых 3,8 млрд лет, обнаружены вещества, входившие, по-видимому, в состав живых организмов.



Архей. Архей — самая древняя эра, когда возникла и начала эволюционировать жизнь. Принято считать, что эта эра началась 4 млрд лет назад. Более древних осадочных пород на Земле не найдено, поэтому о времени, когда происходил абиогенез органических соединений, возникали первые живые системы, у нас палеонтологических свидетельств нет.

Между возникновением Земли и возникновением жизни должно было пройти какое-то время. Этот гипотетический промежуток времени называют гадеем или катархеем. Никаких ископаемых свидетельств этой эры не осталось, так как породы земной коры того времени были неоднократно переплавлены.

Архей продолжался около 1,5 млрд лет.




Архей — самая древняя эра, во время которой происходила добиологическая (химическая) эволюция и зародилась жизнь.

По-видимому, в архее существовала своеобразная анаэробная «прокариотическая биосфера», основу которой составляли хемоавтотрофы. Важнейшим событием архея явилось возникновение фотосинтеза. Нам неизвестно, какие именно организмы явились первыми фотосинтетиками. По-видимому, они использовали для фотосинтеза не воду, а сероводород, поэтому кислород не образовывался и в атмосфере его не было. Самым ранним свидетельством существования фотосинтеза являются минералы с таким соотношением изотопов углерода, которое характерно именно для углерода, прошедшего через процесс фотосинтеза. Эти минералы имеют возраст около 4 млрд лет.

Углерод имеет два нерадиоактивных изотопа — ^{12}C и более редкий ^{13}C . Углекислый газ, образующийся при вулканических извержениях, содержит эти изотопы в том соотношении, в каком они были в расплавленных породах. Организмы-фотосинтетики предпочтительно усваивают «лёгкий» углекислый газ, содержащий изотоп ^{12}C . Поэтому осадочные породы, в которых содержатся вещества, образовавшиеся при разложении живой материи, включают меньшее количество ^{13}C , чем окружающие безжизненные породы.

По-видимому, к концу архея на Земле были уже довольно многочисленны цианобактерии, окаменевшие продукты жизнедеятельности которых — *строматолиты* — найдены в значительных количествах. Именно цианобактерий считают «изобретателями» *оксигенного фотосинтеза*, при котором в качестве источника протонов и электронов используется вода, а побочным продуктом является кислород. Появление свободного кислорода сделало возможным возникновение клеточного дыхания и соответственно аэробных организмов.

Протерозой. Протерозойская эра — самая длинная в истории Земли. Она продолжалась около 2 млрд лет. Накопление кислорода в атмосфере привело к формированию в стратосфере *озонового экрана**, что сделало принципиально возможной жизнь на суше, защитив её от смертоносного жёсткого ультрафиолета.



В протерозое в основном сформировалась современная атмосфера.

Прокариоты — бактерии и одноклеточные водоросли — жили, по-видимому, и на суше, в плёнках воды между минеральными частицами, и в зонах частичного затопления вблизи водоёмов. Результатом их жизнедеятельности стало образование *почвы*.

Важнейшим событием было *возникновение эукариот**. Когда это произошло, неизвестно. Исследования на молекулярном уровне дали основание некоторым учёным предположить, что эукариоты могут быть столь же древними, как и прокариоты. Каким же образом могли возникнуть клетки, так сложно организованные по сравнению с прокариотическими? Ещё в 1909 г. российский учёный Константин Сергеевич Мережковский предположил, что предками некоторых органоидов (митохондрий и пластид) эукариотических клеток были прокариоты-симбионты. За сотни миллионов лет совместного существования симбионты часть своих генов передали клетке-хозяину.

В результате бурного развития молекулярной биологии в XX в. было выявлено большое количество фактов, подтверждающих симбиотическую теорию. Важнейшие из этих фактов таковы: 1) молекулы ДНК хлоропластов и митохондрий, подобно ДНК бактерий, являются кольцевыми; 2) рибосомы митохондрий и хлоропластов отличаются от рибосом, находящихся в цитоплазме тех же самых клеток, и похожи по своим свойствам на рибосомы прокариот; 3) нуклеотидные последовательности транспортных и рибосомных РНК митохондрий и хлоро-



пластов сильно отличаются от ядерных РНК, но зато удивительно похожи на аналогичные молекулы некоторых бактерий; 4) липидный состав внутренней мембраны митохондрий близок к составу бактериальной плазмалеммы и сильно отличается от состава других мембран клетки, в том числе наружной мембраны митохондрий. Учёные предполагают, что предками митохондрий и пластид могли быть изначально паразитические прокариоты, «приручённые» хозяевами и перешедшие к мутуализму.

Первые эукариоты были одноклеточными организмами. По-видимому, уже у них сформировались такие фундаментальные признаки эукариот, как митоз* и наличие мембранных органоидов*. Ко времени 1,5—2 млрд лет назад относят один из самых важных ароморфозов — *половое размножение*.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Приведите примеры ароморфозов.

Важнейшим этапом в развитии жизни явилось возникновение *многоклеточности*. Это событие дало мощный толчок увеличению разнообразия живых организмов, их эволюции. Многоклеточность делает возможными специализацию клеток в пределах одного организма, возникновение тканей и органов, в том числе органов чувств, активное добывание пищи, передвижение.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Одноклеточные эукариоты (простейшие) весьма сложные организмы. Несмотря на одноклеточность, они могут производить достаточно сложные действия, их органоиды успешно осуществляют функции пищеварения, выделения, движения, размножения, взаимодействия с внешней средой и друг с другом. Но эти организмы так и остались очень мелкими. Как вы думаете, почему для приобретения больших размеров живым организмам понадобилась многоклеточность?

Первые многоклеточные организмы появились в протерозое не менее 1,5 млрд лет назад. Однако некоторые учёные считают, что это произошло гораздо раньше — около 2 млрд лет назад. Это были, по-видимому, водоросли.

Вспышка разнообразия животных. Последний период протерозоя, примерно 635 млн лет назад, ознаменовался мощной вспышкой разнообразия многоклеточных организмов и появлением животных (рис. 22).

До этого периода находки многоклеточных редки и представлены в основном растениями. Возникшая в конце протерозоя фауна получила название *эдиакарской* по местности в Южной Австралии, где в середине XX в. в слоях возрастом 635—541 млн лет были обнаружены первые отпечатки животных.

С чем же связана такая вспышка разнообразия? Учёные установили, что в конце протерозоя на Земле произошло несколько мощных оледенений, когда ледяной покров доходил почти до экватора. Эти катастрофические явления должны были сопровождаться вымиранием части обитателей Земли, в основном одноклеточных прокариот. При этом оставшиеся непереработанными органические вещества опускались на дно Океана, где кислорода не было, и кислород атмосферы оставался «недоиспользованным». Это привело к увеличению количества кислорода, растворённого в поверхностных водах (при понижении температуры растворимость кислорода в воде увеличивается). Повышение содержания кислорода до 5—6 % от современного уровня было необходимо для успешного существования многоклеточных животных довольно крупных размеров. Эти изменения в среде обитания, очевидно, и способствовали появлению новых типов и их бурному развитию.

Некоторые из эдиакарских животных имели до 1 м в длину. По-видимому, они были студенистыми, как медузы. Отличительная особенность животных эдиакарской фауны — отсутствие какого бы то ни было скелета. Это указывает на отсутствие хищников.

В самом конце протерозоя эдиакарская фауна почти полностью вымерла. Возможно, это было связано с потеплением, в результате которого уменьшилось количество растворённого в воде кислорода. Некоторые учёные связывают вымирание с возникновением подвижных хищников, против которых лишённые каких-либо защитных приспособлений животные были беззащитны.

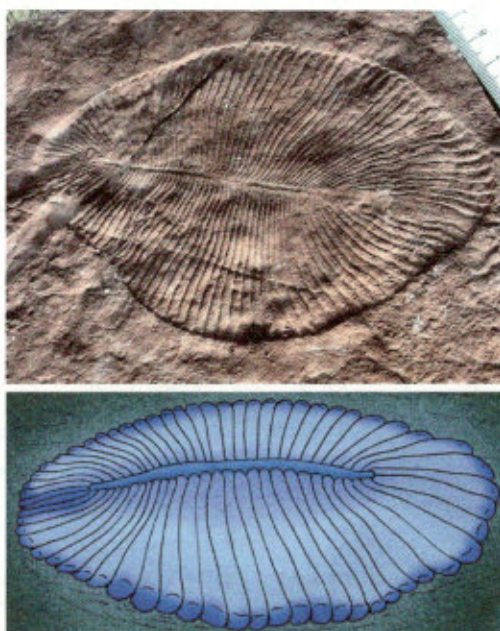


Рис. 22. Представитель эдиакарской фауны — дикинсония. *Вверху* — ископаемый отпечаток; *внизу* — реконструкция

Вопросы и упражнения

1. Какие основные ароморфозы можно выделить в эволюции одноклеточных организмов?
2. Как жизнедеятельность древних организмов повлияла на атмосферу и литосферу Земли?
3. Чем можно объяснить возникновение большого разнообразия многоклеточных животных в конце протерозоя? Каковы возможные причины их вымирания?

Работа с информацией

4. Используя доступные источники информации, подготовьте сообщение или презентацию на тему «Эдиакарская фауна».

Работа с текстом

5. На основании материала параграфа дайте определение понятия «строматолиты».

К следующему уроку

В чём особенности строения и размножения папоротников и голосеменных растений? (Биология, 5—9 кл.) Какие типы животных и отделы растений вам известны? Вспомните отличительные черты хордовых животных, земноводных и пресмыкающихся. (Биология, 6—9 кл.)

§ 16 Развитие жизни в палеозое

• Палеозой

Палеозойская эра значительно короче предыдущих, она продолжалась около 289 млн лет.

Палеозойскую эру разделяют на шесть периодов — кембрийский, ордовикский, силурийский, девонский, каменноугольный и пермский.

Кембрий. Суша, представлявшая в конце протерозоя единый суперконтинент, раскололась на отдельные материки, сгруппированные около экватора. Это привело к появлению большого числа мелких прибрежных районов, пригодных для расселения живых организмов.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

После вымирания бесскелетной эдиакарской фауны широкое распространение получили животные, выработавшие внешний органический или минеральный скелет, несмотря на то что это потребовало довольно значительных энергетических затрат. Как вы думаете, какие преимущества может дать наличие скелета?

Этот период ознаменовался так называемым «кембрийским взрывом разнообразия» — возникновением и быстрым распространением представителей новых типов животных.

В кембрии уже жили все существующие в настоящее время типы животных.

Наряду с сидячими придонными животными развиваются разнообразные подвижные организмы: моллюски, кольчатые черви, от которых уже в кембрии произошли членистоногие. Древнейшие членистоногие — трилобиты по форме тела напоминали современных ракообразных — мокриц (рис. 23).

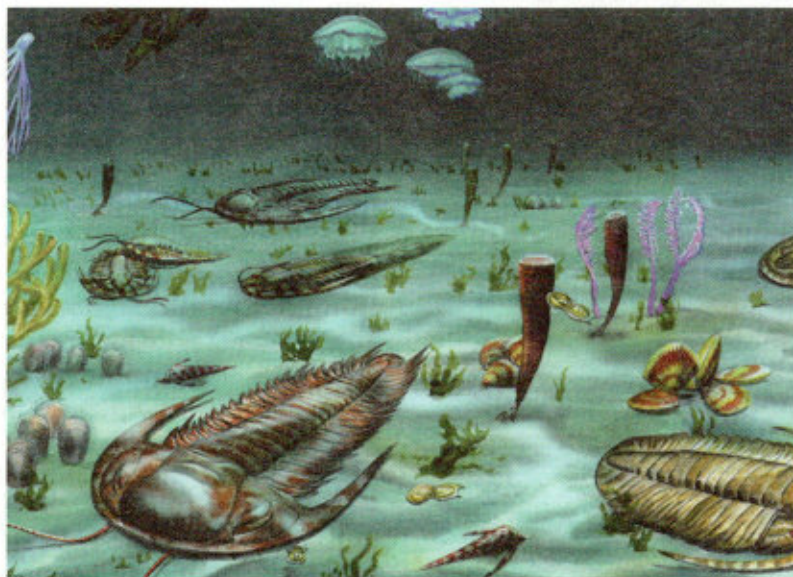


Рис. 23. Представитель кембрийской фауны — трилобит

ТРЕНИРУЕМСЯ

Приведите примеры современных членистоногих.

Ордовик. В морях ордовика весьма разнообразны *зелёные, бурые и красные водоросли*. Идёт интенсивный процесс образования рифов кораллами. Наблюдается значительное разнообразие головоногих и брюхоногих *моллюсков*, увеличивается разнообразие *хордовых*.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Перечислите группы животных, относящихся к хордовым.

Силур. На смену тёплым мелководным морям ордовика в результате интенсивных горообразовательных движений приходят значительные площади суши; климат становится более сухим.

В силурийских морях начинается массовое распространение первых настоящих позвоночных — *панцирных бесчелюстных*. По форме тела они напоминали рыб, но принадлежали к другому классу. Их



Рис. 24. Кистепёрая рыба. *Вверху* — окаменелость девонского периода; *внизу* — современная кистепёрая рыба латимерия

тело было защищено от хищников массивным панцирем, состоявшим из нескольких пластин. Представители бесчелюстных — *миноги* сохранились до настоящего времени.

В конце силура начинается интенсивное развитие *наземных растений*. Первые наземные растения были лишены настоящих листьев, их строение напоминало строение многоклеточных зелёных водорослей, от которых они произошли. Появляются на суше и многоклеточные животные. Одними из первых перешли из водной среды представители типа членистоногих — *пауки*; от иссушающего действия атмосферы их защищал хитиновый панцирь.

Девон. В девонских морях обитали настоящие *рыбы*, вытеснившие панцирных бесчелюстных. В мелководных водоёмах жили

двоякодышащие рыбы, у которых наряду с жаберным дыханием возникло и лёгочное (лёгкое развилось из плавательного пузыря). *Кистепёрые рыбы*, возникшие в девоне, имели парные плавники, гомологичные конечностям первых наземных позвоночных. Считалось, что кистепёрые почти вымерли в конце палеозоя и совсем исчезли к концу мезозоя. Но не так давно (начиная с 1938 г.) у берегов Южной Африки и Мадагаскара были пойманы современные кистепёрые рыбы латимерии — настоящие «живые ископаемые» (рис. 24).

В девоне на суше появляются первые леса из гигантских *папоротников*, *хвощей* и *плаунов*. Новые группы животных начинают завоёвывать сушу. В конце девона потомки рыб выходят на сушу, образуя первый класс наземных позвоночных — *земноводных (амфибий)*.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Запишите основные признаки амфибий.

Карбон. В каменноугольном периоде, или карбоне, в жарких, тропического типа болотистых лесах произрастают громадные (высотой до 40 м) папоротники, хвощи и плауны. Помимо этих растений, размножающихся спорами, в карбоне начинают распространяться *голосеменные растения*, возникшие ещё в конце девона. Их семя было покрыто оболочкой, предохранявшей от высыхания. Размножение с помощью семян сделало этот процесс независимым от водной среды (для размножения споры нуждаются в воде). Этот ароморфоз дал возможность продвижения растений в глубь материков.

В карбоне расцвет древесной растительности привёл к образованию из отмерших растений мощных пластов каменного угля.

Во влажных и тёплых болотистых лесах исключительного расцвета и разнообразия достигли древнейшие земноводные — *лабиринтодонты* (вымерли в начале мезозоя). Появляются первые отряды *крылатых насекомых* — тараканы, длина тела которых достигала 10 см, и стрекозы, некоторые виды которых имели размах крыльев до 75 см.

К этому периоду относится появление первых *пресмыкающихся* — полностью наземных представителей позвоночных.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Приведите примеры современных голосеменных. Перечислите отряды пресмыкающихся.



Пермь. Поднятие суши в пермском периоде сделало климат более сухим и привело к похолоданию. Постепенно вымирают папоротниковидные, им на смену приходят голосеменные растения.

Исчезают многие земноводные, зато значительного разнообразия достигают древнейшие пресмыкающиеся. Пресмыкающиеся, как известно, откладывают яйца, которые имеют специальную прослойку из жидкости, защищающую зародыш от высыхания. Эта жидкая прослойка заменяет пресмыкающимся и другим высшим позвоночным ту водную среду, в которой развиваются икринки рыб и земноводных.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



В ходе пермского периода господствующее положение в растительном мире от папоротников перешло к семенным растениям, а в животном от земноводных — к пресмыкающимся. Хотя растения и животные принадлежат к разным царствам живой природы, механизмы такой замены оказались практически одинаковыми. Как вы полагаете, что это были за механизмы? Что оказалось общего у семенных растений и пресмыкающихся, с одной стороны, и у папоротников и земноводных — с другой?

Усовершенствование лёгочного дыхания создало предпосылки для защиты покровов тела пресмыкающихся чешуёй, которая предохраняет тело от высыхания, но не допускает кожного дыхания. Благодаря этим приспособлениям пресмыкающиеся смогли широко расселиться на суше.



В конце пермского периода зафиксировано самое масштабное вымирание во всей истории жизни на Земле.

Во время «великого пермского вымирания» вымерло более 90 % видов живых организмов в морях и около 70 % видов наземных жителей. Тем не менее некоторым животным и растениям удалось выжить, положив начало новой, мезозойской эре.

Таким образом, наиболее существенным этапом развития жизни в палеозое явилось завоевание суши многоклеточными растениями и животными. Выход многоклеточных организмов на сушу был подготовлен бактериями, водорослями, а возможно, и лишайниками, которые в течение протерозоя образовали верхний слой земной коры, богатый органическими веществами и минеральными солями, — почву.

Учёные предполагают, что к «великому пермскому вымиранию» могло привести совпадение нескольких событий. В первую очередь это изменение климата. Оно могло быть связано с образованием единого суперконтинента — Пангеи, протянувшегося практически от полюса до полюса, в результате чего сильно понизился уровень Океана и высохли прибрежные мелководья. Образование каменного угля в карбоне указывает на то, что углекислый газ изымался из атмосферы, но не возвращался в неё, так как углерод захоранивался в неокисленном состоянии. Это должно было привести к увеличению содержания кислорода в атмосфере и «обратному парниковому эффекту», т. е. похолоданию. Это совпало с одним из самых грандиозных явлений природы — интенсивным извержением базальтовых пород, которое происходило в течение десятков тысяч лет в Восточной Сибири. Изверженные породы покрыли миллионы квадратных километров суши, создав плато Путорана. В атмосферу были выброшены миллионы тонн пепла и газов, которые ядовитым облаком накрыли Землю и отравили морскую воду.

Вопросы и упражнения

1. Какие периоды выделяют в палеозойской эре?
2. Какие ароморфозы позволили растениям выйти на мелководье, а затем на сушу?
3. Как вы думаете, к каким последствиям привело бурное развитие растительности в девоне и карбоне?

Работа с информацией

4. Разделившись на группы, подготовьте сообщения или компьютерные презентации на тему «Первопроходцы суши» о первых вышедших на сушу растениях и животных.

Работа с текстом

5. По материалам параграфа заполните в тетради таблицу:

Эра	Период	Основные события в развитии жизни

К следующему уроку

Из курса зоологии вспомните особенности внутриутробного развития млекопитающих. Что называют дивергенцией? (§ 1.)

§ 17 Развитие жизни в мезозое

• Мезозой

Вымирание палеозойской флоры и фауны, иссушение климата привели к тому, что в начале мезозоя преимущество получили голосеменные растения и рептилии. Эти организмы лучше приспособлены к сухому климату, чем папоротники и амфибии, у которых отдельные этапы жизни связаны с водой. Мезозой справедливо называют *эрой пресмыкающихся*. Их расцвет, широчайшая дивергенция и вымирание происходят именно в эту эру.

Мезозойская эра делится на три периода — триасовый, юрский и меловой (рис. 25).

Триас. Среди растений в триасе господствуют *голосеменные*, среди животных — *пресмыкающиеся*. Из триасовых пресмыкающихся дожили до наших дней черепахи, крокодилы и гаттерии.

В триасе появляются первые *динозавры*. Их размеры были относительно невелики: длина тела крупных триасовых динозавров достигала 5—6 м, мелкие были размером с курицу.



Рис. 25. Эти красные песчаники и серые глины образовались в разные периоды мезозойской эры (Юрское побережье, Англия)



Гаттерия, сохранившаяся ныне лишь на нескольких островах близ Новой Зеландии, — настоящее живое ископаемое. Она очень мало изменилась за последние 200 млн лет и сохранила, как и её триасовые предки, теменной глаз, расположенный в крыше черепа.

В морях хрящевых и кистепёрых рыб сильно потеснили костистые рыбы. Всё более разнообразными становятся головоногие моллюски. Изобилие рыб и моллюсков позволило некоторым пресмыкающимся освоить водную среду, богатую пищей. Среди водных форм наиболее известны ихтиозавры (рис. 26), которые по строению тела напоминали акул и современных дельфинов.

В триасе возникли первые представители теплокровных.

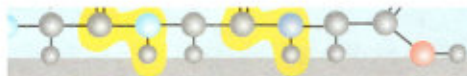
Это были мелкие млекопитающие и птицы. Млекопитающие триаса, по-видимому, были яйцекладущими, подобно современным ехидне и утконосу.

Юра́. В юрском периоде происходит некоторое расширение площадей тепловодных морей. В морях многочисленны головоногие моллюски *аммониты* и *белемниты*. Спиралевидные раковины аммонитов нередко попадают в отложениях мезозойских морей. Белемниты несколько напоминали современных кальмаров.

Юрский период — время расцвета динозавров и других рептилий.

Весьма разнообразны *морские пресмыкающиеся*. Помимо ихтиозавров, в морях юры появляются плезиозавры (см. рис. 26) — животные с широким туловищем, длинными лапами и змеевидной шеей.

На суше в юре встречаются гигантские растительноядные динозавры. У некоторых из них длина тела достигала 30 м. Крупные



1



2



3



4



5а



5б

Рис. 26. Мезозойские пресмыкающиеся:

- 1 — водные ящеры ихтиозавры (триас); 2 — хищный динозавр тираннозавр (мел);
3 — растительноядный динозавр стегозавр (юра); 4 — летающий ящер рамфоринх (юра);
5 — плезиозавр (мел): а — окаменелый скелет; б — реконструкция облика

размеры имели и охотившиеся на них хищные динозавры.

В юре пресмыкающиеся начали осваивать и воздушную среду. Разнообразие летающих насекомых создавало условия для развития насекомоядных летающих ящеров. Летающие ящеры (см. рис. 26) просуществовали до конца мела.

Одновременно с этим в юре получили распространение *археоптериксы*, причудливо сочетавшие признаки пресмыкающихся и птиц. Голова археоптерикса (рис. 27) напоминала голову ящерицы, на крыльях сохранились пальцы с когтями, имелся длинный хвост. Но наряду с этими примитивными признаками археоптериксы обладали и сходством с настоящими птицами: тело было покрыто перьями, возникшими из видоизменённой чешуи.

Продолжают совершенствоваться и млекопитающие. Возникают *сумчатые* и самая прогрессивная ветвь млекопитающих — *плацентарные*.

Среди растений в этот период сохраняется господство голосеменных. Некоторые, например секвойи, произрастают и сейчас.



Рис. 27. Археоптерикс. Вверху — ископаемая окаменелость; внизу — реконструкция облика

Электронно-микроскопическое исследование окаменевших перьев археоптерикса позволило учёным выяснить его окраску — скорее всего, он был чёрным и блестящим, как ворон. В настоящее время археоптериксов не считают предками птиц. По-видимому, они были тупиковой ветвью, а птицы возникли ещё в триасе от другой группы пресмыкающихся.

Мел. Название мелового периода связано с образованием мела в морских отложениях того времени. Он возник из остатков раковинок простейших животных — фораминифер (рис. 28). Современные фораминиферы, как правило, мелкие (0,1 — 1 мм), а некоторые вымершие виды достигали 20 см.

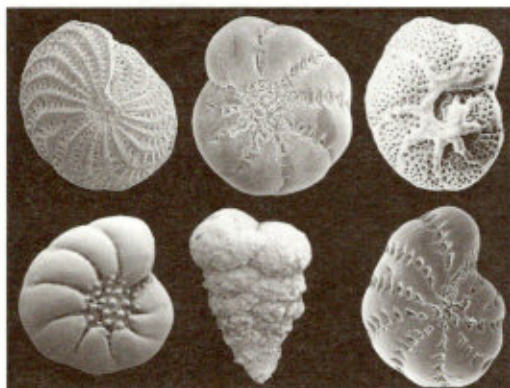
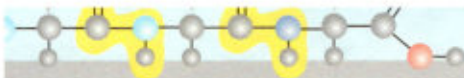


Рис. 28. Раковины современных фораминифер

пирование детёнышей в теле матери, питание эмбрионов через плаценту, связывающую кровотоки матери и плода, — важнейшие приспособления млекопитающих к непостоянным условиям существования. Благодаря живорождению, заботе о потомстве и теплокровности млекопитающие стали меньше зависеть от изменений среды, нежели пресмыкающиеся.

Живорождение и способность к терморегуляции — те ароморфозы, которые обеспечили прогресс млекопитающих.

Исследователи довольно давно предположили, что крупные динозавры могли быть теплокровными. Изучение особенностей структуры их костей и использование математических моделей позволили установить, что температура тела крупных динозавров была близка к 35 °С. Это связано с тем, что отношение площади поверхности тела к его объёму у крупных животных меньше, чем у мелких. По этой причине крупные животные гораздо медленнее теряют тепло, образующееся при переваривании пищи. А вот регулировать температуру тела динозавры не умели.

В конце мела климат изменяется в сторону резкой континентальности и общего похолодания. В морях вымирают аммониты и белемниты, на суше вымерли динозавры. Крупные формы пресмыкающихся — крокодилы, черепахи и гаттерии сохранились лишь в экваториальных областях. Большинство выживших пресмыкающихся (ящерицы, змеи) были небольших размеров.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Существует несколько предположений о причине вымирания динозавров. В их числе изменение климата, падение огромного метеорита, проигрыш в конкуренции с млекопитающими, трапповое извержение базальтов в Индийском океане (сформировавшее плато Декан), отравление алкалоидами распространившихся цветковых растений. Какие причины кажутся вам наиболее правдоподобными и почему?

В условиях резко континентального климата и общего похолодания исключительные преимущества получили *теплокровные* — птицы и млекопитающие, чей расцвет относится к следующей эре — кайнозою.

Вопросы и упражнения

1. Какие основные ароморфозы имели место в мезозое?
2. Какое преимущество могло дать растениям возникновение цветка?
3. Какие «живые ископаемые» мезозойской эры сохранились до настоящего времени?

Работа с информацией

4. Найдите в Интернете материал и подготовьте сообщения на темы «Теплокровные динозавры», «Пернатые динозавры», «Летающие рептилии».

Работа с текстом

5. Оформите материал параграфа в виде таблицы или схемы, отражающей деление мезозойской эры на периоды, а также важнейшие события, характеризующие каждый период.

К следующему уроку

- Какие отряды выделяют в классе млекопитающих? Что называют экологической нишей? (Биология, 6—9 кл.)

§ 18 Развитие жизни в кайнозое

• Кайнозой

Кайнозойская эра — это расцвет цветковых растений, насекомых, птиц и млекопитающих. Она началась около 66 млн лет назад и продолжается до настоящего времени.

Кайнозой делится на три периода — палеоген, неоген и антропоген.

Это самые короткие периоды в истории Земли. Палеоген длился около 43 млн лет, неоген — 20 млн лет. Последний период — антропоген начался около 2,6 млн лет назад.

Уже в **палеогене**, первом периоде кайнозой, млекопитающие вытесняют пресмыкающихся, занимая их экологические ниши на земле. В воздухе стали господствовать птицы. В течение этого периода формируется большинство современных групп млекопитающих — насекомоядные, хищные, ластоногие, китообразные, копытные. Появились первые примитивные приматы — лемуры, а затем и настоящие обезьяны.

В **неогене** климат становится более холодным и сухим. Тропические и саванновые леса, росшие некогда в умеренной зоне от современной Венгрии до Монголии, сменяются степями. Это привело к широкому распространению злаковых растений, которые стали источником пищи для травоядных млекопитающих. В этом периоде появились первые человекообразные обезьяны.

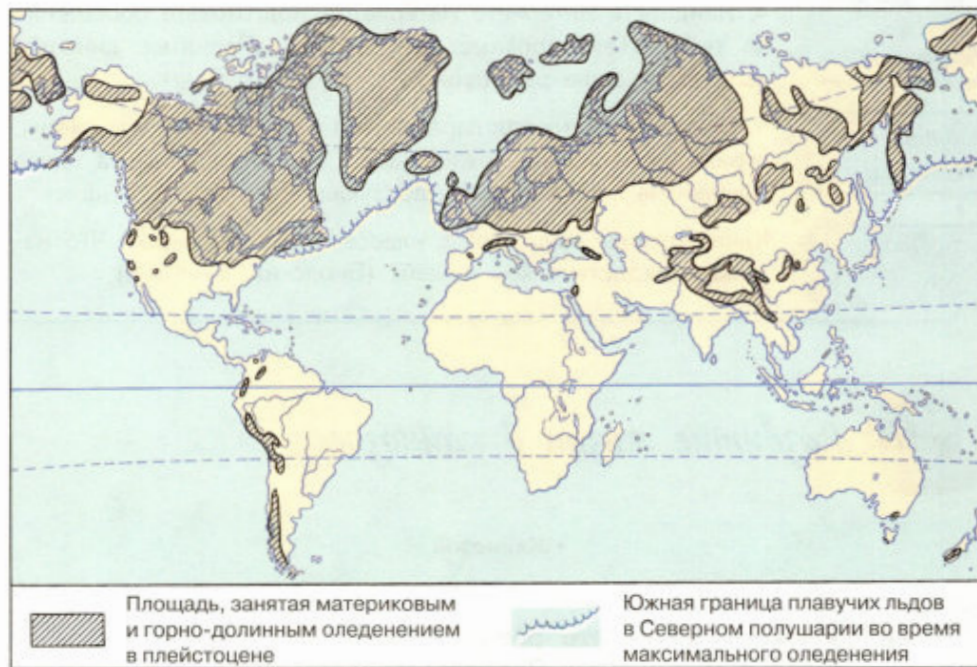


Рис. 29. Плейстоценовые оледенения

Последний период кайнозоя, **антропоген**, — это тот геологический период, в котором мы живём. Его название обусловлено тем, что именно в этом периоде появился человек. В антропогене выделяют две эпохи — плейстоцен и голоцен.

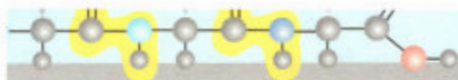
В *плейстоцене* произошли четыре гигантских оледенения, сменявшиеся отступлением ледников. Во время оледенений мощные ледяные щиты закрывали поверхность Земли, доходя до широт современных Саратова, Белгорода, Воронежа (рис. 29). Эти изменения климата привели к развитию групп млекопитающих, приспособленных к существованию в суровых условиях, — мамонтов, шерстистых носорогов, гигантских оленей, овцебыков и питавшихся ими крупных хищников (рис. 30).

Оледенения приводили к накоплению огромных запасов льда на суше, в результате чего существенно понижался уровень Мирового океана (на 60—90 м), возникали сухопутные мосты между континентальной Европой и Британскими островами, Азией и Северной Америкой, между полуостровом Индокитай и островами Зондского архипелага. По этим участкам суши происходил обмен животными и растениями. Отсутствие сухопутного моста между Азией и Австралией, которая с мелового периода была островом, сохранило жизнь примитивнейшим млекопитающим — клоачным и сумчатым, которые на других континентах ещё в неогене были вытеснены плацентарными млекопитающими.

В Старом Свете человек расселился около 2 млн лет назад. Перед последним оледенением (около 35—40 тыс. лет назад) через сухопут-



Рис. 30. Фауна ледникового периода



ный мост в районе современного Берингова пролива древние охотники из Азии перешли в Северную Америку, а из неё — в Южную, которую заселили до Огненной Земли.

Примерно 12 тыс. лет назад начался *голоцен*, который продолжается и в настоящее время. Глобальное потепление привело к таянию ледников, вымерли многие крупные млекопитающие — мамонты, шерстистый носорог, пещерный медведь.

Относительно причин вымирания мегафауны (мамонты, шерстистые носороги, овцебыки, дикие лошади) мнения учёных расходятся. Скорее всего, причиной вымирания было изменение климата. Активная охотничья деятельность человека, по-видимому, не была непосредственной причиной вымирания, а играла роль дополнительного фактора.

Около 10 тыс. лет назад в умеренно тёплых областях Земли (Средиземноморье, Ближний Восток, Индия, Китай, Мексика, Перу и др.) наступила «неолитическая революция», связанная с переходом человека от собирательства и охоты к земледелию и скотоводству. Началось одомашнивание животных и введение растений в культуру.

Вопросы и упражнения

1. Какое событие, по вашему мнению, было важнейшим в кайнозойе?
2. В Австралии сохранились древнейшие примитивные формы млекопитающих — яйцекладущие и сумчатые. Почему они не были вытеснены более прогрессивными плацентарными?
3. В чём принципиальное отличие антропогена от предыдущих периодов кайнозоя?

Работа с информацией

4. Разделившись на группы, подготовьте сообщения или компьютерные презентации на тему «Парк плейстоценовой эпохи».

Работа с текстом

5. Используя данные о продолжительности эр и периодов, на круговой диаграмме изобразите, соблюдая масштаб, продолжительность криптозоя и фанерозоя. Отметьте на диаграмме время появления и выхода на сушу первых растений, появление позвоночных, первых млекопитающих, человека. Какие можно сделать выводы из этой диаграммы?

К следующему уроку

Вспомните из курсов ботаники и зоологии основные черты строения животных, растений и грибов. Что называют геномом? (Словарь.)

• Систематика • Бинарная номенклатура


В ходе эволюционного процесса возникло огромное разнообразие форм современных и ископаемых видов животных, растений, грибов и микроорганизмов. Их классификацией, т. е. группировкой по сходству и родству, занимается отрасль биологии, называемая *систематикой*.

Возникновение систематики. Основоположителем систематики был шведский натуралист Карл Линней (см. с 210). Он впервые предложил разделить все организмы на иерархически подчинённые друг другу группы — виды, роды и классы. Линней ввёл в науку систему двойных латинских названий живых организмов — *бинарную номенклатуру*. В соответствии с требованиями бинарной номенклатуры каждый организм должен именоваться сначала родовым названием (пишется с прописной буквы), а затем видовым (пишется со строчной буквы), например *Homo sapiens* — человек разумный.


АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Во времена Линнея языком науки была латынь. В настоящее время для написания научных трудов никто латынью не пользуется. Тем не менее латинские наименования живых существ считают единственно научно строгими. Каждый вновь открытый вид получает латинское название. При этом часто за основу берётся слово на местном языке (например, тикталик, см. § 4), но оно всё равно латинизируется. Как вы думаете, какой смысл имеет такая приверженность биологов к латыни?

Система Линнея была во многом искусственной. В основу классификации было положено сходство организмов по некоторым наиболее легко отличимым признакам. Но сходные признаки не всегда указывают на общность происхождения. Объединив растения по числу тычинок, по характеру опыления, Линней в ряде случаев создал совершенно искусственные группы. Так, в класс растений с пятью тычинками он объединил морковь, лён, лебеду, колокольчики, смородину и калину. Из-за различий в числе тычинок ближайшие родственники, например брусника и черника, попали в разные классы. Линней сам прекрасно осознавал несовершенство своей системы и считал, что «искусственная система служит только до тех пор, пока не найдена естественная».



Современная систематика. Для того чтобы построить *естественную систему живого*, отражающую степень родства между группами организмов, учёные используют совокупность наиболее существенных признаков. Они изучают историческое развитие группы по ископаемым остаткам, исследуют анатомическое строение современных видов, особенности размножения и эмбрионального развития, химического состава и физиологии, современное распространение на планете и распространение в прошлом.



Одним из основных критериев, используемых для определения родства организмов, в настоящее время является сравнение их геномов.

Результат применения современных методов молекулярной биологии в систематике прокариот оказался впечатляющим. Стало очевидным, что многие прокариоты, ранее объединявшиеся в те или иные систематические группы, совсем не родственны друг другу. Хорошо известная ранее группа экстремофильных (живущих в экстремальных условиях) прокариот оказалась настолько отличной от бактерий, что их пришлось выделить в отдельное царство — Археи. Ранее включавшиеся в царство растений так называемые синезелёные водоросли оказались совсем не водорослями и вообще не растениями, они составляют подцарство цианобактерий в царстве бактерий.

Следует сказать, что построение естественной системы всего живого оказалось весьма трудным делом и далеко от завершения. Особенно это касается систематических групп самого высокого ранга, в первую очередь царств. Например, некоторые исследователи выделяют царство Простейшие (Протисты), другие справедливо считают эту группу сборной, в которую входят и животные и растения.

Вот как выглядит упрощённая схема соподчинения систематических единиц, используемых для естественной классификации:

ИМПЕРИЯ (*Клеточные и Неклеточные*)

НАДЦАРСТВО (*Прокариоты и Эукариоты*)

ЦАРСТВО (*Растения, Животные, Грибы, Бактерии, Археи, Вирусы*)

ТИП (ОТДЕЛ) (например, *Хордовые*)

КЛАСС (например, *Млекопитающие*)

ОТРЯД (например, *Хищные*)

СЕМЕЙСТВО (например, *Кошачьи*)

РОД (например, *Пантера*)

ВИД (например, *тигр, Panthera tigris*)

Две империи природы. Как вы помните, одним из положений клеточной теории является утверждение, что все организмы состоят из клеток. Однако в XX в. было установлено, что важнейшая часть живой природы — вирусы не имеют клеточного строения. До сих пор не прекратились споры о том, являются ли вирусы «существом» или «веществом». Такие фундаментальные свойства живых систем, как химический состав и самовоспроизведение, позволяют причислить их к живой природе, однако термин «организм» по отношению к вирусам не используют. *Организмом* принято называть живую систему, состоящую из одной или многих клеток и обладающую собственным обменом веществ.

По этому важнейшему признаку всё живое делят на две *империи* — неклеточных (вирусы) и клеточных, или *кариот* (от греч. «карион» — ядро) (рис. 31).

Неклеточные формы жизни. Империя неклеточных состоит из единственного царства — царства вирусов. Предполагают, что вирусы представляют собой реликты самых ранних, ещё доклеточных стадий развития жизни на Земле.

Возможно, что некоторые вирусы представляют собой «одичавшие гены» — участки нуклеиновых кислот, приобретшие способность к независимому от целого генома самовоспроизведению. Не исключено, что некоторые вирусы могли возникнуть из клеток в результате дегенерации при переходе к внутриклеточному паразитизму. В настоящее время считается, что оба механизма имели место и вирусы представляют собой сборную группу.

К вирусам относят и самые маленькие инфекционные агенты — так называемые *вириоды*. Эти патогены растений представляют собой маленькую (несколько сот нуклеотидов) одноцепочечную кольцевую РНК. У вириодов нет не только белковой оболочки, но даже ни одного гена! Учёные предполагают, что вириоды представляют собой «сбежавшие интроны», обладающие каталитическими свойствами, позволяющими им самостоятельно реплицироваться.

Самые крупные из известных вирусов — открытые в 2010 г. *мегавирусы* — имеют двухцепочечную ДНК, содержащую более 1 млн пар нуклеотидов, что больше, чем у некоторых бактерий.

Изучение вирусных геномов в различных местах обитания живого (в основном в океане) показывает, что вирусы являются самыми многочисленными и самыми древними обитателями Земли.

Клеточные формы жизни. По наличию или отсутствию ядра империю клеточных делят на два надцарства: безъядерные (прокариоты) и ядерные (эукариоты).



Надцарства

Царства

Подцарства

Рис. 31. Схема классификации клеточных организмов

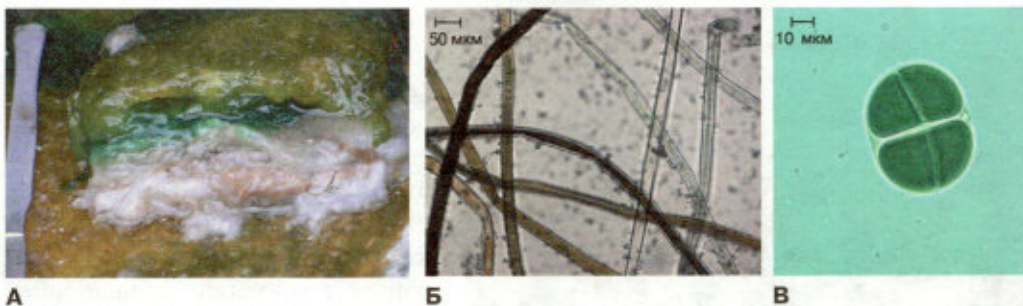


Рис. 32. Колонии цианобактерий на камнях (А) и представители цианобактерий — *Scytonema* (нити, Б) и *Gleocapsa* (колония из четырёх клеток, В)

Надцарство прокариот разделяют на два царства: Бактерии (Эубактерии) и Археи.

Бактерии (Эубактерии). Царство эубактерий включает в себя подцарства цианобактерий и бактерий.

Цианобактерии включают одноклеточные, нитчатые и колониальные формы (рис. 32). Эти древнейшие «изобретатели» хлорофиллового фотосинтеза, многие из которых способны также к азотфиксации, сыграли огромную роль в образовании почвы и современной атмосферы Земли. Они составляют значительную долю океанического фитопланктона. Цианобактерии и некоторые другие фотосинтезирующие прокариоты были предками хлоропластов* эукариот.

Бактерии. К настоящему времени описаны тысячи видов бактерий. На самом деле их гораздо больше, но многие из них пока не удаётся культивировать в лабораторных условиях, а значит, их невозможно описать. Экологическая роль бактерий огромна. Среди них есть как автотрофы (фото- и хемосинтетики), так и гетеротрофы. Некоторые бактерии являются возбудителями заболеваний. Среди бактерий выделяют группу пурпурных протеобактерий, включающую предков митохондрий.

Археи — безъядерные организмы, по размерам и форме клеток похожие на бактерий. Однако по строению генома, аппарата белкового синтеза, клеточных мембран они очень сильно отличаются от бактерий. Большинство архей являются экстремофилами, живущими в таких условиях, в которых не могут существовать другие живые организмы, — при очень высоких температурах и давлениях около глубоководных термальных источников, в насыщенных соляных растворах, в очень кислых или очень щелочных водоёмах (рис. 33). Некоторые археи,



Рис. 33. Термальные выходы в кальдере вулкана Узон ($t = 95\text{--}97\text{ }^{\circ}\text{C}$) — место обитания архей (фото профессора С. М. Жмодика)

1,5 км буквально пропитана живыми существами. Подавляющее большинство из них — археи, живущие в трещинах пород, слагающих земную кору. Это позволило предположить, что совокупная биомасса архей может превышать биомассу всех прочих организмов, населяющих Океан.

используя в качестве источника энергии различные органические соединения, вырабатывают метан, что не свойственно никаким другим организмам. Метанобразующие археи, входящие в состав кишечной микрофлоры некоторых животных и человека, обеспечивают своих хозяев жизненно необходимым витамином B_{12} .

Изучение «населения» земной коры с помощью бурения океанского дна показало, что она до глубины примерно

Надцарство эукариот разделяют на три царства: Растения, Грибы и Животные.

Растения — организмы с фотоавтотрофным питанием. У них всегда есть пластиды; клетки, как правило, имеют наружную оболочку из целлюлозы. Гетеротрофность у растений встречается крайне редко — у паразитов, например у раффлезии и повилики.

Способность к фотосинтезу в ходе эволюции возникла независимо у разных групп прокариот на основе разных светочувствительных пигментов. В дальнейшем некоторые из этих разных прокариот стали предками хлоропластов трёх разных групп растений. Цианобактерии были предками хлоропластов красных водорослей, бактерия прохлорон — предком хлоропластов зелёных водорослей и высших растений. А предками хлоропластов золотистых водорослей были не прокариоты, а фотосинтезирующие одноклеточные эукариоты.

Грибы. К грибам относят не только хорошо знакомые всем шляпочные грибы, но и многочисленные плесневые грибки и дрож-

жи. Отличительными чертами грибов являются гетеротрофность, наличие клеточной стенки из хитина, использование в качестве запасного вещества полисахарида гликогена.

Как особую экологическую группу рассматривают лишайники — симбиотические организмы, тело которых образовано грибом, в котором могут жить цианобактерии и зелёные водоросли.

Животные — гетеротрофные организмы. Часто к признакам животных относят подвижность. Это не всегда верно, так как существуют неподвижные животные и подвижные прокариоты. С особенностями строения и физиологии животных вы познакомились в курсе зоологии.

Классификация животных до сих пор не является общепринятой. Так, одни исследователи делят царство животных на два подцарства: *простейших* (или *одноклеточных*) и *многоклеточных животных*, другие выделяют одноклеточных в отдельное царство. Нет даже общего мнения, кого считать многоклеточными. Одни учёные многоклеточными считают только тех, у кого клетки различных типов объединены в ткани. Другие предлагают различать многоклеточных и многотканевых.

*Вопросы
и упражнения*

1. Почему систему К. Линнея называют искусственной?
2. Какой признак считают основным для установления систематического положения организма?
3. Охарактеризуйте вирусы как неклеточные формы живого.
4. Почему до сих пор нет общепринятой классификации живого?

*Работа
с информацией*

5. В доступных источниках информации найдите примеры долиннеевских классификаций. Они известны под общим названием «Лестница существ». Сравните разные системы классификации и сделайте выводы.
6. Найдите в словаре или в Интернете значение слова «реликт». Запишите его в тетрадь.

*Работа
с текстом*

7. На основе материала параграфа составьте схему, отражающую классификацию прокариот и особенности их систематических групп.
8. Рассмотрите второй форзац учебника «Эволюционное развитие живого мира». Ширина закрашенной области для каждой группы организмов отражает их разнообразие на определённом этапе развития жизни. Когда значительно снизилось разнообразие животных? Какие группы вымерли в это время? С чем это могло быть связано? В каких группах животных и растений, бывших когда-то весьма многочисленными, в настоящее время разнообразие значительно меньше? С чем это может быть связано?



Тестовые задания

1. Первыми освоили полёт
- | | |
|-------------|------------------|
| 1) птицы | 3) насекомые |
| 2) рептилии | 4) млекопитающие |

2. В пользу гипотезы симбиотического происхождения митохондрий и пластид свидетельствует

- 1) кольцевая молекула ДНК этих органоидов
- 2) одинаковое строение клеточных стенок цианобактерий и хлоропластов
- 3) способность хлоропластов усваивать атмосферный азот
- 4) наличие собственного аппарата белкового синтеза этих органоидов
- 5) способность митохондрий размножаться вне клетки
- 6) сходство нуклеотидных последовательностей рРНК митохондрий и бактерий
- 7) способность хлоропластов к синтезу глюкозы

3. Установите соответствие.

ИЗМЕНЕНИЯ ФЛОРЫ И ФАУНЫ

- А. возникновение покрытосеменных растений
- Б. выход на сушу растений
- В. появление первых млекопитающих
- Г. вымирание динозавров
- Д. возникновение кистепёрых рыб
- Е. появление пресмыкающихся
- Ж. появление трилобитов
- З. возникновение человека

ГЕОХРОНОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОМЕЖУТОК ВРЕМЕНИ

- 1) меловой период
- 2) карбон
- 3) девон
- 4) силур
- 5) кембрий
- 6) триас
- 7) антропоген

К следующему уроку

Как устроен скелет человека? (Биология, 8—9 кл.) Как осуществляется регуляция работы генов? (Словарь.)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Жизнь существует на Земле около 4 млрд лет. За это время возникло огромное количество видов живых существ. Несмотря на многочисленные катастрофы и массовые вымирания, нить жизни не прерывалась ни разу. От древнейших времён сохранились представители существовавших тогда обитателей Земли — живые ископаемые. Они позволяют представить, как выглядели и как жили живые существа даже в криптозое. В антропогене прибавился существенный фактор, влияющий на существование (и вымирание) видов, — деятельность человека. В настоящее время человек располагает возможностью уничтожить всё живое на Земле. Чтобы этого не случилось, требуются усилия всех людей.

ГЛАВА 4 ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА

Все современные люди принадлежат к одному биологическому виду *Homo sapiens* — человек разумный. Из полутора миллионов видов животных, известных науке, только человеку присущи во всей полноте такие свойства, как сознание, речь, абстрактное мышление. Развитие этих свойств человеческой психики в сочетании с трудовой деятельностью способствовало возрастанию роли в эволюции человека социальных отношений, обеспечивших ему экологическое превосходство над всеми живыми существами, способность заселить практически все регионы Земли и выйти в космос. Осознавая свою уникальность, люди издавна пытались объяснить, чем она обусловлена, каким образом возник человек. Процесс возникновения и эволюции человека называют **антропогенезом**.

§20 Положение человека в системе живого мира

• Прямохождение

Молекулярные, цитогенетические и сравнительно-анатомические исследования показывают, что в современной природе наиболее близкими человеку являются два вида шимпанзе. Далее в этой системе родства следуют горилла и орангутан. По критериям зоологической систематики этих обезьян относят к отряду приматов, семейству больших человекообразных обезьян (гоминоид). К этому же семейству относится род *Homo* — человек, единственным представителем которого в настоящее время является *Homo sapiens* — человек разумный:

Отряд Приматы

подотряд Сухоносые

надсемейство Человекообразные обезьяны, или Гоминоиды

семейство Гоминиды, или Большие человекообразные обезьяны

подсемейство Гоминины

род Человек

вид человек разумный



Данные сравнительной анатомии. Во внешнем облике, в строении и расположении внутренних органов человека и человекообразных обезьян много общего. Имеющиеся анатомические различия между этими организмами в значительной степени связаны с разницей в способе передвижения.

Шимпанзе и горилла, находясь на земле, передвигаются на четырёх конечностях. С определённой целью шимпанзе способен пройти на двух ногах несколько десятков метров, но строение таза и расположение тазовой мускулатуры заставляют его вернуться к обычному способу передвижения.

Переход предков человека к *прямохождению* обусловил изменение функции тазовой мускулатуры и повлёк за собой изменения в строении таза. В результате совершенствования прямохождения таз человека приобрёл чашеобразную форму (рис. 34, А). Большая часть внутренних органов располагается между подвздошными костями таза. Туловище стало короче, а центр масс приблизился к тазобедренным суставам. Нагрузка на мышцы таза уменьшилась.



Рис. 34. Различия в строении тела человека и шимпанзе: А — поворот подвздошных костей таза; Б — изменения в строении кисти (1) и стопы (2, 3); В — изменения размеров и строения мозга

Вместе с тем возросли вертикальные нагрузки на позвоночник. В связи с этим он приобрёл S-образный изгиб, что позволило лучше амортизировать толчки при ходьбе. Большое затылочное отверстие переместилось в нижнюю часть черепа. Изменились пропорции конечностей. Стопа утратила хватательную способность. Кисть, напротив, стала более подвижной, чем у обезьян (рис. 34, Б).

В ходе эволюции челюсти человека окончательно утратили хватательную функцию, стали короче и слабее. Клыки и коренные зубы уменьшились. Исчезли надглазничные валики и костные черепные гребни, к которым у обезьян крепятся мощные челюстные мышцы.

Мозг и черепная коробка человека в 2—2,5 раза больше, чем у человекообразных обезьян (рис. 34, В). Мозг человека более высокоорганизован, его более крупные лобные, теменные и височные доли совместно осуществляют функции мышления, управления поведением и членораздельной речью.

Цитогенетические данные. Диплоидное число хромосом у всех крупных человекообразных обезьян равно 48. У человека диплоидный набор представлен 46 хромосомами. Вторая хромосома человека возникла в ходе эволюции в результате слияния двух негомологичных хромосом, имевшихся у общего предка человека и человекообразных обезьян и сохранившихся у последних вплоть до настоящего времени (рис. 35).

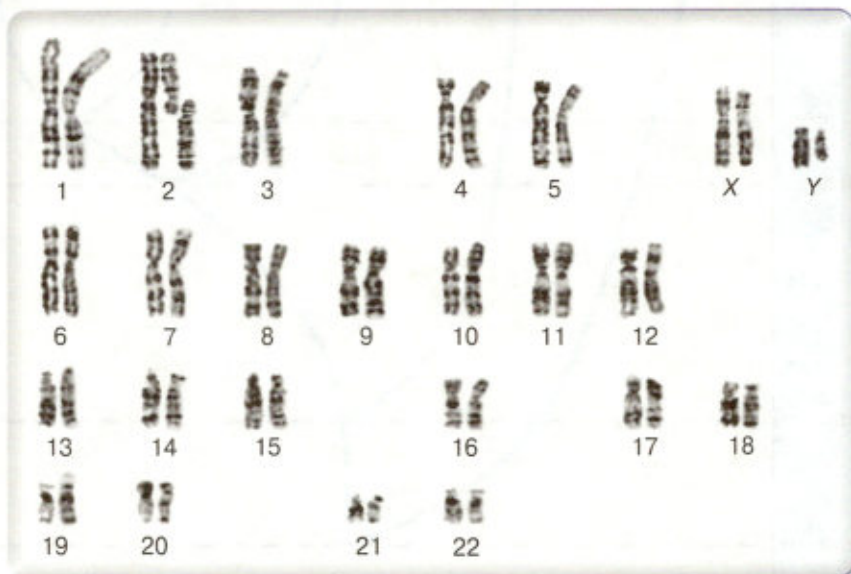


Рис. 35. Хромосомы человека и шимпанзе. В каждой паре *слева* — хромосома человека, *справа* — шимпанзе



Данные молекулярной биологии. Последовательности аминокислот многих гомологичных белков человека и шимпанзе сходны более чем на 99 %. Следствием этого являются близость групп крови, взаимозаменяемость многих белков (например, гормонов), сходные заболевания. Сравнение некоторых генов гоминид позволило построить их филогенетическое древо (рис. 36).

Сравнение геномов около 30 видов млекопитающих, в том числе человека и шимпанзе, позволило выявить участки ДНК человека, которые подверглись наиболее интенсивному отбору после ответвления его эволюционной линии от линий других животных. Различия между человеком и шимпанзе в участках ДНК, кодирующих белки,

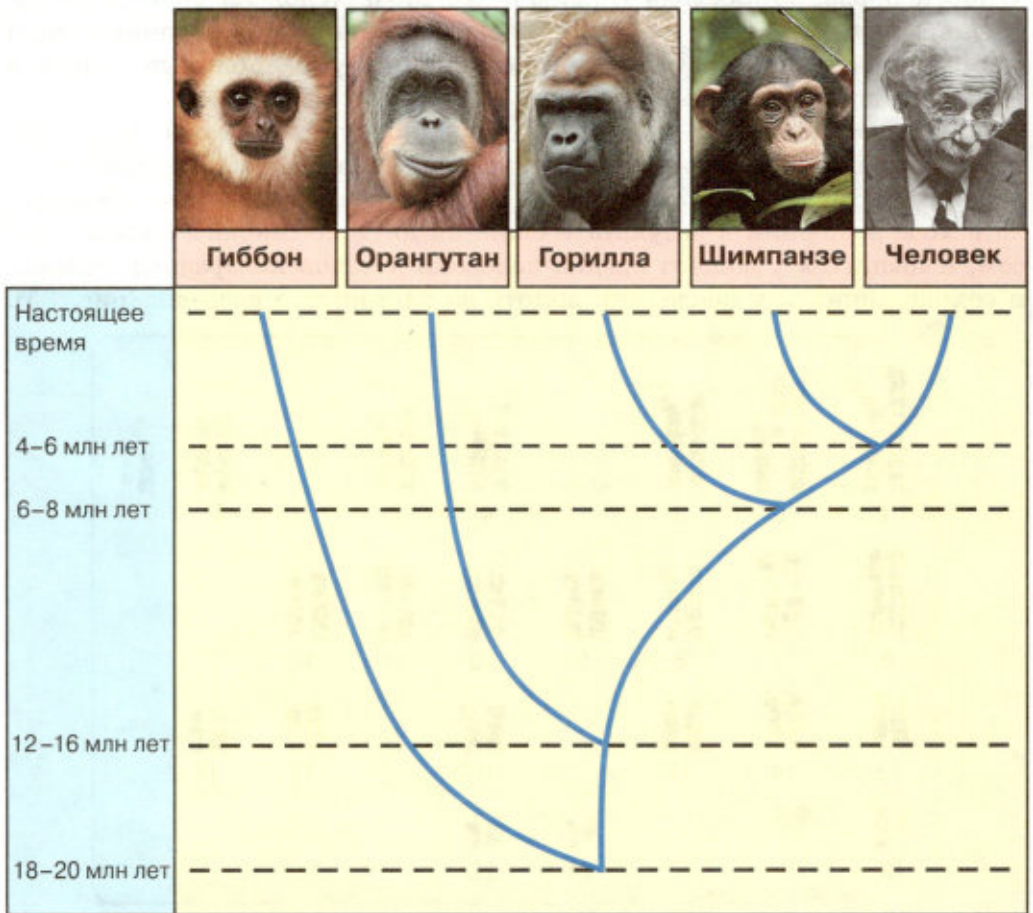


Рис. 36. Филогенетическое древо гоминид

минимальны — менее 1%. Но эти незначительные изменения оказались очень важными — они коснулись генов, продукты которых связаны с регуляцией роста и развития мозга, развития речи, способностей к обучению, запоминанию и формированию социальных связей. Быстрее всего у человека эволюционировал участок ДНК, содержащий ген, который кодирует не белок, а небольшую РНК. Эта молекула регулирует активность разных генов в период формирования коры головного мозга в ходе эмбриогенеза. Значительно больше оказалось генов, которые сами не изменились, но изменилась (увеличилась или уменьшилась) их активность. Некоторые гены оказались у человека выключенными. В основном это гены, связанные с обонянием. Выключенным оказался и ген, связанный с развитием жевательной мускулатуры.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ




Крайне незначительная дивергенция человека и африканских человекообразных обезьян на молекулярном и хромосомном уровнях позволяет считать человека и шимпанзе представителями одного рода. Однако учёные-систематики относят человека и человекообразных обезьян к разным родам или даже семействам. Чем, по вашему мнению, это можно объяснить?

Данные биологии развития. Давно было замечено, что детёныши шимпанзе больше похожи на человека, чем взрослые обезьяны. Учёные считают, что многие признаки человека являются результатом сохранения у него признаков, имевшихся у детёнышей его обезьяньих предков. Эволюция путём *удлинения периода детства* свойственна многим организмам. По-видимому, этот путь позволяет избавиться от узкоспециализированных адаптаций взрослых форм, оказавшихся невыгодными в изменившихся условиях среды.

Изменение длительности разных стадий развития может быть обусловлено мутациями генов, контролирующих темпы роста различных систем организма. У млекопитающих это могут быть гены, контролирующие синтез гормонов, стимулирующих рост организма, половое созревание и т. п. Немногочисленные мутации в участках ДНК, регулирующих активность таких генов, могут привести к существенным морфологическим изменениям при сохранении большого сходства видов на молекулярно-генетическом уровне.

Признаком, свидетельствующим об удлинении периода детства у человека, например, является позднее окостенение черепа. Это значительно уменьшает ограничения на увеличение размера мозга.





Важнейший признак детского возраста у млекопитающих — **способность к обучению**.

Способность к обучению позволяет передавать полезные навыки и опыт из поколения в поколение. Это значительно увеличивает возможности приспособления к меняющимся условиям среды путём изменения поведения. У всех млекопитающих, включая человекообразных обезьян, с достижением зрелого возраста способность к обучению резко снижается. Человек же благодаря продлённому детству сохраняет эту способность в течение всей жизни. Интеллектуальное развитие человека идёт быстрее и заканчивается позже, чем у шимпанзе. Вероятно, именно эта особенность наших предков обеспечила возможность их дальнейшего стремительного развития на пути от обезьяны к человеку.

*Вопросы
и упражнения*

1. Опишите положение человека в системе живого мира.
2. Какие черты строения человеческого тела обусловлены прямохождением?
3. Какие черты строения позволяют отличить череп человека от черепа человекообразной обезьяны?
4. В чём, по вашему мнению, заключается принципиальное отличие человека от близкородственных видов?
5. Подумайте, какие преимущества даёт эволюция по пути удлинения периода детства для развития головного мозга.

*Работа
с информацией*

6. Найдите материал и подготовьте сообщение или презентацию на тему «Говорящие обезьяны».

*Работа
с текстом*

7. Прочитайте следующий текст: «Шимпанзе, гориллы и орангутаны обладают интеллектуальными способностями, необходимыми для овладения речью. Это показано в опытах по обучению их жестовому языку глухонемых или искусственным языкам с использованием графических символов. Обезьяны не могут говорить только потому, что их голосовой аппарат не приспособлен для произнесения членораздельных звуков. Однако они понимают английский язык в объёме около тысячи слов, адекватно реагируют на обращённую к ним речь, отвечая на том языке, которым они владеют. Они задают вопросы, комментируют происходящее вокруг, шутят. Исследователи считают, что уровень языковых способностей шимпанзе соответствует примерно уровню трёх-четырёхлетних детей. Но в природных условиях шимпанзе подобными способами общения не пользуются».

Что показалось вам новым или неожиданным? Как вы думаете, чем можно объяснить то, что в природных условиях человекообразные обезьяны не используют язык жестов для общения?

К следующему уроку

Найдите на карте Африки Эфиопию, Кению, ЮАР, Республику Чад. В какой части Африки располагается Великий Африканский разлом?

§21 Предки человека

• Австралопитеки

Первые примитивные обезьяны появились в Северной Америке и Евразии, составлявших 70 млн лет назад единый континент.

Самые древние окаменелости (в основном это фрагменты черепов), относимые к эволюционной линии гоминид, были обнаружены в Восточной Африке. Их возраст около 25 млн лет. Отправной точкой на пути, ведущем к современным человекообразным обезьянам и человеку, принято считать *дриопитеков* — ископаемых человекообразных обезьян, появившихся в Африке и распространившихся оттуда в Европу.

Примерно 8 млн лет назад в земной коре образовалась грандиозная трещина, идущая от Антарктики к Мёртвому морю в Азии и пересекающая Африку. Вследствие этих событий западная часть Северной Африки осталась покрытой тропическими лесами, а восточная поднялась и превратилась в саванну — открытую местность, заросшую высокой травой, с изредка встречающимися деревьями.

Этот геологический катаклизм разделил древних человекообразных обезьян на две группы. Потомками тех, кто продолжал жить на деревьях, являются современные горилла и шимпанзе. Другая группа обезьян оказалась в саванне. Им пришлось приспособливаться к существованию на открытой местности. Это были *австралопитеки* — обезьяноподобные существа, впервые появившиеся в Восточной Африке.

Австралопитеки. В 1924 г. в Южной Африке был найден череп детёныша прямоходящего примата, получившего название *Australopithecus africanus* — южная обезьяна из Африки (от лат. *australis* — южный и греч. «питекус» — обезьяна). С тех пор в различных местах африканской саванны были обнаружены останки австралопитеков, принадлежавших к нескольким видам.

Конец XX — начало XXI в. ознаменовались находками окаменелостей не менее десятка видов прямоходящих приматов, живших 2—7 млн лет назад на территории современных Эфиопии, Кении и Республики Чад. Некоторые из них отнесли к роду Австралопитек, других признали особыми видами и родами. Однако для всех них характерно сочетание примитивных «обезьяньих» признаков (размер черепа, строение кисти) с продвинутыми «человечьими» (прямохождение, строение таза, бедренных костей, стопы).

Находясь на земле, австралопитеки передвигались на двух ногах. Однако немало времени они проводили на деревьях. Об этом свидетельствуют длинные руки, слегка изогнутые кости пальцев рук и ног. Вероятно, австралопитеки спасались на деревьях от наземных хищников.

Австралопитеки были всеядными существами. Они использовали в пищу плоды, клубни, семена растений, а также мясо животных. Питание мясом играло важную роль в засушливые периоды, когда растительная пища становилась скудной.

Австралопитеки, возможно, использовали в пищу то, что оставалось от добычи хищников, — кости и черепа с головным мозгом. Хищники были не в состоянии раздробить эти кости зубами. Чтобы извлечь костный или головной мозг, австралопитеки вынуждены были пользоваться камнями. Это подтверждается найденными костями животных, на поверхности которых есть следы как от зубов хищников, так и от ударов камнями.

Главными конкурентами поздних австралопитеков, вероятнее всего, были крупные травоядные животные саванны. Немалую опасность представляли хищники, охотившиеся на травоядных животных. Австралопитеки оказались зажатыми между более приспособленными к жизни на открытой местности четвероногими травоядными животными, с одной стороны, и более специализированными хищниками — с другой. Австралопитеки не выдержали конкуренции и вымерли около 900 тыс. лет назад.

Наименее специализированными в отношении питания были австралопитеки, жившие в местности Афар в Эфиопии. Этот факт, а также ряд особенностей ископаемых костей позволяют предполагать, что афарские австралопитеки могли быть предками первых представителей человеческого рода (рис. 37).



Рис. 37. Австралопитек афарский

Вопросы
и упражнения

Работа
с информацией

К следующему
уроку

1. Что известно об образе жизни австралопитеков?

2. Найдите в Интернете материалы о женской особи австралопитека, которой первооткрыватели дали имя Люси. Как она выглядела? Чем она отличалась от обезьян и от человека?

Какие доли выделяют в коре больших полушарий? Какие функции они выполняют? (Биология, 8 кл.)

§22 Первые представители рода *Ното*

• Человек умелый • Человек прямоходящий

Сравнение окаменелостей прямоходящих приматов не позволяет провести точную границу между австралопитеками и первыми людьми. Поскольку человек отличается от животных тем, что создаёт и активно использует разнообразные орудия труда, общепризнанным критерием «человечности» ископаемых двуногих приматов служат следы их орудийной деятельности.

К роду *Ното* (человек) относят приматов, систематически изготавливавших и применявших орудия.

Человек умелый. В 1959 г. в ущелье Олдувай (Танзания) были обнаружены простейшие орудия — камни со следами искусственной обработки (рис. 38). Окаменелые останки создателей олдувайских орудий были обнаружены в 60-х гг. XX в. Чтобы подчеркнуть, что найденные существа являлись творцами древнейших каменных орудий, им дали название *Ното habilis* — человек умелый. С тех пор обнаружено множество ископаемых останков этого вида. Их возраст 2,8—2 млн лет.

Человек умелый был ростом не более 1,5 м и имел массу около 50 кг. Надглазничный валик,



Рис. 38. Рубило человека умелого

плоский нос, выступающие вперёд челюсти по-прежнему придавали его лицу обезьяньи черты. Но по сравнению с австралопитеками голова человека умелого стала более округлой, мозг увеличился и занимал объём в среднем 650 см^3 (объём мозга современного человека $1000\text{—}2000 \text{ см}^3$). Анализ внутренней поверхности найденных черепов показал, что увеличение объёма мозга было связано прежде всего с увеличением размеров лобных и теменных долей больших полушарий. Мозг человека умелого уже содержал структуры, которые у современного человека контролируют речь.

Таким образом, примерно 2 млн лет назад двуногие приматы начали систематически изготавливать каменные орудия труда. С этого момента и до того времени, когда человек научился использовать металл (примерно 5 тыс. лет назад), камень доминировал в человеческой технологии. Следует сказать, что, для того чтобы создать даже примитивное каменное орудие, необходимо предварительно мысленно представить его себе. А это уже шаг на пути к развитию абстрактного мышления. Человека умелого по праву считают первым представителем рода *Homo* и непосредственным предшественником вида человек прямоходящий.

Человек прямоходящий. Вскоре после опубликования книги Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» Эрнст Геккель, страстный популяризатор дарвинизма, на основе теоретических рас-

суждений составил эволюционное древо человека. На нём в качестве промежуточного звена на пути от обезьяны к человеку Геккель указал существо под названием питекантроп (от греч. «питекантропус» — обезьяночеловек).

В XX в. останки питекантропов были обнаружены на Яве, в Китае, Европе, Восточной Африке. В зависимости от места обнаружения окаменелости называли явантропами, синантропами, гейдельбергским человеком и др. По мере накопления окаменелостей учёные пришли к выводу, что все останки принадлежат одному ископаемому виду, получившему название *Homo erectus* — человек прямоходящий.

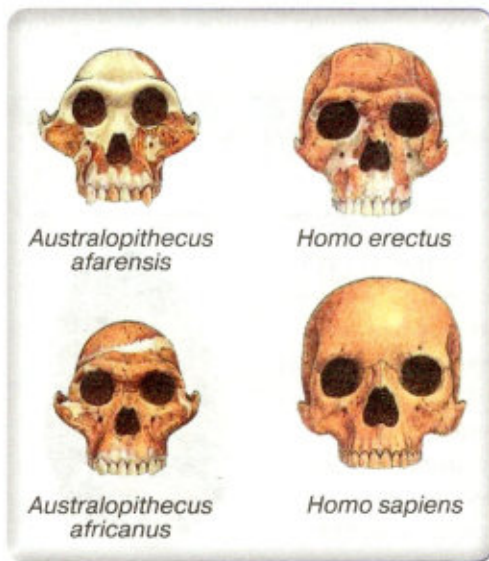


Рис. 39. Строение черепа австралопитеков (слева) и людей (справа)

Прямоходящий человек был ростом 1,5—1,8 м, имел массу 40—70 кг. Обнаруженные черепа имеют надглазничный валик, низкий покатый лоб, но значительно бóльшие размеры черепной коробки (рис. 39). Объём мозга варьировал от 800 до 1400 см³. Судя по рельефу внутренней поверхности черепов, в левом полушарии были развиты те участки коры, которые у современного человека контролируют способность говорить и понимать речь.

Человек прямоходящий первым начал систематически использовать огонь для обогрева жилища, приготовления пищи, защиты от хищников, охоты. Но искусственно добывать огонь он, по-видимому, не умел. Человек получал огонь во время степных или лесных пожаров, а затем заботливо поддерживал его в течение многих лет. Использование огня дало человеку большое преимущество, что, вероятно, привело к увеличению его численности и освоению новых мест обитания. Человек прямоходящий был первым представителем рода *Homo*, который покинул Африку и расселился в Европе, Восточной и Юго-Восточной Азии.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Период существования человека прямоходящего совпал с неоднократно происходившими оледенениями значительной части территории Евразии. Во время оледенений поверхность морей опускалась более чем на 100 м ниже их современного уровня. Подумайте, как оледенения могли влиять на расселение древнейших людей.

В конце XX в. в Грузии были найдены черепа и другие кости, которые учёные определили как принадлежащие примитивным представителям вида человек прямоходящий. Их возраст около 1,8 млн лет. Это самые древние останки представителей рода *Homo* за пределами Африки. Возможно, это был даже ещё не человек прямоходящий, а его эволюционный предшественник — человек умелый.

Другие виды доисторических людей. Исследователи выделяют ещё несколько видов древнейших людей, например *Homo ergaster* (человек работающий) и некоторые другие. Открытие новых ископаемых видов рода *Homo* продолжается.

Так, в 2004 г. на острове Флорес в Индонезии были найдены ископаемые карликовые люди, которые, как установили учёные, скорее всего, являлись подвидом человека прямоходящего. Их рост был около 1 м, а мозг — в три раза меньше, чем у современных людей. Однако они изготавливали достаточно совершенные орудия и успешно охотились.

В настоящее время их считают подвидом человека прямоходящего, сильно изменившегося в условиях существования на изолированном острове.

В 2008 г. на Алтае были найдены фрагменты скелета древнего человека. Расшифровка генома показала, что эти фрагменты принадлежат ещё одному виду рода *Homo*, по-видимому происходящему от группы древнейших людей, мигрировавших из Африки независимо от человека прямоходящего. Официального названия этот вид ещё не получил, а неофициально его называют денисовским человеком (по названию пещеры, в которой были найдены окаменелости).

Социальная жизнь древнейших людей. Древнейшие люди жили группами, занимались охотой и собирательством, сооружали укрытия в виде шалашей или заселяли пещеры. Самые крупные жилища вмещали до 20 человек.

Усложнилась технология изготовления орудий труда. Каменные орудия стали более разнообразными и тщательно обработанными (рис. 40). Находки, обнаруженные на нескольких стоянках прямоходящего человека, дают представление о приёмах охоты и животных, которые были её объектом.

Так, в Центральной Испании в долине между двумя холмами обнаружены скопления каменных орудий, костей животных, а также следы сгоревшей травы. Примерно 100 тыс. лет назад в этой долине группы людей поджидали появления крупных животных, мигрировавших на зиму на юг. Поджигая траву, охотники загоняли слонов, диких быков, лошадей, оленей, носорогов в естественную ловушку — болотистый овраг. Там охотники убивали свою добычу.



Рис. 40. Рубило человека прямоходящего

Следует отметить, что коллективная охота требовала от людей умения общаться между собой. Это стимулировало развитие речи, хотя на первых порах основным средством общения могли быть мимика и жесты.

Со времён первых представителей человеческого рода основными движущими силами их эволюции стали социальные факторы — общественный образ жизни, совместная охота и трудовая деятельность, возникновение и развитие языка. Мышление, речь, хотя и в примитивной форме, изготовление орудий труда, использование огня, сооружение жилищ, возможно, изготовление одежды из шкур позволили древнейшим людям

выжить в суровых климатических условиях и даже заселить холодные районы Евразии.

*Вопросы
и упражнения*

1. По какому признаку останки ископаемых двуногих приматов относят к роду человек?
2. Почему человеку умелому дали такое название?
3. Как вы думаете, какие преимущества первобытным людям могло дать использование огня?
4. В чём различие путей эволюции человека и других животных?

*Работа
с информацией*

5. Работая в группах, подготовьте компьютерные презентации о разных видах древнейших людей.

*К следующему
уроку*

Что называют геномом? (Словарь.) Какие минералы называют колчеданами? Что такое кремний? (Химия, 9 кл.) В чём особенность наследования признаков, закодированных в митохондриальной ДНК? (Биология, 10 кл.)

§23 *Появление человека разумного*

• Неандертальский человек • Человек современного типа

Заключительный этап формирования человека современного типа проходил 300—40 тыс. лет назад. Темпы эволюции популяций формирующихся людей были различными в разных местах. Они определялись как биологическими факторами (миграция, изоляция одних популяций, смешивание других), так и набиравшими силу социальными факторами.

Неандертальский человек. Неандертальцы получили своё название по месту первой находки их окаменелых останков в долине Неандерталь близ Дюссельдорфа (Германия) в 1856 г. К настоящему времени обнаружены останки около 200 неандертальцев. Возраст их окаменелостей составляет от 300 до 30 тыс. лет. Неандертальцы, по-видимому, были потомками популяций человека прямоходящего, которые после выхода из Африки жили в Европе (так называемые классические неандертальцы) и в Юго-Западной Азии. В Африке неандертальцев не было. Классические неандертальцы были мускулистыми и коренастыми людьми ростом 1,7 м и массой 70 кг. Плотное телосложение помогало им сохранять тепло в условиях холодного климата Европы ледникового периода. Обнаружен-



Рис. 41. Реконструкция внешнего облика неандертальца

говорят о достижении неандертальцами более высокого уровня развития самосознания, эмоций, абстрактного мышления по сравнению с их предшественниками.

Некоторые учёные рассматривают неандертальцев как высокоспециализированный, адаптированный к холодному климату подвид человека разумного — *Homo sapiens neanderthalensis*. Классические неандертальцы достигли вершины своего развития во время последнего оледенения и исчезли около 30 тыс. лет назад.



Рис. 42. Неандертальский остроконечник

ные черепа европейских неандертальцев имеют покатый лоб, надглазничные валики, затылочный бугор с большим основанием. Объём мозга составлял в среднем 1500 см³ (рис. 41).

Неандертальцы умели разводить огонь, высекая искры из осколка кремня и кусков колчедана. Каменные орудия неандертальцев были более сложными и специализированными по сравнению с орудиями их предшественников (рис. 42).

Физические данные и передовые по тем временам технические приёмы сделали возможным выживание неандертальцев в условиях ледникового периода. Захоронения, ритуалы, зачатки искусства и религиозных верований

Появление человека разумного. В Африке результатом эволюции человека прямоходящего стал человек разумный. Примерно 80 тыс. лет назад началась его миграция из Африки.

Результаты анализа генома неандертальца, расшифрованного в 2009 г., показали, что современные люди, живущие в Европе, Азии и Полинезии, около 2—4 % вариантов своих генов получили от неандертальцев. А у представителей коренного населения Африки этих аллелей нет. Этому может быть только одно объяснение — эпизодическое скрещивание человека разумного с неандертальцами после его выхода из Африки.

Примерно 40 тыс. лет назад мир населили люди современного типа (подвид *Homo sapiens sapiens*).

Сравнение геномов современного человека и неандертальца выявило несколько генов, которые подверглись интенсивному отбору в линии человека. За что конкретно отвечают эти гены, пока неизвестно, но известно, что они связаны с функционированием кожи, энергетическим обменом и мышлением.

Сравнение митохондриальных ДНК, полученных от представителей различных современных популяций человека, показало, что все они восходят к одной предковой последовательности нуклеотидов. По разнообразию митохондриальных ДНК современных людей было установлено, что предковая последовательность существовала где-то в Восточной Африке около 200 тыс. лет назад.

Кроманьонцы. Впервые окаменелые останки человека современного физического типа, жившего в доисторическую эпоху, были найдены в 1868 г. на юго-западе Франции в гроте Кро-Маньон. Людей, которым принадлежали окаменелости, назвали кроманьонцами.

Рост мужчины-кроманьонца составлял в среднем 1,7 м, масса — около 70 кг. Для черепов кроманьонцев характерны высокий лоб, прямая (не выступающая вперёд) лицевая часть, отсутствующие или слабо развитые надглазничные валики, небольшие челюсти с мелкими ровными зубами, хорошо развитый подбородочный выступ. Объём мозга кроманьонца в среднем был равен 1400 см³. В целом по своему физическому строению кроманьонцы не отличались от современных людей (рис. 43).

Кроманьонцы жили во время последнего ледникового периода. На стоянках кроманьонцев обнаружены разнообразные, тщательно изготовленные из камня и костей животных орудия труда (рис. 44).



Рис. 43. Реконструкция внешнего облика кроманьонки



Рис. 44. Кроманьонские наконечники

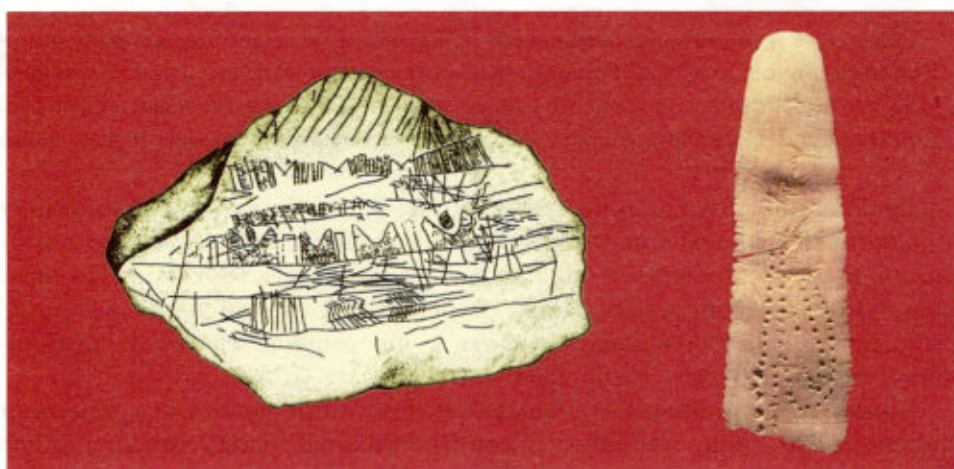


Рис. 45. Древнейшая карта, вырезанная на бивне мамонта, и костяная пластинка, возможно являющаяся лунным календарём

Кроманьонцы достигли важнейшей ступени интеллектуального развития — способности оперировать символами. Кроманьонскому человеку принадлежит древнейшая карта, вырезанная на бивне мамонта, а также загадочные костяные пластинки, украшенные точками (рис. 45). Учёные считают, что эти пластинки могут представлять собой лунный календарь.

Расселение людей современного типа из Африки шло несколькими волнами в двух направлениях (рис. 46). Одна ветвь расселения была направлена в Юго-Восточную, Восточную и Северо-Восточную Азию, другая — в Западную Азию и Европу. Было несколько волн миграций доисторических людей из Северо-Восточной Азии через Берингов перешеек в Северную и далее в Южную Америку (40 тыс., 14—12 тыс., 9 тыс. лет назад). В Австралию и на острова Океании человек проник около 50 тыс. лет назад, 40 тыс. лет назад современный человек заселил Европу.

Общая схема истории возникновения и эволюции гоминидов изображена на рисунке 47. На нём видно, что линии, ведущие к современным человекообразным обезьянам и человеку, разделились более 6 млн лет назад. Путь развития от животного до человека не был прямым и однозначным. Некоторые из предшественников человека не смогли его завершить и вымерли.

Моноцентризм или полицентризм? А вот относительно «человеческих» предков современных людей у исследователей общего мнения нет. Была ли это одна небольшая группа жителей Африки, потомки

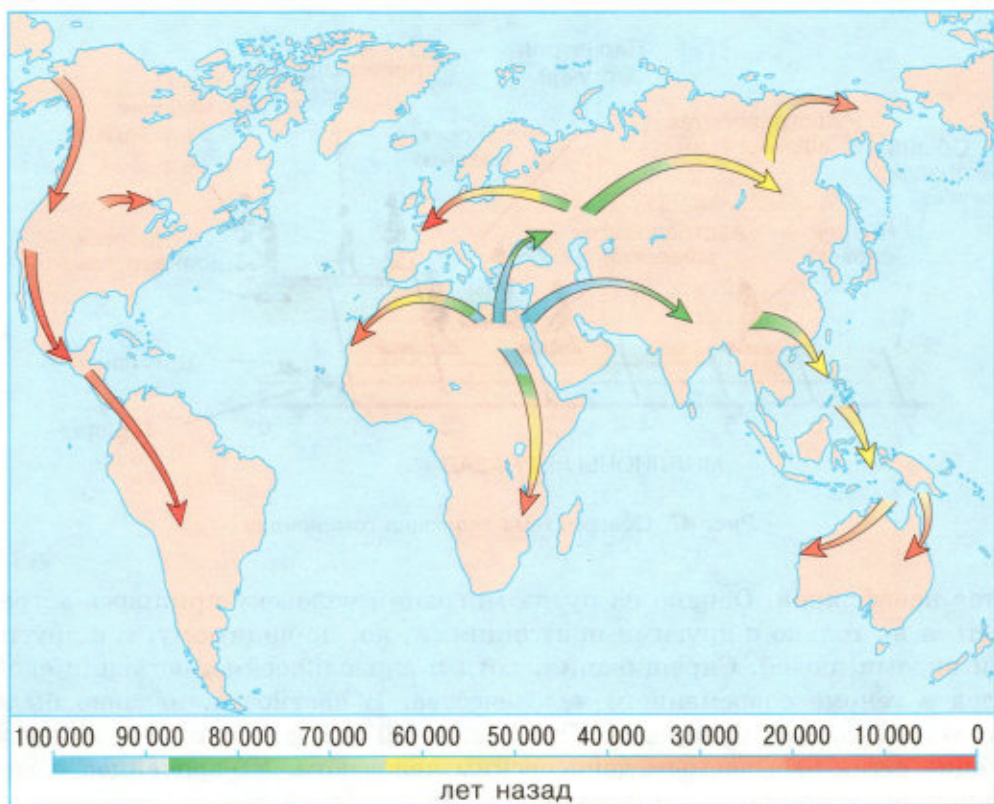


Рис. 46. Расселение современного человека за последние 100 тыс. лет

которой, расселившись по всей Земле, дали начало всему современному человечеству? Так считают *моноцентристы* — приверженцы мнения о едином центре возникновения современного человека. *Полуцентристы* считают, что потомки первых выходцев из Африки (человека прямоходящего) в разных местах обитания эволюционировали независимо друг от друга, но к началу исторического времени, дав начало разным группам человечества, видового уровня различий достичь не успели. Для обеих точек зрения найдены подтверждения.

Видимо, как это нередко бывает, верны оба представления. Численность доисторических людей была очень мала (по приблизительным расчётам около миллиона лет назад численность людей на Земле не превышала 125 тыс.), а расселение происходило небольшими группами (10—15 человек). Результатом была значительная изоляция отдельных групп. Поэтому независимая эволюция разных популяций представля-

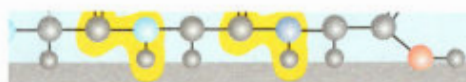


Рис. 47. Общая схема эволюции гоминоидов

ется неизбежной. Однако на путях миграции человеку пришлось встречаться не только с другими популяциями, но, по-видимому, и с другими видами людей. Скрещивания, хотя и эпизодические, оставили свой след в геноме современного человечества. В частности, недавно было установлено, что у народов Юго-Восточной Азии около 5% аллелей общие с так называемым денисовским человеком. У европейцев и африканцев, а также у неандертальцев этих аллелей нет.

По-видимому, правы те учёные, которые говорят, что, несмотря на определённые затруднения в контактировании территориальных групп людей, человечество всегда было единым.

Вопросы и упражнения

1. Что вам известно о жизни неандертальцев? Найдите в Интернете сведения об их внешности, способностях, образе жизни. Каково их место в эволюции человека?
2. Почему Африку считают прародиной современного человека?
3. Тот факт, что предковая последовательность нуклеотидов митохондриальной ДНК людей существовала в Африке около 200 тыс. лет назад, в большинстве средств массовой информации был интерпретирован в том смысле, что предком всех людей на Земле была одна-единственная женщина, жившая в то время в Африке. Её немедленно назвали «митохондриальной Евой». Позднее был обнаружен «Y-хромосомный Адам». В чём, по-вашему, заключается ошибка журналистов?

Работа с информацией

4. Группами по 2—3 человека подготовьте сообщения о том, как методы молекулярной генетики помогают восстанавливать историю возникновения и расселения людей. Один из источников — книга А. В. Маркова «Эволюция человека» (М. : Астрель, 2011). Можно использовать главу из этой книги, опубликованную по адресу: <http://elementy.ru/lib/431448>.

К следующему уроку

Какие факторы эволюции вам известны? (Введение к главе 2.)

§24 Факторы эволюции человека

• Антропосоциогенез

Качественное отличие эволюции человека от эволюции всех других живых организмов заключается в том, что её движущими силами являются не только биологические, но и социальные факторы.

Именно социальные факторы имели решающее значение в процессе становления человека и продолжают играть ведущую роль в развитии современного человеческого общества.

Биологические факторы эволюции человека. Человек как любой другой биологический вид появился на Земле в результате взаимосвязанного действия факторов эволюции — наследственной изменчивости и естественного отбора.

Возможно, основной причиной, заставившей некогда древесных животных перейти к жизни на земле, было уменьшение кормовой базы и, как следствие, укрупнение размеров тела. Дело в том, что увеличение размеров тела сопровождается возрастанием абсолютных, но снижением относительных (т. е. на единицу массы тела) потребностей в пище. Крупные животные могут позволить себе питание менее калорийной пищей. Сокращение площади тропических лесов усилило конкуренцию между обезьянами. Разные виды по-разному подошли к решению вставших перед ними проблем. Некоторые научились быстро бегать на четырёх конечностях и освоили открытую местность (саванну). Примером служат павианы. Другие использовали освоенное ими



Австралопитек африканский



Парантроп могучий



Человек прямоходящий



Человек неандертальский



Человек разумный

Рис. 48. Изменение пропорций черепа в ходе эволюции гомининов

Судя по окаменелостям и орудиям труда, эволюционным преобразованиям подверглись передние конечности: постепенно менялись рабочая позиция руки, способ захвата, положение пальцев. В технологии изготовле-

ранее передвижение на двух ногах. Почему этот способ передвижения оказался для них выгодным?

В саванне лесные гоминиды не могли конкурировать за растительную пищу с высоко специализированными травоядными. Конкурировать с могучими львами, гепардами, гиенами за мясо они тоже не могли, да и защищаться от хищников им было нечем. Свободные передние конечности позволили использовать камни и палки как для защиты, так и для нападения.

У человекообразных обезьян один детёныш рождается раз в 5—6 лет. Он долго остаётся беспомощным. Это потребовало больше времени, сил и внимания, которые самка должна была уделять своему потомству. Освобождение передних конечностей от участия в передвижении позволило самцам приносить больше пищи для самок и детёнышей. Немаловажным в условиях экватора оказалось и то, что при вертикальном положении тела животное получает примерно на 30 % меньше солнечного тепла, чем при горизонтальном. Это дало возможность гоминидам занять относительно свободную экологическую нишу «полуденного охотника», что уменьшило конкуренцию со львами и леопардами, которые в это время суток отдыхают. Прямохождение имело и отрицательные последствия, основным из которых является затруднённый и подчас опасный процесс рождения имеющего крупную голову детёныша.

Социальные факторы эволюции человека. Создание и использование орудий труда повысило приспособленность людей.

ния орудий увеличивалось количество мелких и точных движений кисти и пальцев, фактор силы стал уступать фактору точности и ловкости.

Следствием использования орудий при разделке туш и приготовления пищи на огне стало уменьшение нагрузки на жевательный аппарат. На черепе человека постепенно исчезали те костные выступы, к которым у обезьян крепятся мощные жевательные мышцы (рис. 48). Это сделало возможным значительное увеличение мозга.


Орудие труда может быть сделано только в том случае, если в воображении его создателя складывается мысленный образ и осознанная цель труда. Трудовая деятельность человека помогала развитию способности воспроизводить в уме связанные представления о предметах и манипуляциях с ними, тем самым стимулируя развитие мозга.

Использует орудия не только человек. Некоторые птицы с помощью длинных колючек могут извлекать насекомых из их укрытий. А шимпанзе используют «чашки» из листьев и «губки» из разжёванной травы для добывания воды, каменные «наковальни» и «молотки» для разбивания орехов, острые палочки для добывания термитов, палки-копалки для выкапывания корней и луковиц и даже копы для охоты на мелких животных. При этом палочки и копы они усовершенствуют — заостряют, удаляют листья и лишние ветки. Нужные им камни они находят, но настоящие каменные орудия изготавливать не умеют.

Достаточно развитый мозг служил предпосылкой для развития речи. Учёные обнаружили несколько генов, мутации в которых предположительно способствовали развитию речи. Преимущества сплочения сообщества с помощью речевых сигналов очевидны.

Некоторые археологические находки свидетельствуют о том, что между кро-маньонцами и неандертальцами имели место «военные действия». Учёные считают, что это способствовало возникновению и ускоренному развитию речи, так как требовало обмена мнениями и планами подготовки и ведения «военной операции».

Благодаря этим особенностям человек научился противостоять неблагоприятным воздействиям среды в такой мере, что его дальнейшая эволюция стала определяться не столько биологическими факторами, сколько умением создавать совершенные орудия труда, устраивать жилища, добывать пищу, разводить скот и выращивать съедобные растения. Формирование этих навыков происходит путём обучения и возможно только в условиях человеческого общества, т. е. в социальной среде.



Орудийная деятельность, общественный образ жизни, речь и мышление являются социальными факторами эволюции человека.

Формирование человека неразрывно связано с формированием человеческого общества. Другими словами, антропогенез неотделим от социогенеза. Вместе они составляют единый процесс становления человечества — *антропосоциогенез*.

*Вопросы
и упражнения*

1. Что подразумевают под биологическими и социальными факторами эволюции человека?
2. На конкретных примерах покажите, что уникальные биологические формы (какой, бесспорно, является человек) могут формироваться в результате действия обычных биологических факторов.

*Работа
с информацией*

3. Согласно выдвинутой некоторыми учёными так называемой «гипотезе водной обезьяны» человек мог произойти от обезьян, которые добывали пищу в воде. Хотя в целом эту гипотезу большинство антропологов не поддерживают, некоторые факты могут говорить в её пользу. Найдите в доступных источниках информацию об этом и подготовьте сообщение.

*Работа
с текстом*

4. На основании текста параграфа сформулируйте определение понятия «социогенез».
5. Прочитайте следующий текст:

«Шимпанзе некоторых природных популяций используют для раскалывания орехов два орудия — камень-молоток и камень-наковальню. Оказалось, что этому навыку их обучают родители, при этом результат обучения зависит от способности ученика. Способность определяется объёмом так называемой рабочей памяти: это то количество идей, которыми индивидум может оперировать одновременно. «Умные» шимпанзе осваивают манипуляции с тремя объектами — орехом, молотком и наковальней. «Глупые» могут оперировать только с двумя — орехом и камнем, а на мягкой почве это не приводит к успеху. Объём рабочей памяти современного человека — около семи идей».

Что оказалось для вас новым или неожиданным? Как вы думаете, что способствовало увеличению объёма рабочей памяти человека?

*К следующему
уроку*

Как регулируется действие генов у эукариот? (Словарь.) Что такое комбинативная и мутационная изменчивость? (§ 6; Словарь.) Что такое генофонд? (§ 5.)

• Культурная информация • Расы

Соотношение биологических и социальных факторов в эволюции человека. Биологические факторы играли решающую роль на ранних этапах эволюции гоминид. Сравнение геномов современного человека, неандертальца, «денисовца» и шимпанзе выявило некоторые мутации, сыгравшие важнейшую роль в эволюции человека.

Мутация, замедлившая дифференцировку (и следовательно, прекращение деления) нейронов, привела к тому, что они успевали поделиться большее число раз. Результатом стало значительное увеличение количества нервных клеток, а значит, и усложнение мозга. Продление детства отодвинуло на более поздний срок зарастание швов между костями черепа, сделав возможным увеличение размера черепа. Этому же способствовала мутация, ослабившая развитие жевательной мускулатуры. В целом у человека найдено не менее десятка мутаций в генах, связанных с формированием структуры и функционированием мозга. Это та биологическая основа, на которой возникли и приобрели решающее значение социальные факторы.

Следует понимать, что «генов человечности» не существует. Все гены человека есть не только у шимпанзе, но и у других млекопитающих. Изменены лишь небольшие участки ДНК, причём, как правило, это не участки, кодирующие последовательность аминокислот в белке, а участки, регулирующие работу генов. Таким образом, *отличие Homo sapiens от его предков, по-видимому, связано не с возникновением каких-то особых новых генов, а с регуляцией их работы.*

Дополнительным фактором, влияющим на функционирование некоторых генов у человека, может служить перемещение мобильных генетических элементов (МГЭ). Оказалось, что в эмбриональных клетках — предшественницах нейронов отделов мозга, которые играют ведущую роль в памяти и мышлении, на короткое время активизируется перемещение некоторых МГЭ. В других клетках эмбриона этого не происходит.

Почти все биологические факторы эволюции продолжают действовать и в настоящее время. Мутационная и комбинативная из-



менчивость поддерживают генетическое разнообразие человечества. Колебания численности людей во время эпидемий и войн случайным образом меняют частоты генов в популяциях человека.

Эпидемия чумы в середине XIV в. («Чёрная смерть») погубила до 50 % европейцев. Пандемия чумы конца XIX — начала XX в. была значительно менее губительной, хотя антибиотиков ещё не существовало. В 2011 г. учёные реконструировали геном чумной палочки из захоронений XIV в. Существенных отличий от генома современной бактерии не было обнаружено. Более лёгкое течение заболевания во время последней пандемии, по-видимому, объясняется естественным отбором среди людей: «Чёрная смерть» уничтожила самых чувствительных к инфекции индивидуумов, а с ними и те аллели, которые были связаны с этой чувствительностью. Более того, оказалось, что выжившее население стран, наиболее пострадавших от чумы в XIV в., в XX в. оказалось более устойчивым к заражению СПИДом, чем жители тех стран, где отбор не был столь жестоким.

Перечисленные факторы совместно поставляют материал для естественного отбора, который действует на всех стадиях развития человека (выбраковка гамет с хромосомными перестройками, мертворождения, бесплодные браки, смерть от болезней и др.).

Единственным биологическим фактором, практически утратившим своё значение в эволюции современного человека, является изоляция. В эпоху совершенных технических средств передвижения постоянная миграция людей привела к тому, что почти не осталось генетически изолированных групп населения.

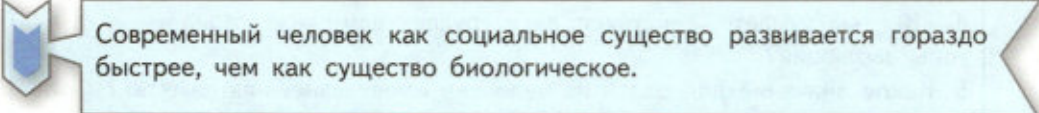
АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Подводя итоги обсуждению возможных способов развития человека из некоторой низшей формы, Ч. Дарвин в своей книге «Происхождение человека и половой отбор» сделал вывод, что «имеющиеся у человека физические признаки приобретены в результате действия естественного отбора, а некоторые — полового отбора». Его оппонент, герцог Аргайл, заметил, что в целом «организация человека отклонилась от организации животных в сторону большей физической беспомощности и слабости — уклонение, которое из всех других всего меньше можно приписать естественному отбору». Дарвин блестяще вышел из этой ситуации. А что бы ответили вы с позиции современных знаний об эволюции человека?

За последние 40 тыс. лет физический облик людей почти не изменился. Но это не означает прекращения эволюции человека как биологического вида. Следует заметить, что 40 тыс. лет — это лишь 2 % от времени существования человеческого рода. Уловить морфологические изменения человека за столь короткий в геологическом масштабе отрезок времени крайне сложно.

Учёные считают, что если направление отбора не изменится, то можно предположить, какими могут быть эволюционные изменения в строении тела человека. Весьма вероятно, что постепенно исчезнут зубы мудрости (они и сейчас прорезаются не у всех людей). Возможна редукция пальцев на ногах. Может продолжиться наблюдающееся в течение последних 40 тыс. лет некоторое уменьшение мозга.

По мере становления человеческого общества возникла особая форма связи между поколениями в виде преемственности материальной и духовной культуры. По аналогии с системой наследования генетической информации можно говорить о *системе наследования культурной информации*. Их различия заключаются в следующем. Генетическая информация передаётся от родителей к потомкам, культурная же информация доступна любому человеку. Смерть человека приводит к безвозвратному исчезновению уникальной комбинации его генов, в то время как опыт, накопленный человеком, вливается в общечеловеческую культуру. В человеческом обществе возникла так называемая «внешняя память» — сохранение информации на «небиологических носителях». Наконец, скорость распространения культурной информации гораздо больше скорости передачи генетической информации.



Современный человек как социальное существо развивается гораздо быстрее, чем как существо биологическое.

Человеческие расы. В современном человечестве выделяют три основные расы: европеоидную, монголоидную и экваториальную (негроавстралоидную). Расы — это большие группы людей, различающиеся некоторыми внешними признаками, такими, как цвет кожи, глаз и волос, форма волос, черты лица. Формированию расовых признаков способствовало то, что расселение человека по Земле 100—10 тыс. лет назад проходило немногочисленными группами, составлявшими небольшую часть исходной популяции. Это приводило к тому, что генфонды вновь образовавшихся изолированных популяций отличались друг от друга. Так как народонаселение Земли в течение этого периода

было очень невелико (не более 3 млн человек 15 тыс. лет назад), вновь образовавшиеся популяции в разных частях света развивались изолированно друг от друга.

В разных климатических условиях под действием естественного отбора на основе различающихся генофондов сформировались характерные внешние черты человеческих рас. Однако это не привело к образованию разных видов, и представителей всех рас относят к одному биологическому виду — человек разумный. По способности к познанию, к трудовой деятельности, творческим способностям все расы одинаковы. В настоящее время расовые признаки не являются приспособительными. Увеличение народонаселения, резкое снижение уровня изоляции популяций, постепенное исчезновение расовых, этнических и религиозных предрассудков приводят к размыванию межрасовых различий. По-видимому, в будущем эти различия должны исчезнуть.

Вопросы и упражнения

1. Какие мутационные события могли играть роль в эволюции человека?
2. Подумайте, чем можно объяснить некоторое уменьшение размеров мозга у современных людей по сравнению с неандертальцами и кроманьонцами.
3. Среди австралопитеков были виды могучих вегетарианцев и небольших изящных всеядных животных, охотно употреблявших в пищу мясо. Как вы думаете, почему только вторые оказались способны дать начало развитию человека?
4. Как вы думаете, действуют ли в группах шимпанзе социальные факторы эволюции?
5. Какое значение для развития человека имеет «внешняя память»? Приведите примеры сохранения информации на небиологических носителях. Какое значение это имеет для развития человека?

Работа с информацией

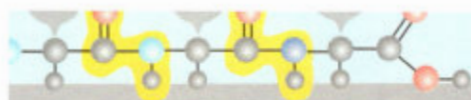
6. На основании текста параграфа сформулируйте определение понятия «человеческая раса».
7. Некоторые учёные считают, что биологическая эволюция человека прекратилась, что человек вышел из-под действия естественного отбора. Попробуйте найти свидетельства того, что естественный отбор продолжает действовать в популяциях человека. Обсудите в классе вопрос о том, продолжается ли эволюция человека как биологического вида. Останется ли человек разумный единым видом?

*Работа
с текстом*

8. На экзамене на вопрос о том, как возник человек, студент дал следующий ответ: «В результате изменения климата тропические леса сменились степным ландшафтом. Это заставило приматов перейти к хождению на двух ногах. Освобождение передних конечностей позволило им начать использование орудий труда, а, как известно, труд создал человека». Найдите ошибки в ответе студента и исправьте их.

*Тестовые
задания*

1. Прямоходящие приматы начали регулярно использовать каменные орудия
- 1) 8 млн лет назад
 - 2) 2 млн лет назад
 - 3) 4 млн лет назад
 - 4) 100 тыс. лет назад
2. В настоящее время в эволюции человека прекратилось действие
- 1) естественного отбора
 - 2) дрейфа генов
 - 3) наследственной изменчивости
 - 4) изоляции
3. В ходе эволюции человека быстрее всего изменились гены, связанные
- 1) со скоростью обмена веществ
 - 2) с развитием волосяного покрова
 - 3) с формированием головного мозга
 - 4) с изменением работы обонятельных рецепторов
4. Человек прямоходящий
- 1) не умел использовать огонь
 - 2) широко расселился за пределами Африки
 - 3) был непосредственным предком кроманьонцев
 - 4) был предком австралопитеков
5. Мышление и речь относятся к факторам эволюции человека
- 1) биологическим
 - 2) биотическим
 - 3) антропологическим
 - 4) социальным
6. Следствиями перехода предков человека к прямохождению являются
- 1) увеличение размера черепа
 - 2) срастание тазовых костей
 - 3) появление S-образных изгибов позвоночника
 - 4) наличие желудочков мозга
 - 5) освоение разных климатических зон обитания
 - 6) осложнение процесса рождения детёнышей
 - 7) формирование свода стопы
 - 8) продлённое детство



7. Важнейшие отличия человека от человекообразных обезьян — это
- 1) большой размер головного мозга
 - 2) наличие особых генов интеллекта
 - 3) меньшее количество детёнышей
 - 4) длительное сохранение способности к обучению
 - 5) способность к передвижению на двух ногах
 - 6) отсутствие хвоста
 - 7) особенности регуляции работы генов в клетках головного мозга
 - 8) использование орудий труда
 - 9) использование небиологических носителей информации
8. Отнесите перечисленные факторы эволюции человека к социальным (1) или к биологическим (2).
- 1) естественный отбор
 - 2) использование речи
 - 3) мутационная изменчивость
 - 4) обучение трудовым навыкам
 - 5) взаимопомощь
 - 6) общественный образ жизни

К следующему уроку

Что изучает экология? (Биология, 5—9 кл.) Что такое половой отбор? (§ 8.)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Когда мы говорили о развитии жизни, мы всегда могли указать, какие основные ароморфозы возникли в ту или иную эру. Обнаружить ароморфозы в нашей эре — кайнозойе не удаётся, однако интуитивно мы понимаем, что возникновение и развитие человечества — событие, возможно, даже большего масштаба. Это — возникновение человеческого разума и культуры. Возникновение так называемых «внешней памяти» и «педагогической наследственности», т. е. способности передавать негенетическую информацию, позволило накапливать, сохранять и использовать опыт, полученный предками. Это очень расширило возможности приспособления к среде: человеку не надо ждать, когда у него в результате мутации вырастут крылья, он может построить самолёт. Социальное развитие человека позволило снизить давление естественного отбора, о чём свидетельствует рост численности вида *Homo sapiens*.

ГЛАВА 5 ОРГАНИЗМЫ И ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА

Организм (особь, индивидуум) как функциональное целое постоянно меняется, контактирует с другими организмами, как-то откликается на внешний мир. Можно говорить, что у каждой особи есть **окружающая среда** — совокупность разнообразных внешних элементов (других организмов, света, почвы, осадков и т. п.), которые воздействуют на эту особь.

Взаимоотношения особей с окружающей их средой изучает **экология** (от греч. «ойкос» — жилище и «логос» — слово), которая также исследует закономерности организации, функционирования и развития разнообразных **экологических систем**, включающих в себя как живые организмы, так и другие, небиологические компоненты. Название этой науке в 1866 г. дал знаменитый немецкий биолог Э. Геккель, который определил её как «общую науку об отношениях организмов с окружающей средой». Развитие экологии (особенно в XX в.) привело не только к накоплению огромных и разнообразных массивов данных, но и к её выходу за пределы биологии.

§26 *Взаимоотношения организма и среды*

- Экологические факторы: абиотические, биотические, антропогенные
- Закон толерантности • Лимитирующий фактор • Биологические ритмы

Экологические факторы и закон толерантности. Свойства среды, которые тем или иным образом определяют возможности существования и размножения каких-либо особей или их групп, называют *экологическими факторами*.

Ясно, что для различных живых существ и в разных условиях значимость тех или иных факторов меняется. К числу основных экологических факторов принадлежат солнечная радиация, температура,



количество выпадающих осадков и влажность воздуха, давление, состав вод, почв и горных пород. Все факторы, прямо не связанные с жизнедеятельностью других живых существ, называют *абиотическими*. Соответственно *биотические факторы* связаны с влиянием на особь иных организмов. Сегодня можно смело выделить в качестве самостоятельной группы *антропогенные факторы*, т. е. те воздействия со стороны человека, которые приводят к изменению образа жизни, численности, жизнеспособности других организмов.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Приведите примеры биотических и абиотических факторов.

Каждая особь может существовать лишь в каких-то пределах изменений того или иного фактора. Эту зависимость можно изобразить в виде графика (рис. 49), на котором на оси абсцисс показано изменение фактора (например, температуры), а по оси ординат охарактеризовано «самочувствие» особи. Очевидно, что на любую особь одновременно действуют многие факторы. Если сочетание этих факторов удачно, то говорят, что условия *оптимальны*. Если же особь живёт у самого предела возможного, то такие условия называют *пессимальными*.

Способность организмов переживать отклонения факторов от оптимальных называют **толерантностью** (от лат. *tolerantia* — терпение).

Если значение хотя бы одного фактора резко отличается от допустимого, то это приводит либо к гибели особи, либо к резкому снижению её жизнеспособности. Такие факторы называют *лимитирующими* (ограничивающими). В экологии этот эффект известен как *закон толерантности*.

Закон толерантности

Смещение значений хотя бы одного фактора в область пессимума приводит к снижению жизнеспособности особи и в конце концов к её гибели.

Так, житель умеренных широт может погибнуть в результате длительного пребывания при минусовых температурах: снижение температуры тела до 17—20 °С приводит к необратимым поражениям головного мозга.

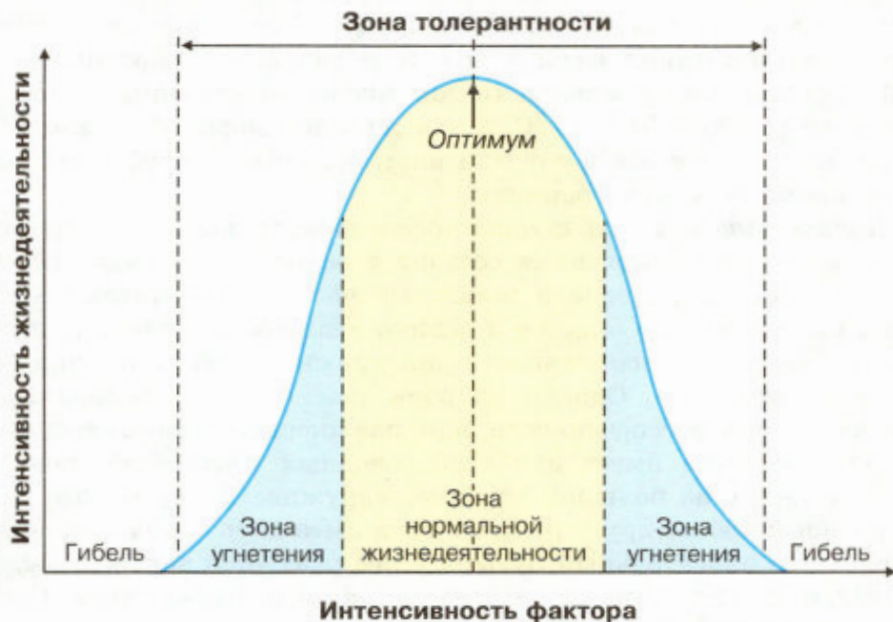


Рис. 49. Зона толерантности и положение оптимума

Вы, конечно, понимаете, что действительные взаимоотношения организма и среды крайне сложны и определяются взаимодействием огромного количества факторов. Кроме того, их роль может меняться не только на протяжении онтогенеза, но и даже в течение суток и часов. Однако можно выделить несколько ведущих факторов и исследовать их.

Абиотические факторы. *Солнечная радиация* — один из главных факторов. Его интенсивность связана с общим количеством солнечной энергии, поступающей на какой-то участок поверхности Земли. Наиболее важно это для фотосинтезирующих растений. Кроме того, этот фактор значительно влияет на распределение некоторых других (температуры, осадков). Ультрафиолетовые лучи с длиной волны короче 0,29 мкм губительны для большинства живых организмов, но, к счастью, они поглощаются озоновым слоем* стратосферы. Вместе с тем ультрафиолетовое излучение с длиной волны 0,27—0,3 мкм обеспечивает в кожных покровах позвоночных синтез витамина D₃.

Температура принадлежит к числу основных и наиболее известных (и понятных каждому) экологических факторов. Кто из нас, жителей России, не мерз зимой, не жаловался на жару в знойный летний день? Но люди могут одеться, включить обогреватель, спря-



таться в доме. Для многих животных, а тем более растений и грибов, такие пути выживания недоступны. Для наземных животных и растений пределы существования (в том числе в состоянии покоя) располагаются между -70 и 55 °С, а для жителей морей и океанов — от $-3,3$ до 36 °С. Чаще всего тот или иной организм способен существовать в ещё более узких границах.

Количество осадков и влажность важны для всех живых существ, ведь каждый организм состоит в основном из воды. Поэтому наземные растения, грибы и животные часто предпочитают жить в местах, где достаточно осадков и велика влажность воздуха или почв. *Давление воздуха и воды* также принадлежит к числу ведущих экологических факторов. Однако их роль далеко не так очевидна, как значимость теплообеспеченности или влажности. Наибольшее значение давление воды имеет для глубоководных обитателей: пока они спокойно живут на большой глубине, наружное и внутреннее давление уравнивают друг друга, но если вытащить такую рыбу на поверхность, то плавательный пузырь у неё раздуется так, что выдавит значительную часть других внутренностей, и рыба погибнет. *Состав почв и горных пород* заметно влияет на различные растения и грибы, в меньшей степени это относится к животным. Распространение многих растений чётко отражает распределение некоторых химических элементов или соединений. *Солёность воды* определяет жизненные возможности обитателей водоёмов.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Если мы будем одинаково ухаживать за комнатными растениями, представленными в кабинете биологии, то часть из них рано или поздно перестанет развиваться либо даже погибнет. Почему?

Биотические факторы часто являются господствующими. Обычно это *трофические* (пищевые) воздействия — хищничество и др., т. е. взаимоотношения, когда одна особь поедает другую (либо её часть) и тем самым либо уничтожает её, либо снижает жизнеспособность и возможность самовоспроизведения (см. § 28). Влияние могут оказывать и особи своего вида: например, у многих животных самец охраняет свою территорию от вторжений других самцов (см. § 27).

Антропогенные факторы связаны с воздействием человека на другие организмы. По своему характеру они могут быть уподоблены естественным абиотическим и биотическим факторам. Но в отличие от природных факторов влияние человека часто бывает гораздо

более быстрым и мощным, а кроме того, необычным для данного места.

Приспособленность организмов. В целом приспособленность отдельных особей или популяций определяется совокупностью конкретных приспособлений — адаптаций к выживанию в разнообразных условиях (см. § 9). Так, в ряде популяций человека несколько тысяч лет тому назад в связи со становлением молочного скотоводства эволюционно закрепилась выработка у взрослых людей лактазы — фермента, обеспечивающего усвоение молока. Жизненные циклы многих организмов включают покоящиеся стадии: споры и цисты у разных групп одноклеточных, куколки у многих насекомых.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Приведите примеры видов, у которых в жизненном цикле присутствует покоящаяся стадия. Схематично изобразите два таких цикла.

Каждая особь должна не только выжить, но и оставить потомство. Поэтому многие приспособления связаны с размножением, например яркая окраска самок или самцов, позволяющая распознавать и привлекать особей другого пола (см. § 8).

У большинства (если не у всех) живых существ прослеживаются **биологические ритмы**, т. е. периодически повторяющиеся изменения интенсивности и характера разнообразных процессов и событий. Есть виды, активные днём (например, бабочка махаон), в сумерки и ночью (птица козодой) или же в разные сезоны года. Подобная ритмика может определяться как внешними, так и внутренними факторами, в том числе наличием у многих организмов так называемых *биологических часов* — своеобразного физиологического механизма измерения времени. Так, в активности человека и многих других живых существ явно прослеживается 24-часовая периодичность, однако если человека лишить «правильной» смены дня и ночи и других подсказок, то ритмика начинает варьировать в пределах 20—28 ч.

Французский спелеолог (путешественник по пещерам) Мишель Сифр в качестве эксперимента провёл в пещере шесть месяцев. Часов или радиоприёмника у него не было. За это время его «сутки» (цикл бодрствования и сна) удлинились до 28 ч. Поэтому, когда на 180-е сутки за ним пришли, он очень удивился, так как считал, что прошло только около 150 суток.

Практическая работа 1

Оценка влияния температуры воздуха на человека

1. Выясните у товарищей по классу, друзей, родственников и знакомых, какую температуру они считают для себя оптимальной (в лёгкой верхней одежде), слишком низкой и слишком высокой.
2. Внесите индивидуальные данные в таблицу.
3. Постройте по таблице график, характеризующий влияние температуры воздуха на исследованную группу людей.
4. Рассчитайте средние значения оптимальной и пессимальных температур.
5. Сравните полученные значения.
6. Почему значения оптимальных и пессимальных температур варьируют? О чём это говорит? Как эти данные можно использовать в жизни школы?

Вопросы и упражнения

1. В чём состоят различия между абиотическими и биотическими факторами?
2. Какова роль солнечной радиации в жизни растений и животных?
3. Почему температурный фактор так важен для живых существ?
4. Приведите примеры антропогенных факторов.
5. Попробуйте выделить экологические факторы, существенные для разных комнатных растений и домашних животных.
6. Что называют адаптациями? Приведите примеры адаптаций, которые выработались у наземных организмов для жизни в условиях пониженной и повышенной влажности.
7. Какие стадии жизненных циклов растений и животных вашего региона связаны с переживанием зимнего сезона?

Работа с информацией

8. Используя дополнительные источники информации, подготовьте сообщения: 1) о приспособлениях животных, обитающих в вашей местности, к переживанию периодов с неблагоприятными условиями; 2) о явлении фотопериодизма.

Работа с текстом

9. Прочитайте введение к главе и материал параграфа и сформулируйте определения понятий «окружающая среда», «экологический фактор», «зона толерантности», «оптимум», «пессимум», «лимитирующие факторы».

К следующему уроку

Что такое популяция? Какую роль популяции играют в эволюции? (§ 5.) Что называют естественным отбором? (§ 1, 8.)

- Структура популяции • Динамика популяции • Популяционные волны
- Внутривидовые отношения

Особи каждого вида расселены по поверхности Земли неравномерно. Это отражает как экологические предпочтения, так и эволюцию вида. Как правило, можно найти более или менее плотные группы особей (рис. 50). Именно такие более или менее изолированные группы особей одного вида и называют популяциями. Популяция должна существовать на занимаемой ею территории достаточно долго.

Каждая популяция — это относительно устойчивая система, способная противостоять факторам внешней среды и откликаться на их изменения, в том числе изменять свою численность и структуру.

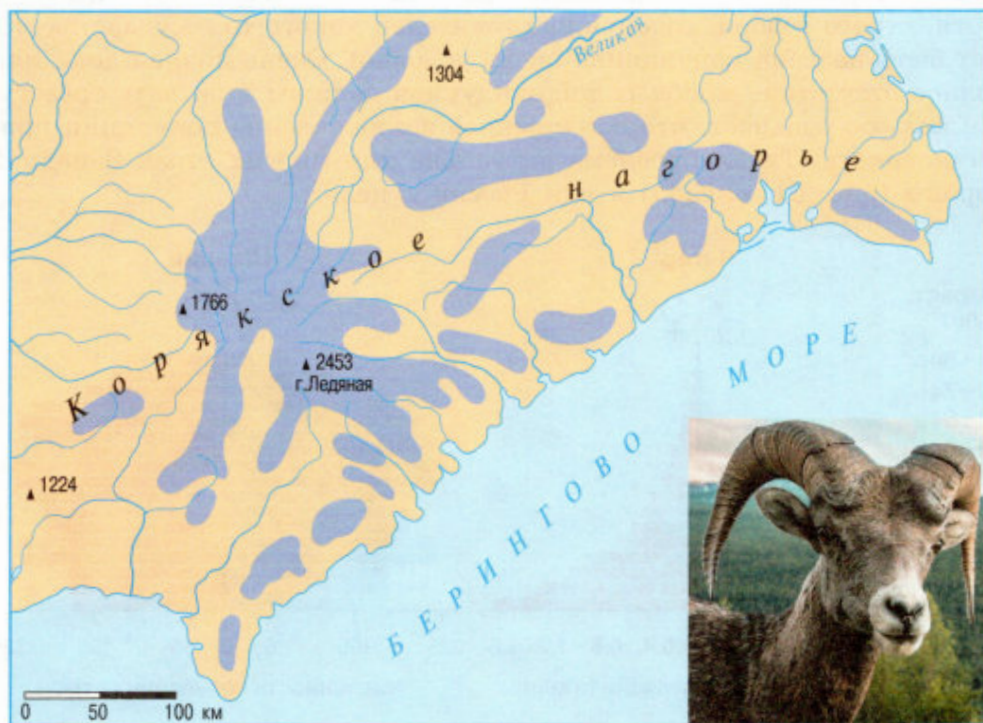


Рис. 50. Распределение популяций снежного барана в горах северо-востока Азии

Структура популяции — это соотношение в ней особей разного возраста, пола, размера, с различными генотипами и т. п.

Половая и возрастная структура популяции. В состав любой популяции входят особи, принадлежащие к разным полам (у раздельнополых организмов) и к разным возрастам либо поколениям жизненного цикла. Для её успешного и длительного существования соотношение полов и возрастов должно быть оптимальным.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Приведите примеры видов, у которых в каждый момент времени в популяции господствуют особи одного возраста.

Для многих животных, в том числе человека, нормальной и не вызывающей беспокойства считается ситуация, когда в популяции молодых индивидуумов несколько больше, чем старых (рис. 51, *слева*). Данные статистики по населению разных стран очень показательны (хотя, строго говоря, совокупность жителей какого-то государства может быть названа популяцией очень условно). Очень низкая доля или полное отсутствие молодых индивидуумов должны вызывать тревогу, так как это означает, что естественное возобновление популяции приостановилось. Такая проблема актуальна для многих стран Западной Европы (рис. 51, *справа*) и для России в целом.

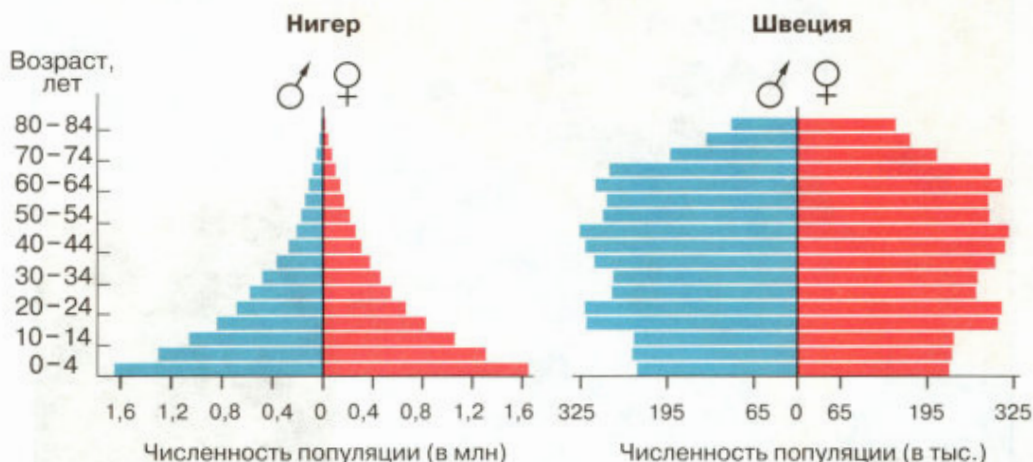


Рис. 51. Половозрастная структура различных популяций человека

Соотношение полов также является показателем нормального состояния популяции. Обычно самцов несколько больше (особенно среди более молодых особей).

Ещё в XVII в. англичанин Джон Грант (1620—1674) попытался сопоставить соотношение людей разного возраста и влияние на него эпидемии чумы. Всё это он представил в виде таблицы, которую сейчас обычно называют демографической. Заказчиками Гранта были лондонские купцы, которые хотели знать, как будет меняться количество возможных покупателей. Сейчас этот подход широко используют не только при изучении популяций, но и в страховом бизнесе — в первую очередь для оценки вероятности доживания той или иной группы людей до определённого возраста (например, мужчин 60-летнего возраста, живущих в городе N , до 75 лет).

Пространственная и временная структура популяции. Каждая особь, входящая в состав локальной популяции, может свободно перемещаться (хотя бы на одной стадии индивидуального развития) внутри занимаемой ею территории. Но последняя всегда неоднородна: есть какие-то повышения и понижения, изменчив химический состав горных пород, где-то больше песка, где-то глины. Поэтому и особи внутри локальной популяции размещены неравномерно: где-то мы видим их сгущения, а где-то их почти нет. Именно поэтому мы говорим о *пространственной структурированности популяции*. У мелких почвенных насекомых внутривидовые скопления занимают квадратные сантиметры. У крупных млекопитающих счёт идёт уже на квадратные километры.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Если вы живёте в лесном регионе, то пройдите по лесу, если в безлесном, то найдите парк или лесопосадки, рассмотрите, как распределены по участку отдельные деревья одного и того же вида. Чем можно объяснить такое размещение особей?

Если мы будем наблюдать за какой-то популяцией, то быстро обнаружим, что со временем меняется её численность и другие параметры. Поэтому говорят о *временной структуре* популяции. Так, растянутость жизненных циклов, особенно когда их большая часть приходится на личиночную стадию, приводит к сосуществованию на



одной территории фактически разных популяций одного и того же вида. Это характерно, например, для некоторых рыб и насекомых. Развитие одного из тихоокеанских лососей — горбуши продолжается два года. В конце концов взрослые рыбы возвращаются в реки, где размножаются и гибнут. Поэтому горбуши, приплывающие в реки по чётным и нечётным годам, не скрещиваются и формируют самостоятельные популяции.

Динамика популяций. В популяциях часто происходят колебания численности, изменяются соотношения самцов и самок, личинок и взрослых, активных и покоящихся стадий. У многих видов эти колебания могут быть огромными. Всю совокупность таких изменений называют *динамикой популяции*.

Можно выделить два противоположных типа динамики популяции: стабильный и нестабильный, но в действительности между ними есть все возможные переходы. В *стабильных популяциях* обычно нет резких колебаний численности. Это характерно в первую очередь для видов со значительной продолжительностью жизни, длительным развитием, низкой смертностью и рождаемостью. Таковы наши обычные деревья и крупные млекопитающие. *Нестабильные популяции* отличаются очень резкими перепадами численности (в десятки и даже сотни, а иногда и тысячи раз), а соотношение рождаемости и смертности значительно варьирует. Подобные популяции свойственны многим однолетним травам, насекомым, грызунам.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Приведите примеры видов, встречающихся в вашей местности, со стабильным и нестабильным типом динамики популяций.

Заметные подьёмы численности у разных видов наблюдали ещё в древности. Например, в Ветхом Завете несколько раз упоминаются нашествия саранчи. Известный натуралист, орнитолог Уильям Генри Хадсон (1841—1922) предложил называть такие колебания численности популяций *волнами жизни*. Сейчас чаще используют другой термин — *популяционные волны*. Изучением популяционных волн занимался и выдающийся русский учёный С. С. Четвериков (см. § 1).

Популяционные волны возникают под влиянием колебаний условий среды. Они хорошо прослеживаются на видах, связанных друг с другом пищевыми связями. В 30-х гг. XX в. это явление было исследовано в Подмоскowie. В результате погодных колебаний летом из года в год в течение десяти лет колебался урожай сосновых шишек.

С таким же периодом со сдвигом по фазе на один год колебалась численность белок, которые питались этими шишками. Когда урожай шишек был велик, белки могли выкормить всех детёнышей, и на следующий год численность белок была велика. Когда шишек было мало, животные (в первую очередь детёныши) погибали от бескормицы, и на следующий год животных было мало.

Особенно сильно колебания численности выражены у насекомых. Например, в некоторых популяциях майских жуков количество особей в разные годы может различаться в миллион раз.

Популяционные волны — одна из частых причин дрейфа генов (см. § 7). Обычно периоды увеличения и уменьшения численности популяции чередуются, но иногда в период спада численности популяция может вообще исчезнуть. Например, так произошло в начале XX в. с единственным в Северной Америке стадным видом саранчовых — саранчой Скалистых гор.


Стая саранчи Скалистых гор — самая большая из наблюдаемых когда-либо стая животных (включённая в книги рекордов!). Она занимала территорию площадью свыше 500 000 км², весила около $27,5 \cdot 10^6$ т и включала примерно $12,5 \cdot 10^{12}$ особей. В годы спада численности места, занимаемые разреженными популяциями этого вида, были распаханы, и саранча Скалистых гор оказалась уничтоженной.

Отношения между особями внутри популяции разнообразны, особенно у живых существ с одновременно встречающимися разными поколениями. Многие из них вам известны из повседневной жизни: отношения родителей и детей, самцов и самок, добытчиков пищи и её потребителей. Это может быть и *конкуренция*, например при недостатке пищи или (в популяциях многих растений) за пространство. В отличие от конкуренции *альтруизм* — это взаимодействие особей, приводящее к увеличению приспособленности всей популяции за счёт снижения жизнеспособности или гибели особи (либо группы особей).

ТРЕНИРУЕМСЯ

Приведите примеры альтруистических и конкурентных взаимоотношений в популяциях человека.

Представления об альтруизме и взаимопомощи развивались нашими соотечественниками Карлом Фёдоровичем Кесслером и Петром Алексеевичем Кропоткиным, в какой-то степени противопоставлявшими их естественному отбору (см. § 1). Родительская



забота — это одна из обычных форм альтруизма, так как родители снижают свою приспособленность, затрачивая время и энергию на выращивание потомства.

Вопросы и упражнения

1. Какими свойствами обладает популяция?
2. С чем связана пространственная и временная неоднородность популяции?
3. При каких условиях возможно сосуществование на одном и том же участке разных популяций одного вида?
4. Что такое половая и возрастная структура популяции?
5. О чём свидетельствуют различные внутривидовые соотношения самцов и самок, особей разного возраста?
6. Почему совокупность жителей той или иной страны нельзя назвать популяцией?
7. Какие факторы могут воздействовать на динамику популяции?

Работа с информацией

8. Работая в паре или группе, создайте компьютерную презентацию по теме «Сравнительная характеристика половой структуры населения России и вашего региона». Используйте дополнительные источники информации.

Работа с текстом

9. Прочитайте материал параграфа и сформулируйте определение понятия «динамика популяции».

К следующему уроку

Что такое вид? (§ 5.) Какие экологические факторы могут ограничивать распространение вида? Что такое зона толерантности? (§ 26.) Какие взаимоотношения между видами называют симбиозом? (Биология, 5—10 кл.)

§28

Экологическая ниша и межвидовые отношения

- Арел вида • Экологическая ниша • Фитофагия
- Паразитизм • Симбиоз • Закон конкурентного исключения

Многие различия между популяциями одного и того же вида связаны с тем, что территория, на которой этот вид обитает, часто охватывает очень большую площадь — десятки и даже сотни тысяч квадратных километров.

Область, в пределах которой популяции вида существуют постоянно, называют **ареалом** (от лат. *area* — площадь, пространство).

В разных частях ареала эти популяции существуют при различных сочетаниях экологических факторов и соответственно заселяют разные местообитания.

Чем больше ареал, тем многообразнее местообитания. Там, где условия наиболее благоприятны, популяции вида занимают все или почти все пригодные участки, а ближе к краям ареала популяции разрежены и часто отстоят друг от друга на большие расстояния. Именно здесь наблюдается исчезновение и появление новых популяций, что приводит к смещениям границ ареала.

Экологическая ниша. Ареал в самом общем виде характеризует приспособление вида к определённому сочетанию значений экологических факторов. Так, вид, приспособленный к жизни в степях с их жарким и часто засушливым летом и довольно холодной зимой, не способен обитать в тропическом лесу. Более точно возможность существования вида характеризует *экологическая ниша*.

Экологическая ниша — это совокупность взаимодействующих экологических факторов, в пределах которых возможно нормальное существование особей вида.

Хорошо известно, что одни виды способны существовать только в очень узких пределах условий, т. е. зона их толерантности узка. Среди растений, например, представлены своеобразные виды, встречающиеся исключительно на сильно засоленных участках. Таков катран приморский — многолетнее травянистое растение семейства крестоцветных, обитающее в Европе на морских побережьях Атлантического океана, Балтийского и Чёрного морей, а также на Кавказе (рис. 52).



Рис. 52. Катран приморский
(*Crambe maritima*)



Другие виды, наоборот, заселяют самые разнообразные местообитания. Таковы, например, обычные бабочки — крапивница и траурница.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Среди видов, встречающихся в местности, где вы живёте, есть как виды, заселяющие очень широкий круг местообитаний, так и формы с очень узкими зонами толерантности. Какие места обитания предпочитают те и другие? Почему? Можно ли выявить какую-то связь различий в толерантности с динамикой популяций соответствующих видов?

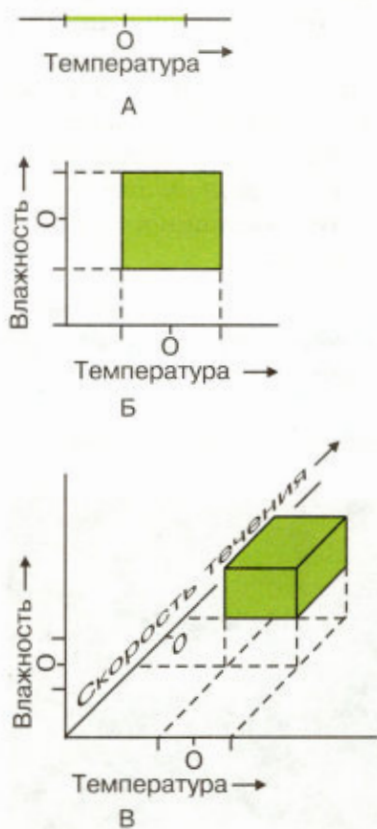


Рис. 53. Схематическое изображение экологической ниши (А — в одном, Б — в двух, В — в трёх измерениях); О — оптимум

Иногда говорят, что экологическая ниша описывает «профессию» вида. Сейчас для характеристики экологической ниши обычно используют предельные значения факторов, определяющих возможности существования вида (температуры, влажности, кислотности и т. п.). Мы можем взять не один, а два, три и больше факторов и представить себе экологическую нишу как своеобразный сложный объём, где по каждой из осей отложены параметры соответствующей зоны толерантности и оптимума (рис. 53).

Часто для прогноза возможного расселения вида бывает важно определить не только его *реализованную нишу* — «пространство», в котором вид существует сейчас, но и его *потенциальную нишу* — «пространство», в котором вид мог бы существовать, если бы на его пути не существовало каких-нибудь непреодолимых в данное время препятствий, грозных врагов или мощных конкурентов. Например, довольно крупный североамериканский грызун ондатра (рис. 54) быстро заселил огромную территорию в Евразии (в том числе большую часть России) после его завоза человеком и соответственно реализовал свой потенциал.

Экологические ниши и межвидовые отношения. Частичное перекрывание экологических ниш (по одному или нескольким факторам) обозначает возможность наличия тех или иных межвидовых отношений, самое меньшее — совместное присутствие на каком-то участке поверхности Земли. Нередко связи намного сложнее. Например, один вид может поедать другой или его части. Подобные трофические отношения широко распространены в природе: таковы *фитофагия* (животные питаются растениями), *хищничество* (обычная ситуация, когда животные поедают других животных, последние при этом гибнут), *паразитизм* (один вид потребляет другой и использует его в качестве среды обитания, но последний сохраняет жизнеспособность).



Рис. 54. Ондатра

Перекрывание экологических ниш по какому-то ограниченному ресурсу (например, пище) может привести к *конкуренции*. Поэтому если два вида сосуществуют, то их экологические ниши должны как-то различаться. Именно об этом говорит *закон конкурентного исключения*, основанный на работах российского эколога Георгия Францевича Гаузе (см. с. 211).

Закон конкурентного исключения

Два вида не могут занимать одну и ту же экологическую нишу.

В результате экологические ниши видов, пусть даже близкородственных, но входящих в одно сообщество, различаются. Например, разные виды птиц отряда воробьиных — древесные славки, населяющие кроны хвойных деревьев, питаются одними и теми же насекомыми и пауками. Но ищут их разные виды слявок в разных частях кроны (рис. 55).

Вам уже знаком такой тип взаимоотношений организмов, как *симбиоз* (от греч. «симбиозис» — совместная жизнь) — сосуществование особей различных видов. Известны его разные формы. В первую очередь это *мутуализм* (от лат. *mutuus* — взаимный), при котором сосуществующие особи получают взаимную выгоду. Как правило, один из партнёров использует другого в качестве источника пищи, а другой за счёт сожителя живёт в более благоприятных (например, безопасных) условиях. Таковы отношения коралловых полипов



Рис. 55. Виды одного рода — древесные славки по-разному осваивают кроны хвойных деревьев (северо-запад США)

с их симбиотическими водорослями: первые пользуются продукцией фотоавтотрофов, а вторые получают убежище. Часто встречается *комменсализм* (от лат. *com* — вместе, *mensa* — трапеза) — сожительство, выгодное только для одной стороны и нейтральное для другой (первая часто использует вторую как субстрат обитания). Например, в норах таких грызунов, как сурки, суслики, песчанки, поселяются разные насекомые, нередко использующие их в первую очередь как убежище; хозяева же не получают от их присутствия никакой пользы.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Приведите примеры пар видов-мутуалистов и видов-комменсалов.

Как одну из форм симбиоза можно рассматривать и паразитизм. Один из самых известных одноклеточных паразитов — малярийный плазмодий. Его сложный жизненный цикл включает смену хозяев (малярийного комара и человека) и серию размножений, в результате которых численность паразита многократно возрастает.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Среди паразитов довольно много внутриклеточных, т. е. живущих на многих стадиях жизненного цикла внутри тех или иных клеток хозяина. Какими приспособлениями должны обладать такие паразиты для успешного существования?

Взаимосвязи между видами часто гораздо сложнее и далеко не всегда описываются простым соотношением выгод и потерь. Так, для хищного жука гармонии изменчивой (см. рис. 8 на с. 33) обычен внутриклеточный паразит, относящийся к микроспоридиям*. Однако присутствие паразита не вызывает гибели хозяев, поскольку у них существуют эффективные механизмы подавления его активности. Гармония расселена от юга Сибири до Гималаев и от Узбекистана до Японии. Но её завезли в некоторые страны Европы и США для борьбы с тлями и червецами. В итоге вид расселился очень широко и часто вытесняет из местных экосистем родственные виды жуков, например коровку семиточечную. Гармония заражает своих сородичей паразитом, а у тех нет такой эффективной системы защиты, и они гибнут. Гармония же получает экологическое и эволюционное преимущество.

Вопросы и упражнения

1. Как по форме ареала мы можем охарактеризовать отношение вида к абиотическим факторам?
2. Что такое экологическая ниша?
3. С какими видами может вступать в конкуренцию человек?
4. Среди паразитов человека есть живущие на коже и в кишечнике. Какие приспособления должны быть у представителей каждой из этих групп для успешного существования?

Работа с информацией

5. Используя дополнительные источники информации, подготовьте сообщение о различных случаях симбиоза в природе.

Работа с текстом

6. На основании материала параграфа составьте схему «Возможные варианты межвидовых отношений».

7. Изобразите реализованную и потенциальную ниши ондатры кругами большего и меньшего размера и придумайте пару измерений этой ниши. При выполнении задания используйте доступные источники информации.

К следующему уроку

Что такое вид? (§ 5.) Что такое фотосинтез? Какие организмы называют фотоавтотрофами? хемоавтотрофами? (Словарь.) Что такое экосистема? (Биология, 5—9 кл.) Что называют почвой? Какие организмы её населяют и формируют? (География, 5—8 кл.)

- Сообщество • Экосистема • Биомасса • Продукция
- Экологическая пирамида • Трофическая сеть

Сообществом называют совокупность разнообразных живых существ, заселяющих любой природный, нарушенный или созданный человеком участок поверхности Земли.

Сообщество включает представителей разных видов, во-первых, часто не похожих друг на друга, а во-вторых, связанных тем или иным образом (местом и временем обитания, трофическими отношениями и т. п.). Например, типичное степное сообщество до начала активного освоения степей людьми включало разнообразные травы (ковыли, мятлики, разнотравье), копытных (дикие лошади, сайгаки), грызунов, саранчовых, клопов и других насекомых — обитателей травостоя, почвенных ногохвосток, дождевых червей, простейших и др. Представления о многомерной экологической нише позволяют описать сообщество как *сочетание реализованных экологических ниш*.

Каждое сообщество — это совокупность не столько видов, сколько особей, к ним принадлежащих. Но виды обычно представлены разным числом особей: есть многочисленные, а есть и крайне малочисленные. Особи разных видов в сообществе различаются также массой. Виды, преобладающие в сообществе (в первую очередь по массе), называют *доминантами*. Часто это слово используют для обозначения преобладающей группы живых существ в какой-то части сообщества: среди растений, беспозвоночных животных, птиц и т. п. Нередко это наиболее заметные организмы (например, деревья), но есть доминанты, которых рассмотреть невооружённым глазом невозможно. Например, среди обитателей лесных почв к доминантам относят мельчайших круглых червей (нематод).

Доминанты наиболее важны и определяют *характер перераспределения в сообществе энергии и вещества*, в том числе судьбу солнечного излучения. Так, деревья в наших лесах перехватывают около 60—70 % солнечного света: из них примерно 10 % отражается

от листовой поверхности, по 25 % расходуется на её нагрев и испарение воды и лишь около 1 % вовлекается в фотосинтез. Всё это происходит в кронах, но продукты фотосинтеза распределяются по всему растению, в том числе поступают в корневую систему. После гибели корней вся органика поступает в почву, в которой перерабатывается дальше.

Обнаружено сообщество, состоящее из особей одного-единственного вида — хемоавтотрофной бактерии *Desulforudis audaxviator* (её видовое название в переводе означает «отважный странник»). Эти бактерии живут в полном одиночестве на глубине около 3 км в урановых шахтах в Южной Африке.

Характеристики сообщества. Обычно сообщество характеризует-ся видовым богатством, численностью, биомассой и продукцией.

Видовое богатство — это общее число видов живых существ в сообществе. Этот показатель позволяет оценить его сложность. Считают, что, чем больше видов, тем устойчивее сообщество.

Численность — это число особей (например, всех птиц) либо во всём сообществе, либо в какой-то его части на единице площади или учёта. Это довольно грубый показатель, поскольку особи разных видов резко различаются по размерам (понятно, что роль в сообществе одного медведя и одной инфузории неодинакова). Численность можно использовать для расчёта других характеристик сообщества — биомассы или продукции.

Биомасса — это масса живых существ в какой-то момент времени на конкретном участке земной поверхности. Измеряют её обычно в единицах веса (тонна, килограмм и т. п.) на единице площади (гектар, квадратный километр и т. д.).

Продукция — это количество биомассы, произведённой на какой-либо единице площади за определённый промежуток времени (например, тонна на гектар в год). Продукцию, как и биомассу, можно выразить и через запасённую организмами энергию (например, в килоджоулях на гектар в год).

Знание биомассы и продукции имеет не только теоретическую значимость; по их величинам мы можем оценить, например, возможный урожай того или иного культурного растения в данных условиях и как то или иное сообщество участвует в фиксации углерода (см. § 34).



АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



По соотношению продукции и биомассы можно выделить три типа сообществ:

- 1) когда продукция намного больше биомассы;
- 2) когда продукция примерно равна биомассе;
- 3) когда продукция намного меньше биомассы.

Как вы думаете, о чём свидетельствуют подобные соотношения?


Экосистема. Ни одно сообщество не может длительно существовать без своеобразного сопровождения из неживых компонентов, таких, как опад, почва, верхние слои горных пород, вода, воздух. Обратите внимание на то, что все эти компоненты всегда в той или иной степени сопряжены с деятельностью живых организмов. В связи с этим в 1935 г. британский эколог Артур Тенсли предложил термин «экосистема».



Экосистема — это биологическая система, объединяющая сообщество всех живых организмов и среду их обитания на каком-то участке поверхности Земли, в которой организмы и среда связаны друг с другом в первую очередь потоками вещества и энергии.

Экосистемой можно назвать и маленькое озеро, диаметр которого не превышает нескольких метров, и всю совокупность живых существ на современной Земле в их взаимодействии с гидросферой, нижними слоями атмосферы и верхними слоями литосферы. Модель простейшей экосистемы — обычный аквариум.

Основная часть энергии поступает в экосистему извне. Во-первых, это *энергия солнечного излучения*, часть которой расходуется на нагревание земной поверхности и самой нижней части атмосферы, а часть — на фотосинтез. Во-вторых, это *энергия химических связей неорганических соединений*, важная для существования некоторых экосистем, встречающихся в глубинах океанов, в первую очередь в местах выхода горячих подземных вод. Живущие здесь бактерии могут перерабатывать сероводород, соединения двухвалентного железа и некоторые другие и в итоге производить органику. Некоторые экосистемы зависят от продукции других экосистем. Таковы многие океанические экосистемы, занимающие глубины более 200 м, — в них поступает органика из верхних слоёв воды или сносимая с суши, т. е. местные обитатели используют *энергию химических связей органических соединений*.




Поток энергии, перераспределяемой внутри экосистемы (в том числе с участием живых организмов), является основой её устойчивого существования.

Перераспределение энергии осуществляется благодаря тесному взаимодействию особей, принадлежащих к разным *функциональным блокам* (рис. 56).

Основной функциональный блок большинства экосистем — это *продуценты*, преобразующие солнечную энергию (фотоавтотрофы) или энергию химических связей неорганических веществ (хемоавтотрофы) в энергию связей органических соединений.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



В биомассе продуцентов выделяют зелёную биомассу (т. е. те части, где идёт фотосинтез). У лиственных деревьев на неё приходится 1—2 % всей биомассы, у хвойных — 4—5 %, у травянистых злаков — около 50 %. Как вы думаете, что, кроме доли зелёной биомассы, влияет на эффективность фотосинтеза и какую роль у разных групп растений играют остальные их части?

Экологическая роль *консументов* состоит в переработке живой биомассы, накопленной продуцентами и другими консументами, и создании новой биомассы. Консументы не только используют биомассу предшественников для увеличения своей, но нередко просто разрушают её, облегчая жизнь редуцентам. Обычно выделяют консументов *первого порядка*, использующих в пищу продуцентов, и консументов *второго порядка*, потребляющих первых. Удаётся обнаружить и консументов более высоких порядков.

Редуценты перерабатывают тела погибших организмов, а также разнообразные отходы их жизнедеятельности, которые постоянно накапливаются в экосистеме. Без них ни одно сообщество не могло бы функционировать. Именно редуценты во многом поддерживают биологический круговорот (см. § 34). Особенно типичны редуценты среди прокариот, простейших, грибов, круглых и кольчатых червей, многоножек, клещей и насекомых. Роль дождевых червей в создании почвенного покрова на пастбище в 1888 г. оценил ещё Ч. Дарвин: по его данным, за 30 лет они создали новый слой толщиной 18 см.

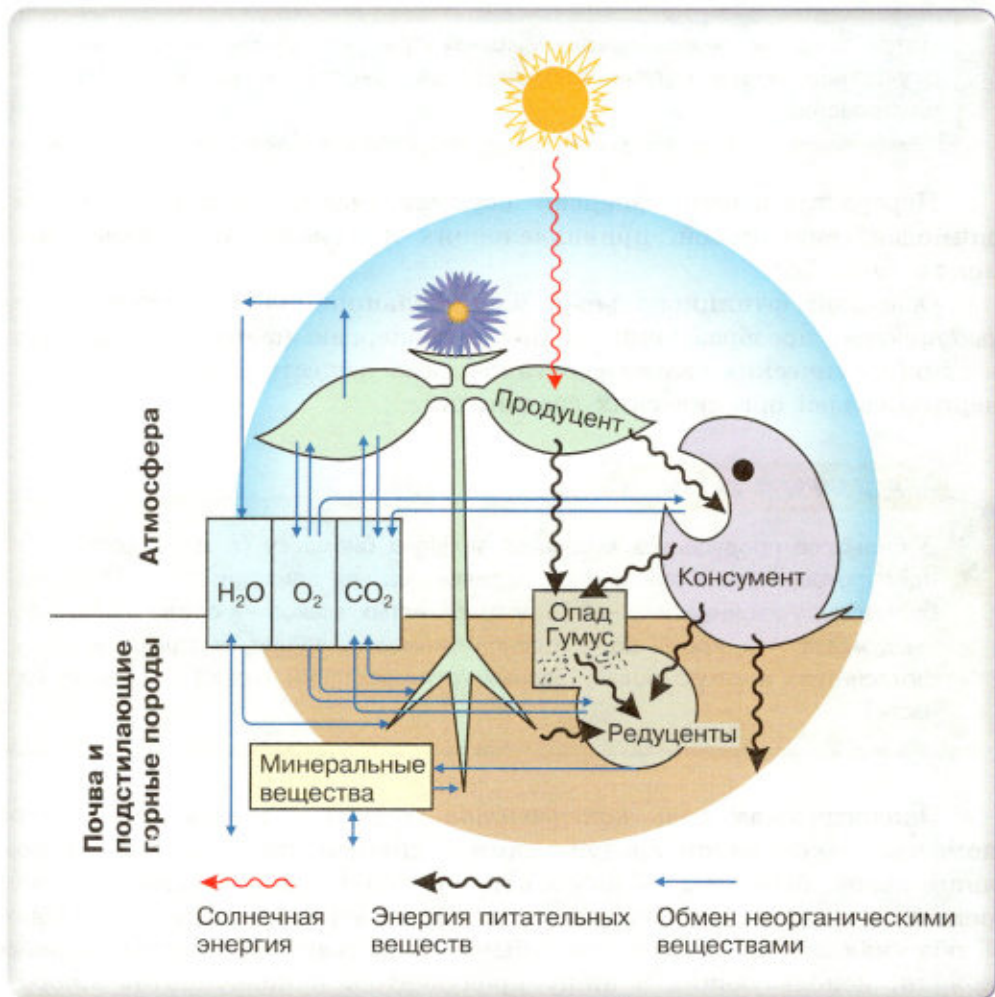


Рис. 56. Основные связи между функциональными блоками экосистемы

ТРЕНИРУЕМСЯ

Есть ли в вашем кабинете биологии особи видов, выполняющих в природе функции продуцентов, консументов, редуцентов?

Трофические сети и экологические пирамиды. В сообществах перераспределение вещества и зафиксированной в нём энергии идёт очень сложно, поскольку каждый блок включает особей, относящихся

не к одному виду. Так, один вид фитофагов часто питается разными видами растений и, наоборот, один вид растений поедается разными фитофагами. Подобные отношения в сообществах — как природных, так и появившихся благодаря человеку — характеризуют как трофические сети.

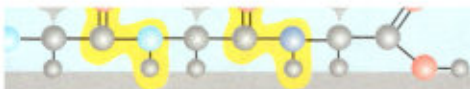
Трофическая (пищевая) сеть — это совокупность трофически сопряжённых организмов, обеспечивающая перераспределение потоков энергии и вещества в экосистеме.

Виды, находящиеся в трофических сетях на равном расстоянии от их начала (поступления энергии извне), относят к одному *трофическому уровню* (рис. 57).



Рис. 57. Трофическая сеть пшеничного поля (неполная).

В сплошных рамках указаны виды членистоногих, являющиеся консументами первого порядка, в пунктирных рамках — консументами второго порядка



Соотношения разных блоков сообщества могут быть представлены в виде графических моделей — *экологических (трофических) пирамид*. Выделяют несколько основных вариантов таких моделей (рис. 58):

- 1) *пирамида численности*, отражающая соотношение количества особей;
- 2) *пирамида биомассы*, показывающая соответствующие отношения;
- 3) *пирамида продукции*, или *энергии*, характеризующая перенос энергии между блоками. Такая пирамида всегда сужена к верхним трофическим уровням. Это определяется законом пирамиды энергий, сформулированным в 1942 г. американским экологом Рэймондом Линдеманом.

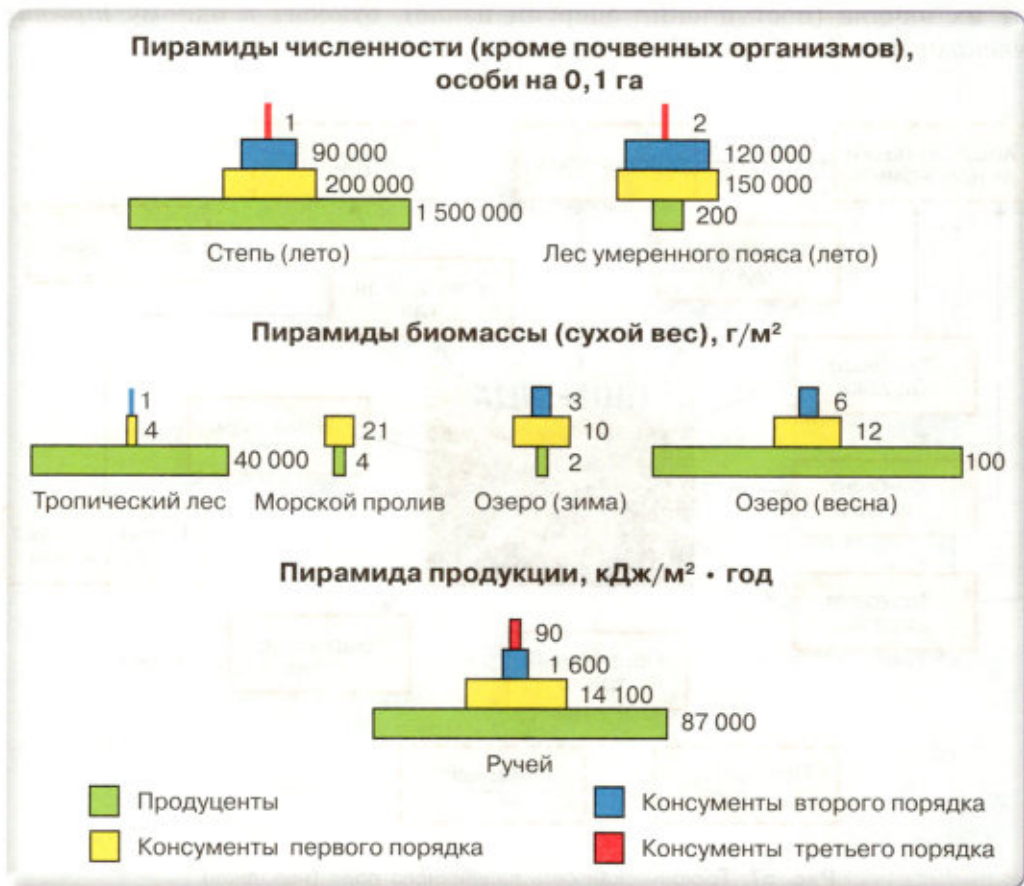


Рис. 58. Пирамиды численности, биомассы и продукции для различных экосистем

Закон пирамиды энергий

С более низкого трофического уровня на более высокий переходит в среднем около 10 % потока энергии.

Следовательно, функционирование экосистемы в целом всегда сопряжено со значительными потерями энергии, так как часть первоначально зафиксированной энергии тратится на обеспечение жизненно важных процессов организма, таких, как дыхание, выделение и т. д.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Изучая экологические пирамиды (см. рис. 58), мы видим, что на более высоких трофических уровнях разнообразие видов и их биомасса меньше. Как вы думаете, к чему может привести изъятие из экосистемы консументов второго порядка (в первую очередь хищников)?

Вопросы и упражнения

1. Что такое сообщество?
2. Каково значение в сообществах видов-доминантов?
3. Какие основные параметры можно использовать для характеристики сообщества?
4. Какую роль в экосистеме играет сообщество живых организмов?
5. Какие функциональные блоки входят в состав сообщества? Почему соотношения между ними могут быть разными?
- 6*. Сопоставьте два-три обычных участка вашей местности (например, лес и луг) по доминирующим видам. Какие живущие на них виды представляют блоки продуцентов, консументов, редуцентов? Нарисуйте трофические сети для каждого участка. Если сети заметно различаются, то о чём это может свидетельствовать?
7. Что такое экологическая пирамида? Почему разные типы пирамид для одного сообщества могут значительно различаться?

Работа с текстом

8. Прочитайте материал параграфа и сформулируйте определение понятия «экологическая пирамида».
9. Рассмотрите рисунок 57. Найдите в Интернете фотографии всех упомянутых на нём животных и создайте компьютерную презентацию «Экосистема пшеничного поля».

К следующему уроку

Что такое популяция? (§ 5.) Как меняется поток солнечного излучения, достигающий поверхности Земли, от экватора к географическим полюсам? А по временам года? (География, 5—6 кл.) Что такое биологические ритмы? (§ 26.)




§30 Экосистема: устройство и динамика

• Консорция • Флуктуации • Сукцессии

Консорции. Среди доминирующих живых организмов часто выделяют виды, создающие своей жизнедеятельностью среду, предопределяющую развитие и размножение других организмов. Например, деревья и кустарники перераспределяют влагу, которая стекает по их ветвям и стволам. Их кроны препятствуют проникновению прямого солнечного света. В результате под кронами более влажно, да и суточные колебания температур меньше, чем на соседних открытых участках.

Подобные организмы объединяют разные виды, связанные как трофическими отношениями, так и одним местом обитания. Нередко такую роль играют деревья: насекомые и грызуны используют их в пищу, птицы строят гнёзда в их кронах и дуплах, некоторые животные прячутся в тени, живут между разными выростами коры и т. п. (рис. 59).



Совокупность особей разных видов, включающую основной организм (ядро) и связанные с ним пищевыми отношениями и сообитанием живые существа, называют **консорцией** (от лат. *consortium* — соучастие).

Подобные центры образуют своеобразный каркас не только сообщества, но и экосистемы в целом. Необходимо понимать, что при изъятии ядра консорции (например, при вырубке дерева) исчезают и многие связанные с ним виды.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Рассмотрите рисунок 59 и объясните, как связаны с липой изображённые на рисунке животные. Какие ещё виды могут входить в консорцию липы?

Флуктуации. Каждая экосистема и входящее в неё сообщество живых существ со временем изменяются. Говорят, что экосистема динамична. Её устройство и внешний облик в какой-то момент времени называют *состоянием*. Соответственно с течением времени одно состояние сменяет другое.



ЛИПА

- 1 – дрозд
- 2 – жук-листоед
- 3 – лесная мышь
- 4 – жук-короед
- 5 – пчела
- 6 – гусеница шелкопряда
- 7 – олень
- 8 – личинка хруща

Рис. 59. Основные участники консорции липы

Во всех сообществах прослеживаются *флуктуации* — изменения, носящие колебательный характер, когда через какой-то промежуток времени сообщество возвращается к ранее пройденному состоянию. Флуктуации особенно хорошо выражены во внетропических широтах, в том числе на всей территории России. Вы хорошо знаете разнообразные примеры суточных и сезонных смен. Часто такие смены называют *ритмами*. Последние связаны не только со сложным вращением Земли вокруг своей оси и Солнца, но и с биологическими ритмами, характерными для каждого вида (см. § 26).

В сообществах суточные и сезонные флуктуации в первую очередь проявляются в сходной активности разных видов. Например, сезонные перелёты птиц совпадают с появлением доступной в большом количестве пищи. Многолетние флуктуации не так заметны, однако в России они часто хорошо прослеживаются и сопряжены с климатическими изменениями. Так, в Барабинской лесостепи на юге Западной Сибири крайне засушливыми были годы 1841—1844, 1865—1867,

1900—1902 и 1950—1955. Засухи оказывали значительное влияние на состояние местных сообществ — менялись доминанты в растительном покрове, неоднократно отмечались вспышки численности саранчовых.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Активность многих животных (в том числе домашних) меняется на протяжении суток. Попробуйте выделить группы с разными ритмами среди видов, обитающих в вашей местности. Чем выгоден тот или иной образ жизни? Как будет выглядеть соотношение между животными с дневной, сумеречной и ночной активностью в других районах? В чём могут проявляться отличия суточной активности домашних животных от таковых у их собратьев, живущих в природе?

Сукцессии. Никакая экосистема не существует вечно. Более того, постоянно происходит смена одного её состояния другим. Эти смены происходят под влиянием изменения среды самими живыми организмами или человеком, при смене климатических условий и т. д. Например, озеро зарастает и превращается в болото, берёзовая роща сменяется еловым лесом.

Закономерную и направленную (в отличие от флуктуаций) смену на определённом участке земной поверхности одних состояний экосистемы другими называют **сукцессией** (от лат. *successio* — преемственность).

Сукцессия часто начинается после полного или частичного разрушения экосистемы, когда-то существовавшей на данном участке. Начальные и конечные состояния экосистемы не похожи друг на друга. Нередко характеристики экосистемы от начала сукцессии к её концу меняются настолько сильно, что соответствующие сообщества рассматривают как самостоятельные.

Первичные сукцессии начинаются, когда все компоненты существовавших ранее экосистем разрушены либо на этом участке земной поверхности экосистем вообще не было. Таково, например, лавовое поле после извержения вулкана. Первичная сукцессия включает длинный ряд состояний, начинающийся с заселения голых участков горных пород живыми существами (главным образом, одноклеточными) и формирования примитивных почв. Затем появляются более крупные животные и растения, почвы постепенно развиваются. Завершается первичная сукцессия состоянием *климакса* (от греч. «климакс» — лестница) — относительно устойчивым и типичным

для данного района. Примером климаксного сообщества может служить буковый лес или еловая тайга. Климаксные состояния могут поддерживаться наиболее долго.

Что может влиять на длительность первичной сукцессии? Во-первых, поток энергии и запасы вещества, доступные живым организмам. Так, в приэкваториальных районах скорость сукцессий в среднем на порядок выше, чем в приполярных. Во-вторых, особенности устройства экосистемы в состоянии климакса. Понятно, что в лесных экосистемах сотни лет уходят на рост деревьев, тогда как в степях доминирующие травы развиваются очень быстро. В-третьих, решающей может оказаться близость источников, за счёт которых формируется сообщество: иногда на проникновение видов требуются десятки лет (см. § 31).

ТРЕНИРУЕМСЯ

Какие природные процессы в вашем регионе могут создавать предпосылки для начала первичной сукцессии?

В 1883 г. взорвался вулкан Кракатау. В результате оказалась уничтоженной большая часть одноимённого острова, расположенного между Явой и Суматрой, а оставшиеся островки были залиты лавой и засыпаны вулканическим пеплом. Живые существа сюда могли попадать с воздушными потоками, водными течениями и за счёт переноса летающими видами — птицами, летучими мышами. Уже через девять месяцев был найден первый паук, примерно через год обнаружены проростки трав. В течение следующих 10—15 лет на остров попали представители разных видов. К 1997 г. обширные территории занимали тропические леса, а также заросли кустарников.

Чаще мы наблюдаем *вторичные сукцессии*, которые начинаются после изъятия из экосистемы какого-то блока либо его значительного нарушения (рис. 60). Большая часть других блоков сохраняется, или изменения в них не столь велики. Так, в лесах и в степях вторичные сукцессии очень часто начинаются после пожаров. Сейчас особенно широко распространены различные типы *антропогенных вторичных сукцессий*, связанных с деятельностью человека. Многие из них являются восстановительными. Например, в лесной зоне при восстановлении заброшенного поля наблюдают такую характерную последовательность стадий: *однолетние сорняки (бурьян) → многолетние травы → кустарники → быстрорастущие деревья → деревья, характерные для данной зоны*. В результате восстановительная сукцессия через ряд последовательных стадий завершается климаксом.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Какие вторичные сукцессии типичны для вашего региона? Почему?

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Представьте себе, что в местности, в которой вы живёте, на каком-то участке исходное сообщество оказалось полностью уничтоженным. С каких групп живых организмов и жизненных форм должно начаться формирование нового сообщества? Как вы думаете, будет ли оно значительно отличаться от ранее существовавшего? Почему?



Устойчивость экосистем. Естественно, в природе очень трудно вычленить чистые сукцессии и чистые флуктуации, так как они накладываются друг на друга. Именно поэтому динамика любой экосистемы крайне сложна. На изменения, происходящие постепенно, накладываются скачкообразные перестройки, часто связанные с внешними воздействиями (в том числе человека), — *катастрофы*. Подобные события могут резко изменить ход сукцессии, отбросить экосистему к какому-то ранее пройденному состоянию либо вообще её уничтожить. В природе катастрофические изменения происходят в результате схода оползней, лавин, извержений лавы, экстремально высоких паводков, пожаров и т. п.

Несмотря на то что условия, в которых существуют природные экосистемы, постоянно изменяются (иногда очень резко), экосистемы способны противостоять внешним и внутренним возмущениям, сохранять характер функционирования и динамики в течение относительно продолжительного времени (порядка десятков и сотен лет). Это определяется наличием в экосистемах своеобразной «памяти»: во-первых, присутствием стабильных

Рис. 60. Восстановление ельника после вырубки

блоков (например, почв), а во-вторых, сохранением по крайней мере части биологического разнообразия в виде покоящихся стадий — семян, корневищ, спор, яйцекладок, куколок и т. п.

Практическая работа 2

Аквариум как модель экосистемы

1. Прочитайте описание работы и сформулируйте её цель.
2. Рассмотрите обитателей аквариума в кабинете биологии либо у себя дома.
3. Выделите представителей основных блоков — продуцентов, консументов (в том числе разных порядков), редуцентов.
4. Постройте трофическую сеть данного аквариума.
5. Попытайтесь определить, как меняется распределение внутри аквариума особей разных видов с утра до вечера.
6. Сравните построенную трофическую сеть и трофическую сеть пшеничного поля (см. рис. 57, с. 155).
7. Какие источники энергии важны для аквариума? Насколько различаются трофические сети аквариума и пшеничного поля? На каких трофических уровнях это выражено? Чем это определяется? Почему на протяжении дня меняется распределение видов животных внутри аквариума? Что произойдёт, если изолировать аквариум от атмосферного кислорода?

Вопросы и упражнения

1. Какие животные могут входить в консорциум рыжих лесных муравьёв?
2. Какие основные типы динамических изменений экосистем вы знаете?
3. Как проявляются флуктуации? Приведите примеры.
4. Чем различаются флуктуации и сукцессии?
5. В чём состоит биологическая роль сукцессий? Что такое климакс?

Работа с информацией

6. Используя дополнительные источники информации, подготовьте сообщение или компьютерную презентацию о нарушениях сукцессий, связанных в вашей местности с деятельностью человека.

Работа с текстом

7. Прочитайте материал параграфа и сформулируйте определения понятий «первичная сукцессия» и «вторичная сукцессия».

К следующему уроку


Что такое экосистема? биомасса? продукция? (§ 29.)



§31 Биоценоз и биогеоценоз

• Биоценоз • Биотоп • Биогеоценоз • Формирование биоценоза


Биоценоз и биотоп. Уже знакомые вам понятия «сообщество» и «экосистема» безразмерны, т. е. мы можем использовать слово «сообщество» для описания всего набора живых организмов — как, например, в аквариуме, так и на всей поверхности нашей планеты. Такие почти безграничные понятия не всегда удобны. Из жизненного опыта мы знаем, что часто в природе можно встретить более или менее однородные сообщества, занимающие совсем небольшие участки. Подобные группировки, например, складываются в засоленных понижениях в степях и пустынях: они состоят из растений, приспособленных к существованию в условиях высокой концентрации хлорида натрия и других аналогичных соединений. Даже просто в лесу или в степи, если внимательно присмотреться, можно выделить такие сообщества.



Сообщество всех живых существ, обитающих на каком-то небольшом более или менее однородном участке, называют **биоценозом**.

Участок, занятый биоценозом, отличается от других территорий значениями абиогенных факторов (средней температурой, средней длительностью светового дня, высотой над уровнем моря, химическим составом почв, количеством осадков и т. п.).

Как и любое сообщество, биоценоз не может длительно существовать без неживых компонентов, особенно образовавшихся в результате деятельности живых организмов (в первую очередь почв). Традиционно для обозначения совокупности неживых компонентов, обеспечивающих возможность существования и развития биоценоза, используют термин *биотоп* (от греч. «топос» — место).



Биотоп — это участок земной поверхности (суши или водоёма) с однотипными абиотическими условиями среды (климат, рельеф, почва и т. п.), занимаемый тем или иным биоценозом.

Примерами биотопов могут служить выходы известняков, речная пойма, остывшая вулканическая лава.

Появившийся ещё в 1908 г. термин «биотоп» в последние десятилетия рождается заново. Оказалось, что для решения многих экологических проблем необходимо сохранение, восстановление и даже создание заново именно биотопов. К тому же биотопы невелики по размерам, поэтому они воспринимаются человеком как места непосредственного существования. В Германии, например, на пришкольных участках стараются не просто посадить деревья и кустарники, а воссоздать типичные местные биотопы с соответствующими биотическими сообществами.

Совокупность биоценоза и соответствующего ему биотопа русский эколог и ботаник Владимир Николаевич Сукачёв предложил называть *биогеоценозом*. Артур Тенсли, вводя понятие экосистемы, акцентировал внимание на том, что это именно система, состоящая из многочисленных взаимосвязанных элементов (как живых, так и неживых) (см. § 29). В отличие от него Сукачёв стремился выделить основной с его точки зрения объект исследований экологов — *элементарную природную экосистему*, характеризующуюся ярко выраженной однородностью и отличающуюся от других подобных экосистем. Так, в лесу можно выделить много участков с однородной растительностью (например, с господством сосны или дуба) и приуроченных к какой-то определённой форме рельефа (например, какому-то склону). Именно им и будут соответствовать биогеоценозы. Биогеоценоз — это экосистема очень низкого ранга.

Наиболее чётко биогеоценозы удаётся очертить в контрастных условиях. Так, в степях, особенно северных, нередко лесные островки, приуроченные к понижениям рельефа и хорошо обособленные от господствующих экосистем с преобладанием травянистых растений (рис. 61).

Как формируются биоценозы? Формирование биоценоза может идти двумя различными путями. Первый путь — это *случайный подбор всех видов*; так бывает, например, при заселении океа-



Рис. 61. Биогеоценозы берёзовых лесочков (колков) в северной степи Западной Сибири

нических островов. На таких островах, никогда не имевших связи с континентами, отсутствуют наземные млекопитающие, земноводные, многие группы насекомых. Поэтому нет или почти нет привычных хищников, но появляются хищники в группах, в которых на континентах хищников нет. Например, на Гавайских островах обитают хищные гусеницы бабочек-пядениц.

Альтернативой является *формирование биоценоза из уже существующих «готовых» групп* взаимно приспособленных видов. Таким путём формируются биоценозы на вырубках в лесу: появление деревьев и других растений обеспечивается семенами, попадающими сюда с участков, на которых сохранились лесные сообщества, оттуда же появляются насекомые, птицы, другие животные. Другой источник — семена, споры, корневища, куколки и т. п., оставшиеся в почве.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Представьте себе, что в местности, в которой вы живёте, на каком-то участке исходный биоценоз оказался полностью уничтоженным. За счёт каких источников будет формироваться новый биоценоз? Чем это может определяться?

В состав биоценоза могут входить близкородственные или экологически похожие виды, но лишь в определённых сочетаниях, препятствующих проникновению пришельцев. Присутствие в сообществе в каждой функциональной группе не одного вида, а нескольких близких форм может значительно повышать его устойчивость.

Вопросы и упражнения

1. Сопоставьте определения терминов «биоценоз», «биогеоценоз», «экосистема». В чём заключаются смысловые различия между ними?
2. За счёт каких источников может формироваться сообщество? Приведите примеры сообществ, сформировавшихся разными путями.
3. Как вы думаете, почему присутствие в каждой функциональной группе нескольких видов повышает устойчивость сообщества?

Работа с информацией

4. Используя дополнительные источники информации (в том числе Интернет), подготовьте сообщение о разнообразии биогеоценозов вашего региона.

К следующему уроку

Что такое экологическая ниша? Как формулируется закон конкурентного исключения? (§ 28.)

• Агроэкосистемы

Взаимодействие человека и экосистем. Человек с самого начала своего существования был частью определённой экосистемы. Увеличение численности людей и их расселение по всей Земле, развитие цивилизации поставило человека в особое положение «царя природы». Но при этом человек, максимально расширив свою экологическую нишу, остался частью самых разных экосистем и всей биосферы в целом.

Взаимоотношения между человеком и экосистемами многообразны. В первую очередь это пищевые (трофические) связи (см. § 28) и совместное обитание. Но человек, особенно современный, изымает из экосистем гораздо больше, чем другие живые существа, например заготавливая древесину, корм для домашних животных. В отличие от других членов экосистем он нередко безвозвратно потребляет продукцию, созданную много миллионов лет тому назад. В первую очередь это ископаемое топливо. Но и просто вывозя с полей урожай, человек изымает значительную часть продукции, которая в естественных условиях осталась бы в экосистеме. Человек использует и различные ресурсы — атмосферный кислород, пресную воду.

Деятельность человека приводит к перестройке (иногда полной) различных экосистем, изменению их функций в биосфере, кардинальной трансформации картины биологического разнообразия и основных биогеохимических круговоротов. Следует понимать, что *значительное увеличение численности одного вида (человека) неизбежно ведёт к снижению численности других видов* вплоть до полного вымирания. Дело не в «злом умысле», а в том, что все экологические ниши, пригодные для существования живых организмов на Земле, заняты. А с человеком, вооружённым знаниями и технологиями, другие виды конкурировать не могут (вспомните закон конкурентного исключения, см. § 28). Как правило, люди считают природные ресурсы даровыми и не задумываются над экономическими последствиями своего хозяйствования.

В конце XX в. группа исследователей из разных стран попыталась оценить стоимость природных экосистем в денежном выражении. Было подсчитано, какими могут быть затраты на то, чтобы компенсировать утрату продукции разрушенных экосистем. Напри-



мер, рассчитывалось, сколько будет стоить промышленное производство кислорода в количестве, соответствующем продукции этого газа участком вырубленного леса. В итоге общая денежная значимость тропических лесов была оценена в 2007 долларов США на гектар в год, лесов умеренного пояса — 302, степей — 232, болот и пойменных экосистем — 19 580 долларов США на гектар в год. Суммарная (но, несомненно, существенно заниженная) денежная оценка для всех наземных экосистем составила 12 319 млрд долларов США в год.

Есть наглядные оценки экологических нарушений или мероприятий по их компенсации. Так, стоимость почвы, унесённой во время пыльной бури на Великих Равнинах в 1934 г. (около 200 млн т), в современных ценах достигает 9 трлн долларов США. Примерные затраты на выращивание деревьев, достаточных для поглощения 1 млн т углерода ежегодно (это выбросы средней ТЭС на угле), составляют 7 млн долларов. Не менее показательны результаты реализации некоторых конкретных проектов. Так, восстановление и поддержание лесных экосистем в штате Нью-Йорк позволило сэкономить более 5,5 млрд долларов США, которые первоначально предполагалось потратить на строительство водоочистных сооружений.



Рис. 62. Во многих лесных районах России подрост местных деревьев вытесняется клёном ясенелистным (американским клёном)

Одна из серьёзнейших проблем последних десятилетий — связанное с деятельностью человека широкое расселение чужеродных видов. Некоторые виды завозились в чуждые для них районы специально (например, североамериканские ондатра и клён ясенелистный — в Евразию) (рис. 62). Чаще же такое вторжение было случайным — в балластной воде океанских кораблей, с овощами и фруктами (колорадский жук в Евразии, непарный шелкопряд в Северной Америке). Такие виды не имеют естественных врагов в новых для них экосистемах, поэтому часто неконтролируемо размножаются (широко известный пример — кролики в Австралии), что приводит к огромным экономическим потерям.

Это не только прямой ущерб сельскому и лесному хозяйству, но и последствия, связанные со здоровьем человека. Например, пыльца сложноцветного растения амброзии, широко расселившейся во многих районах юга России, является сильнейшим аллергеном; азиатский тигровый комар, быстро расселяющийся в Европе, — переносчик опасных заболеваний.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ




Выявите чужеродные виды растений и животных вашего региона. Какие из них многочисленны и внедряются в естественные экосистемы? Какие являются вредителями?

Основные типы изменённых и нарушенных человеком экосистем. История человечества — это история возникновения и распространения изменённых и нарушенных экосистем. Чем изощённее становились достижения науки и техники, тем сильнее видоизменялись экосистемы, освоенные человеком.

Со становлением человечества начали распространяться *собираТЕЛЬСКИЕ экосистемы*, в которых местные жители собирают разные съедобные растения, охотятся и ловят рыбу (в наше время такие экосистемы сохранились в бассейнах рек Амазонки и Ориноко, в сухих саваннах Африки, пустынях Австралии и др.). В начале роль человека в подобных экосистемах была сравнимой с ролью других консументов. Но постепенно, с совершенствованием орудий охоты и рыболовства, люди стали влиять на численность некоторых видов. Предполагают, что именно интенсивная охота древнего человека привела к значительному сокращению численности многих крупных позвоночных, например мамонтов в Евразии и крупных видов лемуру на Мадагаскаре.


Более мощное воздействие человека наблюдается в *лесопользовательских экосистемах*. Обычно это изъятие деревьев, т. е. ядер консорций. Кроме того, при вырубке страдают и верхние слои почвы, подстилка, травяной покров и животное население. Лесопользовательские экосистемы занимают большие площади.

Огромные территории охвачены *агроэкосистемами*, связанными с получением сельскохозяйственной продукции. Среди агроэкосистем наиболее преобразованы *земледельческие*. В них резко изменяется блок продуцентов, безвозвратно изымается часть биомассы и нарушаются верхние горизонты почвы. Резко обедняется и меняется животное население. Обычно возникает дефицит азота и фосфора, который



приходится компенсировать путём внесения удобрений. *Пастбищные экосистемы* связаны с изменением состава видов, входящих в блок консументов первого порядка. Фактически одомашненные животные заменяют диких копытных. В результате интенсивного выпаса может нарушаться растительный и почвенный покров.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Сравните известную вам продукцию земледелия и животноводства. Какие химические элементы в первую очередь изымаются в каждом случае? Почему? Какие потери фактически являются безвозвратными? Что можно сделать для компенсации потерь?

Наиболее резкие изменения характерны для *техногенных экосистем*, появление которых связано с развитием промышленности. В этом случае серьёзно нарушаются — вплоть до полного уничтожения — все основные блоки. Чрезмерная и нередко непродуманная с экологической точки зрения деятельность человека может вызвать экологическую катастрофу: достаточно вспомнить огромный разлив нефти в Мексиканском заливе в 2010 г.

Для *урбанизированных территорий* (т. е. городов и иных поселений) типично сочетание участков не только техногенных, но и пастбищных, земледельческих, лесопользовательских и даже собирательских экосистем. Урбанизация связана со значительным преобразованием естественных экосистем: изменяется почти всё и в первую очередь растительный и животный мир. Так, для городов типичны посадки завезённых издалека деревьев и кустарников; многие из них дичают (например, американский клён, см. рис. 62). Разнотравные луга заменяются газонами. Разнообразие многих групп катастрофически сокращается, но зато появляются виды, основные места обитания которых находятся в тёплых странах: серые крысы, тараканы и др. Такие животные предпочитают заселять отапливаемые помещения. Но города активно осваивают и некоторые местные виды: так, во многих городах Европы очень хорошо себя чувствует каменная куница, охотящаяся на чердаках на птиц.

Восстановление и деградация экосистем, изменённых или нарушенных человеком. Степень изменения экосистемы зависит не только от характера, но и от продолжительности воздействия. Последнее может быть сильным, но кратковременным. Когда воздействие прекращается, начинается *восстановительная сукцессия* (см. § 30).

При длительном непрерывном воздействии, особенно интенсивном, может идти *деградация* экосистемы. В результате её структура упрощается, а продуктивность падает. Подобное, например, прослеживается при постоянном выпасе на протяжении многих лет. При этом обычно быстро исчезают растения, активно выедаемые скотом и страдающие от вытаптывания. Затем выпадают «менее вкусные» и более или менее устойчивые к выпасу виды. Наконец, остаются только низкорослые, часто колючие растения, которые почти никто не поедает. От вытаптывания страдают также городские парки и пригородные леса, которые посещают множество людей: там повреждается не только травостой, но и деревья и кустарники.

В случае когда воздействие регулярно, но не столь интенсивно, экосистема может сохранять свои важнейшие свойства. Фактически человек здесь становится одним из ключевых элементов. Пример — многие современные леса Западной Европы, посаженные много десятилетий тому назад. В них обычно ведётся выборочная рубка, а на место вырубленных деревьев высаживаются новые. Такой лес выглядит практически как естественный.

Деятельность человека не всегда приводит к снижению продукции экосистемы. Иногда в экосистему благодаря людям попадает большое количество легкоусваиваемых веществ — удобрений, стоков животноводческих ферм и т. п. Резко увеличивается поступление энергии. В водоёмах при этом начинается бурное развитие цианобактерий и микроскопических водорослей. Продукция увеличивается, но при этом в воду часто выделяются ядовитые для других организмов вещества, а разложение органики, уменьшение прозрачности воды и соответствующее снижение фотосинтетической активности цианобактерий, простейших и растений приводит к дефициту кислорода. Чаще всего последствия такой перестройки отрицательны: например, снижается видовое разнообразие рыб, гибнущих в результате нехватки кислорода и привычного корма. Поэтому к оценке результатов воздействия человека на экосистемы нужно подходить крайне осторожно.

Вопросы
и упражнения

Работа
с информацией

1. В чём выражается влияние человека на экосистемы? Чем оно отличается от влияния на экосистемы других видов?
2. Какие экосистемы труднее и дольше восстанавливаются?
3. Используя дополнительные источники информации, подготовьте сообщение о разнообразии нарушенных экосистем вашего района или о роли человека в восстановлении экосистем.



*Работа
с текстом*

4. Прочитайте материал параграфа и сформулируйте определение понятия «агроэкосистема».
5. На основании материала параграфа составьте схему «Основные типы изменённых и нарушенных человеком экосистем».
6. Составьте развёрнутый план параграфа 32.
7. Прочитайте заключение к данной главе. Выделите главную мысль и выразите её в одном предложении.
8. Напишите собственное заключение к данной главе.

*Тестовые
задания*

1. К биотическим факторам относят
 - 1) относительную влажность воздуха
 - 2) среднемесячную температуру августа
 - 3) затенение деревьями
 - 4) солёность воды
2. Паразитизм — форма межвидовых отношений, при которой
 - 1) отношения для каждого вида являются нейтральными
 - 2) для одного вида отношения полезны, для другого нейтральны
 - 3) отношения видов взаимовыгодны
 - 4) для одного вида отношения полезны, для другого сопряжены с потерями
3. В килоджоулях на квадратный километр в год измеряют такую характеристику сообщества, как
 - 1) биомасса
 - 2) видовое богатство
 - 3) продукция
 - 4) численность
4. Установите соответствие между типом динамики популяций и значениями параметров, характеризующих каждую популяцию.

ТИП ДИНАМИКИ

- 1) стабильный
- 2) нестабильный

ХАРАКТЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ

- А. резкие изменения численности
- Б. почти не меняющаяся смертность
- В. почти не меняющаяся рождаемость
- Г. интенсивное расселение за пределы популяции
- Д. постоянно высокий уровень внутривидовой конкуренции
- Е. сравнительно короткий онтогенез

5. Известно, что в экосистемах часть биомассы — это так называемый многолетний запас (т. е. часть биомассы, которая образуется, а потом сохраняется на протяжении ряда лет). Расположите перечисленные варианты экосистем от большего многолетнего запаса к меньшему.

- 1) экваториальный лес
- 2) ковыльная степь
- 3) лесостепь
- 4) кустарниковая степь
- 5) тайга
- 6) поле пшеницы

К следующему уроку

Какие уровни организации живого вам известны? (Словарь.)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Взаимоотношения между особью и окружающей её средой кажутся простыми лишь на первый взгляд. Окружение каждого организма настолько многообразно, что обычно удаётся выделить лишь наиболее заметные воздействия со стороны ведущих (и понятных) факторов, да и то часто мы ограничиваемся только пределами зоны толерантности. Популяции — это ещё более сложные системы, в которых важными оказываются как внутривидовые, так и межвидовые связи. Экосистемы и входящие в них сообщества живых существ — самые сложные из систем, изучаемых экологией. Огромное число особей, принадлежащих к разным видам, сложные, неоднозначные и не всегда понятные связи между ними, а также между ними и другими компонентами экосистемы, их постоянные изменения во времени и пространстве приводят к потрясающему многообразию экосистем. Описать его, особенно более или менее точно, никто не в силах. Именно поэтому обычно используют подходы, направленные на выявление важнейших компонентов экосистем, связей между ними и характеристику основных процессов. Однако даже накопленных к настоящему времени знаний достаточно для разработки нескольких сценариев развития той или иной экосистемы (например, в условиях глобального потепления), но недостаточно для точного выбора только одного из них.

ГЛАВА 6 БИОСФЕРА

Биосфера (от греч. «сфера» — шар) — единая сложная грандиозная экосистема, включающая в себя многочисленные системы низших рангов: местные экосистемы, популяции, организмы. Все они определённым образом взаимодействуют друг с другом и обеспечивают, с одной стороны, общую устойчивость биосферы, а с другой — её развитие, эволюцию. Во многом и то и другое определяется **биологическим разнообразием**, т. е. тем многообразием форм жизни и биологических систем, какое мы можем реально наблюдать ныне и реконструируем для прошлых эпох. Единство биосферы во многом определяется глобальными потоками энергии и вещества.

§ 33 Биосфера и биомы

• Биосфера • Зубиосфера • Биом

Биосфера как экосистема. Современное представление о биосфере как уникальной саморегулирующейся, самовоспроизводящейся и самоорганизующейся системе восходит к началу XX в., к работам французского учёного Пьера Тейяра де Шардена и русского учёного Владимира Ивановича Вернадского (см. с. 210).

Биосфера — это оболочка Земли, охваченная деятельностью живого, в том числе и те части литосферы и атмосферы, которые непосредственно зависят или зависели от него в прошлом.

Границы биосферы. Верхняя граница биосферы соответствует озоновому слою стратосферы, т. е. располагается на высоте около 22—25 км над поверхностью Земли. С нижней границей сложнее. В состав биосферы сейчас включают не только все слои осадочных пород, но и некоторые изверженные горные породы, заселённые прокариотами. Соответственно положение нижней границы значительно меняется: она может опускаться на глубину до 20 км (рис. 63).

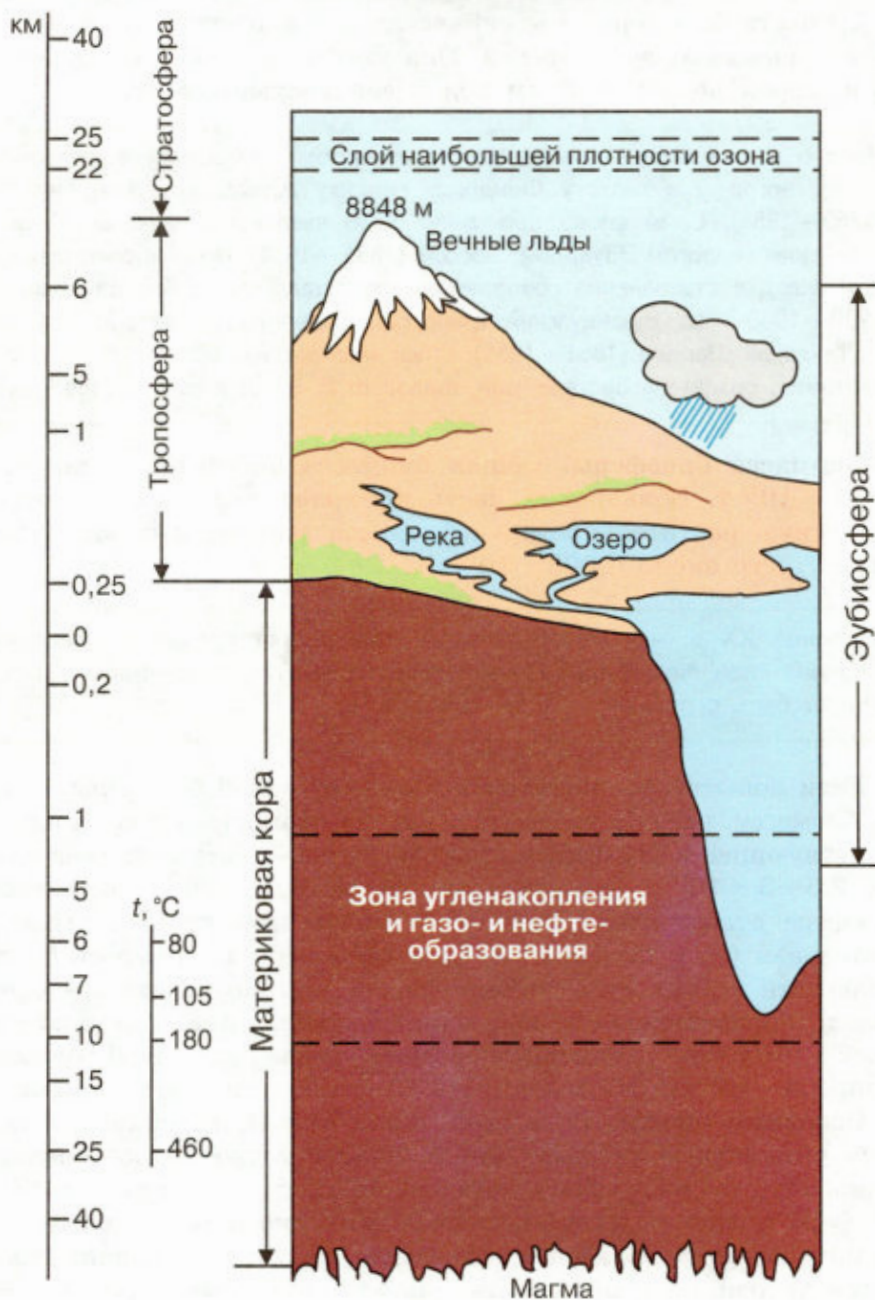


Рис. 63. Вертикальный разрез через биосферу



Ту часть биосферы, где сейчас живые существа встречаются постоянно, называют *эубиосферой*. Она занимает 5—6 км над поверхностью и, вероятно, до 2—3 км под поверхностью Земли.

Идея о сфере жизни принадлежит знаменитому немецкому естествоиспытателю, географу и геологу Фридриху Генриху Александру фон Гумбольдту (1769—1859). Само слово *биосфера* было введено в научный оборот австрийским геологом Эдуардом Зюссом (1831—1914). Но наиболее существенный вклад в становление современных представлений о биосфере внесли в 1920—1940-е гг. французский философ, палеонтолог, антрополог, теолог П. Тейяр де Шарден (1881—1955) и наш знаменитый соотечественник, геолог, геохимик, создатель биогеохимии, философ В. И. Вернадский (1863—1945).

Биомасса биосферы. Общая биомасса биосферы оценивается в $4,5—14 \cdot 10^{12}$ т. Большая её часть приходится на сушу (в основном на наземную растительность), а биомасса всех водных экосистем составляет всего около $0,003 \cdot 10^{12}$ т.

В конце XX в. начали исследовать сообщества прокариот, заселяющих верхние слои литосферы. По некоторым оценкам, их суммарная биомасса может быть огромной — $0,5—200 \cdot 10^{12}$ т.

Если попытаться оценить общую массу самой биосферы, т. е. сложить биомассу, всё органическое вещество биогенного происхождения и присутствующие в биосфере косные вещества, то эта величина составит около $2,5—3 \cdot 10^{18}$ т. Это означает, что весовая доля живого вещества в биосфере относительно невелика. Однако не следует забывать, что значительная (если не бóльшая) часть биосферы создавалась благодаря деятельности живых существ миллиарды лет. По некоторым оценкам, биомасса, произведённая за последний миллиард лет, может составлять около $2 \cdot 10^{20}$ т (при неизменном среднем уровне суммарной годовой продукции $2,3 \cdot 10^{11}$ т). Эта величина в 10 раз больше массы земной коры.

Основные биомы. В каждой точке земной поверхности складываются уникальные условия, нигде больше точно не повторяющиеся. Именно поэтому разнообразие сообществ почти неисчерпаемо. Однако в биосфере можно выделить основные типы экосистем — *биомы*, существование которых во многом определяется общими физико-географическими условиями. Большинство биомов имеет свои названия — тайга, степь, пустыня, саванна и т. д. Биомы различаются не только по видовому составу организмов, но и по биомассе, продукции, по скоро-

сти сукцессионных процессов. Все биомы можно разделить на две группы — наземные и водные.

Наземные биомы. *Лесные биомы* существуют в условиях хорошего увлажнения и достаточного количества тепла. Для них характерно господство деревьев и связанных с ними животных. Их биомасса много больше годовой продукции, а темпы сукцесий можно оценить как средние. Такие биомы занимали и до сих пор занимают огромные территории России (рис. 64).

При недостаточном увлажнении, но сравнительно хорошей обеспеченности теплом формируются *травянистые биомы* — степи, прерии, саванны и т. п. Здесь господствуют травы, а деревьев и кустарников относительно немного или они отсутствуют вовсе. Обильны травоядные животные — копытные, грызуны, саранчовые.

Подобные экосистемы характерны для юга России — от чернозёмных районов европейской лесостепи до Забайкалья.




Рис. 64. Тайга — пример лесного биома

ТРЕНИРУЕМСЯ

Приведите примеры лесных биомов и кратко охарактеризуйте каждый из них.

Аридные биомы — пустыни и полупустыни — типичны для районов с острым дефицитом влаги. Местные растения разрежены, а основная часть фитомассы находится под землёй. Широко представлены как различные фитофаги (в том числе и крупные копытные), так и редуценты. В пределах России такие биомы представлены только в Прикаспии и в некоторых межгорных котловинах Алтай-Саянской горной системы.

В условиях недостатка тепла и постоянной многолетней мерзлоты развиваются *биомы приполярных районов*. Для них обычны мхи



и лишайники, а также низкие кустарники и кустарнички. В Северном полушарии к числу типичных фитофагов принадлежат северные олени, лемминги, летом — гуси. Подобные экосистемы свойственны северным окраинам Евразии и обычны на островах Северного Ледовитого океана. Есть они и в Южном полушарии: на островах Южного океана и по окраинам Антарктиды.

Водные биомы отличаются от наземных меньшим разнообразием, так как влияние основных географических факторов сглажено благодаря выравнивающим свойствам водной среды. В водоёмах часто хорошо заметна вертикальная зональность, связанная как с разделением слоёв воды по плотности, так и с ограниченным проникновением света. Для водных биомов типичны замедленные изменения во времени.

Водные экосистемы зависят от стока с суши. Именно по такому пути сюда поступает значительная часть вещества и энергии. Так, реки ежегодно приносят в Океан около $20 \cdot 10^9$ т фосфора (в составе удобрений человек вносит на поля примерно в 1,5 раза меньше). Продукция водных экосистем может быть очень большой, особенно в хорошо прогреваемых и освещаемых верхних слоях воды. В отличие от биомов суши основная её часть создаётся фотосинтезирующими одноклеточными существами (цианобактерии и простейшие). На больших глубинах, куда не проникает солнечный свет, экосистемы зависят от притока вещества сверху, но могут существовать и за счёт энергии неорганических соединений, поступающих из горячих источников.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Какие основные водные биомы представлены в вашем регионе? Почему?

Связи между биомами. Все биомы неразрывно связаны друг с другом. Основную роль в этом играют перемещения воздушных и водных масс. Нередко обмен веществ и энергии между отдельными экосистемами обеспечивается миграциями животных. Количество перемещаемой биомассы в этих случаях может превышать миллионы тонн. Миграционные потоки характерны также для экосистем, расположенных вдоль берегов морей и океанов. Здесь многие животные находят пропитание в океане, а большую часть жизни проводят на суше.

Огромное количество органических соединений (около 10 гигатонн углерода ежегодно) постепенно оседает из приповерхностных толщ Мирового океана на большие глубины, где одна часть этого потока используется живыми организмами, а другая участвует в образовании карбонатных* горных пород (см. круговорот углерода, § 34).

*Вопросы
и упражнения*

1. Чем водные биомы отличаются от наземных?
2. Чем определяются различия в распределении биомов на суше и в океанах?
3. Как вы думаете, каковы причины различной длительности сукцессий в наземных и водных биомах?
4. Биосфера как экосистема существует в единственном экземпляре. Может ли человек экспериментировать с ней? Обоснуйте своё мнение.
- 5*. Рассчитайте продукцию, созданную в биосфере всеми живыми организмами за 2, 3 и 4 млрд лет при неизменном уровне суммарной годовой продукции. Куда может деваться эта продукция? Какие группы живых существ были главными продуцентами в разные эпохи?

*Работа
с информацией*

6. Используя дополнительные источники информации, подготовьте сообщения о различных наземных биомах вашей местности: охарактеризуйте климатические особенности, доминирующие виды продуцентов и консументов, типы почв. (<http://www.ecosystema.ru>, местные интернет-ресурсы).

*Работа
с текстом*

7. На основании материала параграфа: а) сформулируйте определение понятия «биом»; б) составьте схему «Классификация биомов».

*К следующему
уроку*

Что такое продуцент, консумент, редуцент? (§ 27.) Какую биологическую роль играют кислород, азот, углерод? Как осуществляются в природе круговороты азота и фосфора? (Химия, 9 кл.)

§ 34

Живое вещество и биогеохимические круговороты в биосфере

- Живое вещество • Биогеохимический круговорот

Функции живого вещества. Согласно представлениям В. И. Вернадского и его последователей важнейшие функции в биосфере выполняет живое вещество.

Живое вещество — это вся совокупность живых существ, заселяющих биосферу.



Функции живого вещества следующие:

- *энергетическая* — именно живые организмы обеспечивают фиксацию энергии солнечного излучения и преобразование энергии химических связей неорганических соединений;
- *концентрационная* — живые существа избирательно накапливают в своих организмах различные химические элементы и соединения;
- *деструктивная* — специализированные группы организмов осуществляют разложение органики вплоть до минеральных веществ и даже разрушение некоторых неорганических соединений;
- *средообразующая* — живые существа изменяют физико-химические свойства окружающей среды;
- *транспортная* — во время миграций живые организмы перемещают в пространстве значительные количества вещества и энергии.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Приведите примеры выполнения живыми организмами перечисленных функций.

Биогеохимические круговороты. Создание органического вещества и его разложение обеспечивают постоянный, относительно повторяющийся и частично замкнутый обмен веществом и энергией между живыми организмами и средой их обитания. Такие перемещения называют *биогеохимическими (биологическими) круговоротами* (рис. 65). Благодаря разомкнутости круговоротов происходило и происходит биогенное накопление вещества, в том числе органического. Так на протяжении миллионов лет формировались залежи углей и части карбонатов*, накапливалась нефть.

По выражению В. И. Вернадского, живое вещество биосферы является огромной геологической силой.

Круговорот кислорода. Основным источником свободного кислорода в атмосфере — это деятельность разных групп фотосинтезирующих организмов, использующих углекислый газ и воду. Из атмосферы кислород выводится при дыхании большинства живых существ, а в неживом мире — в процессах окисления. Он включается в состав как органических, так и неорганических соединений, в том числе воды. Часть кислорода выводится из круговорота при захоронении карбонатов. Таким образом, круговороты кислорода и углерода тесно сопряжены.

Круговорот углерода. Пути движения углерода в биосфере разнообразны. В различных, в том числе биогенных, соединениях накоплено огромное количество этого элемента. Но для живых орга-



Рис. 65. Общая схема разномасштабных круговоротов химических элементов и соединений

низмов главный его источник — углекислый газ атмосферы (сейчас почти 0,04 % по объёму) и его раствор в воде (рис. 66). Растения и другие фотосинтетики захватывают его при фотосинтезе, включают в разнообразные органические соединения и по пищевым цепям передают гетеротрофам. Обитатели вод используют растворённый углекислый газ для построения своих скелетов.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Представьте себе, что концентрация кислорода в атмосфере увеличилась до 30 %. К каким изменениям в круговороте данного элемента это приведёт? А при уменьшении до 10 %?

ТРЕНИРУЕМСЯ

Напишите уравнение реакции, отражающей превращение растворённого в воде гидрокарбоната кальция в карбонат кальция.

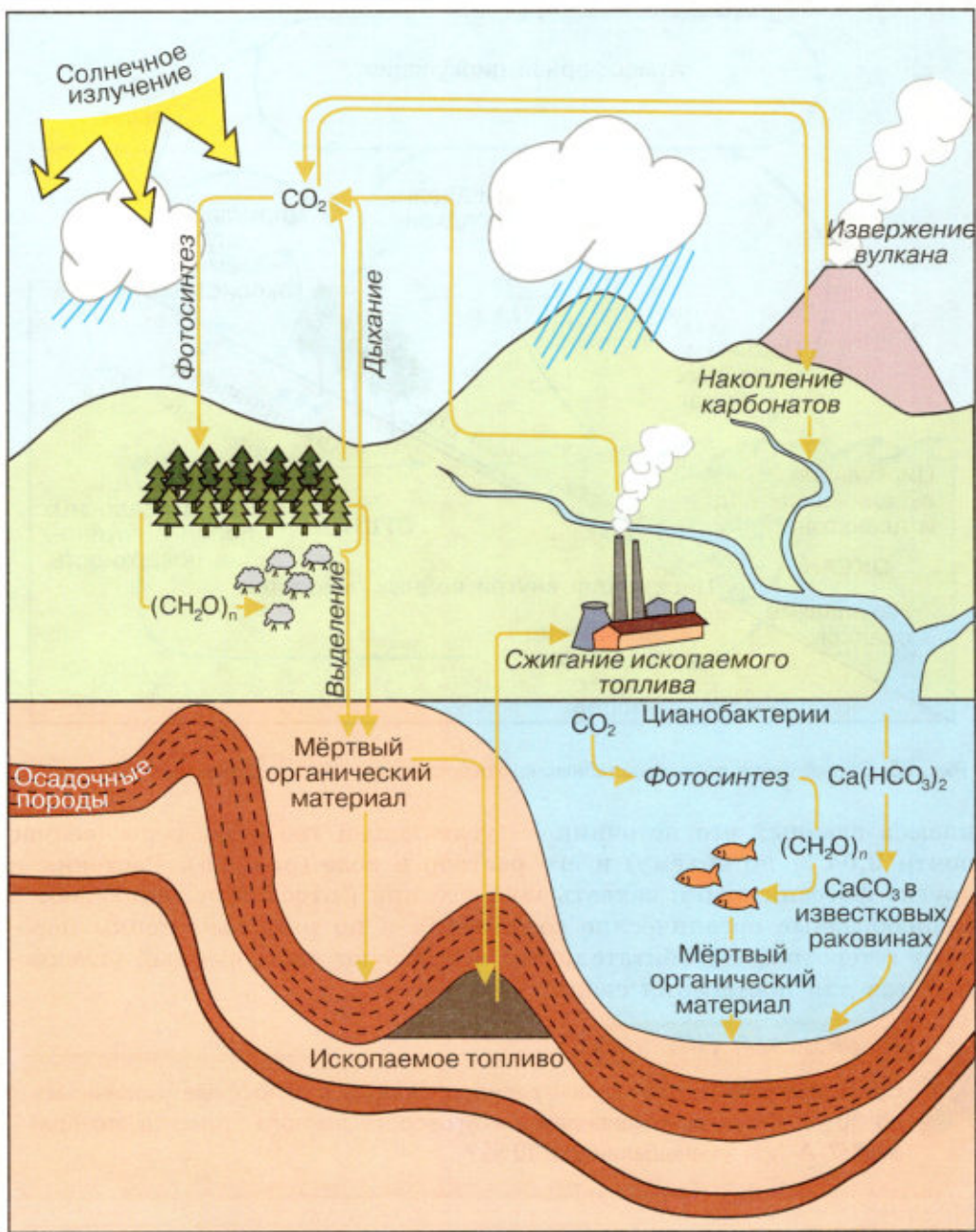


Рис. 66. Круговорот углерода в биосфере

Редуценты перерабатывают (минерализуют) органические вещества до неорганических, в том числе до углекислого газа. У большинства живых организмов углекислый газ выделяется при дыхании.

Часть накопленного углерода может сохраняться на протяжении длительного времени. Так, в древесине связанный углерод может сохраняться десятки, а иногда и сотни лет, а в каменных и бурых углях, залежах нефти и газа — десятки и сотни миллионов лет. Большое количество углерода в составе карбонатов растворено в морях и океанах, зафиксировано в донных отложениях и скелетных образованиях.

Для современного круговорота углерода крайне важна деятельность человека. При переработке многих природных ресурсов образуется поступающий в атмосферу углекислый газ. Считается, что увеличение его содержания приводит к так называемому *парниковому эффекту*, выраженному в первую очередь в увеличении среднегодовых температур у поверхности Земли.

Причины глобального потепления до сих пор неясны. В истории Земли неоднократно чередовались тёплые и холодные периоды. Созданные модели показывают высокую вероятность дальнейшего повышения температур нижних слоёв атмосферы, но предсказываемые темпы их роста различаются в несколько раз (на протяжении XXI в. примерно от 1 до почти 6 °C). Последствия потепления разнообразны и не всегда предсказуемы. Но некоторые из них очевидны: например, в приполярных районах и высоко в горах становится слишком тепло и идёт вымирание популяций и даже видов.

Круговорот азота. Основной источник азота — атмосферный воздух, состоящий из него почти на 80 % (по объёму). Однако большинству эукариот он в таком виде недоступен. Связанные формы азота, необходимые для обеспечения жизнедеятельности, образуются двумя путями: первый — это образование оксидов азота во время грозовых разрядов; второй — биогенная фиксация азота (рис. 67).

Второй путь наиболее важен. В такой фиксации участвует несколько групп прокариот: превращающих атмосферный азот в аммиак*, превращающих аммиак в нитриты и превращающих нитриты в нитраты. В виде ионов аммония и нитрат-ионов азот может использоваться растениями. Одни азотфиксирующие организмы обитают непосредственно в почве, другие, в первую очередь так называемые клубеньковые бактерии, являются симбионтами покрытосеменных растений из семейства бобовых. Но их эффективность не очень велика. Скорость фиксации азота оценивается в 25—75 кг/га в год. Гораздо заметнее азотфикса-

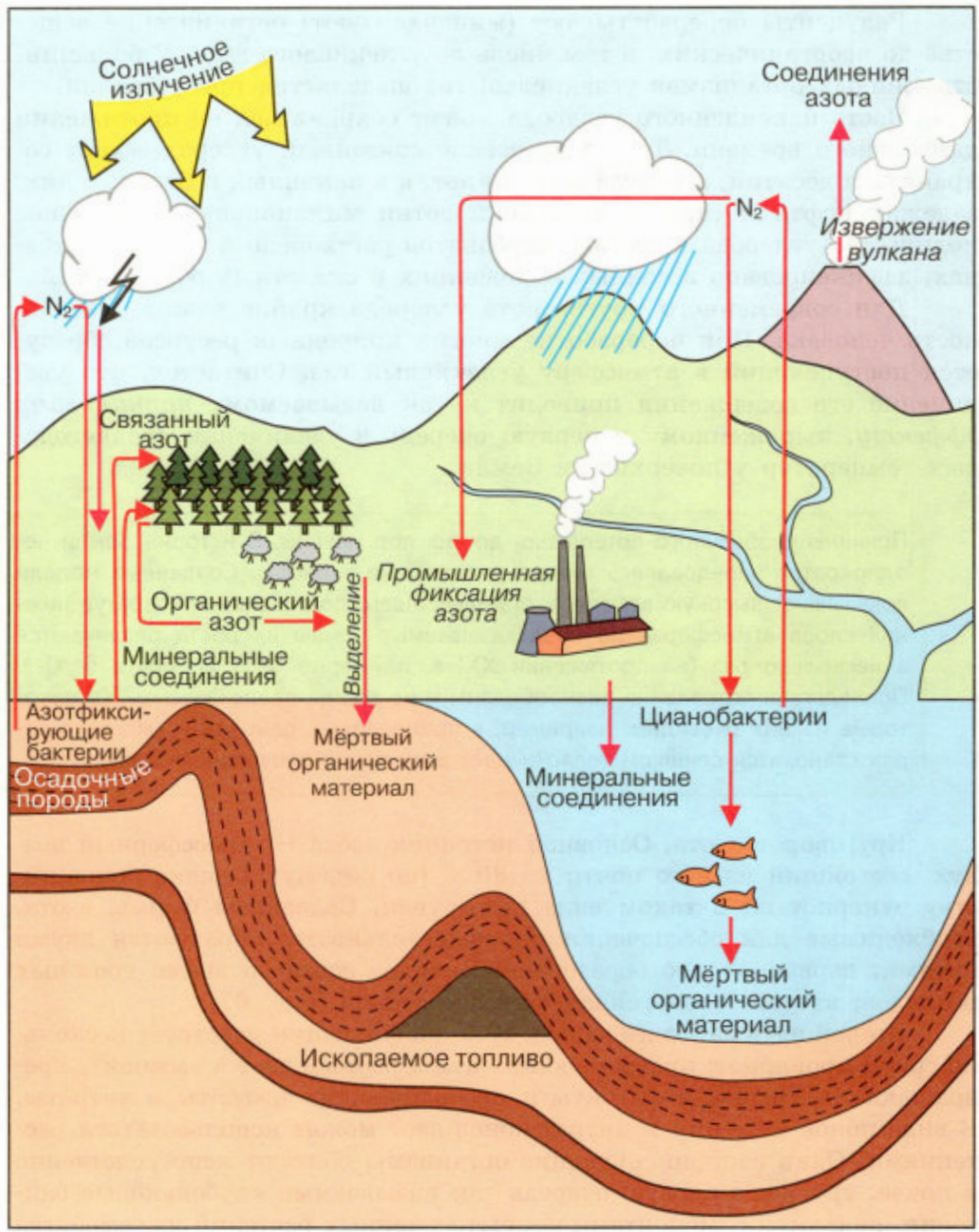


Рис. 67. Круговорот азота в биосфере

торы, особенно из числа цианобактерий, в некоторых водоёмах суши, а также в мелководных районах морей и океанов: скорость фиксации азота в коралловых рифах может превышать 600 кг/га в год.

Вместе с тем наземные растения тратят на создание первичной продукции очень много азота — десятки и сотни килограммов на гектар в год (например, в южной тайге Западной Сибири — около 70, а в степях и экваториальных лесах — более 200). На суше активность азотфиксаторов эти потребности полностью не покрывает. Растения также запасают значительную часть этого элемента: в лесных экосистемах — сотни и даже тысячи килограммов на гектар в год.

Откуда же берётся недостающий азот? Как правило, соединения азота не покидают пределов местных экосистем: они накапливаются в почве, попадая туда при разложении тел погибших организмов и отходов их жизнедеятельности. В общей сложности это сотни, тысячи и даже десятки тысяч килограммов. Это и есть тот резерв соединений азота, который используют растения. Сходная ситуация наблюдается и в водных экосистемах, где азот находится в основном в виде растворённых нитратов.

Конечно, благодаря некоторым группам бактерий часть азота в виде N_2 возвращается в атмосферу; кроме того, ионы, содержащие атомы азота (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^-), выносятся со стоком в реки, озёра и моря. В результате в водоёмах, особенно океанах и морях, идёт формирование азотсодержащих минералов, например селитр.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Изобразите биогеохимический круговорот азота в виде цепочки превращений.

Круговорот воды. Пары воды в большом количестве содержатся в нижнем слое атмосферы, причём их концентрация крайне изменчива. Часть осадков (иногда до четверти) перехватывается растениями и либо поглощается, либо перераспределяется в виде капель. Своеобразными накопителями как воды, так и растворённых в ней химических соединений выступают водоёмы. В той или иной степени влагу накапливают почвы. Многие растения используют эту влагу для обеспечения своей жизнедеятельности. Значительная её часть в итоге испаряется. Так, в лесных биотопах испаряется до 50 000 л в день с гектара.

Биогеохимические круговороты других элементов, например таких значимых для живых существ, как фосфор, калий, кальций, натрий и др., носят ярко выраженный локальный характер. Их миграция тесно связана с водой. В составе разных соединений они выводятся из оборота, главным образом в осадочные горные породы.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Приведите примеры осадочных горных пород, содержащих фосфор. Напишите формулы соединений фосфора, входящих в состав этих руд.

Очень важно, что круговороты многих элементов сопряжены и в той или иной степени зависят друг от друга. Наиболее яркий пример — кислород, углерод и водород. Так, поступление кислорода в атмосферу связано с разложением воды в ходе фотосинтеза.

Вопросы и упражнения

1. Какие функции выполняют живые организмы в биосфере?
2. Какие биохимические процессы в клетке участвуют в превращениях воды, кислорода и углекислого газа?
3. Что собой представляет биологический круговорот кислорода?
4. Какими путями в природе возможно превращение газообразного азота N_2 в соединения азота?
5. Вспомните, какие условия используются для промышленной фиксации азота (в колоннах синтеза аммиака).

Работа с информацией

6. Используя дополнительные источники информации, подготовьте сообщение о жизни и научных достижениях В. И. Вернадского.
7. Используя дополнительные источники информации, подготовьте сообщение о роли атмосферы (гидросферы, литосферы) в биогеохимическом круговороте (www.ecosystema.ru).

Работа с текстом

8. На основании материала параграфа: а) сформулируйте определение биогеохимического круговорота; б) составьте схемы, отражающие круговороты кислорода и воды.
9. Проследите связи между круговоротами кислорода, углерода и водорода.

К следующему уроку

Что такое сукцессия? (§ 30.)

§ 35 Биосфера и человек

• Законы Коммонера • Концепция устойчивого развития

Со становлением цивилизации роль человека в биосфере существенно изменилась. В настоящее время влияние человечества на биосферу обусловлено тремя взаимосвязанными процессами: возрастани-

ем потребностей каждого конкретного человека, научно-техническим прогрессом и постепенным увеличением числа людей, живущих на Земле. Всё это приводит к неуклонному возрастанию потребляемых ресурсов — минеральных, водных, почвенных, растительных, животного мира и др.

Возрастание потребностей людей и научно-технический прогресс.

Научно-технический прогресс облегчает жизнь: мы с трудом представляем, как можно существовать без электричества, горячей воды, современных транспортных средств, компьютеров и прочих гаджетов. А ведь ещё в середине XX в. полёт на самолёте для большинства людей был экзотикой, персональные компьютеры вошли в нашу жизнь лишь в 1990-е гг., а сотовые телефоны, смартфоны, планшеты — только в начале нашего века. Но у научно-технического прогресса есть и обратная сторона — его достижения, как правило, приводят к увеличению потребления ресурсов (энергетических, минеральных и др.).

Подсчитано, что ежегодные энергетические потребности каждого первобытного человека составляли примерно $2 \cdot 10^4$ кДж. С освоением огня, появлением земледелия и животноводства человек стал использовать около $5 \cdot 10^4$ кДж в год. Сейчас каждый житель планеты Земля потребляет не менее $30 \cdot 10^4$ кДж энергии в сутки! Естественно, для удовлетворения этих потребностей необходимы значительные ресурсы. В основном это либо продукция современных живых организмов (в том числе специально культивируемых, в частности для выработки так называемого биотоплива), либо та же продукция, но произведённая в предыдущие эпохи и зафиксированная в виде биогенных накоплений — угля, нефти, газа. Значительная часть таких ресурсов невозобновима, т. е. они ограничены!

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ

Попытайтесь оценить ваш личный уровень энергопотребления (электроэнергия, тепло, пища, другие источники). О чём говорит эта величина? Как она соотносится со средним энергопотреблением современного жителя Земли? Как вы можете сократить энергопотребление?

Но люди обычно хотят жить «как все» и пользоваться разными достижениями цивилизации. Во многих странах (в первую очередь это Африка южнее Сахары, некоторые регионы юга Азии и Южной Америки) уровень жизни очень низок, но со временем он будет приближаться к уровню жизни в Европе, Северной Америке, Японии... А это потребует всё больших ресурсов. И хотя в последние десятилетия научно-технический прогресс приводит к определённой экономии

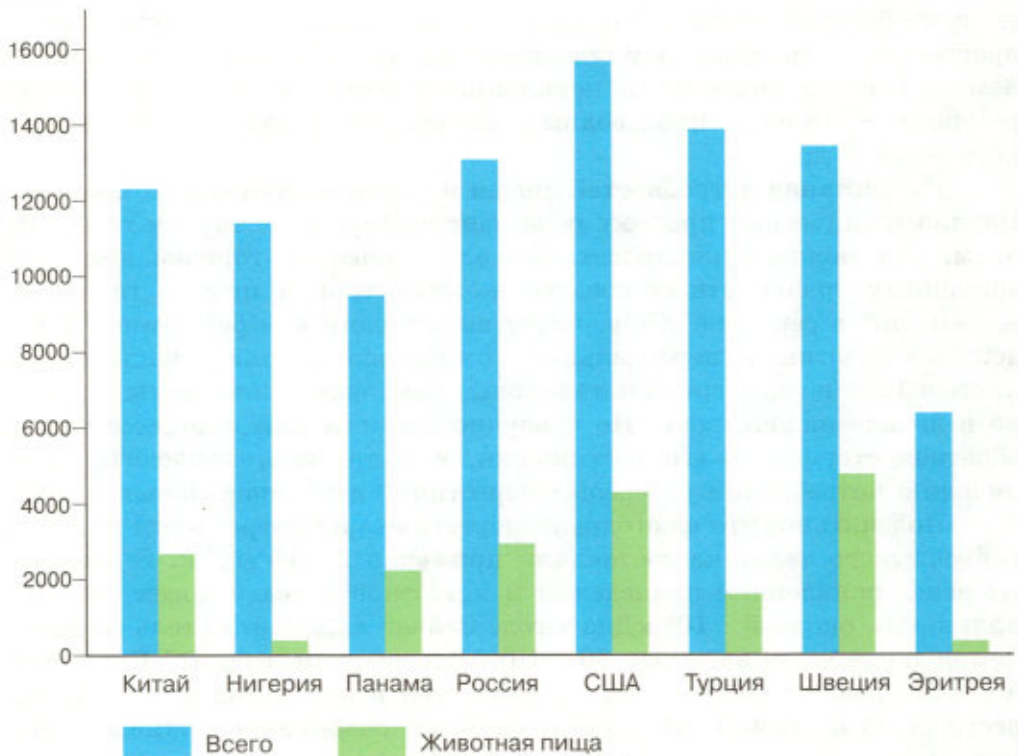


Рис. 68. Энергетическая оценка потребления продуктов питания (в том числе животного происхождения) в некоторых странах в 2003 г. (кДж/человека в сутки)

энергетических и прочих ресурсов, актуальность проблемы в глобальном масштабе сохраняется.

Биосфера и изменения численности человечества. Острота экологических проблем обусловлена и изменением численности человечества. Чем больше людей одновременно обитают на Земле, тем значительнее должны быть ресурсы, используемые для обеспечения их жизни. Если учитывать общую ограниченность ресурсов, очевидно, что существуют некоторые пределы роста и даже существования цивилизации.

На протяжении XIX—XX вв. численность человечества увеличилась в несколько раз. Рубеж в 1 млрд был преодолен примерно в 1804 г., а в 2 млрд — через 100 с небольшим лет (1927). В начале XXI в. на Земле живут свыше 7 млрд человек! Подобная скорость роста определяется резким расхождением между смертностью и рождаемостью. А это во многом следствие научно-технического прогресса, в том числе в области медицины.

В последние десятилетия смертность удерживается на низком уровне, в том числе за счёт увеличения продолжительности жизни. Уровень же рождаемости в среднем высок. В результате современные темпы прироста населения составляют около 80 млн человек в год. Особенно заметен рост во многих странах Африки южнее Сахары, в государствах юга Азии, в меньшей степени — Южной Америки. Различные прогнозы изменения численности человечества предусматривают фазу заметного роста в первой половине XXI в.: часть моделей демонстрирует сохранение темпов увеличения численности, другие обозначают возможность её снижения (примерно до 6 млрд). Есть и модели, согласно которым во второй половине нашего века численность человечества должна стабилизироваться.

Но Земля не способна прокормить и поддерживать слишком большое население. По разным подсчётам, на нашей планете при современном уровне сельскохозяйственного производства могут жить от 10 до 17 млрд человек. Однако эти оценки весьма приблизительны.

Современное мировое сельское хозяйство производит вполне достаточное для человечества количество продуктов питания: в расчёте на одного жителя Земли 11 540 кДж/сут. Средние минимально допустимые потребности оцениваются в 7500 кДж. При этом для сельскохозяйственного производства используется почти 30 % поверхности суши. Но в действительности эта продукция распределяется неравномерно (рис. 68). В результате около 800 млн человек постоянно недодают.

Есть ли выход из этой ситуации? Возможно, есть.

В качестве одного из решений продовольственной проблемы можно рассматривать использование природных биологических ресурсов. Например, использование генофондов и конкретных генов дикорастущих растений в селекции даёт возможность увеличить урожайность сельскохозяйственных культур на 1 % в год за счёт выведения новых более урожайных и менее требовательных к ресурсам сортов. Так, селекционеры пытаются создать новые сорта риса путём внедрения в его геном генов других злаков, что обеспечит более высокую эффективность фотосинтеза и снизит зависимость этой культуры от воды. Для всего мира в денежном выражении это даст экономию примерно в миллиард долларов. Перспективно существенное расширение перечня видов живых существ, используемых в пищу. Сейчас всего за счёт четырёх сельскохозяйственных культур (кукуруза, пшеница, рис, картофель) покрывается 60 % потребностей людей, тогда как употребляться в пищу могут не менее 70 000 видов растений.



Иногда считают, что до сих пор существуют обширные территории, потенциально пригодные для сельскохозяйственного использования. Их площадь оценивается в 1—3,4 млрд га (вся суша около 14,9 млрд га). Однако на самом деле почти все не используемые ныне в земледелии или скотоводстве территории в действительности заняты экосистемами, которые либо просто не пригодны для сельского хозяйства, по крайней мере в его традиционных формах, либо их сохранение важнее для человека по другим причинам. Таковы экосистемы, в пределах которых формируется речной сток или существование которых препятствует эрозионным процессам. Сельскохозяйственное использование таких экосистем приводит к их деградации. Неоднократные попытки освоения обширных пространств сухих степей и прерий с целью выращивания зерновых культур закончились плачевно.

Так, на территории бывшего СССР в период освоения целины (1954—1960) деградировала большая часть степных экосистем. В условиях дефицита влаги распашка обширных степных территорий инициировала мощные эрозионные процессы, в том числе формирование пыльных бурь. Начал снижаться уровень биологического разнообразия, так как сохранялись только очень небольшие целинные участки, на которых могли обитать немногие типично степные виды. Постоянное культивирование пшеницы способствовало истощению почв (за счёт возникновения дефицита азота и фосфора), массовому размножению вредителей урожая — насекомых и грызунов, с которыми нужно было бороться. Уже через 10 лет после освоения целины ситуация во многих районах стала катастрофической, а урожайность резко упала. Уже в самом конце XX в., после распада СССР, многие участки (особенно в сухих степях) просто перестали распахивать и засеивать: это было экономически невыгодным. На таких участках началась восстановительная сукцессия.

Законы Коммонера. В целом воздействие человека на биосферу и местные экосистемы постоянно усиливается. Сейчас это влияние охватывает практически всю биосферу. Человек существенно изменяет строение многих экосистем (изымает или привносит разнообразные компоненты и элементы), воздействует на характер связей между различными биологическими системами, всё активнее вносит изменения в генофонды. Очень лаконично все проблемы, существенные для понимания взаимоотношений человека и природы, охарактеризованы известным американским биологом и общественным деятелем Барри Коммонером.

Законы Коммонера:

- 1) всё связано со всем;
- 2) всё должно куда-то деваться;
- 3) природа «знает» лучше;
- 4) ничто не даётся даром.

В небольшом пояснении нуждается лишь последний из этих законов. Его суть состоит в том, что любое вмешательство человека в природу, даже с лучшими намерениями, в конце концов приводит к негативным последствиям.

Концепция устойчивого развития. Очевидные нарушения биосферы и утрата ею (так же как и местными экосистемами) способности к самовоспроизводству, саморегуляции и самоорганизации подтолкнули человечество к обсуждению и разработке различных путей сохранения природы, в первую очередь экосистем и биологического разнообразия. В результате была сформулирована так называемая концепция устойчивого развития.

Концепция устойчивого развития подразумевает улучшение качества жизни людей при их существовании в устойчиво развивающихся экосистемах — от местных до биосферы.

Эта концепция призвана переориентировать человека на бережное отношение к природе, её разумное использование, совершенствование технологий и выработку более затратных, но безотходных способов производства, на поддержание устойчивости экосистем и сохранение биологического разнообразия. Она во многом соответствует теоретическим представлениям В.И. Вернадского и П. Тейяра де Шардена о перерастании биосферы в *ноосферу* — сферу разума.

Устойчивое развитие должно быть основано на следующих принципах, часть из которых непосредственно связана с биологией и экологией:

- 1) уважение и забота обо всех живых существах Земли;
- 2) сохранение жизнеспособности биосферы и её разнообразия;
- 3) замедление процесса истощения невозобновимых ресурсов;
- 4) существование в пределах реальных возможностей биосферы и местных экосистем.

Остальные принципы связаны с необходимостью политических и экономических изменений:



- 5) изменение этических норм и поведения людей;
- 6) использование возможностей местного населения по поддержанию окружающей их природной среды;
- 7) создание национальных программ для интеграции развития и охраны природы;
- 8) объединение усилий на мировом уровне.

Практическая работа 3

Сравнительная характеристика природных и нарушенных экосистем

1. Определите, какой биом является типичным для вашего региона и какие варианты нарушенных экосистем преобладают (поля однолетних культур, поля многолетних культур, пастбища, сады, лесопарки, лесопосадки и т. п.).

2. Выберите два-три варианта нарушенных экосистем вашего региона, составьте в тетради таблицу и заполните её.

Характеристика	Типичный биом	Нарушенная экосистема 1	Нарушенная экосистема 2
Основные продуценты (доминирующие виды)			
Основные консументы первого порядка (доминирующие виды)			
Основные консументы второго порядка (доминирующие виды)			
Число ярусов			
Какая продукция изымается человеком			
Как часто продукция изымается человеком			

3. Сравните разнообразие доминантов и их представленность в разных звеньях трофических сетей.

4. О чём говорят различия в разнообразии доминантов в разных экосистемах (естественной и нарушенных)? К чему приводит изъятие продукции человеком? Как можно компенсировать эти потери?

*Вопросы
и упражнения*

1. Как можно охарактеризовать исторические изменения роли человека в биосфере?
2. Какие экологические факторы влияют на необходимое для конкретного человека количество энергии, поступающей с пищей, и на соотношение продуктов разного происхождения?
3. Какие виды растений и животных вашей местности можно ввести в культуру? Почему?
4. Обоснуйте законы Коммонера известными вам примерами.
5. На каких принципах основана концепция устойчивого развития?
6. Предложите модель организации жизни на Земле в эпоху ноосферы (где располагать города, как организовывать промышленное производство и производство продуктов питания и т. д.).
7. Представьте себе природную (например, падение на Землю крупного астероида) или антропогенную катастрофу (например, взрыв мощного ядерного заряда). Какими могут быть последствия для биосферы в первом и во втором случае?

*Работа
с текстом*

8. Прочитайте материал параграфа и сформулируйте определение понятия «ноосфера».
9. Прочитайте заключение к данной главе. Выделите главную мысль и выразите её в одном предложении.

*Тестовые
задания*

1. Верхняя граница биосферы (по Вернадскому) располагается
 - 1) в гидросфере
 - 2) в ионосфере
 - 3) в тропосфере
 - 4) в стратосфере
2. Ярко выраженный локальный характер имеет биогеохимический круговорот
 - 1) азота
 - 2) кислорода
 - 3) углерода
 - 4) аргона
3. Следствием глобального потепления является
 - 1) снижение уровня Океана
 - 2) повышение границы постоянного снегового покрова в горах
 - 3) смещение на юг северных границ ареалов в Северном полушарии
 - 4) увеличение нефтедобычи
4. Расположите основные типы экосистем по запасам биомассы — от больших к меньшим.
 - 1) лесные
 - 2) аридные
 - 3) травянистые
 - 4) открытого океана
 - 5) техногенные

5. Установите соответствие между типом биома и увлажнённой.

БИОМЫ

- А. лесные
- Б. приполярных районов
- В. травянистые
- Г. аридные
- Д. открытого океана

УВЛАЖНЁННОСТЬ

- 1) дефицит влаги
- 2) значительный или небольшой избыток влаги

6. Установите соответствие между химическими элементами и основными средами их миграции.

ЭЛЕМЕНТ

- А. азот
- Б. углерод
- В. железо
- Г. фосфор
- Д. кальций
- Е. кислород
- Ж. сера

СРЕДА МИГРАЦИИ

- 1) водная среда (водные мигранты)
- 2) воздушная среда (воздушные мигранты)

К следующему уроку

Что такое биологическое разнообразие? (Введение к главе 6.) Что называют видом? популяцией? Что такое генофонд? (§ 5.) Что такое экосистема? (§ 27.)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биосфера — это не только огромная и очень сложно устроенная система, но и система, которую нам не с чем сравнивать. У неё нет известных нам аналогов. Конечно, есть какая-то общность в устройстве любой местной экосистемы и биосферы в целом. Однако подобное сходство может быть прослежено только очень схематично (наличие нескольких блоков и потоков энергии и вещества, их связывающих). Это означает, что эксперименты (а по сути, любое воздействие со стороны человека можно считать таковым) над биосферой очень опасны. Мы не можем проверить их возможные последствия, а поскольку элементы подобной системы и связи между ними крайне сложны, разнообразны и чрезвычайно изменчивы, то более или менее полную картину, очевидно, удастся понять только после выхода экологии на новый уровень развития, т. е. в будущем. Вместе с тем, несомненно, идеология устойчивого развития способствует решению части проблем, связанных с деятельностью человека, и может оказать влияние на развитие биосферы в ближайшие десятилетия.

ГЛАВА 7 **БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОХРАНЫ ПРИРОДЫ**

Устойчивость экосистем — от местных до биосферы, а также популяций — в первую очередь обеспечивается биологическим разнообразием: генетическим, фенотипическим, таксономическим. Конвенция по биологическому разнообразию, принятая в 1992 г. в Найроби (Кения), определяет биологическое разнообразие как варибельность живых существ, заселяющих все среды обитания, и экологических комплексов, которые они составляют. Почему такому многообразию уделяется особое внимание? Посмотрите на любую трофическую сеть (см. § 29): очевидно, что экосистема будет более устойчивой, если на каждом трофическом уровне будет представлен не один вид, а несколько. А высокий уровень генетического разнообразия — залог длительного существования популяции. Для сохранения и поддержания биоразнообразия мы можем использовать разные подходы, во многом дополняющие друг друга: выделение охраняемых участков, охрана отдельных видов живых существ и экосистем, их всестороннее исследование, а также использование различных методов сохранения видов и генофонда как в природе, так и в культуре и даже в лабораторных условиях.

§ 36 *Охрана видов и популяций*

• Красные книги • Реинтродукция

Разнообразие видов и популяций — это до конца не познанный источник для введения новых форм в культуру, использования в селекционном процессе и получения новых важных соединений, в том числе лекарственных.

Считается, что науке пока известно не более четверти всех видов, обитающих ныне на нашей планете. Но даже для описанных видов мы в большинстве случаев не знаем, в каком состоянии находятся популяции, и не можем оценить вероятность их выживания и вымирания. Вместе с тем есть хорошо изученные группы живых организмов — в основном это достаточно крупные и заметные формы (деревья, многие млекопитающие, дневные бабочки, некоторые жуки), среди которых

явно есть виды, либо уже исчезнувшие, либо находящиеся под угрозой вымирания.

Красные книги и списки. Виды, нуждающиеся в охране, вносят в особые перечни. Их часто называют *Красными книгами*, потому что в первом подобном официальном международном издании виды, которым угрожала опасность, были помещены на красных листах. Понятно, что в подобные перечни попадают виды с разным статусом, начиная от полностью исчезнувших и кончая видами, которые будут нуждаться в охране в ближайшие десятилетия. Такие перечни создаются и на международном уровне, и для отдельных стран, и даже для отдельных районов. В России внесение вида в Красную книгу означает введение полного запрета на его изъятие из природы.

В международный Красный список, составлением которого занимается специальная Комиссия по редким видам Международного союза охраны природы, внесены такие млекопитающие, как снежный барс (ирбис), амурский тигр (рис. 69, А), большинство крупных видов китов, птицы красноногий ибис и стерх (рис. 69, Б), из насекомых — бабочка аполлон.

Красная книга России была полностью обновлена в начале XXI в. В России среди других видов строгой охране подлежат: русская выхухоль, уссурийский леопард (млекопитающие); сухонос, рыбный филин (птицы); реликтовый усач (рис. 69, В), серецин монтела (насекомые) и др. Довольно велик и список «краснокнижных» растений, среди них кирказон маньчжурский, лотос, многие орхидеи, в том числе башмачки (рис. 70).



Рис. 69. Редкие животные: А — амурский тигр; Б — стерх; В — реликтовый усач



Рис. 70. Редкие растения: А — кирказон маньжурский; Б — лотос;
В — башмачок крупноцветковый

В 1994 г. Международный союз охраны природы предложил новый подход к классификации видов и популяций для составления международных Красных списков. Он ориентирован в первую очередь не на субъективные оценки, а на объективные критерии, преимущественно популяционные и эколого-географические (число и численность локальных популяций, площадь, занимаемая отдельными популяциями, оценка вероятности вымирания популяций и т. п.).

Возможные причины вымирания видов и популяций. Непосредственная причина вымирания — это длительное превышение смертности над рождаемостью. В современных условиях в большинстве случаев к такому положению приводит деятельность человека.

Считается, что скорость вымирания видов в современную эпоху выше естественной в 1000—10 000 раз. Всего за последние 400 лет в результате воздействия человека (в том числе непрямого) исчезло не менее 600 видов животных и почти 400 видов растений.

Отсутствие каких-либо ограничений на отлов, отстрел и сбор приводит к резкому сокращению численности многих промысловых видов, например рыб. Деятельность человека может привести и к существенному изменению популяционной структуры, например к изъятию размножающихся или молодых особей.

Один из наиболее ярких примеров сознательного истребления вида — уничтожение человеком странствующего голубя. Численность этой птицы в Северной Америке ещё в начале XIX в. была просто колоссальной, местные жители считали голубя вредителем и активно его истребляли. В результате к концу XIX в. в природе попадались лишь отдельные экземпляры, а последний странствующий голубь погиб в зоопарке в 1914 г.



Исчезновение того или иного вида может быть связано с уничтожением или изменением определённого типа экосистем. Характерна судьба обезьян, большая часть которых живёт в экваториальных и влажных тропических лесах: в международный Красный список внесено больше половины известных видов, в том числе все человекообразные приматы. Иногда человек завозит более сильных конкурентов, быстрое распространение и нарастание численности которых приводит к исчезновению местных форм: так, американская норка в России почти повсеместно вытеснила европейскую.

Сохранение генетического разнообразия и реинтродукция. Известны случаи выживания видов благодаря разведению в неволе. Так, некоторые виды копытных (олень милу, или Давида, антилопа аравийский орикс) сохранились только в зоопарках. Общее число особей каждого из этих видов не превышает нескольких сотен голов.

Семена растений можно длительное время сохранять в специальных коллекциях — банках генофонда. Уникальная коллекция такого типа (как культурных, так и близких к ним дикорастущих растений) была собрана Н. И. Вавиловым (см. с. 210) и его учениками во Всероссийском институте растениеводства в Петербурге. В последнее время предпринимаются попытки создать подобные коллекции и для животных. Однако половые продукты животных сохранить труднее. Их приходится подвергать глубокому замораживанию.

Восстановить численность вида можно также *реинтродукцией*: особей вида поселяют в те экосистемы, где они ранее обитали, но потом по тем или иным причинам исчезли. После Второй мировой войны этим способом были частично восстановлены численность и ареал европейского зубра в некоторых европейских заповедниках, в частности в знаменитой Беловежской Пуще. Упомянутый аравийский орикс очень интересный пример успешного претворения в жизнь международного проекта восстановления популяций в природе. Начиная с 1980-х гг. группы его особей выпускали в пустыни Аравийского полуострова. Сейчас состояние популяций орикса в этом районе оценивается оптимистично.

АНАЛИЗИРУЕМ СИТУАЦИЮ



Предположим, что в одном из зоопарков удалось сохранить несколько пар странствующих голубей. Как вы думаете, с какими последствиями столкнулись бы жители США при реинтродукции этого вида?

Вопросы
и упражнения

1. Какими способами можно охранять отдельные виды и популяции?

2. Почему охрана подавляющего большинства видов поодиночке невозможна?

3. Предложите методы сохранения генофонда какого-то редкого вида.

Работа
с информацией

4. Проанализируйте Красную книгу своего региона. Сколько видов она включает? Какие виды, входящие в Красную книгу РФ, в ней есть? Насколько обосновано включение в региональную Красную книгу тех или иных видов животных и растений с точки зрения популяционной экологии?

(<http://www.redbookrf.ru/> и местные источники информации.)

К следующему
уроку


Что такое биом? (§ 33.)

§ 37 Охрана экосистем

- Особо охраняемые природные территории • Заповедники
- Национальные парки • Биосферные резерваты • Инсуляризация

Охрана исчезающих видов и популяций — один из традиционных биологических подходов к охране природы. Вместе с тем понятно, что каждый вид, даже крайне редкий, как-то взаимодействует с другими живыми организмами и на него влияют разные абиотические факторы. Именно поэтому важна охрана экосистем. Традиционный и очевидный способ их сохранения и поддержания — выделение участков (территорий и акваторий) с различным природоохранным режимом. Подобные участки называют *особо охраняемыми природными территориями (ООПТ)*.

Некоторые из таких участков охранялись на протяжении столетий. Например, со Средних веков в Европе существовали многочисленные заповедные леса, где допускалась лишь ограниченная охота феодалов и их гостей. Большинство ООПТ создано в XX в., когда вмешательство человека в природу во многих районах Земли стало просто катастрофическим и необходимость выделения участков, на которых так или иначе сохраняются экосистемы, стала очевидной.



Основные типы ООПТ различаются по природоохранному режиму. При этом в разных странах используются неодинаковые подходы. В России выделяют следующие основные типы ООПТ: заповедники, национальные парки, заказники и памятники природы. В *заповедниках* ограничения деятельности человека наиболее жёсткие. В границах заповедника сохраняются ненарушенные или слабо нарушенные экосистемы и запрещена любая хозяйственная деятельность. Сейчас в России более 100 заповедников. Их общая площадь превышает 33,5 млн га. Часть наших заповедников включена в число *биосферных резерватов*, обладающих международным статусом. Каждый из биомов Земли должен быть представлен, как минимум, в одном биосферном резервате. В России подобных охраняемых территорий около 40. К их числу принадлежат Лапландский, Саяно-Шушенский и Сихотэ-Алинский заповедники, а также некоторые национальные парки. Биосферные резерваты всегда включают участки, в пределах которых местное население ведёт традиционное хозяйство: например, занимается отгонным скотоводством или подсечным земледелием.

В *национальных парках* обычно разрешён туризм. Для этого отводят специальные участки и размечают тропы. Отдельные участки подобных парков могут строго охраняться. Очень часто в национальных парках сохраняется разреженное местное население, которое ведёт хозяйство традиционными способами. *Заказники* предназначены для охраны какой-то группы биологических объектов, например водоплавающих птиц. *Памятники природы* учреждаются местными властями. Их площадь невелика. Часто эти участки важны для функционирования местных экосистем либо для сохранения популяций разных видов.

Любые ООПТ расположены на поверхности Земли неравномерно. Самые большие созданы в слабозаселённых районах или охватывают части океана, а для стран и регионов, где плотность населения велика, площадь таких участков обычно мала. Вместе с тем сейчас во многих странах охраняемые территории занимают 10 и более процентов от всей площади страны. В первую очередь это относится к развивающимся странам Африки, Центральной и Южной Америки, а также к США и Канаде.

В России и других странах СНГ площадь охраняемых территорий далеко не достаточна, а самые крупные из заповедников расположены в малонаселённых районах.

Инсуляризация и сохранение экосистем. Каждый охраняемый участок ограничен по площади и часто является своеобразным островом в море преобразованных человеком экосистем. В пределах ООПТ заведомо ниже и генетическое разнообразие, и видовое богатство, при

этом для крупных живых организмов часто в результате близкородственного скрещивания увеличивается гомозиготизация, результатом которой может быть вымирание популяции. По расчётам, средний заповедник (около 4000 км²) через полвека должен потерять 11 % видов крупных млекопитающих, а через 500 лет — почти половину (44 %). Это проявление эффекта *инсуляризации* (от лат. *insula* — остров). Наиболее известный пример инсуляризации — остров Барро-Колорадо, образовавшийся в 1914 г. при затоплении Панамского канала и уже в 1923 г. получивший статус заповедного. За 75 лет из 209 ранее гнездившихся здесь видов птиц исчезло почти 100, причём утрата 50—60 из них связана именно с инсуляризацией. Хотя в самом конце XX в. исследователи обнаружили на острове несколько ранее не отмеченных видов, а кроме того, нашли некоторых птиц, считавшихся исчезнувшими, общая тенденция не изменилась (рис. 71).

Любая охраняемая территория или экосистема не может существовать без соседей. Нередко основные особенности экосистемы

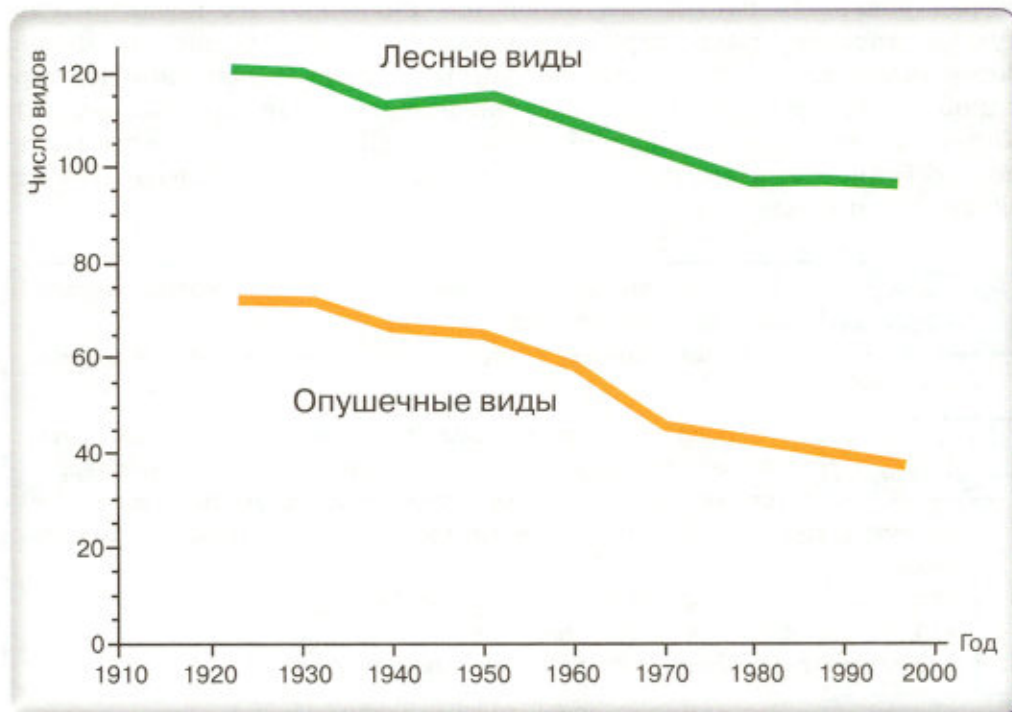
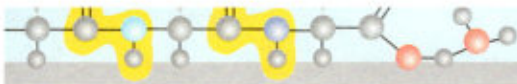


Рис. 71. Изменение видового богатства птиц на острове Барро-Колорадо



определяются потоками вещества и энергии из соседних экосистем. Именно поэтому при создании ООПТ необходимо учитывать, какие экосистемы их окружают. Другая важная черта всех экосистем — их динамичность. Невозможно без вмешательства человека законсервировать экосистему на какой-то одной стадии развития, даже климаксовой. Развитие будет обязательно продолжаться, поэтому необходимо появление видов, определяющих характер экосистемы на той или иной стадии её развития. Особенно это относится к видам, поселяющимся на нарушенных участках, так называемым *видам-пионерам*. Именно их деятельность закладывает основу будущего восстановления экосистемы. Всё это означает, что охраняемая территория должна включать в себя достаточно большой набор различных экосистем, находящихся на разных сукцессионных стадиях.

Сейчас, когда значительная часть наземных экосистем либо преобразована, либо заменена на созданные и поддерживаемые человеком, особую важность приобретают *технологии восстановления естественных экосистем*. Так, разработанные технологии восстановления деградированных пустынных экосистем включают их предварительную подготовку, например закрепление песков с помощью щитов. Затем высевают специально подобранные семена (в основном кустарников и полукустарников) и высаживают уже подрощенные сеянцы. Конечно, любое восстановление занимает какое-то время, определяемое особенностями местных сукцессий (например, для лесов это десятилетия и столетия).

Вопросы и упражнения

природы?

Работа с информацией

режиму. Оцените необходимость их выделения и достаточность охранного режима.

(http://ru.wikipedia.org/wiki/Список_заповедников_России,

<http://zapovednik.cwx.ru/zapov-rus.html>,

<http://www.nationalparks.ru/>, местные интернет-ресурсы).

К следующему уроку

1. Какие категории охраняемых территорий России вы знаете? Чем они различаются?

2. С кем должны сотрудничать биологи в области охраны

3*. Используя дополнительные источники информации, подготовьте сообщения об особо охраняемых природных территориях вашего региона. Сравните их по природоохранному

режиму. Оцените необходимость их выделения и достаточность охранного режима.

Что называют зоной толерантности? (§ 26.)

• Биологический мониторинг • Биоиндикация


Биологический мониторинг. Знание биологических особенностей видов и закономерностей функционирования экосистем позволяет оценить состояние и возможные пути будущих изменений как отдельных экосистем, так и всей биосферы.

Систему слежения за состоянием экосистем и популяций называют **биологическим мониторингом** (от лат. *monitor* — тот, кто напоминает, предупреждает).

Основные функции мониторинга — контролировать качество атмосферного воздуха, воды, почвы и других компонентов биосферы, определять основные источники загрязнения и т. п.


Биологический мониторинг может осуществляться на разных уровнях. Одним из них является глобальный, охватывающий всю Землю и все типы экосистем. В рамках Программы ООН по окружающей среде существует Глобальная система мониторинга окружающей среды, объединяющая различные данные, характеризующие состояние биосферы. Есть национальные и региональные системы биологического мониторинга, собирающие данные для какого-то конкретного участка земной поверхности. Современные методы анализа информации позволяют оценить состояние экосистем и характер изменения загрязнённости в различных районах.

Мониторинг осуществляют с помощью различных методик. Сейчас очень широкое применение находит *дистанционное зондирование Земли* с использованием спутниковых съёмок. На хорошем снимке (т. е. снятом с высоким разрешением и в разных частях спектра) можно не только увидеть небольшие участки с различным почвенно-растительным покровом, но и определить их состояние. Если же у нас есть данные наземных наблюдений, то можно дать подробную расшифровку снимка, т. е. выяснить точное соответствие того, что видно на снимке, тому, что есть на земной поверхности. Такой подход позволяет создавать компьютерные базы данных и цифровые карты. А их анализ даёт возможность быстрого выявления вероятных изменений экосистем на обширных пространствах.



Изучение космических снимков часто позволяет быстро и без больших проблем выявить случаи неправильного использования того или иного участка, например незаконную застройку, начинающиеся лесные или степные пожары и т. п.

Биоиндикация. Многие физические и химические методы, используемые для осуществления биологического мониторинга, достаточно трудоёмки. Но если просто наблюдать за какими-либо видами живых существ и состоянием некоторых экосистем и входящих в них сообществ, можно установить, как меняется окружающая их среда, и даже прогнозировать эти изменения.



Виды или сообщества, по наличию или по состоянию которых судят о естественных и антропогенных изменениях в среде, называют **биоиндикаторами**.

Например, наличие в воде бактерии кишечной палочки свидетельствует о загрязнении водоёма, исчезновение лишайников — о загрязнении воздуха и т. д.

Основой биоиндикации является то, что каждый вид имеет определённые пределы существования — зону толерантности (см. § 26). Для многих живых организмов зона толерантности очень узка — они способны существовать в пределах очень небольших колебаний какого-либо фактора, например солёности, уровня кислорода и т. д. Именно такие организмы наиболее удобны для биоиндикации.

Среди методов биоиндикации есть инструментальные, когда отобранные образцы приходится анализировать теми или иными физическими либо химическими методами, и есть визуальные, когда воздействие определяется по изменению морфологических, рисуночно-окрасочных и других явных признаков объекта-индикатора.

Биоиндикация может быть использована, во-первых, для оценки характера загрязнения воздуха. Например, некрозы (омертвление клеток и тканей) у некоторых сортов гладиолусов и петрушки свидетельствуют о повышенной концентрации в воздухе фтористого водорода, межжилковые хлорозы (бледная окраска листьев между жилками) и

некрозы у люцерны и большого подорожника — о присутствии диоксида серы. Деформация хлоропластов у фасоли и салата указывает на присутствие хлора, отмирание цветочных почек у петунии и закручивание листьев у салата — этилена.

ТРЕНИРУЕМСЯ

Напишите химические формулы перечисленных газов — загрязнителей воздуха.

Возможно широкое использование биоиндикации и для оценки загрязнения почвы. В этом случае особенно ценны виды, реагирующие на небольшие изменения химического и механического состава почвы, например на засоление или вытаптывание. Так, на лугах появление пырея обыкновенного служит показателем разрушения дернины. Появление на распаханых участках хвощей свидетельствует о повышенной увлажнённости и кислотности почв.

На популяционном уровне тоже можно выявить индикационные признаки. Например, для ряда видов хорошо известна связь между определённым фенотипом и состоянием окружающей среды. Так, возрастание доли тёмных (часто чёрных) особей у ряда видов жуков свидетельствует о повышении загрязнения местности.

Нередко чувствительным индикатором является и соотношение в сообществе видов и жизненных форм. Господство видов с очень широкими зонами толерантности или видов, связанных с ранними стадиями сукцессий, часто свидетельствует о значительных нарушениях в экосистеме. Так, высокая численность широко распространённого саранчового — изменчивого конька — свидетельствует о нарушении луговых экосистем. Этот вид питается различными злаками и обычен на лугах и в степях, но держится в основном на поверхности почвы или около неё, причём на освещённых участках. Соответственно, его обилие на лугу свидетельствует о том, что исходный растительный покров, обычно сомкнутый, оказался разреженным, например в результате выпаса.



Рис. 72. Некроз (коричневатые и серебристые пятна) листьев табака сорта Bel W3. Слева — развитые листья, справа — молодые листья

Сейчас есть специально выведенные для биоиндикации формы живых существ. Так, сорт табака Bel W3 очень восприимчив к содержанию озона. Даже при слабом его воздействии по всему листу образуются густые некротические серебристые и коричневатые пятна (рис. 72).

Практическая работа 4

Определение качества воды водоёма

Оборудование. Определитель или атлас водных беспозвоночных животных (книга либо интернет-источник).

1. Ознакомьтесь с ходом работы и сформулируйте её цель.
2. В водоёме, выбранном для исследования, отметьте наличие живых организмов, представленных в таблице (этот метод не требует определения живых организмов с точностью до вида).

Обитатели чистых вод	Обитатели водоёмов средней загрязнённости	Обитатели загрязнённых водоёмов
Личинки веснянок Личинки подёнок Личинки ручейников Личинки вислокрылок Двустворчатые моллюски	Бокоплав Речной рак Личинки стрекоз Личинки комаров-долгоножек Моллюски-катушки Моллюски-живородки	Личинки комаров-звонцов Пиявки Водяной ослик Прудовики Личинки мошек Малоцетинковые черви

3. Число обнаруженных групп организмов из первой колонки таблицы умножьте на 3, число найденных групп живых организмов из второй колонки — на 2, а число групп организмов из третьей колонки — на 1. Сложите все получившиеся цифры — получится число, характеризующее степень загрязнённости водоёма.

4. Определите загрязнённость выбранного водоёма. Если полученное число больше 22, водоём можно отнести к 1-му классу качества (очень чистый водоём). Если это число находится в интервале от 17 до 22, водоём относят ко 2-му классу качества (чистый водоём), в интервале от 11 до 18 баллов — к 3-му классу качества (умеренно загрязнённый водоём). Если полученное число меньше 11, водоём оценивают как грязный (4—7-й классы качества).

*Вопросы
и упражнения*

1. Используя материалы учебника, разработайте схему биологического мониторинга на местном, региональном и глобальном уровнях: какие параметры, где, какими способами и как часто нужно отслеживать?
2. Какие растения и каких животных, обитающих в вашей местности, можно использовать для биоиндикации?
3. Площадь ООПТ федерального уровня в Российской Федерации составляет чуть больше 3 % от общей площади страны, причём её основная часть (примерно $\frac{3}{4}$) располагается в Дальневосточном и Сибирском федеральном округах. Достаточно ли эта территория для решения задач сохранения экосистем? Является ли такое распределение заповедников в пределах страны оптимальным? Обоснуйте свою точку зрения.
4. Представьте себе большой по площади участок вырубленного леса. Опишите последовательность действий человека по восстановлению естественной экосистемы.

*Работа
с информацией*

5. Просмотрите в оглавлении содержание данной главы и кратко сформулируйте вывод по изученному материалу.
6. Прочитайте заключение к данной главе. Выделите главную мысль и выразите её в одном предложении.


*Работа
с текстом*

7. Оформите сведения о биоиндикации, приведённые в параграфе, в виде таблицы или схемы.

*Тестовые
задания*

1. В Красную книгу Российской Федерации из числа крупных кошачьих **не включён**
 - 1) амурский тигр
 - 2) леопард
 - 3) гепард
 - 4) снежный барс (ирбис)
2. Любая хозяйственная деятельность запрещена
 - 1) в памятнике природы
 - 2) в национальном парке
 - 3) в заказнике
 - 4) в заповеднике
3. Установите соответствие между видом и его современным статусом.

СТАТУС	ВИД
1) вымерший вид	А. русская вяхухоль
2) строго охраняемый вид	Б. амурский тигр
	В. снежный барс
	Г. стерх
	Д. стеллерова корова
	Е. шерстистый носорог
	Ж. орикс
	З. странствующий голубь

- 
4. Для биоиндикации наиболее удобны
 - 1) виды с узкой зоной толерантности
 - 2) виды с широкой зоной толерантности
 5. Укажите виды деятельности человека, разрешённые в заповедниках.
 - 1) научные исследования
 - 2) сохранение редких видов
 - 3) традиционное земледелие
 - 4) экологический мониторинг
 - 5) кочевое скотоводство
 - 6) охота
 - 7) сохранение природных экосистем

К заключительному уроку

Работая в группах, подготовьте сообщения о растениях, являющихся биоиндикаторами разных нарушений (нарушения школьной среды, транспортного и промышленного загрязнений и др.). Проведите в классе конференцию на эту тему.



ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Охрана природы в целом является прикладной областью экологии. Для биологов особенно важны её направления, ориентированные на сохранение биологического разнообразия на всех уровнях организации — от генетического до экосистемного. В условиях господства экономических идей, в значительной степени связанных с получением прибыли, в некоторых случаях знание такого разнообразия может быть аргументом для финансирования проектов, связанных с поиском новых пищевых ресурсов и лекарственных субстанций. Есть и другой очень важный аспект — использование живых существ для оценки изменений различных экосистем — от местных до биосферы в целом. Такой подход часто прост, сравнительно дешёв и более эффективен по сравнению с инструментальными методами. В целом достижения классической и современной биологии крайне важны для развития охраны природы — от сохранения отдельных популяций до обеспечения устойчивого развития всей биосферы.

Примерные разработки проектов

I. Природные сукцессии и их антропогенные нарушения

Предметы: биология, география, история, литература.

1. По доступным историческим источникам и литературным произведениям, картам растительности выясните, какие естественные экосистемы были свойственны вашей местности до освоения её человеком.

2. Определите, как и когда человек преобразовывал местные экосистемы.

3. Опишите, какие экосистемы сейчас присутствуют в вашем районе.

4. Установите характер сукцессий в природных и нарушенных экосистемах и определите, как человек их нарушает.

Итог: презентация о природных и нарушенных экосистемах вашей местности, сукцессионных процессах и их нарушениях.

II. Разработка проекта памятника природы

Предметы: биология, география, история, литература.

1. Выясните, что должен представлять собой памятник природы как особо охраняемая природная территория с точки зрения законодательства и какие подходы применяют для выделения памятников природы.

2. По доступным историческим источникам и литературным произведениям, картам растительности выясните, какие естественные экосистемы были свойственны вашей местности до освоения её человеком.

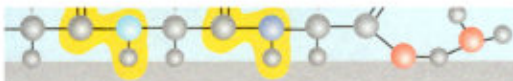
3. Выявите, какие участки с природными экосистемами сейчас присутствуют в вашем районе.

4. Определите, какие из них интересны для выделения как памятники природы, и выберите один из них, с которым и будете работать на следующей стадии проекта.

5. По доступным источникам и своим наблюдениям оцените разнообразие основных групп растений и животных. Определите, есть ли среди них охраняемые виды.

6. Наметьте границы будущего памятника природы и создайте его крупномасштабный план.

Итог: проект создания памятника природы и его представление в соответствующий орган управления региона.



Выдающиеся учёные-биологи



КАРЛ ЛИННЕЙ (1707—1778) — шведский натуралист, врач. Основоположник принципов и методов систематики органического мира. Основатель и первый президент Шведской академии наук. Почётный член Санкт-Петербургской академии наук.



ГРЕГОР МЕНДЕЛЬ (1822—1884) — выдающийся чешский учёный. Основоположник генетики. Впервые обнаружил существование наследственных факторов, впоследствии названных генами.



ВЛАДИМИР ИВАНОВИЧ ВЕРНАДСКИЙ (1863—1945) — отечественный естествоиспытатель, философ, минералог, основоположник биогеохимии и учения о биосфере.



ТОМАС ХАНТ МОРГАН (1866—1945) — американский эмбриолог, генетик. Впервые начал исследования на плодовой мушке — дрозофиле. Морган и его школа создали в итоге этих опытов хромосомную теорию наследственности. Лауреат Нобелевской премии 1933 г.



АРТУР ДЖОРДЖ ТЕНСЛИ (1871—1955) — британский ботаник. Один из основоположников современной экологии, создатель концепции экосистемы. Идеи Тенсли во многом предопределили развитие природоохранной биологии.



НИКОЛАЙ КОНСТАНТИНОВИЧ КОЛЬЦОВ (1872—1940) — отечественный зоолог, цитолог, генетик. Впервые выступил с теорией матричной репродукции хромосом. Основатель Института экспериментальной биологии. Был инициатором создания Всесоюзного института экспериментальной медицины, на основе которого впоследствии была создана Академия медицинских наук.



СЕРГЕЙ СЕРГЕЕВИЧ ЧЕТВЕРИКОВ (1882—1959) — отечественный учёный, эволюционист и генетик. Его работы дали начало современному синтезу генетики и классического дарвинизма.



ИВАН ИВАНОВИЧ ШМАЛЬГАУЗЕН (1884—1963) — отечественный зоолог-эволюционист. Разработал проблему целостности организма и механизмов её поддержания в индивидуальном и историческом развитии. Разработал теорию стабилизирующего отбора.



НИКОЛАЙ ИВАНОВИЧ ВАВИЛОВ (1887—1943) — русский ботаник, генетик, растениевод, географ. Сформулировал закон гомологических рядов наследственной изменчивости. Создал учение о центрах происхождения культурных растений. Провёл серию экспедиций по сорока странам пяти континентов, собрав уникальную коллекцию образцов сортов культурных растений, служащую и по сей день основой для селекционных работ.



ГЕОРГИЙ ФРАНЦЕВИЧ ГАУЗЕ (1910—1986) — советский эколог, эволюционист, микробиолог. Автор принципа конкурентного исключения. Значителен вклад Гаузе в синтез экологических и эволюционных идей. С 1942 г. его основные работы были посвящены поискам новых антибиотиков.

Автотрофы — организмы, использующие в качестве источника углерода углекислый газ (CO_2).

Аллель — вариант гена, контролирующий одно из проявлений признака.

Аммиак — водородное соединение азота (NH_3).

Анаэробы — организмы, которым свободный кислород для жизни и развития не нужен.

Аэробы — организмы, способные жить и развиваться только при наличии в среде свободного кислорода, который они используют в качестве окислителя.

Витализм — учение о наличии в живых организмах нематериальной сверхъестественной силы, управляющей жизненными явлениями, — «жизненной силы».

Вторичные половые признаки не участвуют непосредственно в процессе размножения, однако способствуют половому отбору, определяя предпочтения в выборе сексуальных партнёров. Вторичные половые признаки развиваются в период полового созревания.

Гаметы — специализированные половые клетки.

Гемофилия — наследственное заболевание человека и некоторых животных, при котором кровь теряет способность свёртываться.

Ген — элементарная единица наследственности; участок ДНК, кодирующий одну полипептидную цепь или одну молекулу РНК.

Генетический код — система записи информации о последовательности аминокислот в белках с помощью последовательности нуклеотидов в нуклеиновых кислотах.

Геном — совокупность молекул ДНК гаплоидного набора хромосом; полный набор генов определённого вида организмов.

Генотип — совокупность всех генов (и всех аллелей) организма.

Гетерозигота — организм или клетка, у которых гомологичные хромосомы несут различные аллели одного и того же гена.

Гетеротрофы — организмы, потребляющие готовые органические вещества, созданные автотрофами.

Гомозигота — диплоидная или полиплоидная клетка либо организм, у которых гомологичные хромосомы несут идентичные аллели одного гена.

Гомологичные хромосомы — пара хромосом диплоидной клетки, содержащих одинаковый набор генов и имеющих одинаковую морфологию.

Группы крови — антигенная характеристика эритроцитов человека, определяемая наличием специфических углеводов в клеточной мембране.

Детрит — мелкие органические частицы (остатки разложившихся животных, растений и грибов вместе с бактериями), осевшие на дно водоёма или взвешенные в толще воды.

ДНК — дезоксирибонуклеиновые кислоты, в молекулах которых закодирована наследственная информация. Составляют основу хромосом.

Законы генетики

Закон единообразия первого поколения: при скрещивании двух гомозиготных организмов, отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных признаков, все гибриды первого поколения оказываются единообразными.

Закон независимого расщепления (третий закон Менделя): расщепление по каждой паре признаков идёт независимо от других пар признаков.

Правило чистоты гамет: у гетерозигот аллели одного гена не смешиваются. При образовании гамет в каждую из гамет попадает один из двух аллелей с равной вероятностью.

Закон расщепления: в потомстве, полученном от скрещивания гибридов первого поколения, наблюдается расщепление проявления доминантных и рецессивных признаков в отношении 3 : 1.

Зигота — клетка с двойным набором хромосом, образовавшаяся при оплодотворении в результате слияния гамет.

Искусственный отбор — избирательное размножение организмов, имеющих какие-либо важные для человека признаки, и выбраковка организмов, этих признаков не имеющих.

Карбонаты — соли угольной кислоты, например карбонат кальция CaCO_3 .

Картирование генов — определение положения данного гена на какой-либо хромосоме относительно других генов.

Клон — совокупность клеток или особей, происходящих от одного предка путём бесполого размножения.

Количественные признаки — признаки, которые можно изучать с помощью измерения и подсчёта.

Комбинативная изменчивость — наследственная изменчивость, которая обеспечивается независимым расхождением гомологичных хромосом в мейозе, случайной встречей гамет при оплодотворении и рекомбинаций генов вследствие перекрёста хромосом.

Матричный принцип синтеза белка — синтез белка в клетке осуществляется по образцу (матрице), которой служат молекулы РНК.

Мейоз — клеточное деление, в результате которого число хромосом уменьшается вдвое.

Мембранные органоиды клетки — органоиды, содержимое которых отграничено от цитоплазмы мембраной.

Микроспоридии — мелкие одноклеточные эукариоты, специализированные внутриклеточные паразиты простейших, членистоногих, рыб, иногда человека. Расселяются с помощью спор, оболочка которых содержит хитин. В последние годы их обычно сближают с грибами.

Митоз — деление клетки, в результате которого образуются две клетки, идентичные материнской.



Митохондрии — органоиды клетки, функцией которых является обеспечение клеток энергией.

Модификация — ненаследственное изменение фенотипа.

Мутагены — факторы (ионизирующая радиация, химические вещества), вызывающие появление мутаций.

Мутация — наследственное изменение генетического материала. *Геномные мутации* связаны с изменением числа хромосом. *Хромосомные мутации* — перестройки хромосом, которые могут заключаться в потере участка хромосомы (делеция), в удвоении участка хромосомы (дупликация), в повороте части хромосомы на 180° (инверсия), в обмене участками негомологичных хромосом (транслокация). *Генные мутации* связаны с изменением последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК.

Нуклеотид — мономер нуклеиновых кислот, состоящий из азотистого основания, пентозы и остатка фосфорной кислоты.

Озоновый экран — разреженный слой озона (O_3) в атмосфере, на высоте примерно 20—25 км, образующийся из кислорода под воздействием ультрафиолетового излучения Солнца.

Оксигенный фотосинтез — фотосинтез с использованием воды в качестве источника протонов и электронов, побочным продуктом которого является выделяемый в атмосферу молекулярный кислород.

Онтогенез — индивидуальное развитие особи.

Партеногенез — форма полового размножения, при которой женские половые клетки развиваются без оплодотворения.

Полиплоидия — увеличение числа хромосом, кратное основному числу (n).

Правило чистоты гамет — см. Законы генетики.

Прокариоты — организмы, клетки которых не имеют ядра.

Регуляция работы генов. Каждый ген эукариот, помимо кодирующей области, имеет некодирующие регуляторные участки, которые находятся и перед геном, и после гена, и даже внутри гена. С ними могут взаимодействовать многочисленные регуляторные белки (*факторы транскрипции*), способные активировать или подавлять процесс транскрипции. Небольшие (менее 100 нуклеотидов) *регуляторные РНК* в ядре клетки участвуют в процессе «созревания» мРНК, в цитоплазме могут блокировать процесс трансляции.

Репликация — удвоение молекулы ДНК.

РНК — рибонуклеиновые кислоты; принимают участие в синтезе белка; являются геномом некоторых вирусов (гриппа, ВИЧ и др.).

Селекция — 1) процесс создания сортов растений, пород животных, штаммов микроорганизмов; 2) наука, разрабатывающая теорию и методы создания сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов.

Селитры — нитраты натрия ($NaNO_3$), калия (KNO_3) и аммония (NH_4NO_3).

Серповидноклеточная анемия — наследственное заболевание, связанное с нарушением функции эритроцитов в результате мутации в гене одной из цепей гемоглобина.

Транскрипционный фактор (фактор транскрипции) — см. Регуляция работы генов.

Транскрипция — процесс синтеза всех видов РНК (матричной, транспортной, рибосомной) по матрице ДНК.

Трансляция — синтез белка на рибосоме.

Уровни организации живого: молекулярный, клеточный, органно-тканевый, организменный, популяционно-видовой, экосистемный, биосферный.

Фенотип — совокупность всех признаков организма.

Фотосинтез — синтез органических веществ за счёт энергии солнечного света, осуществляемый зелёными растениями, водорослями, цианобактериями и некоторыми простейшими.

Хлоропласт — органоид клетки, зелёная пластида, функцией которой является фотосинтез.

Эукариоты — организмы, клетки которых содержат ядро.

Ссылки на интернет-ресурсы

При работе большую помощь вам могут оказать интернет-ресурсы. Мы рекомендуем использовать, в частности, следующие заслуживающие доверия российские интернет-сайты:

www.elementy.ru

www.nplus1.ru

www.biomolecula.ru

www.antropogenez.ru



Предметно-именной указатель

- Абиогенез 67
- Австралопитеки 111
- Агроэкосистема 169
- Альтруизм 143
- Аналогичные органы 63
- Антропоген 95
- Антропогенез 105
- Антропосоциогенез 126
- Ареал вида 145
- Ароморфоз 47
- Археи 101
- Архей 73, 78
- Археоптерикс 91
- Атавизмы 18

- Бинарная номенклатура 97
- Биогенез 67
- Биогеография 24
- Биогеохимический круговорот 180
- Биогеоценоз 165
- Биоиндикация 204
- Биологическая эволюция 4
- Биологические ритмы 137, 159
- Биологические часы 137
- Биологический мониторинг 203
- Биологический прогресс 52
- Биологическое разнообразие 174
- Биом 176
- Биомасса 151
- Биосфера 174
- Биосферные резерваты 199
- Биотоп 164
- Биоценоз 164
- Борьба за существование 7
- Бэр, Карл* 16
- Бюффон, Жорж* 5

- Вавиловская мимикрия 60
- «Великое пермское вымирание» 86
- Вернадский, Владимир Иванович* 174, 211
- Вид 28
- Видовое богатство 151

Видообразование 53
— географическое (аллопатрическое) 54
— экологическое (симпатрическое) 55
Виды-двойники 28
Виды-доминанты 150
Виды-пионеры 202
Вироиды 99
Волны жизни (популяционные волны) 142

Гаузе, Георгий Францевич 147, 212

Геккель, Эрнст 114

Гены — регуляторы развития 17

Генофонд 31

Геохронология 73

Гёте, Вольфганг 5

Глобальная катастрофа 75

Голоцен 95, 96

Гомологичные органы 16

Дарвин, Чарлз 6

Девон 84

Дивергенция 8, 63

Динамика популяции 142

Добржанский, Феодосий Григорьевич 9

Дрейф генов 38

Дрейф материков 75

Дубинин, Николай Петрович 9

Естественный отбор 8

— движущий 41

— дизруптивный 44

— половой 44

— стабилизирующий 43

Живое вещество 179

— функции 180

Заказники 200

Закон


— зародышевого сходства 16

— конкурентного исключения 147

— пирамиды энергий 157

— толерантности 134

Заповедники 200



Идиоадаптация 47
Изоляция 53
Индустриальный меланизм 42
Инсуляризация 201

Кайнозой 73, 94
Карбон 85
Кариотип 29
Катархей 73
Кембрий 82
Кесслер, Карл Фёдорович 143
«Кислородная катастрофа» 75
Климатическое сообщество 161
Ковалевский, Владимир Онуфриевич 21
Комменсализм 148
Коммонер, Барри 190
Коммонера законы 191
Конвергенция 63
Конкуренция 143
Консорция 158
Консументы 153
Концепция устойчивого развития 191
Красные книги 196
Криптозой 73
Критерии вида 28
Кроманьонцы 119
Кропоткин, Пётр Алексеевич 143
Кювье, Жорж 76

Ламарк, Жан Батист 5
Лекарственная устойчивость 58
Линдеман, Рэймонд 156
Линней, Карл 97, 211

Майр, Эрнст 9
Макроэволюция 62
Мегавирусы 99
Мезозой 73, 88
Мел 91
Мендель, Грегор 8, 211
Мережковский, Константин Сергеевич 79
Миграции 31
Микроэволюция 62
Миллер, Стэнли 69
Моноцентризм 121

Морфологические признаки 13
Мутации 33—35
Мутуализм 147

Национальные парки 200
Неандертальский человек 117
Неоген 94
Ноосфера 191

Общая дегенерация 52

Окраска

- подражательная (мимикрия) 48
- покровительственная 42, 48
- предохраняющая 48

Окружающая среда 133

Опарин, Александр Иванович 69

Организм 99

Ордовик 84

Особо охраняемые природные территории (ООПТ) 199

Открытые системы 71

Палеозой 73, 82

Палеонтологическая летопись 20

Памятники природы 200

Паразитизм 147

Параллелизм 63

Пастер, Луи 68

Переходные формы 21

Пермь 86

Плейстоцен 95

Подражательная окраска (мимикрия) 48

Покровительственная окраска 42, 45

Полицентризм 121

Популяционные волны (волны жизни) 142

Популяция 28, 139

Приспособленность 37

Предохраняющая окраска 46

Приспособленность 37, 137

Пробионты 69


Продукция 151

Продуценты 153

Протерозой 73, 79

Райт, Сьюэл 9

Редуценты 153



Реинтродукция 198
Репродуктивная изоляция 30
Рудименты 18

Северцов, Алексей Николаевич 47
Серебровский, Александр Сергеевич 9
Силур 84
Симбиоз 147
Синтетическая теория эволюции 9
Систематика 97
Сообщество 150
Степень родства 15
Строматолиты 79
Структура популяции 140
Сукачёв, Владимир Николаевич 165
Сукцессии 160

- антропогенные 161
- вторичные 161
- первичные 160

Тейяр де Шарден, Пьер 174
Тенсли, Артур 152, 211
Тимофеев-Ресовский, Николай Владимирович 9
Толерантность 134
Трансформизм 5
Триас 88
Трофическая сеть 155
Трофический уровень 155

Урбанизированные территории 170

Факторы (движущие силы) эволюции 28
Фанерозой 73
Филогенетическое древо 12
Фитофагия 147
Фишер, Рональд 9
Флуктуации 159
Фрагментация ареалов 55
Функциональные блоки экосистем 153

Хадсон, Уильям Генри 142
Хищничество 147
Холдейн, Джон 9

Цианобактерии 101

Человек прямоходящий 114

Человек умелый 113

Человеческие расы 129

Четвериков, Сергей Сергеевич 9, 142, 212

Численность популяции 151

Шмальгаузен, Иван Иванович 9, 212

Штрих-коды ДНК 27

Эволюционная биология 4

Эволюционные ряды 21

Эволюция 4

Эдиакарская фауна 81

Экологическая ниша 145

— потенциальная 146

— реализованная 146

Экологические (трофические) пирамиды 156

Экологические факторы 133

— абиотические 134

— антропогенные 134, 136

— биотические 134, 136

— лимитирующий фактор 134

Экология 133

Экосистема 133, 152

— лесопользовательская 169

— собирательская 169

— техногенная 170

Эндемичный вид 24

Эоны 73

Эффект бутылочного горлышка 39

Эффект основателя 38

Эубактерии 101

Эубиосфера 176

Юра 89

Юри, Гарольд 69



Оглавление

Как пользоваться учебником	3
Раздел 1. ЭВОЛЮЦИЯ	4
Глава 1. Свидетельства эволюции	
§ 1. Возникновение и развитие эволюционной биологии ...	4
§ 2. Молекулярные свидетельства эволюции	10
§ 3. Морфологические и эмбриологические свидетельства эволюции	14
§ 4. Палеонтологические и биогеографические свидетельства эволюции	20
Глава 2. Факторы эволюции	
§ 5. Популяционная структура вида	28
<i>Лабораторная работа 1. Морфологические особенности растений различных видов.</i>	29
§ 6. Наследственная изменчивость — исходный материал для эволюции	32
<i>Лабораторная работа 2. Изменчивость организмов</i>	33
§ 7. Направленные и случайные изменения генофондов в ряду поколений	36
§ 8. Формы естественного отбора	41
§ 9. Возникновение адаптаций в результате естественного отбора	47
<i>Лабораторная работа 3. Приспособленность организмов к среде обитания. Ароморфозы у растений.</i>	51
§ 10. Видообразование	53
§ 11. Прямые наблюдения процесса эволюции	58
§ 12. Макроэволюция	62
Глава 3. Возникновение и развитие жизни на Земле	
§ 13. Современные представления о возникновении жизни	67
§ 14. Основные этапы развития жизни	73
§ 15. Развитие жизни в криптозое	77
§ 16. Развитие жизни в палеозое	82
§ 17. Развитие жизни в мезозое	88
§ 18. Развитие жизни в кайнозое	93
§ 19. Многообразие органического мира	97

Глава 4. Происхождение человека	
§ 20. Положение человека в системе живого мира	105
§ 21. Предки человека	111
§ 22. Первые представители рода <i>Номо</i>	113
§ 23. Появление человека разумного	117
§ 24. Факторы эволюции человека	123
§ 25. Эволюция современного человека	127
Раздел 2. ЭКОСИСТЕМЫ	133
Глава 5. Организмы и окружающая среда	
§ 26. Взаимоотношения организма и среды	133
<i>Практическая работа 1. Оценка влияния температуры воздуха на человека</i>	138
§ 27. Популяция в экосистеме	139
§ 28. Экологическая ниша и межвидовые отношения	144
§ 29. Сообщества и экосистемы	150
§ 30. Экосистема: устройство и динамика	158
<i>Практическая работа 2. Аквариум как модель экосистемы</i>	163
§ 31. Биоценоз и биогеоценоз	164
§ 32. Влияние человека на экосистемы	167
Глава 6. Биосфера	
§ 33. Биосфера и биомы	174
§ 34. Живое вещество и биогеохимические круговороты в биосфере	179
§ 35. Биосфера и человек	186
<i>Практическая работа 3. Сравнительная характеристика природных и нарушенных экосистем</i>	192
Глава 7. Биологические основы охраны природы	
§ 36. Охрана видов и популяций	195
§ 37. Охрана экосистем	199
§ 38. Биологический мониторинг	203
<i>Практическая работа 4. Определение качества воды водоёма</i>	206
Примерные разработки проектов	209
Выдающиеся учёные-биологи	210
Словарь	212
Ссылки на интернет-ресурсы	215
Предметно-именной указатель	216



Учебное издание

Серия «Классический курс»

Беляев Дмитрий Кириллович
Бородин Павел Михайлович
Дымшиц Григорий Моисеевич
Кузнецова Любовь Николаевна
Саблина Ольга Валентиновна
Сергеев Михаил Георгиевич

БИОЛОГИЯ

11 класс

Учебник

для общеобразовательных организаций

Базовый уровень

Редакция биологии и естествознания
Заведующий редакцией *З. Г. Гапонюк*
Ответственный за выпуск *А. В. Евсеев*
Редактор *Л. Н. Кузнецова*

Художники *А. А. Гомон, С. В. Лухин,*
В. Д. Овчининский, В. С. Юдин

Внешнее оформление и макет *О. Г. Ивановой*

Художественные редакторы *Е. А. Михайлова, Т. В. Глушкова*

Компьютерная вёрстка *Т. А. Зеленской*

Корректоры *Л. А. Ермолина, И. Н. Панкова, Н. А. Смирнова*

Налоговая льгота — Общероссийский классификатор продукции ОК 005-93—953000.
Изд. лиц. Серия ИД №05824 от 12.09.01. Подписано в печать 09.11.2020. Формат 70×90^{1/16}.

Бумага офсетная. Гарнитура SchoolBookCSanPin. Печать офсетная.

Уч.-изд. л. 13,00 + 0,48 форз. Доп. тираж 4000 экз. Заказ № 64625СМ.

Акционерное общество «Издательство «Просвещение».

Российская Федерация, 127473, г. Москва, ул. Краснопролетарская, д. 16, стр. 3,
этаж 4, помещение I.

Предложения по оформлению и содержанию учебников —
электронная почта «Горячей линии» — fru@prosv.ru.

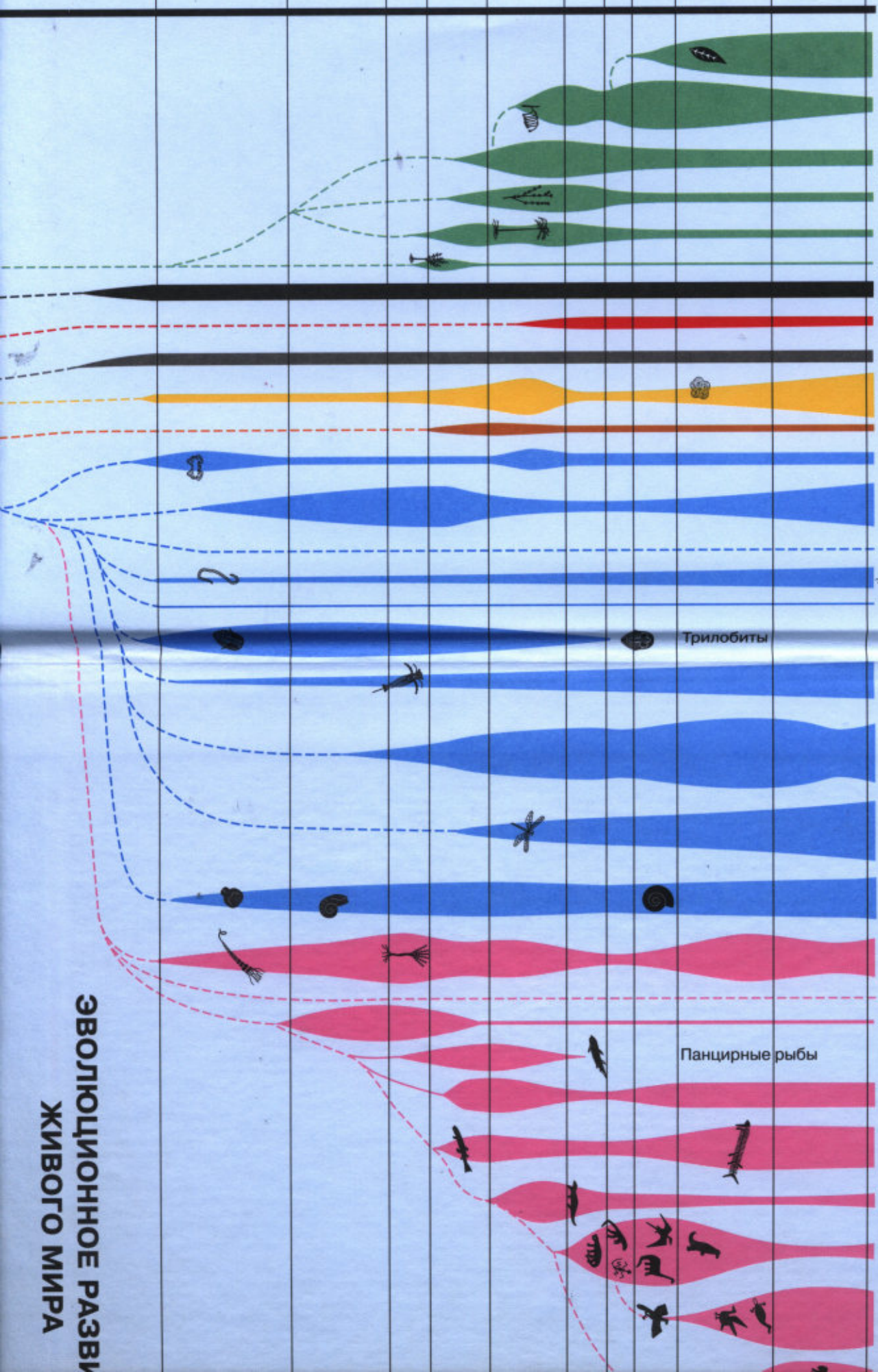
Отпечатано в России.

Отпечатано в филиале «Смоленский полиграфический комбинат» АО «Издательство
«Высшая школа». Российская Федерация, 214020, г. Смоленск, ул. Смольянинова, 1.
Тел.: +7 (4812) 31-11-96. Факс: +7 (4812) 31-31-70.

E-mail: spk@smolpk.ru <http://www.smolpk.ru>

Неоге
Палеоген
Мел
Юра
Триас
Пермь
Карбон
Девон
Силур
Ордовик
Кембрий
Докембрий

-  Покрыто-семенные
-  Голосеменные
-  Папортники
-  Хвощи
-  Плауны
-  Зелёные водоросли
-  Бурые водоросли
-  Красные водоросли
-  Бактерии
-  Простейшие
-  Грибы
-  Губки
-  Кишечно-полостные
-  Плоские черви
-  Круглые черви
-  Кольчатые черви
-  Паукообразные
-  Ракообразные
-  Насекомые
-  Моллюски
-  Иглокожие
-  Бесчелюстные
-  Круглоротые
-  Хрящевые рыбы
-  Костистые рыбы
-  Земноводные
- Пресмыкающиеся
- Птицы



ЭВОЛЮЦИОННОЕ РАЗВИТИЕ ЖИВОГО МИРА



Учебник имеет электронную форму

Дополнительные материалы к учебнику размещены в электронном каталоге издательства «Просвещение» на интернет-ресурсе www.prosv.ru

**БАЗОВЫЙ
УРОВЕНЬ**

Завершённая предметная линия учебников по биологии (базовый уровень) под редакцией Д. К. Беляева и Г. М. Дымшица для 10—11 классов общеобразовательных организаций:

- Д. К. Беляев, Г. М. Дымшиц, Л. Н. Кузнецова и др. Биология. 10 класс
- Д. К. Беляев, П. М. Бородин, Г. М. Дымшиц и др. Биология. 11 класс

Учебно-методический комплект для 11 класса:

- Рабочие программы
- Учебник
- Рабочая тетрадь
- Поурочные разработки

Полный ассортимент продукции издательства «Просвещение» вы можете приобрести в официальном интернет-магазине shop.prosv.ru:

- низкие цены;
- оперативная доставка по всей России;
- защита от подделок;
- привилегии постоянным покупателям;
- разнообразные акции в течение всего года.



ПРОСВЕЩЕНИЕ
ИЗДАТЕЛЬСТВО

www.prosv.ru

ISBN 978-5-09-077432-1



9 785090 774321