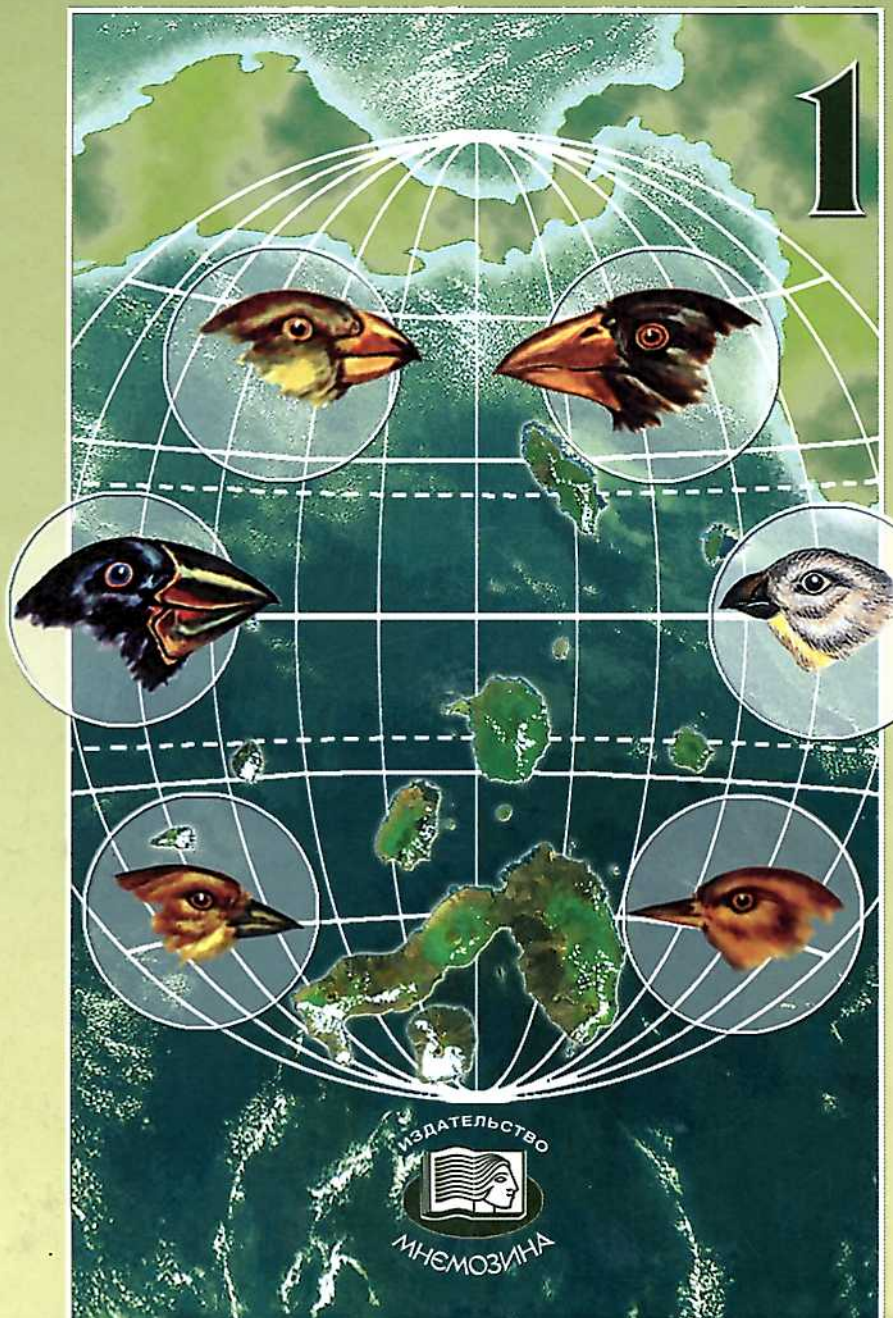
А. В. ТЕРЕМОВ, Р. А. ПЕТРОСОВА

БИОЛОГИЯ



11

УЧЕБНИК

ИЗДАТЕЛЬСТВО МНЕМОЗИНА

А. В. ТЕРЕМОВ, Р. А. ПЕТРОСОВА

БИОЛОГИЯ

БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ И ПРОЦЕССЫ

11 класс

УЧЕБНИК

для общеобразовательных учреждений
(профильный уровень)

Рекомендовано
Министерством образования и науки
Российской Федерации

2-е издание, исправленное

ИЗДАТЕЛЬСТВО МНЕМОЗИНА

Москва 2012

УДК 373.167.1:611
ББК 28.70я721.6
Т35

Теремов А. В.

Т35 Биология. Биологические системы и процессы. 11 класс : учеб. для общеобразоват. учреждений (профильный уровень) / А. В. Теремов, Р. А. Петросова. — 2 изд., испр. — М. : Мнемозина, 2012. — 400 с. : ил.

ISBN 978-5-346-02177-3

Учебник предназначен для изучения предмета «Биология» в 11-м классе на профильном уровне. Материал учебника раскрывает содержание биологических знаний, необходимых для формирования представлений о структурно-функциональной организации живого на популяционно-видовом, биогеоценотическом (экосистемном) и биосферном уровнях. С целью обеспечения подготовки к сдаче ЕГЭ по биологии в учебник включены сведения не только обобщающего раздела «Общая биология», но и из разделов «Растения. Бактерии. Грибы. Лишайники», «Животные», «Человек и его здоровье».

Многочисленные иллюстрации, а также схемы, вопросы и задания делают материал учебника более наглядным, а текст доступным для понимания.

УДК 373.167.1:611
ББК 28.70я721.6

Учебное издание

Теремов Александр Валентинович, **Петросова** Рената Арменаковна

БИОЛОГИЯ
Биологические системы и процессы
11 класс

УЧЕБНИК
для общеобразовательных учреждений
(профильный уровень)

Генеральный директор издательства *М. И. Безвиконная*
Главный редактор *К. И. Куровский*. Редактор *Е. В. Прохорова*
Оформление и художественное редактирование: *Т. С. Богданова*
Технический редактор *В. Ю. Фотиева*. Корректоры *Т. В. Пекичева, И. Н. Баханова*
Компьютерная вёрстка: *Е. Н. Подчепаева, А. А. Борисенко*

Формат 70 × 90 $^{1}/_{16}$. Бумага офсетная № 1. Гарнитура «Школьная».
Печать офсетная. Усл. печ. л. 29,25. Тираж 5000 экз. Заказ № 464

Издательство «Мнемозина». 105043, Москва, ул. 6-я Парковая, 29 б.
Тел.: 8 (499) 367 5418, 367 5627, 367 6781; факс: 8 (499) 165 9218.
E-mail: ioc@mnemozina.ru www.mnemozina.ru

Магазин «Мнемозина»
(розничная и мелкооптовая продажа книг, «КНИГА — ПОЧТОЙ», ИНТЕРНЕТ-магазин).
105043, Москва, ул. 6-я Парковая, 29 б. Тел./факс: 8 (495) 783 8284; тел.: 8 (495) 783 8285.
E-mail: magazin@mnemozina.ru www.shop.mnemozina.ru

Торговый дом «Мнемозина» (оптовая продажа книг).
Тел./факс: 8 (495) 665 6031 (многоканальный). E-mail: td@mnemozina.ru

Отпечатано в ООО «Чебоксарская типография № 1».
428019, г. Чебоксары, пр. И. Яковлева, 15.

© «Мнемозина», 2010
© «Мнемозина», 2012, с изменениями
© Оформление. «Мнемозина», 2012
Все права защищены

ISBN 978-5-346-02177-3

СТАРШЕКЛАССНИКАМ ОБ УЧЕБНИКЕ

Предлагаемый учебник предназначен для изучения биологии на профильном уровне. В него включены сведения об основных биологических системах — популяции, виде, экосистеме и биосфере. Рассматриваются механизмы, направления и пути эволюции; процессы видообразования и появления у организмов приспособленности; основные этапы возникновения и развития жизни на Земле; процесс исторического происхождения человека как биологического вида, его многообразия и адаптации к окружающей природной среде; взаимоотношения организмов и среды обитания; структура, связи, круговорот веществ и поток энергии в экосистемах; закономерности сосуществования человечества и природы. Материал учебника раскрывает содержание биологических знаний, необходимых для понимания структурно-функциональной организации живого на популяционно-видовом, биогеоценотическом и биосферном уровнях; основывается как на классических, так и на современных достижениях биологии.

Чтобы лучше ориентироваться в учебнике, ознакомьтесь с его оглавлением. Это поможет вам быстро найти нужный материал. Кроме того, вверху на каждом развороте даны названия соответствующих глав и параграфов. После каждой главы сформулированы выводы, даны темы докладов, рефератов и проектов для самостоятельной подготовки во внеурочное время.

Перед каждым параграфом приведены задания и вопросы, цель которых — пробудить у вас интерес к предлагаемому учебному материалу, желание разобраться в его содержании. В конце каждого параграфа помещены вопросы и задания для закрепления и самопроверки приобретённых вами знаний. Основные понятия (требующие запоминания) в тексте учебника выделены курсивом и перечислены в конце параграфа (на голубом фоне).

При работе с текстом учебника обращайтесь к соответствующим рисункам и схемам. Они дополняют текст, способствуют его лучшему усвоению. Таблицы, приведённые в заданиях, перед заполнением перечертите в тетрадь.

Обратите внимание на задания, связанные с проведением наблюдений, практических и лабораторных работ. При их выполнении ведите записи в рабочей тетради. Некоторые вопросы и задания потребуют от вас умений анализировать, сравнивать, обобщать и делать выводы, что будет полезно для вашего интеллектуального развития. После некоторых параграфов дана дополнительная информация, она не обязательна для запоминания, а призвана содействовать расширению вашего биологического кругозора.

Берегите учебник: не вкладывайте в него тетради, не перегибайте его, аккуратно перелистывайте страницы.

Пусть изучение биологии будет для вас интересным и успешным!

Авторы

ВВЕДЕНИЕ

В 11-м классе вы продолжаете изучение биологических систем и процессов, начатое в 10-м классе, но уже на надорганизменном уровне жизни, т. е. на популяционно-видовом, биогеоценотическом и биосферном.

Одно из важнейших обобщений биологии — *эволюционная теория*. Она занимает центральное место в системе естественно-научных знаний, выступает «краугольным камнем» науки о жизни. Она была сформулирована в середине XIX в. английским учёным Чарлзом Дарвином. Согласно ей, все организмы, населяющие нашу планету, подвергаются в природных условиях естественному отбору. Сохранённые естественным отбором особи оставляют потомство, и это обеспечивает закрепление приспособлений и существование того или иного вида на протяжении длительного времени. Но так как условия среды различаются между собой, то и приспособления формируются разными, что ведёт к расхождению признаков у организмов и появлению новых видов — видообразованию.

Всё разнообразие видов организмов, населяющих нашу планету, есть результат эволюции — процесса исторического развития органического мира. Фундаментальным следствием эволюции является признание того, что все организмы связаны между собой происхождением, поскольку имеют общих предков. Современные данные в пользу эволюции столь внушительны, что её уже можно признать не столько теорией, сколько доказанным научным фактом. Человек также является результатом эволюции. На ранних этапах его развития действовали те же эволюционные факторы, которые характерны для процессов эволюции растений и животных. С появлением разума и становлением общественных отношений биологическая эволюция человека сменилась эволюцией социальной, обусловленной совершенствованием обществ и государств, развитием цивилизаций и культуры.

Биологические системы связаны между собой не только происхождением, но и отношениями, складывающимися в процессе их взаимодействия между собой и с окружающей их неживой природой. Формируя сообщества, организмы вместе с неживой природой образуют экологические системы — биосистемы наивысшего ранга. Являясь результатом исторического развития природы, они характеризуются самовоспроизводством, саморазвитием, устойчивостью и равновесием между образующими их структурными частями и компонентами. Любое нарушение исторически сложившегося равновесия в природе всегда сопровождается нарушением структуры экологических систем, а иногда даже их гибелью. В современную эпоху наиболее неблагоприятные воздействия на природу связаны с антропогенным фактором, т. е. с деятельностью человека. В целях устойчивого сосуществования природы и общества возникла планетарной значимости проблема сохранения окружающей среды, рационального природопользования, регулирования отношений между обществом, техносферой и природой, что особенно важно для будущего человечества, немыслимого без взаимосвязей с живой природой нашей планеты.

Глава 1. ИСТОРИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

§ 1. Зарождение эволюционных представлений



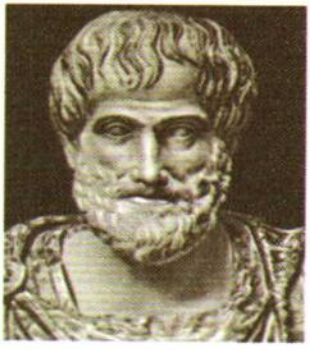
Вспомните основные систематические категории растений и животных.

С давних времён учёные высказывали различные эволюционные идеи, которые возникали и формировались как результат стремления человека к познанию закономерностей развития живой природы. В науке *эволюция* (от лат. *evolutio* — развёртывание, развитие) определяется как необратимый процесс исторического развития органического мира — от первичных организмов до современной биосферы, — в основе которого лежит самовоспроизведение живого на всех уровнях организации.

У истоков эволюционизма. Зарождение эволюционных представлений относится ко времени Античности. Древнегреческие учёные-философы высказывали идеи единства мироздания, естественного возникновения живых тел природы — организмов — из неживой природы.

Первым, кто попытался представить механизм происхождения организмов, был древнегреческий философ Эмпедокл (490—430 гг. до н. э.). Он развил *учение о первоначалах* — четырёх первичных элементах (огонь, вода, воздух, земля), лежащих в основе саморазвития мира. Эмпедокл утверждал, что эти элементы постоянно смешиваются, причём неудачные комбинации разрушаются, а в результате удачных образуются целые организмы. С точки зрения становления эволюционизма вызывает интерес догадка Эмпедокла о том, что в природе из множества комбинаций сохраняются только жизнеспособные варианты.

Один из крупнейших учёных античного мира — Аристотель — впервые попытался систематизировать животный мир на основе сравнительно-анатомических и физиологических признаков (рис. 1). Изучая эмбрионы животных, он обратил внимание на сходство начальных стадий развития у представителей разных групп позвоночных, что предвосхитило идею зародышевого сходства, выдвинутую в середине XVIII в. Аристотель считал, что живые тела природы — организмы — возникли в результате самозарождения из неживых тел.



Аристотель (384—322 гг. до н. э.)

Представления древнегреческих философов получили дальнейшее развитие в трудах римского мыслителя и поэта Тита Лукреция Кара (95—55 гг. до н. э.). В поэме «О природе вещей» он впервые сформулировал идею развития природы. Лукреций Кар вслед за Эмпедоклом искал причину гибели не-

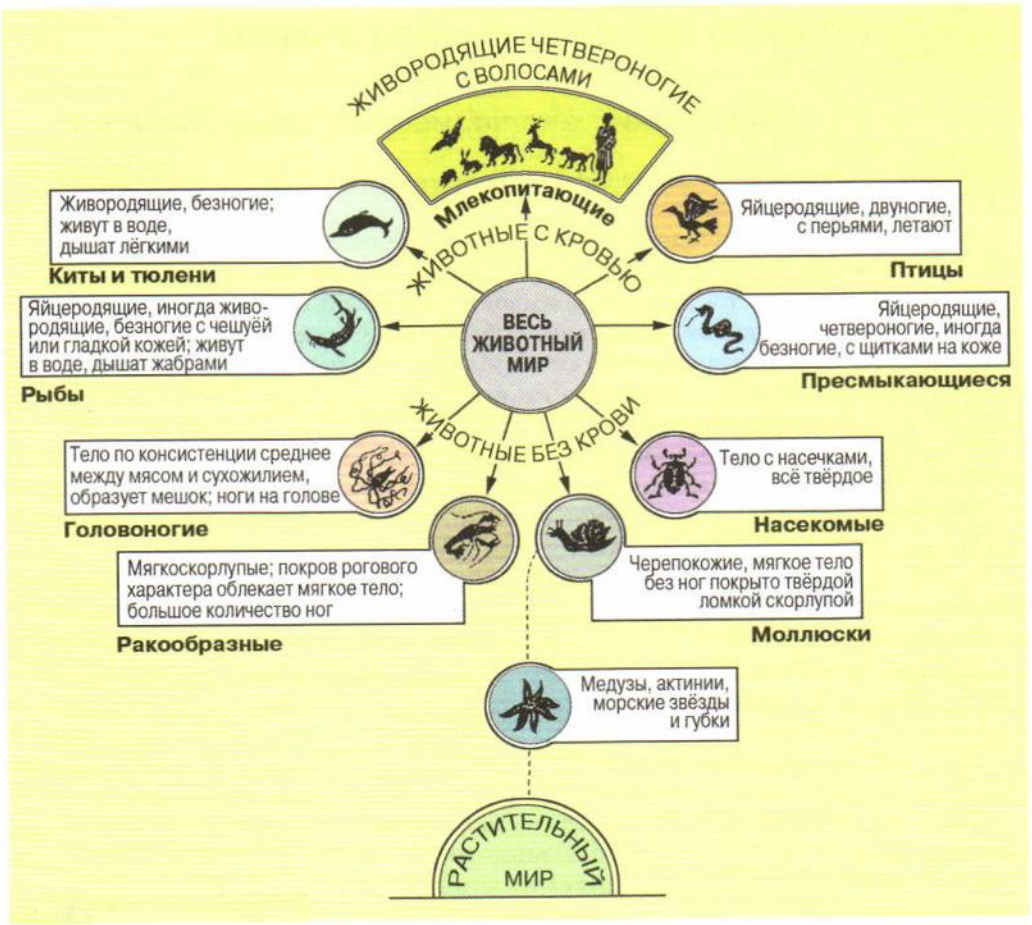


Рис. 1. Классификация животных по Аристотелю

приспособленных организмов. Сохранение особей он считал следствием действия законов необходимости, которые управляют всей природой, что явилось прообразом дарвиновской идеи естественного отбора.

Формирование представлений о виде. К началу XVII в. значительно расширились знания о растительном и животном мире. В естественных науках накопился огромный материал, поэтому потребовалось принять единую систему описания организмов. Первоначальные попытки классификации были хаотичными и сводились лишь к перечислению организмов по алфавиту и описанию их внешнего вида. За основу классификации стали брать какой-либо один, зачастую случайный, признак, поэтому это были *искусственные системы*

организмов. Кроме того, отсутствовали единые общепринятые названия организмов, что приводило к путанице.

Важный шаг к созданию системы классификации природы был сделан английским натуралистом Джоном Реем (1627—1705). Он впервые дал определение вида как основной систематической единицы: *вид* — наиболее мелкая совокупность организмов, сходных по строению, совместно обитающих и дающих подобное себе потомство. Д. Рей выделил три важнейших критерия (признака) вида: 1) общность происхождения; 2) сходство в строении; 3) способность к воспроизведению. Позднее швейцарский ботаник Каспар Баугин разграничил понятия вида и рода, впервые применив в науке *бинарную номенклатуру*, которая окончательно была разработана в трудах К. Линнея.

Систематика К. Линнея. Первое место среди систематиков в биологии по праву принадлежит шведскому учёному Карлу Линнею. Именно он разработал принципы классификации растений и животных, положив тем самым конец тому хаосу названий, который царил в ботанике и зоологии на протяжении двух тысячелетий (рис. 2). В книге «Система природы» (1735) Линней широко использовал бинарную, или двойную, номенклатуру. Суть её заключается в том, что каждый вид имеет только одно, присущее ему, название, состоящее из двух слов — родового (существительное) и видового (прилагательное). После

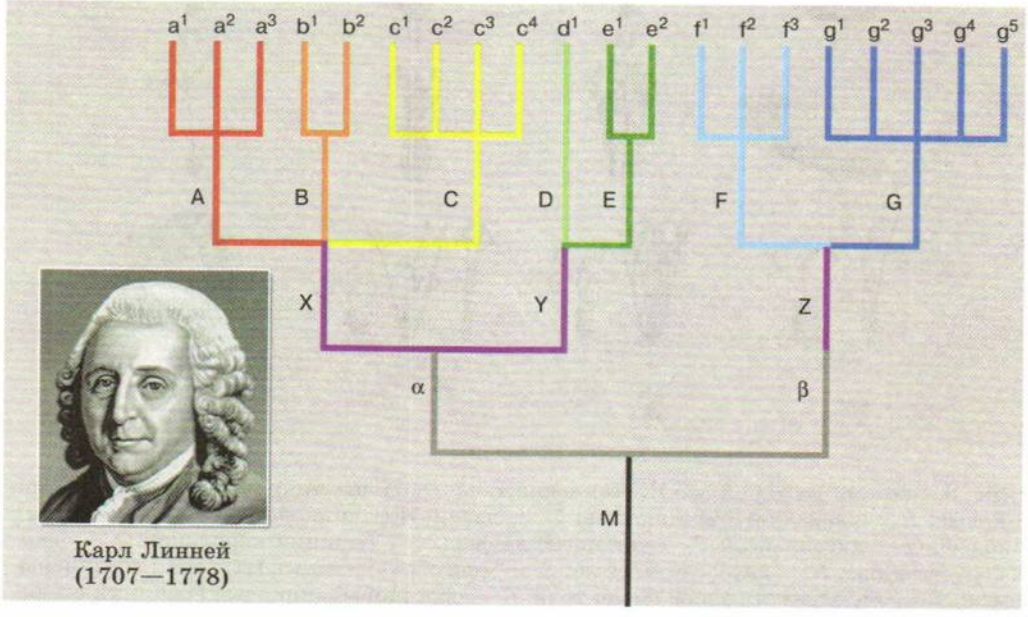


Рис. 2. Схема соподчинения таксонов (по К. Линнею): M — класс; α, β — отряды (порядки); X—Z — роды; A—G — виды; a^1—g^5 — разновидности

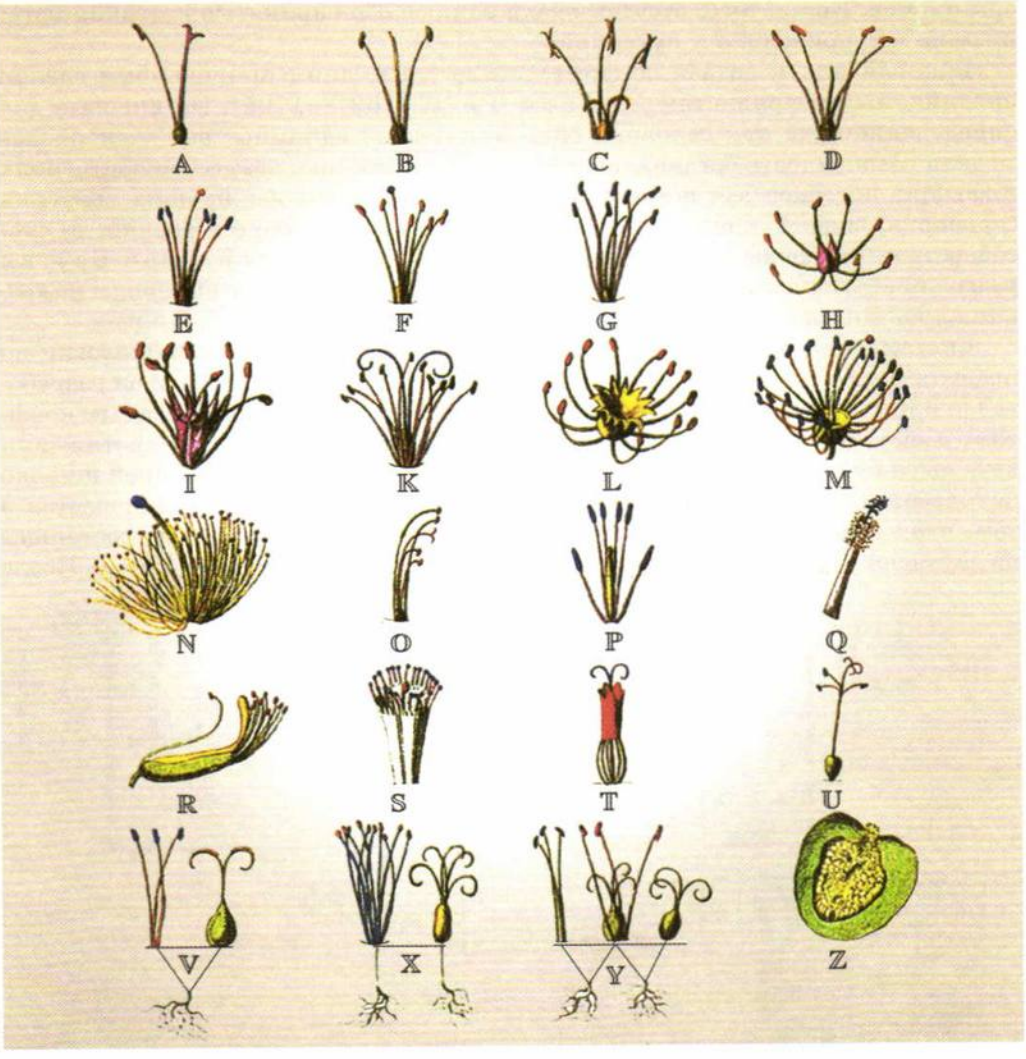


Рис. 3. Система растений (по К. Линнею): *A—K* — однотычинковые — десятитычинковые; *L* — двенадцатитычинковые; *M* — двадцатитычинковые; *N* — многотычинковые; *O* — двусильные; *P* — четырёхсильные (2—4 тычинки короткие); *Q* — однобратственные; *R* — двубратственные; *S* — многобратственные (тычинки соединены между собой, образуя разное число тел); *T* — сростнопыльниковые (тычинки соединены пыльниками); *U* — жеромужние (тычинки срослись с пестиком); *V* — однодомные; *X* — двудомные; *Y* — многобрачные (обоеполые и раздельнополые цветки на одном растении); *Z* — тайнобрачные (растения, не имеющие цветков)

видового названия ставится заглавная буква фамилии автора, впервые описавшего в науке данный вид. Название даётся на латинском языке, который является международным языком учёных. Например, видовое название фиалки собачьей на латыни пишется как *Viola canina L.* (Линней).

Благодаря работам К. Линнея бинарная номенклатура прочно вошла в науку. Вид стал признаваться единственной реально существующей систематической единицей живой природы. Кроме того, К. Линней ввёл понятия класса и отряда (порядка для растений) и систематизировал известные в то время организмы. Всю природу он разделил на три царства: Минералы, Растения и Животные, а царства — на классы и далее на более мелкие таксоны — отряды (порядки), роды, виды и разновидности (см. рис. 2).

За основу классификации растений были взяты особенности строения цветка — количество тычинок и пестиков, поэтому далёкие друг от друга виды оказались в одном классе, а близкородственные — в разных. Линнеевская система растений оказалась искусственной (рис. 3).

Такой же искусственной была и система животных, в основу которой К. Линней положил особенности строения органов кровообращения. Все животные были разделены на шесть классов (рис. 4). Класс Гады объединял земноводных и пресмыкающихся. В класс Насекомые попали паукообразные и ракообразные, а все остальные беспозвоночные животные были объединены в класс Черви. Система животных К. Линнея была нисходящей, так как на первой ступени располагался класс Четвероногие, а на последней — сборный класс Черви, который объединял не только всех червей, но и губок, медуз.

Несмотря на недостатки, систематика К. Линнея явилась вершиной классификации организмов. Возникновение систематики, устанавливающей родственные связи между организмами, позволило учёным впоследствии создать естественную систему живой природы. К. Линней описал около 8000 видов растений, 4200 видов животных, ввёл в употребление до 1000 научных терминов.

По своим взглядам К. Линней был креационистом. *Креационизм* (от лат. *creatio* — создание) как направление в науке сформировался в XVIII в. В его основе лежала концепция абсолютной целесообразности всей природы, созданной Богом, её изначальной предопределённости и неизменяемости. Линней

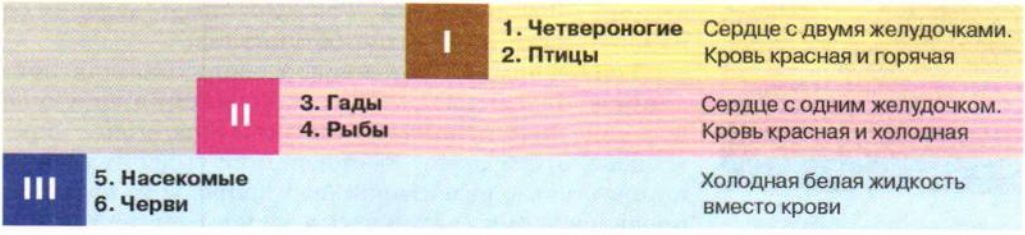


Рис. 4. Система животных по К. Линнею

признавал универсальность и реальность существования видов в природе, но отрицал возможность их изменения и развития. Наблюдаемые изменения, которые всё же происходили с организмами, К. Линней объяснял влиянием климата, пищи, почвы и других внешних условий, допуская также возможность гибридизации видов в природе.

Эволюция, учение о первоначалах, искусственные системы, вид, бинарная номенклатура, креационизм.

Вопросы и задания

1. Как учёные Античности представляли себе происхождение живых тел природы — организмов? Приведите примеры.
2. Кто ввёл в систематику понятие «вид»? Дайте первое и современное определения вида. По каким признакам один вид отличают от другого?
3. В чём заключается принцип бинарной номенклатуры? Приведите известные вам примеры двойных названий растений и животных.
4. Какие признаки были положены К. Линнеем в основу созданной им классификации растений? В чём её ошибочность? Ответ подтвердите примерами.
5. Почему линнеевскую систему животных называют искусственной? На чём она была основана (см. рис. 4)? Какое значение имела эта система для науки?
6. Охарактеризуйте взгляды Линнея на происхождение видов в природе.

§2. Первые эволюционные концепции



Вспомните, каких взглядов на живую природу придерживаются сторонники креационизма и эволюции. На чём они основаны?



Жорж Луи Бюффон (1707—1788)

Развитие биологии и естествознания в целом в конце XVIII — начале XIX в. создало предпосылки для формирования идеи об изменяемости живой природы. На смену креационистским взглядам о неизменности и изначальной целесообразности органического мира постепенно приходят представления об изменяемости и развитии организмов.

Трансформизм как первая эволюционная концепция. Первая эволюционная концепция получила название *трансформизма* (от лат. *transformo* — превращаю, преобразую). Её сторонники выдвинули идеи исторического развития живой природы во времени, происхождения современных видов растений и животных от их далёких предков путём трансформации.

Представителями трансформизма были Жорж Луи Бюффон (1707—1788), Этьенн Жоффруа Сент-Илер (1772—1844) во Франции и Эразм Дарвин (1731—1802), дед Чарлза Дарвина, в Англии.

В трудах «Эпохи природы» (1778) и «Естественная история» (1749—1783) Ж. Л. Бюффон рассматривал вопрос о происхождении Земли от Солнца, а организмов — от неживой природы. Бюффон обратил внимание на зависимость организмов от условий внешней среды. Наблюдая за животными в природе, Бюффон пришёл к мысли о возможном изменении в строении их органов. Эти изменения могли быть как прогрессивными, так и дегенеративными, приводящими к упрощению органов или их отдельных частей. Основную причину изменяемости, трансформации организмов Бюффон видел в прямом воздействии на них разнообразных условий среды. Это была первая попытка объяснить приспособленность организмов к условиям обитания, что шло вразрез с основной догмой креационистов об изначальной целесообразности строения всех живых существ. За природой признавалась творческая роль в образовании новых видов организмов.

Французский натуралист Э. Жоффруа Сент-Илер, занимаясь сравнительной морфологией и анатомией животных, создал *концепцию единого плана строения* животного мира. Согласно ей, общность в строении конечностей позвоночных животных объясняется единством их происхождения. Э. Жоффруа Сент-Илер рассматривал отличия древних ископаемых животных от современных как неопровержимое доказательство изменяемости организмов под воздействием естественных факторов.

Идеи трансформизма получили своё развитие и в трудах российских учёных, таких как Михаил Васильевич Ломоносов (1711—1765), Каспар Фридрих Вольф (1734—1794), Пётр Симон Паллас (1741—1811) и др.

В труде «О слоях земли» М. В. Ломоносов утверждал, что современные организмы не те, что изначально созданы Творцом, так как изменения в неживой природе обязательно ведут к изменению организмов. Он считал живую и неживую природу единой, развивающейся по одним и тем же законам.

Идеи постепенности развития организмов путём новообразования структур высказывал К. Ф. Вольф, изучавший эмбрионы позвоночных животных. Трансформизм противостоял креационизму, но его сторонники лишь постулировали, а не доказывали эволюционные преобразования организмов.

Эволюционная концепция Ж. Б. Ламарка. Впервые обосновал и чётко сформулировал концепцию развития живой природы французский учёный Жан Батист Ламарк (1744—1829). В труде «Философия зоологии» (1809) он попытался соединить идею божественного творения с идеями развития и изменяемости органического мира. По Ламарку, Творец однажды раз и навсегда привёл в движение пассивную материю, что и явилось первоосновой её развития. Далее природа сама гармонично развивалась и постепенно усложнялась по естественным законам градации.

Согласно *градуалистической концепции* Ламарка движущими силами эволюции являются прямое воздействие среды на организмы, стремление организмов к совершенствованию и наследование благоприобретённых признаков. Под *градацией* (от лат. *gradatio* — постепенное повышение) Ламарк понимал постепенное усложнение строения организмов в ходе эволюции, появление высших форм от низших. Положения своей градуалистической концепции он сформулировал в виде трёх «законов» эволюции: прямого приспособления, упражнения и неупражнения органов, наследования благоприобретённых признаков. По Ламарку, в результате эволюции возникают новые приспособления и происходят постепенные измененения в строении организмов.

В соответствии с этой идеей он считал, что в природе виды реально не существуют, эта категория придумана учёными для облегчения систематизации. На самом же деле, по его мнению, «природа не делает скачков», все имеющиеся в ней особи составляют единую цепь организмов, от наиболее простых до самых совершенных форм. Если точку зрения Линнея на виды можно выразить фразой «виды без эволюции», то взгляды Ламарка на вид и эволюцию можно назвать «эволюцией без видов».

Значительный вклад Ламарк внёс в систематику животных (рис. 5). Он расположил их по принципу «от простого к сложному» и впервые в науке сделал



Рис. 5. Принцип градации в зоологической системе Ж. Б. Ламарка

вывод об усложнении организмов и их родственных связях. В отличие от систематики Линнея, классификация животных Ламарка была восходящей и основывалась на принципах исторического развития организмов, связанных друг с другом родством, т. е. была естественной системой.



Жорж Кювье (1769—1832)

Эволюционная градуалистическая концепция Ламарка стала значительным шагом вперёд по сравнению с креационистскими представлениями о неизменности природы. Однако обоснование движущих сил эволюции оказалось ошибочным. Идеи Ламарка оказались для своего времени слишком прогрессивными, поэтому не были восприняты современниками. Тем не менее Ламарк обессмертил своё имя, впервые введя в употребление термины «биология», «позвоночные животные» и «беспозвоночные животные» и создав первую эволюционную концепцию, доказывающую сам факт изменяемости живой природы.

Борьба между креационизмом и трансформизмом. Большой вклад в развитие сравнительной морфологии и палеонтологии внёс французский учёный Жорж Кювье. Исследуя ископаемые остатки, он установил, что в далёкие времена Землю населяли другие организмы, непохожие на ныне живущих. Сравнивая ископаемые и современные формы, Ж. Кювье установил *принцип корреляции* — соответствия частей организма. Согласно этому принципу изменение одних органов влечёт за собой изменение других, с ними связанных.

Однако, креационист по своим убеждениям, Ж. Кювье объяснял смену органического мира Земли катастрофами, которые в прошлом происходили на поверхности нашей планеты. Организмы погибали в результате различных стихийных бедствий, а затем создавались Творцом в новом виде. Именно поэтому ископаемые организмы отличаются от современных. Идея о периодическом изменении облика Земли легла в основу его *теории катастроф*.



Этьенн Жоффруа Сент-Илер (1772—1844)

Креационист Ж. Кювье и трансформист Э. Жоффруа Сент-Илер использовали одни и те же факты: первый — для подтверждения акта Божественного творения и неизменности видов, второй — для доказательства изменяемости организмов и их эволюции. Спор между ними вылился в дискуссию в Парижской академии наук, в ходе которой победа осталась за Кювье. Несмотря на большие разногласия между учёными, развитие палеонтологии — науки об ископаемых организмах — сыграло важную роль в становлении эволюционной теории. Однако в начале XIX в.

креационизм прочно удерживал позиции во взглядах большинства учёных на происхождение и развитие органического мира.

Трансформизм, концепция единого плана строения, градация, градуалистическая концепция, принцип корреляции, теория катастроф.

Вопросы и задания

1. В чём заключаются основные идеи трансформизма?
2. Кем впервые было высказано предположение о влиянии условий внешней среды на изменяемость организмов? Какое это имело значение для развития идеи эволюции?
3. Охарактеризуйте движущие силы эволюции, сформулированные Ж. Б. Ламарком. В каком направлении шла эволюция по Ламарку (см. рис. 5)?
4. В чём проявилась двойственность взглядов Ж. Б. Ламарка на эволюцию?
5. В чём отличие взглядов К. Линнея и Ж. Б. Ламарка на понимание категории «вид»?
6. Сравните взгляды на природу Ж. Кювье и Э. Жоффруа Сент-Илера. В чём их различие? Какой вклад внесли эти учёные в становление эволюционной теории?
7. Сравните взгляды на природу К. Линнея, Ж. Л. Бюффона, Э. Жоффруа Сент-Илера, Ж. Кювье и Ж. Б. Ламарка. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Взгляды учёных додарвиновского периода на природу

Учёные	Направление в науке	Основные идеи, концепции

Дополнительная информация

Для объяснения причин изменяемости организмов Ж. Б. Ламарк сформулировал три «закона» эволюции органического мира.

1. *Закон прямого приспособления* объяснял причину возникновения приспособлений у растений и низших животных — это непосредственное воздействие окружающей среды на организм. В качестве примера приводились различные формы листовой пластинки у стрелолиста (рис. 6).

2. *Закон упражнения и неупражнения органов* объяснял возникновение приспособлений у животных с высокоорганизованной нервной системой (позвоночных). Причиной этого явления Ламарк считал длительную привычку животного использовать или не использовать тот или иной орган, а также внутреннее стремление организмов к совершенствованию. По Ламарку, длинная шея у жирафа — результат постоянных упражнений при поедании с деревьев листьев верхнего яруса. Образование плавательной перепонки между пальцами у водоплавающих птиц, лягушек, водных черепах, выдры он объяснял постоянным упражнением конечностей при плавании, утрату ног у змей — постоянным ползанием по земле.

3. *Закон наследования благоприобретённых признаков.* Согласно этому закону все полезные признаки и изменения, которые возникали у организма в процессе его развития, передаются по наследству и закрепляются в потомстве. Этот процесс носит постепенный характер и способствует формированию приспособлений.

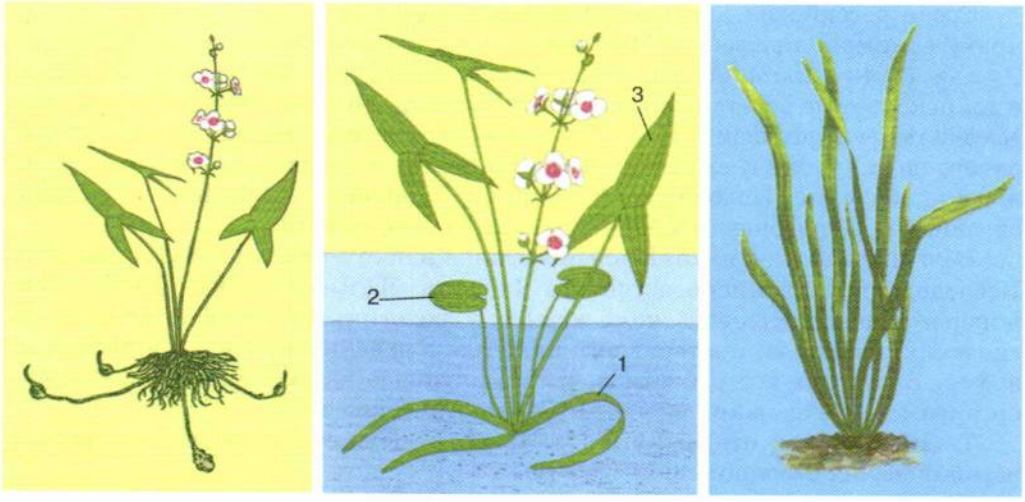


Рис. 6. Формы листовой пластинки у стрелолиста: *1* — лентовидные листья формируются под водой; *2* — овальные листья развиваются на поверхности воды; *3* — стреловидные листья вырастают в наземно-воздушной среде (слева — наземная форма стрелолиста, справа — водная)

§ 3. Предпосылки возникновения дарвинизма. Научная деятельность Ч. Дарвина

Вспомните, какие открытия были сделаны в естественных науках в начале XIX в. Каковы их социально-исторические предпосылки?

В начале XIX в. открытия в естествознании существенно поколебали креационистские воззрения на природу. Отправной точкой для этого послужили работы немецкого философа Иммануила Канта о происхождении Солнечной системы. Синтез органического вещества мочевины, произведённый немецким химиком Фридрихом Вёлером нанёс ощутимый удар по виталистической теории о жизненной силе. В физике был открыт закон сохранения и превращения энергии.

Развитие биологии в начале XIX века. В первой половине XIX в. начинает быстро развиваться эмбриология. Выдающийся отечественный учёный Карл Максимович Бэр (1792—1876) заложил основы *учения о зародышевом сходстве*. Исследуя эмбрионы позвоночных животных, он установил сходство ранних стадий эмбриогенеза у всех позвоночных животных.

Весомым доказательством родства всех организмов, обитающих на Земле, стало открытие их клеточного строения и создание немецкими учёными, зоологом Теодором Шванном (1810—1882) и ботаником Маттиасом Шлейденом (1804—1881), в 1839 г. клеточной теории.

Среди российских предшественников Ч. Дарвина одно из первых мест по праву занимает профессор Московского университета Карл Францевич Рулье (1814—1858). Он был сторонником трансформизма. Изучая животных и их ископаемые остатки, он пришёл к выводу, что среда обитания оказывает воздействие на организмы. К. Ф. Рулье также отмечал возможность вытеснения одного вида другим и вымирания одного из них в результате борьбы за пищу и места обитания. Положение концепции Ламарка о внутреннем стремлении организмов к совершенствованию он считал ошибочным.

Большое влияние на становление эволюционной теории оказала геология. Исследования английского учёного Чарлза Лайеля (1797—1875), положившего начало *историческому методу* в геологии, доказали сходство геологических процессов, протекавших на Земле в древние времена и в настоящее время. Благодаря его работам началось активное изучение истории Земли и организмов, населявших её в разные геологические эпохи.

Таким образом, открытия в естественных науках подготовили почву для возникновения эволюционного учения.

Жизнь и научная деятельность Ч. Дарвина. Основоположник эволюционного учения Чарлз Роберт Дарвин родился 12 февраля 1809 г. в маленьком городке Шрюсбери (Англия) в семье потомственных врачей. По семейной традиции Ч. Дарвин поступил в Эдинбургский университет на медицинский факультет, а затем перевёлся в Кембриджский университет на богословский факультет. Но Ч. Дарвину не суждено было стать пастором. В студенческие годы он страстно увлёкся геологией, ботаникой и зоологией, посещал общество натуралистов, где сделал несколько научных докладов. В это же время он знакомится с трудами Ч. Лайеля, которые оказали на него большое влияние. После окончания



Рис. 7. Маршрут кругосветного путешествия Ч. Дарвина (1831—1836 гг.)

университета он отправился в пятилетнее кругосветное путешествие на военно-гидрографическом судне «Бигль» в качестве натуралиста (рис. 7).



Чарлз Роберт Дарвин (1809—1882)

За время путешествия Ч. Дарвин собрал богатейшие зоологические, ботанические, палеонтологические и геологические коллекции. Он изучал флору и фауну Южной Америки и островов Тихого океана. На Галапагосских островах он обнаружил птиц, нигде более не встречающихся. Их предком, по предположению Дарвина, мог быть один из видов южноамериканских птиц (рис. 8). Изучение остатков вымерших животных и сравнение их с ныне живущими особями привели его к мысли, что современный органический мир является результатом постепенного развития ранее существовавших видов. В течение длительного времени он обрабатывал собранный материал, а также изучал достижения селекции по выведению новых пород животных и сортов растений.

В Англии, ставшей к середине XIX в. крупнейшей капиталистической державой, быстро развивалась селекция, что было обусловлено необходимостью увеличения объёма сельскохозяйственного производства. Создавались новые сорта злаков, овощных культур, появились высокопродуктивные породы крупного рогатого скота, овец, свиней и др. Практика селекции неопровержимо свидетельствовала о способности организмов изменять свои признаки. Изучая

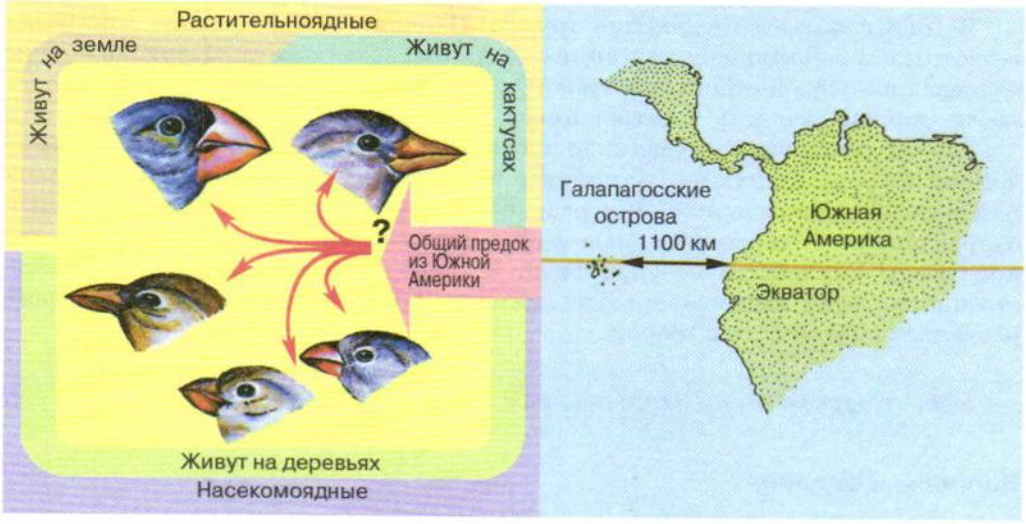


Рис. 8. Галапагосские вьюрки

процесс искусственного отбора культурных форм организмов, Дарвин пришёл к выводу, что и в природе происходят аналогичные явления.

В 1838 г. Ч. Дарвин познакомился с сочинением «Опыт о законе народонаселения» (1798) английского священника, экономиста и демографа Томаса Мальтуса. В этом труде Мальтус сформулировал закон народонаселения, согласно которому население растёт в геометрической прогрессии, а необходимые ресурсы могут увеличиваться только в арифметической прогрессии, что ведёт к борьбе за существование. Рассуждения Мальтуса натолкнули Дарвина на идею о наличии и в органическом мире борьбы за существование. Согласно ей в природе рождается гораздо больше особей, чем способно выжить. Дарвин полагал, что любой организм, который обладает хотя бы незначительным преимуществом перед другими особями, имеет больше шансов на выживание, т. е. в природе происходит естественный отбор.

В 1858 г. Ч. Дарвин получил рукопись молодого английского учёного Алфреда Рассела Уоллеса (1823—1913), который независимо от него сформулировал принцип естественного отбора. Как отметил сам Дарвин, совпадение идей было поразительным. По настоянию друзей обе статьи и раннее письмо Дарвина, в котором он излагал основные положения своей теории, были представлены на заседании Линнеевского общества в Лондоне.

В 1859 г. вышел в свет главный труд Ч. Дарвина «О происхождении видов путём естественного отбора, или Сохранении благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь». Эта книга имела эффект разорвавшейся бомбы. Уже через год она была издана на немецком языке, а через пять лет на русском. Идеи Дарвина нашли среди учёных как сторонников, так и противников.

В 1868 г. вышел следующий труд Ч. Дарвина — «Изменение домашних животных и культурных растений», а в 1871 г. — книга «Происхождение человека и половой отбор», в которой рассматривался самый сложный вопрос эволюционного учения — антропогенез.

Все три сочинения существенно противоречили традиционным взглядам на живую природу и явились настоящим переворотом в науке. В них Ч. Дарвин изложил основные положения разработанной им эволюционной теории и охарактеризовал движущие силы и результаты эволюционного процесса. Его коллега А. Уоллес признал приоритет Ч. Дарвина в разработке теории естественного отбора, выпустив в 1875 г. книгу «Дарвинизм», откуда и пошло само название эволюционной теории.

Учение о зародышевом сходстве, исторический метод.

Вопросы и задания

1. Какие открытия в биологии в начале XIX в. существенно поколебали креационистские воззрения на живую природу?

2. Расскажите об основных этапах научной деятельности Ч. Дарвина.
3. Какие социально-экономические предпосылки подготовили почву для появления эволюционного учения Ч. Дарвина?
4. Что послужило основой для создания Ч. Дарвином теории естественного отбора?
5. Кто автор термина «дарвинизм»? Каков вклад этого учёного в науку?

§ 4. Эволюция культурных форм организмов (по Ч. Дарвину)

?

Рассмотрите рис. 9—11. В каком направлении проводился искусственный отбор при выведении пород животных и сортов растений? Что явилось материалом для искусственного отбора?

Ещё до Ч. Дарвина было широко известно, что все культурные растения и домашние животные произошли от диких предков. Например, предками домашних кур считались дикие банкивские куры, а различных пород голубей (рис. 9) — дикий скалистый голубь. Но как могло возникнуть такое

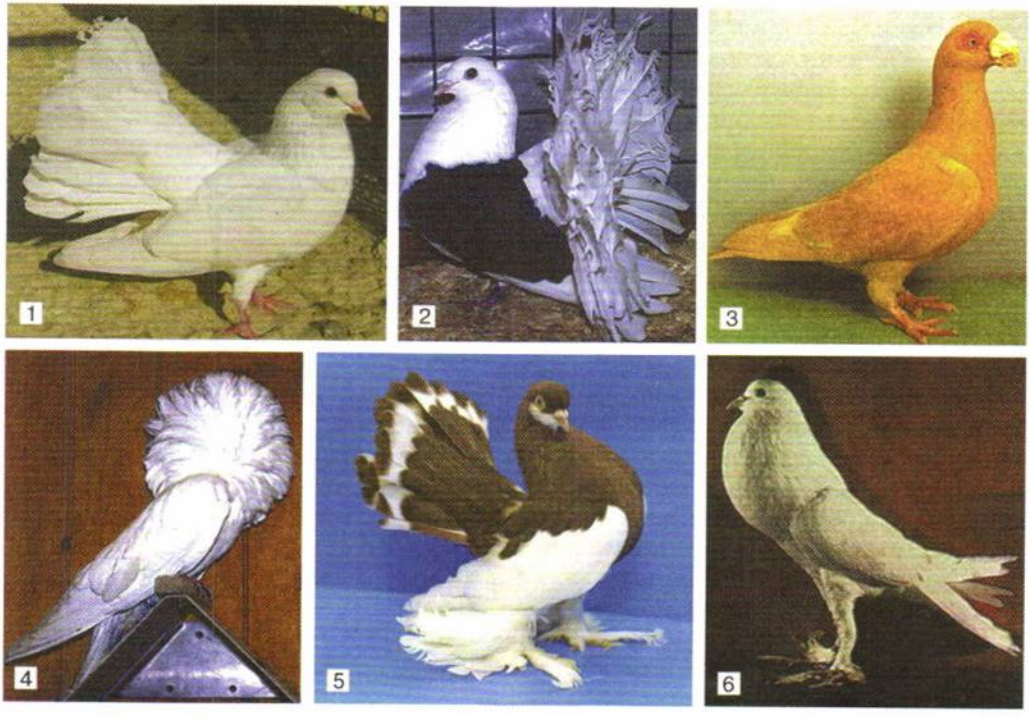


Рис. 9. Породы голубей: *1* — почтовый; *2* — павлиний; *3* — индиан; *4* — якобинец; *5* — ленточный турман; *6* — английский дутыш



Рис. 10. Анконская (коротконогая) порода овец (в центре) и овцы с нормальными ногами

разнообразие пород? Каким образом у организмов появились признаки, несвойственные их диким предкам? Именно на эти вопросы и предстояло ответить Ч. Дарвину.

Наследственность и изменчивость организмов. С давних времён, приручая животных и окультуривая растения, человек стремился сохранить у особей полезные для себя признаки. Так, в течение короткого периода в одном из фермерских хозяйств Англии была выведена новая порода мериносных овец. Исходной особью для отбора стал ягнёнок, родившийся с удлинённым телом и короткими ногами. Эти признаки и послужили основой для создания новой коротконогой анконской породы овец (рис. 10). Аналогичным образом были выведены такие породы собак, как бульдог и такса, сорта махровых астр, георгинов, роз и др.

Ч. Дарвин обратил внимание на то, что подобные изменения возникали нечасто и носили случайный характер. Чаще встречались более мелкие, незначительные изменения. Именно они и учитывались в селекционной работе. На основании этого Ч. Дарвин пришёл к выводу, что организмам присущи два противоположных свойства: наследственность и изменчивость. *Наследственность* консервативна и обеспечивает сохранение признаков, в то время как *изменчивость* приводит к появлению новых. Он выделил и охарактеризовал две основные формы изменчивости: определённую и неопределённую.

Определённая, или *групповая*, *изменчивость* представляет собой видимую (определённую) ответную реакцию организма на воздействие среды. Этот вид изменчивости не наследуется, и при прекращении действия фактора признак возвращается к исходной форме. *Неопределённая*, или *индивидуальная*, *изменчивость* обусловлена внутренними причинами, отсутствует у предков и возникает внезапно. Изменения эти единичны, неадекватны воздействию внешних факторов, появляются у организмов спонтанно, по необъяснимым причинам (неопределённо) и всегда наследуются.

Помимо этого Ч. Дарвин выделил ещё одну форму изменчивости — *соотносительную (коррелятивную)*, при которой изменение одного признака обусловливает появление и других признаков. Так, он обратил внимание на то, что длинноногие голуби имеют длинные клюв и шею; белые коты и кошки с голубыми глазами, как правило, глухи.

Любая форма изменчивости сама по себе ещё не может привести к появлению в природе нового вида — так же как без направленной работы селек-

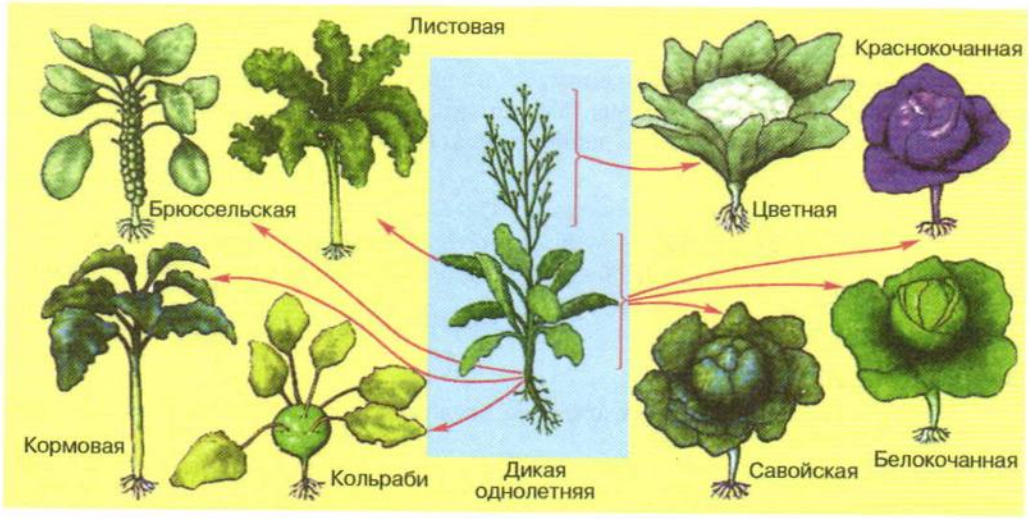


Рис. 11. Сорта капусты огородной

ционера не возникнет новый сорт или порода. Движущей силой создания культурных форм организмов служит искусственный отбор.

Роль искусственного отбора. Изучая работу селекционеров, Ч. Дарвин подробно изучил методы выведения новых пород и сортов. Так, многочисленные сорта капусты огородной были получены от исходного дикого вида, причём селекция велась в разных направлениях: у кочанных и листовых сортов отбору подвергались такие признаки, как количество и форма листьев, а у цветной капусты — размер соцветий (рис. 11).

Обобщив многовековой опыт человечества по созданию культурных форм организмов, Ч. Дарвин пришёл к следующим выводам.

1. Каждый сорт или порода выведены от одной исходной формы, представленной диким видом. Предпосылкой для возникновения новых культурных форм служит изменчивость организмов.

2. Выведение новых сортов и пород нельзя осуществить путём улучшения условий содержания организмов, так как нет прямой зависимости между появлением новых признаков и факторами внешней среды.

3. Одно из условий получения новой культурной формы — внезапное возникновение изменений у единичных особей. Но такие случаи редки и не являются главными в селекции.

4. Новые сорта и породы — результат деятельности человека, включающей оценку мелких изменений у особей, подбор родительских пар, скрещивание, отбор и отбраковку. При многократном повторении этих операций удаётся вывести новый сорт или породу.

Творческую целенаправленную деятельность человека по выведению нового сорта или породы Ч. Дарвин назвал *искусственным отбором*. Природа поставляет наследственные изменения, а человек отбирает среди них полезные для себя и выводит новые формы. Установив причины эволюции культурных форм организмов, Ч. Дарвин перешёл к выяснению движущих сил эволюции, действующих в природе.

Наследственность; изменчивость: определённая (групповая), неопределённая (индивидуальная), соотносительная (коррелятивная); искусственный отбор.

Вопросы и задания

1. Как Ч. Дарвин объяснил происхождение различных сортов культурных растений и пород домашних животных?
2. Какие формы изменчивости выделил Ч. Дарвин? Сравните их с современной классификацией форм изменчивости организмов.
3. Почему искусственный отбор Ч. Дарвин назвал движущей силой селекции?
4. Среди сортов таких культурных растений, как крыжовник, смородина, тыква, огурец, наблюдается большое разнообразие плодов, в то время как разнообразия листьев не встречается. У различных сортов капусты огородной, наоборот, чрезвычайно изменчивы листья. Объясните почему.

§5. Эволюция видов в природе (по Ч. Дарвину)



Вспомните, каких взглядов придерживались К. Линней и Ж. Б. Ламарк на понимание сущности категории «вид» и «эволюция».

Дарвиновское понимание вида основывалось на признании реальности его существования в природе. Считая вид основным этапом исторического развития органического мира, Ч. Дарвин в то же время полагал, что вид является результатом действия движущих сил эволюции.

Интенсивность размножения организмов. Организмы в большинстве своём очень плодовиты. Ещё К. Линней подсчитал, что от одного растения мака можно получить до 32 тыс. семян. Сходное явление наблюдается и среди животных. Ч. Дарвин в качестве примера привёл самое неплодовитое животное — слона. Он живёт до 100 лет и приносит за весь период не более шести детёнышей. Тем не менее потомство от одной пары слонов за 750 лет составило бы 19 млн особей. Однако этого не происходит. Численность каждого вида сохраняется на более или менее постоянном уровне, периодически повышаясь или понижаясь. Ч. Дарвин объяснил это ограниченностью природных ресурсов: пищи, воды, мест обитания, света и др., а также случайной гибелью организмов на разных этапах жизни. Лишь относительно небольшое число особей достигает половозрелого возраста и способно оставить потомство.

Борьба за существование. Несоответствие между стремлением организмов к избыточному размножению и ограниченностью природных ресурсов привело Ч. Дарвина к выводу о существовании в природе фактора, уничтожающего часть особей. В метафорическом смысле он назвал его борьбой за существование.

Борьба за существование — это совокупность всех отношений особей друг с другом и с неживой природой, определяющихся способностью данной особи к выживанию и оставлению потомства. Ч. Дарвин выделил три формы борьбы за существование: внутривидовую, межвидовую и борьбу с неблагоприятными условиями внешней среды (рис. 12).

Внутривидовая борьба за существование возникает между особями одного вида и является наиболее ожесточённой, так как она обусловлена их одинаковыми жизненными потребностями. Между организмами одного вида возникает конкуренция за территорию, пищу, самку, убежище. При этом одни особи уступают и погибают в конкуренции, а другие, наоборот, выживают, захватывают новую территорию, оставляют потомство. Внутривидовая борьба, приводя к гибели отдельных организмов, обеспечивает процветание вида в целом, ибо выживают наиболее приспособленные особи.

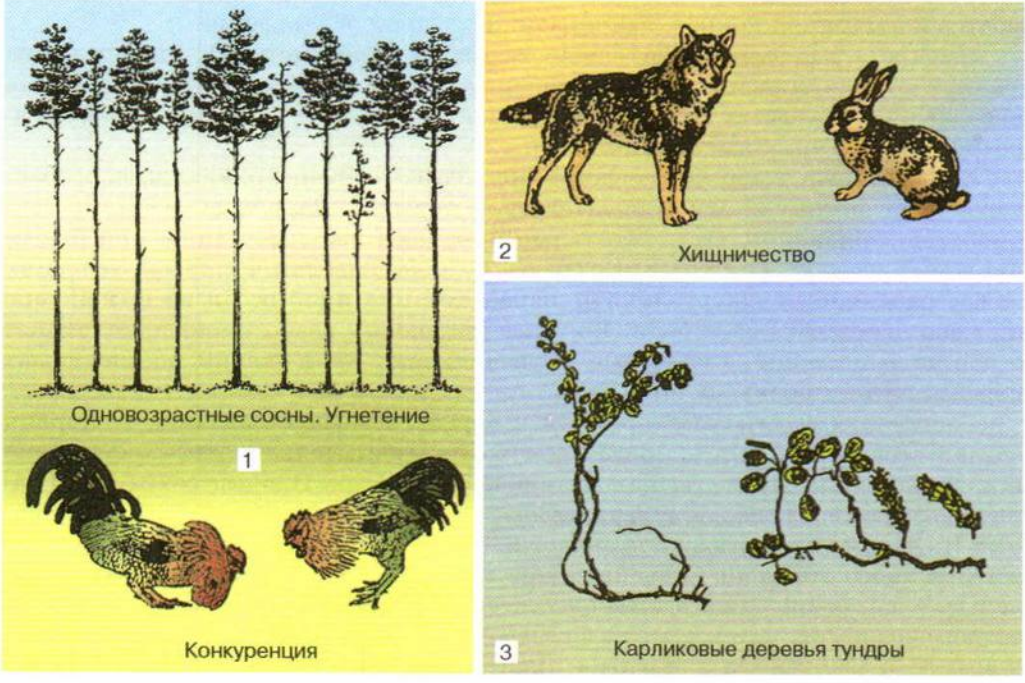


Рис. 12. Формы борьбы за существование (по Ч. Дарвину): *1* — внутривидовая; *2* — межвидовая; *3* — борьба с неблагоприятными условиями внешней среды

Межвидовая борьба за существование происходит между особями разных видов, при этом один вид подавляет другой, угнетает его, а иногда приводит к гибели. Эта форма борьбы наблюдается во взаимоотношениях типа «хищник — жертва», «паразит — хозяин». Угнетаемая особь может выжить, если по каким-либо причинам избежит гибели, например, за счёт умения быстро бегать (олени, зайцы), возможностей цвести и давать семена несколько раз за сезон (пастушья сумка, одуванчик) и т. д. Между видами может возникать и конкуренция за территорию, пищу при условии, если они занимают одинаковое место в сообществе. Так, из двух видов светолюбивых растений на одном лугу выживает тот вид, который быстрее растёт.

Борьба с неблагоприятными условиями внешней среды связана с особенностями климата, рельефа, почвы. Эти условия в одинаковой степени влияют на всех особей, обитающих на данной территории, но выживают и могут оставить потомство только наиболее жизнеспособные. Их признаки передаются потомкам, что ведёт к совершенствованию приспособленности к данной среде обитания. Например, в тундре в результате такой борьбы сформировались деревья карликовой формы, приспособленные к жизни в условиях вечной мерзлоты; млекопитающие арктической зоны имеют толстый слой подкожного жира или мощный волосяной покров, защищающие тело от охлаждения.

Именно в выживании, возможности оставить потомство Ч. Дарвин видел основную роль борьбы за существование. Только в этом случае возможна передача по наследству с последующим закреплением в потомстве признаков, которые обеспечили выживание особи.

Естественный отбор. Отсутствие в природе совершенно одинаковых особей, даже среди потомков одной родительской пары, Ч. Дарвин объяснил изменчивостью признаков. Отличительные признаки несущественны при благоприятных, стабильных условиях среды. Однако в неблагоприятных условиях любое различие может увеличить шансы той или иной особи на выживание или способствовать её гибели. Вредные изменения резко уменьшают шансы особи на выживание, а полезные — увеличивают их, а значит, обеспечивают передачу этих признаков по наследству.

Сопоставив факты изменчивости и борьбы за существование, Ч. Дарвин сделал второй вывод: в природе происходит избирательное уничтожение одних особей и преимущественное размножение других. Процесс сохранения одних особей за счёт гибели других он назвал *естественным отбором*. Этот термин Ч. Дарвин использовал по аналогии с искусственным отбором. Действием естественного отбора он объяснял существование особых насекомых на острове Кергелен, открытом всем антарктическим ветрам. Мухи и бабочки на этом острове бескрылы или имеют недоразвитые крылья, поэтому не поднимаются в воздух, а забиваются в укрытия. Благодаря этому они оказались способными оставлять потомство. Особей же с нормальными крыльями ветер уносил в океан, и они погибали (рис. 13).

Материалом для естественного отбора служат признаки, возникающие в результате неопределённой изменчивости. В процессе борьбы за существование у отдельных особей благодаря наследственности закрепляются спонтанно появившиеся изменения. В результате естественного отбора выживают лишь те организмы, которые обладают преимуществом перед другими, т. е. отбор направлен на сохранение в поколениях благоприятных признаков.

Наследственную изменчивость, борьбу за существование и естественный отбор Ч. Дарвин назвал движущими силами эволюции.

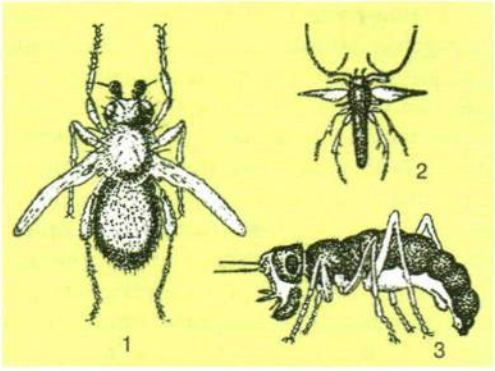


Рис. 13. Насекомые острова Кергелен: *1* — муха с недоразвитыми крыльями; *2* — бабочка с недоразвитыми крыльями; *3* — бескрылая муха

Приспособления — результат естественного отбора. Согласно эволюционной теории Ч. Дарвина в результате естественного отбора у организмов возникают *приспособления*. Например, формирование длинной шеи у жирафа объясняется выживанием только тех особей, которые могли обеспечить себя пищей в условиях африканских саванн. Тот же факт Ж. Б. Ламарк объяснял стремлением предков жирафа вытягивать шею, т. е. упражнять орган (рис. 14).

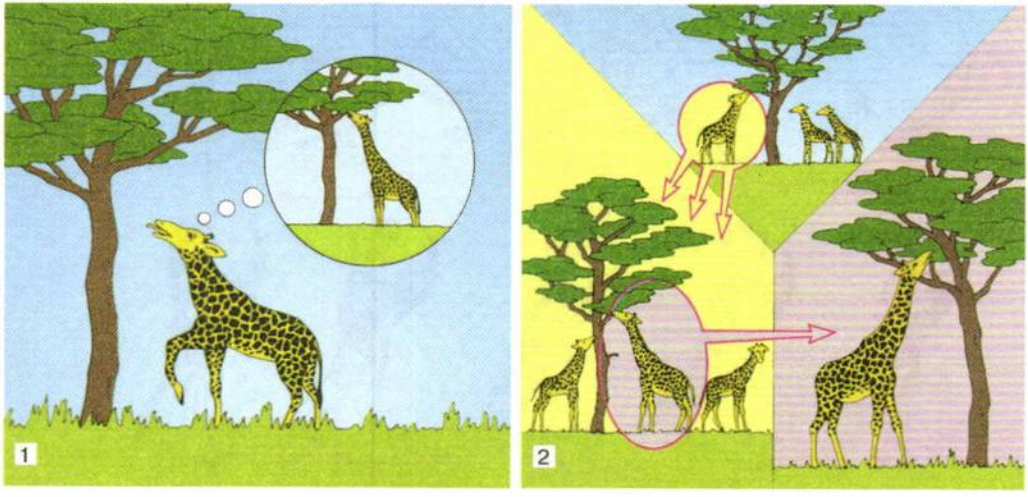


Рис. 14. Образование длинной шеи у жирафа согласно взглядам на эволюцию: *1* — Ж. Б. Ламарка; *2* — Ч. Дарвина

Бывает так, что полезный в одних условиях орган становится бесполезным в других. Например, у водоплавающих птиц (уток, гусей и др.) между пальцами имеются перепонки как результат приспособленности к среде обитания. Однако птица фрегат и горные гуси никогда не садятся на воду, хотя и имеют такое же строение задних конечностей. В то же время у водного воробья оляпки перепонки между пальцами отсутствуют, но он прекрасно ныряет и добывает пищу под водой. Ч. Дарвин объяснял это тем, что данный вид недавно перешёл к обитанию в новых условиях, приспособления у него ещё не выработались, так как это длительный и постепенный процесс.

Таким образом, приспособления, возникшие у организмов в одних условиях, могут оказаться неэффективными или даже вредными в других. Эту особенность Ч. Дарвин назвал *принципом относительной органической целесообразности*, т. е. *приспособленность организмов к среде обитания* относительна и утрачивает своё значение при изменении условий существования.

Дивергенция признаков и видообразование. Ещё одним результатом естественного отбора Ч. Дарвин считал образование новых видов.

Как бы ни были близки особи друг другу, в природе действуют закономерности неопределённой изменчивости. Внутри каждого вида всегда имеются различия. Чем шире спектр изменчивости вида, тем больше шансов у отдельного организма выжить. Особи со сходными признаками вступают в более жёсткую борьбу и в процессе естественного отбора чаще погибают. Преимущество полу-

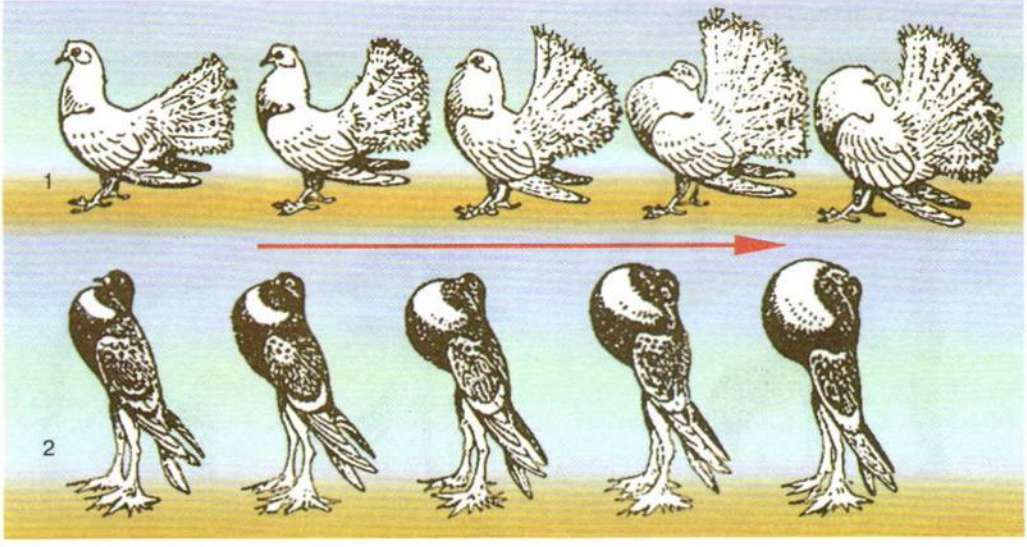


Рис. 15. Нарастание признаков у двух пород голубей в течение трёх веков: *1* — трубастый (павлиний) голубь; *2* — голубь-дутыш

чают особи с наиболее уклоняющимися признаками. В результате в их потомстве постепенно накапливаются и усиливаются различия. Подобное явление Ч. Дарвин наблюдал и в селекции. Например, под действием искусственного отбора постепенно нарастали различия у пород голубей (рис. 15).

Расхождение признаков, возникающее под действием естественного отбора, в результате которого из одной исходной формы образуются две и более дочерних, Дарвин назвал *дивергенцией* (от лат. *divergo* — отклоняюсь, отхожу). Он считал, что именно дивергенция признаков лежит в основе видообразования.

Итак, согласно теории Ч. Дарвина родственные виды имеют общего предка. Степень родства организмов отражает систематика. В процессе естественного отбора часть видов вымирает, а сохранившиеся вновь образуют спектр изменчивости. Возникновение новых видов от общего предка в результате дивергенции признаков называют *видообразованием* (рис. 16).

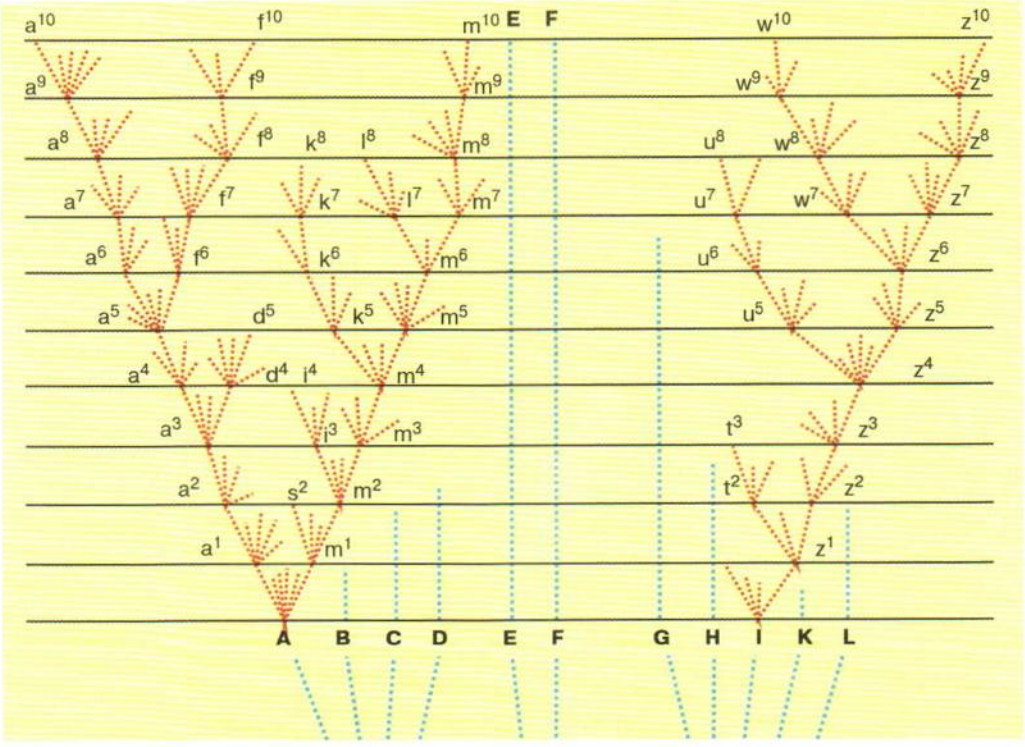


Рис. 16. Схема дивергентной эволюции видов (по Ч. Дарвину): *A*—*L* — виды одного таксона (*A*, *I* — виды с разновидностями; *E*, *F* — виды, не претерпевшие изменений; *B*—*D*, *G*, *H*, *K*, *L* — вымершие виды); *a*—*z* — новые виды

Выводы из эволюционной теории Ч. Дарвина. Причинами эволюции видов в природе, согласно эволюционной теории Ч. Дарвина, являются интенсивность размножения организмов и ограниченность природных ресурсов. Вследствие этого происходит борьба за существование. Наличие наследственной изменчивости и борьбы за существование ведёт к естественному отбору. Результатом естественного отбора являются возникновение приспособленности организмов к среде обитания и образование новых видов (табл. 1).

Таблица 1

Основные положения эволюционной теории Ч. Дарвина

Причины эволюции	Следствия эволюции		Результаты эволюции
1. Интенсивность размножения организмов 2. Ограниченность природных ресурсов 3. Наследственная изменчивость	Борьба за существование	Естественный отбор	1. Возникновение приспособленности организмов к среде обитания 2. Образование новых видов

Эволюция идёт путём накопления различий — дивергенции признаков, что приводит к ослаблению родства между видами. В результате эволюции происходит общее повышение уровня организации живого.

Борьба за существование: внутривидовая, межвидовая, с неблагоприятными условиями внешней среды; естественный отбор; приспособления; принцип относительной органической целесообразности; приспособленность организмов к среде обитания; дивергенция; видообразование.

Вопросы и задания

1. Чем объясняется относительное постоянство численности видов организмов в природе? Ответ поясните.
2. Каковы причины и следствия борьбы за существование? Какое значение для неё имеет интенсивность размножения организмов?
3. Охарактеризуйте формы борьбы за существование, выделенные Ч. Дарвином (см. рис. 12). В чём их различия и сходство? Какая из форм борьбы за существование является наиболее жёсткой? Ответ поясните.
4. Что такое естественный отбор? В результате чего он происходит?
5. Объясните с позиции научных взглядов К. Линнея, Ж. Б. Ламарка и Ч. Дарвина следующие факты: а) возникновение плавательной перепонки у водоплавающих птиц; б) отсутствие конечностей у змей и безногих ящериц.
6. Как Ч. Дарвин объяснял образование в природе новых видов?

§ 6. Развитие эволюционной теории Ч. Дарвина



Назовите основные положения эволюционной теории Ч. Дарвина. В чём состоит её отличие от ранее выдвинутых эволюционных концепций?

Основная заслуга Ч. Дарвина состоит в том, что он впервые объяснил процессы развития организмов и образования новых видов действием естественных законов природы. Изучив огромный фактологический материал, учёный вскрыл ряд закономерностей, установил причины, следствия и результаты эволюции. Развитие биологии подготовило почву для появления эволюционной теории, но понадобился гений Ч. Дарвина, чтобы установить основную движущую силу эволюции — естественный отбор.

Классический дарвинизм. Дальнейшее развитие эволюционной теории Ч. Дарвина проходило в несколько этапов. Первый этап (1859—1900) можно охарактеризовать как период становления дарвинизма. Многие прогрессивные биологи того времени приветствовали появление теории Дарвина и содействовали её распространению. Основными пропагандистами идей Дарвина стали А. Уоллес, Т. Гексли, В. О. Ковалевский, А. О. Ковалевский, И. И. Мечников, К. А. Тимирязев, Э. Геккель, А. Вейсман и др. Их работы в различных областях биологии и медицины способствовали утверждению и распространению дарвинизма. Концепция о неизменности видов окончательно потерпела поражение. В этот период оформился *классический дарвинизм*, в основе которого лежала дарвиновская теория естественного отбора.

Период становления дарвинизма сопровождался бурным развитием биологии и поисками доказательств эволюционной теории. В биологии конца XIX в. главенствующим становится *исторический подход*.

Однако помимо сторонников у эволюционной теории оказалось немало противников. Так, Ч. Лайель и К. М. Бэр не приняли теорию Дарвина. Некоторые учёные, среди которых был Э. Геккель, предпринимали попытки объединить дарвинизм и ламаркизм. Прямому приспособлению организмов к среде обитания и естественному отбору отводилась одинаковая роль в эволюции.

В действительности в теории Ч. Дарвина было немало уязвимых мест — наука того времени ещё не могла ответить на многие вопросы. Так, если принять идею Дарвина о дивергентном происхождении видов, то из этого положения вытекает, что когда-то на Земле был только один вид. Если совершенствование приспособлений происходит в результате естественного отбора, то, следовательно, было время, когда у организмов приспособления отсутствовали вообще. То и другое абсурдно, но теория не давала ответов на эти вопросы.

Согласно теории Ч. Дарвина в процессе эволюции образуются высшие формы, а низшие обречены на вымирание в борьбе за существование. Но всякую ли группу ждёт вымирание? В чём причина вымирания вида? Как тогда объяснить факт наличия в современном мире наряду с высшими формами и низших?

И, наконец, в чём суть неопределённой изменчивости, как она возникает? Эти вопросы задавали оппоненты Дарвина.

Английский инженер Ф. Дженкин опубликовал одно из существенных возражений против эволюционной теории Ч. Дарвина. Объясняя возникновение или исчезновение определённых признаков, Дарвин считал, что потомки наследуют по половине признаков от обоих родителей. Исходя из этого положения, Дженкин подсчитал, что при наличии какого-то полезного признака у одного из родителей у потомка оказывается лишь половина ($^1/_2$) признака. В следующем поколении наследуется только $^1/_4$ часть признака. В результате через несколько поколений признак должен совсем исчезнуть. Однако в природе происходит удивительно стойкое повторение у отдельных особей некоторых признаков через ряд поколений. Чем это можно объяснить? Ч. Дарвин высказывал мысль о «неразбавленной» наследственности, однако опровергнуть или объяснить «кошмар Дженкина» (выражение Дарвина) он не мог: до появления генетики оставалось ещё около 40 лет.

Кризис классического дарвинизма. Конец XIX — начало XX в. характеризуется развитием экспериментального направления в биологии. Вновь открытые законы генетики позволили установить дискретный характер наследственности. «Кошмар Дженкина» получил научное объяснение, снявшее одно из главных возражений классическому дарвинизму. Усилия учёных были направлены на поиск причин появления мутаций и определения их роли в эволюции. Дальнейшее развитие генетики привело к кризису классического дарвинизма. Это было вторым этапом развития эволюционной теории Ч. Дарвина.

Учёные-генетики начала XX в. — В. Иоганнсен, Г. Де Фриз, У. Бэтсон, сделав ряд важных открытий в области закономерностей наследственности и изменчивости организмов, противопоставили их теории Ч. Дарвина и отвергли саму идею естественного отбора. Отсутствие экспериментальной базы у дарвинизма делало его на тот момент только научной гипотезой.

Искусственно полученные и изученные мутации послужили основой для формирования *мутационной теории эволюции*, или *мутационизма*, создателем которой был Гуго Де Фриз. Приверженцы этой теории считали, что основой эволюции являются мутации, в результате которых возникают новые формы. Роль естественного отбора в эволюционном процессе отвергалась, так как считалось, что каждый новый наследственный признак — мутация — уже может привести к образованию нового вида. Возникновение приспособлений мутационная теория эволюции объясняла появлением одноразовых, случайных мутаций, а не постепенным отбором или прямым приспособлением.

Таким образом, бурное развитие генетики в первой четверти XX в. привело к созданию новых эволюционных теорий. Естественному отбору в них отводилась второстепенная роль. В то же время открытие мутаций подтверждало высказанную Дарвином идею о существовании в природе материала для отбора, объясняло причину неопределённой наследственной изменчивости.

Формирование синтетической теории эволюции. В 20—40-х гг. XX в. начался следующий этап в развитии дарвинизма. Успехи в ряде областей биологии привели к формированию синтетического направления в теории эволюции, соединившего дарвинизм с генетикой и экологией.

Наиболее важными явились открытия американского учёного Т. Моргана и его школы. Были установлены линейное расположение генов в хромосоме, рекомбинации генов в процессе кроссинговера, сформулирована хромосомная теория наследственности. Стало возможным искусственное получение мутаций и их изучение в лабораторных условиях.

В 20—30-х гг. XX в. предпринимаются попытки объединения классического дарвинизма и генетики. Важное значение имели работы С. С. Четверикова по изучению природных популяций дрозофилы. В ходе исследований учёный обнаружил наличие в этих популяциях большого числа различных мутаций, что потвердило предположение о случайном, ненаправленном характере мутаций. Впервые была подведена генетическая база под дарвинизм. На стыке наук возникает новая область биологии — эволюционная генетика. Значительную роль в её становлении сыграли отечественные учёные Н. И. Вавилов, А. С. Серебровский, Г. Д. Карпеченко и другие, а также зарубежные учёные Ф. Г. Добжанский, Э. Майр, Дж. Хаксли. Благодаря их исследованиям сформировались представления об элементарной единице эволюции (популяции), элементарном эволюционном материале — мутациях и комбинациях — и элементарном эволюционном явлении — изменении генофонда популяции. Одновременно началось экспериментальное исследование экологических факторов эволюции. Наш соотечественник В. Н. Сукачёв опытным путём установил, что борьба за существование является одним из основных факторов эволюции и приводит к приспособительным изменениям. Его работы внесли большой вклад в развитие эволюционной теории.

Таким образом, на стыке нескольких биологических наук трудами учёных из разных стран в 40-х гг. XX в. оформилась *синтетическая теория эволюции* (СТЭ). Последующее её развитие связано с открытием структуры ДНК, определением генетического кода и механизма биосинтеза белка, развитием молекулярной биологии и биохимии, использованием математических моделей для объяснения эволюционного процесса, который стали изучать не на отдельных особях, а на популяции в целом.

Основные положения синтетической теории эволюции

1. Материалом для эволюции служит наследственная изменчивость организмов, т. е. мутации и комбинации генов.
2. Мутационный процесс, комбинативная изменчивость, популяционные волны — движущие силы эволюции. Они поставляют материал для естественного отбора, носят случайный и ненаправленный характер.
3. Направляющий фактор эволюции — естественный отбор — основан на сохранении и накоплении наследственных изменений у организмов.

4. Наименьшая эволюционная единица — популяция, а не особь или вид. Длительно и направленно изменяется в ходе эволюции только генофонд популяции — совокупность генов особей, составляющих популяцию.
5. Вид состоит из различающихся по некоторым признакам, но генетически однородных единиц — популяций и подвидов, существующих в пределах своего ареала. Генетическая однородность вида поддерживается скрещиванием особей, образующих его популяции.
6. Обмен генами возможен лишь внутри вида. Генофонд каждой популяции содержит генетический груз — часть наследственной изменчивости, которая определяет появление в ней менее приспособленных особей.
7. Эволюция в основном идёт путём дивергенции, т. е. у потомков по сравнению с предковой формой в процессе эволюции наблюдается постепенное расхождение признаков.
8. Эволюция имеет постепенный и длительный характер. Видообразование как этап эволюции представляет собой последовательную смену одной популяции другой и называется микроэволюцией.
9. Эволюцию на уровне, превышающем вид, т. е. образование родов, семейств, отрядов, классов и других надвидовых систематических групп организмов, называют макроэволюцией.
10. Эволюция непредсказуема: у неё нет конечной цели и финал недостижим.

Синтетическая теория эволюции в настоящее время развивается на стыке нескольких естественных наук. Её основные положения будут подробнее рассмотрены в следующей главе.

Классический дарвинизм, исторический подход, мутационная теория эволюции (мутационизм), синтетическая теория эволюции.

Вопросы и задания

1. Назовите основные этапы развития эволюционной теории Ч. Дарвина.
2. Какое влияние оказала теория Ч. Дарвина на развитие биологии?
3. Охарактеризуйте период становления классического дарвинизма. Какие учёные выступили в поддержку эволюционной теории Ч. Дарвина?
4. Назовите причины кризиса классического дарвинизма. Какое влияние на дарвинизм оказало открытие закономерностей наследственности и изменчивости?
5. В чём заключается сущность мутационной теории эволюции?
6. На стыке каких биологических наук сформировалась синтетическая теория эволюции? Перечислите её основные положения.

Дополнительная информация

Некоторые неразработанные эволюционной теорией Ч. Дарвина вопросы послужили отправной точкой для появления альтернативных эволюционных концепций. Одна из них — *номогенез* (от греч. *nomos* — закон и *genesis* — происхождение,

возникновение). Эту концепцию сформулировал в 1922 г. отечественный учёный-биолог и географ Лев Семёнович Берг (1876—1950).

Стержнем номогенеза является аристотелевская идея о признании изначальной целесообразности всего живого (телеология). Положение об определяющей роли случайности в эволюции, на котором базируются классический дарвинизм и синтетическая теория эволюции, номогенез решительно отвергает. Согласно взглядам Берга, «эволюция организмов есть результат некоторых закономерных процессов, протекающих в них. Она есть номогенез, развитие по твёрдым законам в отличие от эволюции путём случайностей, предлагаемой Дарвином. Влияние борьбы за существование и естественного отбора в этом процессе имеет совершенно второстепенное значение, и во всяком случае прогресс в организации ни в малейшей степени не зависит от борьбы за существование».

Эволюция по Бергу в основном сводится к развёртыванию предсуществующих зачатков. Она предопределена и совершается крупными скачками — *сальтациями* (от лат. *saltatio* — прыжок, скачок) — вследствие действия внутренних сил, а факторы внешней среды играют вспомогательную и даже нежелательную, сдерживающую роль. Идея сальтационной эволюции Берга созвучна теории мутационизма Де Фриза. На их основе развилась концепция *пунктуализма*, согласно которой процесс эволюции идёт путём редких и быстрых скачков, а 99 % времени своего существования виды пребывают в стабильном состоянии, не изменяясь.

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 1

Начиная с древних времён учёными-естественниками высказывались идеи об изменяемости органического мира.

В середине XVIII в. была создана первая система классификации организмов, определено понятие вида и введена бинарная номенклатура. Впервые эволюционные представления были сформулированы в концепции трансформизма. В ней понятие об изменяемости (трансформации) связывалось с приспособленностью организмов к среде обитания. Основной причиной изменяемости считалось прямое воздействие внешних факторов на организмы.

Первая эволюционная концепция была разработана Ж. Б. Ламарком. Суть её заключалась в изначальном стремлении организмов к совершенствованию. Несмотря на ошибочность многих положений, в ней была сделана попытка доказать сам факт эволюции и установить её движущие силы.

Крупные успехи биологии в середине XIX в., а также достижения селекции явились основой для создания Ч. Дарвином эволюционной теории. В ней были впервые установлены движущие силы, причины, следствия и результаты эволюции. Теория естественного отбора объясняла происхождение видов и возникновение приспособлений у организмов. Эволюционная теория Ч. Дарвина оказала большое влияние на последующее развитие биологии.

Успехи цитологии и генетики в XX в. способствовали формированию комплексного подхода к изучению эволюционных процессов и становлению синтетической теории эволюции.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Идеи эволюционизма в философии Античности.
2. Естественная история Ж. Л. Бюффона и идея трансформизма.
3. Градуалистическая концепция Ж. Б. Ламарка.
4. Биография и научная деятельность Ч. Дарвина.
5. Эволюционизм и научный креационизм: спор продолжается.
6. Современные (недарвиновские) концепции эволюции.

Глава 2. МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

§7. Генетические основы эволюции

Рассмотрите рис. 17. В чём причина изменчивости узора надкрыльев у божьих коровок? Наследуется ли этот признак в поколениях?

Эволюционный процесс включает микроэволюцию и макроэволюцию. *Микроэволюция* — это процессы приспособительной перестройки внутри вида, которые могут привести к образованию нового вида. Однако являясь необходимой предпосылкой видообразования, микроэволюционные процессы не всегда им завершаются. Чаще возникают приспособления, обеспечивающие длительное существование вида. Микроэволюцию можно изучать экспериментальным путём.

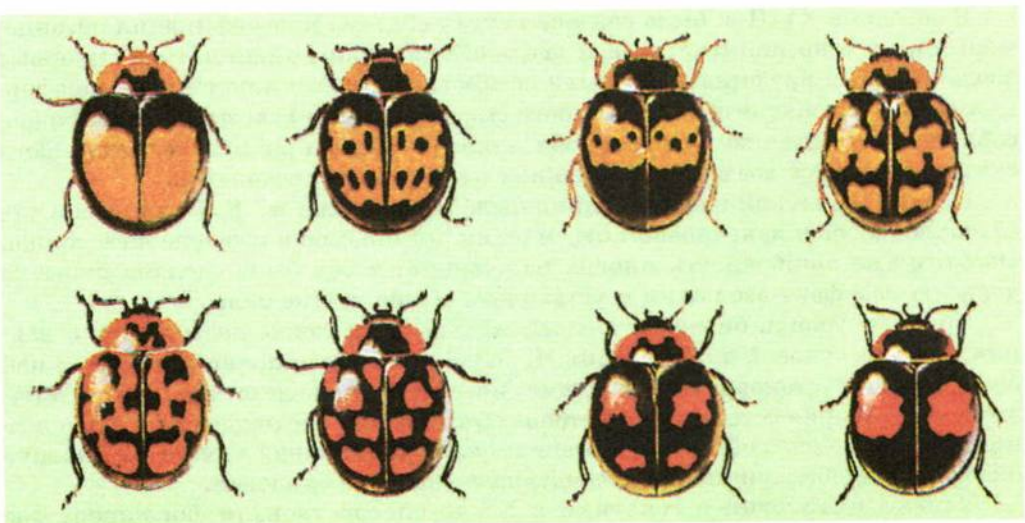


Рис. 17. Внутривидовая изменчивость узора надкрыльев у божьей коровки

Элементарный эволюционный материал. Основным источником возникновения новых признаков или изменений у организмов являются мутации (рис. 17). Изучение реакций матричного синтеза ДНК и РНК показало, что при любом копировании неизбежны ошибки, следовательно, возможно возникновение неточных копий. Это означает, что последовательность нуклеотидов в ДНК может существенно отличаться от исходной, так как образуется она в результате многократных циклов редупликации.

Как известно, существует три вида мутаций — генные, хромосомные и геномные. Генные мутации приводят к изменению качества какого-либо белка, а значит, и признака. Хромосомные мутации ведут к перестройке структуры хромосом, вызывают новые сочетания генов, а значит, и появление признаков. Изменения кариотипа связаны с геномными мутациями. Полезные признаки сохраняются в популяции. Через два-три поколения они могут встречаться уже у значительной части особей. Вредные и летальные мутации приводят к гибели организмов. Таким образом, благодаря мутациям может измениться имеющийся признак или возникнуть новый. Степень его полезности или вредности определяется во времени естественным отбором.

Ещё один источник возникновения новых признаков у организмов — сочетание генов в результате полового размножения, т. е. их комбинация.

Следовательно, *элементарным эволюционным материалом* являются *мутации* и *комбинации*, т. е. два вида наследственной изменчивости.

Элементарная единица эволюции. В природе особи одного вида распределены неравномерно и образуют более или менее обособленные группировки, между которыми существуют определённые связи. Такие внутривидовые группировки называют популяциями (рис. 18).

Популяция (от лат. *populus* — население, народ) — это относительно обособленная группа особей одного вида, которые населяют определённую территорию внутри его ареала и свободно скрещиваются между собой.

Популяция обладает рядом характеристик, важных для эволюции. В первую очередь это пространство, которое она занимает, или популяционный ареал. Величина ареала зависит от численности особей и радиуса их репродуктивной активности. Например, в небольшом широколиственном лесу может существовать более или менее большая по численности популяция лещины

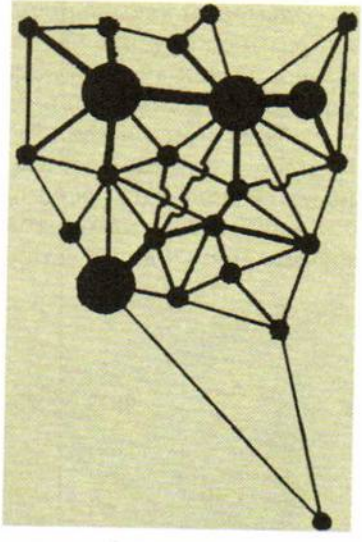


Рис. 18. Популяционная структура вида (кружочки — популяции, разные по численности; линии показывают связи между популяциями)

обыкновенной и относительно меньшая популяция ландыша майского. В то же время если лес занимает большое пространство, то две группы растений одного вида могут быть пространственно значительно удалены друг от друга. Из-за большого расстояния между ними невозможно скрещивание, и эти группы в этом случае образуют две разные популяции.

У животных, способных перемещаться на значительные расстояния, ареал популяции может быть больше, чем у растений. Например, популяция одного вида птиц смешанного леса занимает всю его территорию, а улитки, обитающие в этом же лесу, могут составлять несколько отдельных популяций, сосредоточенных на растениях, которыми они питаются.

Изучение природных популяций различных организмов показало, что каждая из них является наименьшей группой, способной к эволюционным преобразованиям. У отдельно взятой особи генотип остаётся постоянным на протяжении всей жизни. Однако в популяции между особями идёт обмен генами за счёт скрещивания, в результате чего она становится единой системой с общим *генофондом* — набором генов образующих её особей. В процессе развития этот комплекс генов может как сохраняться в неизменности, так и обновляться, что приводит к появлению у особей новых признаков (рис. 19). Поэтому только популяция считается *элементарной единицей эволюции*.

Элементарное эволюционное явление. В неограниченно больших популяциях, размножающихся половым путём, особи имеют возможность свободно скрещиваться между собой. Это явление называют *панмиксией* (от греч. *pan* — всё и *mixis* — смешивание). В результате скрещивания происходит обмен генами, и особи внутри популяции оказываются связанными родственными узами. Чем меньше популяция, тем больше таких связей, так как уменьшается возможность свободного скрещивания, и наоборот, чем она больше, тем их меньше.

Английский математик Дж. Харди и немецкий врач В. Вайнберг независимо друг от друга установили, что в идеальных популяциях действует *закон*

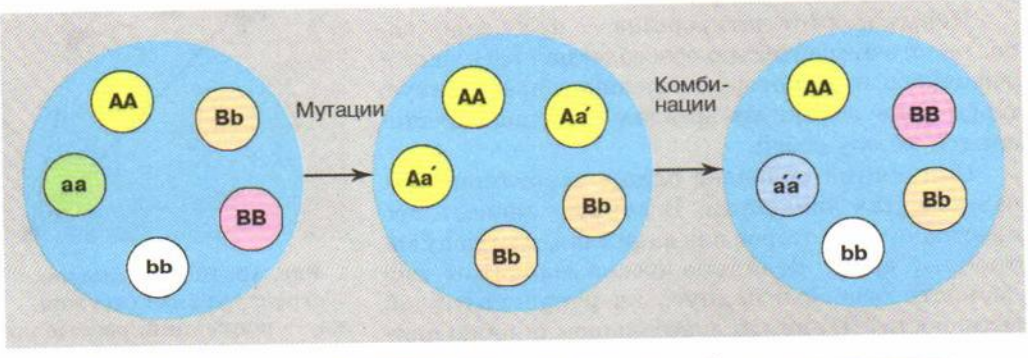


Рис. 19. Изменение генофонда популяции (кружки обозначают генотипы отдельных особей популяции)

генетического равновесия: соотношение частот встречаемости доминантного и рецессивного генов остаётся неизменным из поколения в поколение.

Идеальная популяция имеет следующие признаки: неограниченно большая численность; свободное скрещивание — панмиксия; отсутствие мутационного процесса, естественного отбора и миграции особей.

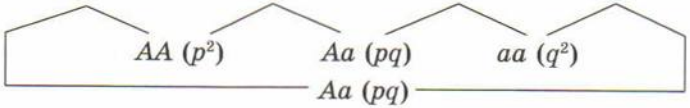
Рассмотрим действие этого закона на примере случайного скрещивания самок и самцов с генами *A* и *a*. В популяциях часто́ты встречаемости этих генов соответствуют формуле

$$p + q = 1,$$

где p — частота встречаемости гена *A*; q — частота встречаемости гена *a*.

Предположим, что все особи в популяции гомозиготны по этой паре аллельных генов. В результате свободного скрещивания потомство будет иметь следующие генотипы.

Родители P: ... ♂ AA (p^2) × ♀ AA (p^2) × ♂ aa (q^2) × ♀ aa (q^2) ...
Гаметы G: $A(p)$ $A(p)$ $a(q)$ $a(q)$



Соотношение генотипов в первом поколении: p^2 (AA) : $2pq$ (Aa) : q^2 (aa). В следующем поколении гетерозиготы дают такое же число гамет *A* и *a*.

Родители P_1: ♀ Aa (pq) × ♂ Aa (pq)
Гаметы G: A, a A, a
Поколение F_2:

Часто́ты гамет	p (A)	q (a)
p (A)	p^2 (AA)	pq (Aa)
q (a)	pq (Aa)	q^2 (aa)

Следовательно, в идеальной популяции часто́ты встречаемости генотипических комбинаций AA : Aa : aa остаются неизменными и описываются уравнением:

$$p^2\ (AA) + 2pq\ (Aa) + q^2\ (aa) = 1.$$

Однако этот закон носит вероятностный характер и реализуется только в неограниченно больших, идеальных популяциях. В реальных популяциях эти условия не выполняются. Во-первых, в природе нет неограниченно больших популяций и отсутствует панмиксия. Во-вторых, идёт постоянная миграция особей из других популяций. И наконец, происходят мутации, которые в основном рецессивны и скрыты в гетерозиготах. При внешней фенотипической однородности популяции существует её генотипическая неоднородность.

Комбинации мутантных генов внутри популяции приводят к возникновению особей с рядом отличительных признаков, в результате чего генофонд популяции постоянно обновляется. Длительное и направленное изменение генофонда популяции представляет собой *элементарное эволюционное явление*. Это ещё не эволюция, но её необходимая генетическая предпосылка.

Микроэволюция; элементарный эволюционный материал: мутации, комбинации; элементарная единица эволюции — популяция; генофонд; панмиксия; закон генетического равновесия; идеальная популяция; элементарное эволюционное явление.

Вопросы и задания

1. Дайте определение микроэволюции. К чему она приводит?
2. Почему мутации и комбинации считают элементарным эволюционным материалом?
3. Почему именно популяцию, а не вид или отдельную особь признают элементарной эволюционной единицей? Ответ обоснуйте.
4. Каковы признаки идеальной популяции? Существуют ли в природе идеальные популяции? В чём сущность закона генетического равновесия?
5. Что понимают под элементарным эволюционным явлением?
6. Известно, что самки бабочек-медведиц нормальной и меланистической (тёмноокрашенной) формы в популяции охотнее скрещиваются с самцами иной, чем они сами, окраски. Объясните почему.

§8. Движущие силы (факторы) эволюции



Вспомните, какие факторы, согласно эволюционной теории Ч. Дарвина, являются движущими силами эволюции видов в природе.

В природе отсутствуют условия для существования идеальных популяций, поэтому закон генетического равновесия Харди — Вайнберга не выполняется. Генетический состав популяции изменяется под влиянием следующих факторов: мутационного процесса, комбинативной изменчивости, популяционных волн, дрейфа генов, миграции особей, изоляции и естественного отбора. Эти факторы называют *движущими силами эволюции*. Все они, за исключением естественного отбора, действуют ненаправленно и изменяют только генофонд популяции. Рассмотрим действие каждого фактора более подробно.

Мутационный процесс и комбинативная изменчивость. *Мутационный процесс* является поставщиком элементарного эволюционного материала — мутаций — резерва наследственной изменчивости организмов. Он носит случайный и ненаправленный характер. Несмотря на то что мутации возникают спонтанно,

у родственных организмов они нередко похожи, т. е. идут в одном направлении. Это явление было изучено Н. И. Вавиловым и сформулировано в законе гомологических рядов в наследственной изменчивости.

Проявление мутаций увеличивается за счёт *комбинативной изменчивости*, в результате которой в популяции возникают новые сочетания генотипов, в том числе и содержащие мутировавшие гены (рис. 20). Значение мутаций для эволюции зависит от конкретных условий среды. Вредные при одних условиях, они могут стать полезными при других. Так, проводя эксперименты на дрозофилах, учёные выяснили, что частота мутации *apterous* (бескрылость) в популяциях мух, помещённых в открытых ящиках на берегу моря, увеличилась в поколениях с 2,5 до 67 %. Бескрылость в условиях продуваемого ветром морского берега оказалась для дрозофил полезным признаком.

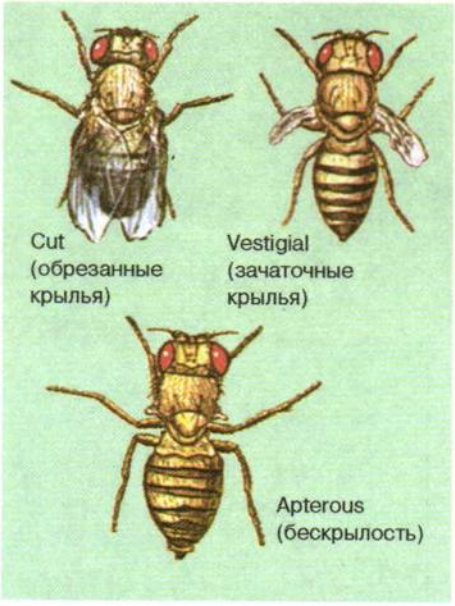


Рис. 20. Естественные мутации дрозофилы, затрагивающие крылья

Популяционные волны («волны жизни») и дрейф генов. Численность особей в популяциях непостоянна. Иногда наблюдаются вспышки размножения представителей отдельных видов, что особенно характерно для насекомых. Так, численность бабочек сибирского шелкопряда в западносибирской тайге в отдельные годы может увеличиваться в 12 млн раз! Колебание численности вида называют популяционными волнами или «волнами жизни».

Популяционные волны, или *«волны жизни»*, — изменения численности особей в популяциях, возникающие под влиянием среды и ведущие к изменению интенсивности естественного отбора и генетической структуры популяции. Впервые на их значение для эволюции обратил внимание основоположник популяционной генетики отечественный учёный Сергей Сергеевич Четвериков.



Сергей Сергеевич Четвериков (1880—1959)

Причинами наблюдаемых популяционных волн обычно являются обильная кормовая база или, наоборот, недостаток пищи, давление хищников, паразитов или воздействие болезней (рис. 21). Иногда попу-

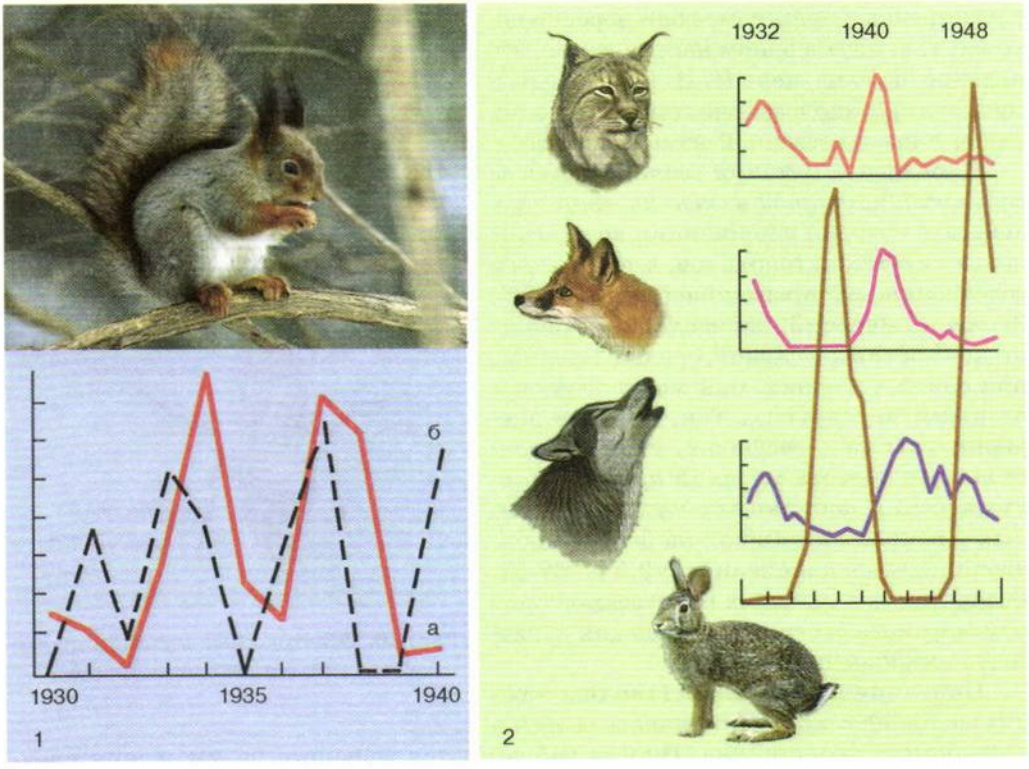


Рис. 21. Популяционные волны: *1* — колебания численности белки (*а*) в зависимости от урожая семян ели (*б*); *2* — колебания численности зайцев в зависимости от численности хищников

ляционные волны провоцируются и климатическими факторами: наводнениями, сильными морозами, ураганами и т. п.

Эволюционное значение популяционных волн состоит в том, что при росте численности особей в популяции увеличивается концентрация мутаций и, соответственно, мутантных особей. Следовательно, доля наследственной изменчивости в такой популяции возрастает. Если же численность особей в популяции сокращается, то её генетический состав может стать менее разнообразным — в ней остаются особи с определёнными генотипами, и в дальнейшем восстановление её численности будет происходить только за их счёт. Некоторые гены в таком случае могут навсегда исчезнуть из генофонда популяции, т. е. генофонд популяции обеднеет. Такие процессы в популяции получили название дрейфа генов или эффекта Сьюэлла Райта (в честь американского генетика, впервые указавшего на их роль в эволюции). Итак, популяционные волны могут

стать причиной *дрейфа генов* — случайного ненаправленного изменения частот аллелей в популяции при её небольшой численности.

Дрейф генов приводит, во-первых, к уменьшению доли наследственной изменчивости в популяции и возрастанию её генетической однородности. Во-вторых, разные популяции одного вида, изолированные друг от друга, в результате дрейфа генов могут утратить своё первоначальное генетическое сходство. Таким образом, популяционные волны и дрейф генов способствуют изменению частот мутаций и комбинаций в малочисленной популяции.

Миграция. Генофонд популяции обогащается не только за счёт мутаций и комбинаций. В некоторых случаях генетическое разнообразие поддерживается благодаря миграции особей. Под миграцией понимают передвижение особей из одних мест обитания в другие. В эволюционном смысле *миграция* — это обмен генами между разными популяциями одного вида в результате свободного скрещивания их особей. Миграция животных обычно происходит в виде сезонных перемещений взрослых особей или расселения молодняка. У растений обмен генами осуществляется при переносе пыльцы, миграция — при распространении семян или плодов.

Влияние миграции как элементарного эволюционного фактора может быть различным. Во-первых, гены особей-мигрантов, принесённые в популяцию, способны увеличивать разнообразие её генофонда. Во-вторых, перемещение небольшой группы особей за пределы исходной популяции может привести к появлению новой популяции, характеризующейся значительным генетическим однообразием. В этом случае проявляется так называемый *эффект основателя*, открытый американским учёным Эрнстом Майром. Он заключается в том, что новую популяцию могут основать несколько особей, несущих лишь малую часть генетической информации исходной популяции. Примеры, подтверждающие действие эффекта основателя, были обнаружены при изучении небольших популяций людей, в частности сект баптистов, эмигрировавших в США из Германии в XVIII в. В результате браков исключительно между членами этих сект частота ряда аллелей генов в них сейчас сильно отличается от частоты аллелей, характерных для населения современных Германии и США.

В-третьих, миграция в результате постоянного притока генов может поддерживать генетическую структуру популяции на одном и том же уровне и сохранять вид без изменений. Пример тому — существование популяции водяных ужей, обитающих на островах озера Эри в Северной Америке (рис. 22). Эти изолированные от материка известковые острова населяют ужи двух форм — полосатые и без полос. Светлые ужи без полос в популяции преобладают, так как менее заметны на фоне известковых скал. Казалось бы в результате отбора в конце концов в популяции должны остаться лишь светлые особи без полос. Однако в ней по-прежнему встречаются и те и другие, что объясняется миграцией ужей с материка, так как в обитающих там популяциях нет преобладания какой-либо одной формы.

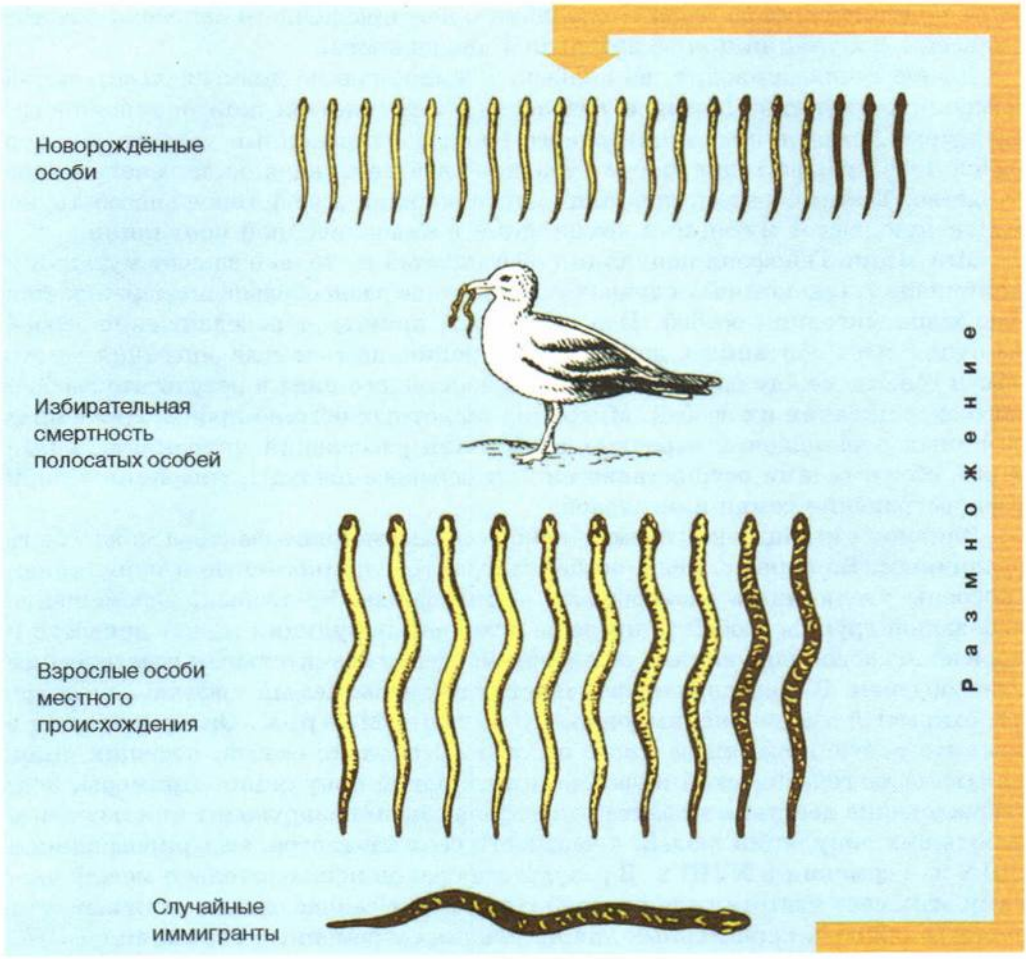


Рис. 22. Естественный отбор и миграция водяных ужей на островах озера Эри в Северной Америке

Мутационный процесс, популяционные волны, дрейф генов и миграция особей даже при совместном действии не могут обеспечить микроэволюцию. Для неё необходимо наличие факторов, которые длительно и однонаправленно воздействуют на популяцию. Одним из таких факторов является изоляция.

Изоляция. Под *изоляцией* в эволюции понимают разобщение особей в результате возникновения барьеров для свободного скрещивания. Значение изоляции как фактора эволюции состоит в том, что под её воздействием закрепляются возникшие у особей генетические различия.



Рис. 23. Географическая изоляция популяций внутри ареала лещины обыкновенной

Важнейшей особенностью изоляции, как эволюционного фактора, является её длительность, т. е. значительный срок разобщения особей. В зависимости от природы изолирующих барьеров различают две формы изоляции: географическую и биологическую. При *географической (пространственной) изоляции* в роли преград для свободного скрещивания особей выступают горные хребты, водоёмы, пустыни и другие непреодолимые географические объекты (рис. 23). Эффективность такой изоляции в значительной степени зависит от радиуса индивидуальной активности вида. Так, полёвки и лягушки редко перемещаются на расстояния, превышающие сотни метров, и поэтому в роли преград для них могут выступать реки, овраги и даже шоссе. В то же время песцы, обитающие на Чукотке и Аляске, разделённых Беринговым проливом в 120 км, зимой по льду беспрепятственно преодолевают это расстояние.

Биологическая (репродуктивная) изоляция бывает нескольких видов: экологическая, морфофункциональная, этологическая и генетическая. При *экологической изоляции* скрещивание становится невозможным из-за различий в условиях обитания популяций, определяющих разные сроки размножения особей. Примером может служить существование пяти популяций форели в высокогорном озере Севан в Армении. Температура воды в разных участках озера неодинакова. Соответственно, у рыб, обитающих на разных глубинах, нерест особей происходит в разное время года (рис. 24).



Рис. 24. Экологическая изоляция пяти популяций севанской форели (показаны места обитания популяций в озере, различающихся сроками нереста)

Морфофункциональная изоляция обусловлена особенностями строения и функционирования органов размножения организмов разных видов. Так, у покрытосеменных растений при случайном попадании пыльцы растения одного вида на рыльце пестика цветка другого вида оплодотворения не происходит. У животных разных видов мужские гаметы гибнут в половых путях самок из-за иммунологической несовместимости белков.



Рис. 25. Опознание партнёра во время брачного ритуала у олушей

Этологическая (поведенческая) изоляция связана с особенностями поведения самок и самцов во время размножения. Сложный ритуал опознания брачного партнёра генетически запрограммирован и практически полностью исключает возможность спаривания с особями другого вида (рис. 25).

Если всё же по каким-то причинам спаривание между особями разных видов произошло, то преградой для продолжения рода становится *генетическая изоляция*. Она заключается в несовместимости хромосомного набора гамет особей разных видов, что препятствует образованию зигот. В редких случаях, когда зиготы развиваются в новые организмы, полученные межвидовые гибриды остаются бесплодными. Они не смогут произвести потомство из-за нарушения мейоза при созревании их половых клеток. Поэтому, например, встречающийся в природе гибрид зайца-беляка и зайца-русака — тумак — потомства не даёт.

Движущие силы (факторы) эволюции: мутационный процесс, комбинативная изменчивость, популяционные волны, дрейф генов, миграция, изоляция: географическая (пространственная), биологическая (репродуктивная): экологическая, морфофункциональная, этологическая (поведенческая), генетическая; эффект основателя.

Вопросы и задания

1. Перечислите движущие силы (факторы) эволюции.
2. Какова роль мутационного процесса и комбинативной изменчивости в эволюции?
3. Чем можно объяснить тот факт, что альбинизм, т. е. отсутствие пигмента, встречается у представителей всех человеческих рас, а также у разных видов животных?
4. Что является причиной популяционных волн? К каким последствиям для генофонда популяции они приводят? Что такое дрейф генов?
5. Какова роль миграции как фактора эволюции? Приведите примеры.
6. Чем объяснить тот факт, что разные популяции прудовых лягушек, образующиеся весной во временных водоёмах, отличаются друг от друга значительным однообразием составляющих их особей?
7. В чём значение изоляции как фактора эволюции? Чем географическая изоляция отличается от биологической? Приведите примеры.

Дополнительная информация

Вопрос о движущих силах, или факторах, эволюции до сих пор вызывает споры среди учёных. Дело в том, что классический дарвинизм и синтетическая теория эволюции рассматривают этот процесс в относительно стабильных условиях окружающей среды. Однако доказано, что на нашей планете неоднократно происходили глобальные кризисы, вызванные действием факторов, названных *катастрофогенами*. К ним можно отнести падения крупных метеоритов, изменение магнитного поля Земли, вспышки сверхновых звёзд, резкие колебания солнечной активности. Многие учёные считают, что катастрофогены обеспечивают обновление видового состава природных сообществ. Есть мнение, что исчезновение около 65 млн лет назад 75 % видов фауны и флоры Земли произошло вследствие её столкновения с крупным метеоритом. Об этом свидельствует 300-километровый метеоритный кратер Чиксулуб, расположенный частично на полуострове Юкатан в Северной Америке и на дне Мексиканского залива. Падение космического тела такой величины вызвало мощную ударную волну и тепловое излучение, интенсивностью в сто раз превышающее солнечное. Это стало причиной гигантского пожара, погубившего на суше основную часть растительности и животного мира. Возникшая вслед за падением метеорита гигантская волна потушила пожар. Однако атмосфера Земли, загрязнённая пеплом, сажей и газами, долго ещё была непроницаема для солнечных лучей, что стало причиной наступления «метеоритной зимы». Понадобились десятки миллионов лет, чтобы биосфера Земли вновь стабилизировалась, но уже за счёт других организмов, эволюционировавших от видов, сумевших выжить после глобальной катастрофы.

§ 9. Естественный отбор



Рассмотрите рис. 26—28. Какие формы борьбы за существование на них представлены? Что является материалом для естественного отбора?

Естественный отбор — это процесс избирательного выживания и размножения особей, более приспособленных к данным условиям среды, и гибель менее приспособленных. В основе действия естественного отбора лежит борьба за существование.

Предпосылки естественного отбора. *Неоднородность особей*, составляющих популяцию, является первой предпосылкой естественного отбора. Как фактор эволюции естественный отбор эффективен только в том случае, если в нём участвуют организмы, обладающие различиями в признаках. В генетически однородных популяциях, например среди потомства одной чистой линии самоопыляющегося растения, результаты естественного отбора не проявляются. Впервые это экспериментально подтвердил датский учёный Вильгельм Иогансен на примере такого признака, как размер семян у фасоли. В чистых линиях, полученных Иогансеном путём самоопыления, отбор семян по размеру оказался неэффективным, так как всё потомство было гомозиготным. В обычных же популяциях фасоли, которые состояли из генетически неоднородных особей, естественный отбор привёл к закреплению благоприятных признаков. Таким образом было экспериментально доказано значение наследственной изменчивости как основной предпосылки естественного отбора.

Другой предпосылкой естественного отбора является *избыточная численность популяции*. В результате размножения, подчиняющегося закону геометрической прогрессии, на свет появляется гораздо больше особей, чем их доживает до взрослого состояния. Это приводит к борьбе за существование.

Механизм действия естественного отбора. Естественный отбор осуществляется в природе через различные формы борьбы за существование между организмами и неживой природой. Под *борьбой за существование* в науке понимают активность организмов по отношению к внешней среде, направленную на поддержание жизнедеятельности и размножение.

Сейчас в науке принято различать прямую и косвенную формы борьбы за существование. *Прямая борьба за существование* (межвидовая и с неживой природой) приводит к прямой гибели отдельных особей. Такую форму борьбы можно наблюдать на примере взаимоотношений между популяциями растений и травоядных животных, хищниками и их жертвами, паразитами и хозяевами (рис. 26, *1*, *2*). К прямой борьбе за существование относится и неблагоприятное воздействие на организмы различных факторов неживой природы: недостаток света, влаги (рис. 26, *3*), высокая или низкая температура и др.

Косвенная борьба за существование (межвидовая и внутривидовая) наблюдается между особями с одинаковыми потребностями и не ведёт к непо-

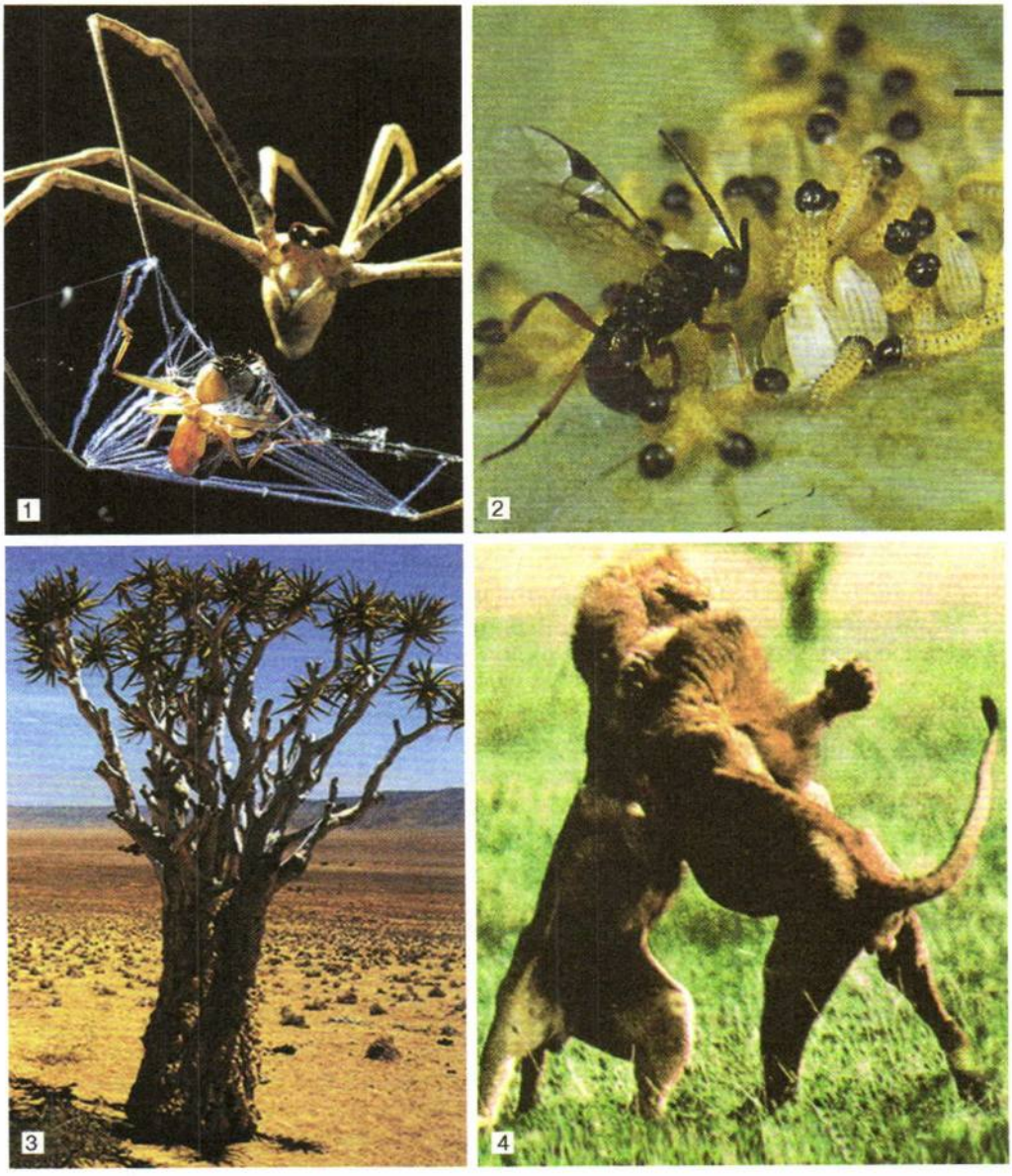


Рис. 26. Борьба за существование. Прямая: *1* — паук и муха, *2* — наездник на яйцах бабочки-белянки, *3* — борьба растения (юкка) с недостатком влаги в пустыне; косвенная: *4* — борьба львов за самок

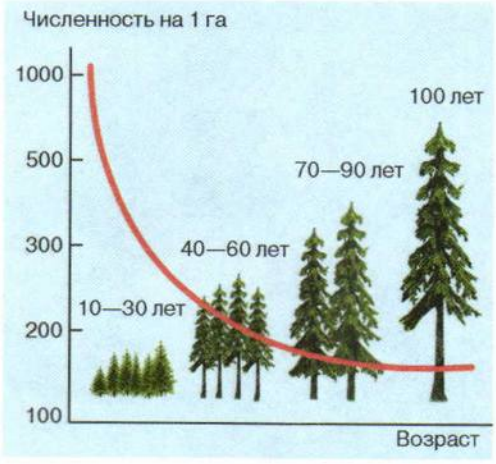


Рис. 27. Самоизреживание деревьев в одновозрастном насаждении елей

средственной гибели, а лишь ослабляет их, и они теряют устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды. Так, ослабленные в результате бескормицы травоядные копытные млекопитающие чаще гибнут зимой от болезней и хищников, чем летом. Другим примером является внутривидовая конкуренция за самку (рис. 26, *4*), пищу, территорию у животных; за солнечный свет, воду, минеральные вещества у растений (рис. 27). Следовательно, косвенная борьба за существование проявляется в виде конкуренции между отдельными особями одного или разных видов.

Все формы борьбы за существование приводят к разным результатам. Межвидовая борьба ведёт к совершенствованию одних особей по сравнению с другими. В результате победившие особи вытесняют проигравших. Внутривидовая борьба за существование приводит к увеличению разнообразия внутривидовых признаков. Тем самым она снижает конкуренцию и способствует дифференциации особей внутри вида, что в дальнейшем может завершиться видообразованием.

Классификация форм борьбы за существование условна, так как в природе они действуют не изолированно, а совместно, сменяя друг друга на разных этапах эволюции. Кроме этого, не все внутривидовые и межвидовые взаимоотношения между организмами сводятся к борьбе за существование. Существуют формы нейтральных и взаимовыгодных отношений как внутри одного вида, так и между разными видами организмов. Эти взаимоотношения сглаживают борьбу за существование, придают ей менее острый характер.

Сфера и объект действия естественного отбора. Сферой действия естественного отбора является популяция, а его объектом — отдельные особи популяции или группы. Когда под отбор попадают особи, его называют *индивидуальным*. Если отбор действует на целые группы особей, например на отдельные семьи общественных насекомых (пчёл и муравьёв), его называют *групповым*.

Отбору подлежат все жизненно важные признаки особей, обеспечивающие их размножение. В сферу действия отбора могут попадать даже признаки, вредные для отдельной особи, но полезные в целом для популяции. Например, ужалившая пчела погибает, но так как она защищает всю пчелиную семью от врагов, то способность к самопожертвованию сохраняется при групповом отборе как признак, в целом полезный для вида. Отбор часто направлен на создание

взаимоприспособленных друг к другу видов организмов. Так, цветки клевера, собранные в соцветие, благодаря строению венчиков приспособлены к опылению шмелями. Другие насекомые, не имеющие такого длинного, как у шмелей, хоботка, достать нектар из цветков клевера не могут (рис. 28). Отбор по таким взаимосвязанным признакам у разных видов организмов называют *соотбором*.



Рис. 28. Шмель на соцветии клевера

Реальность естественного отбора в природе. Первые экспериментальные доказательства реального существования естественного отбора в природе были получены в ходе изучения насекомых. Так, в 1898 г. английский исследователь Е. Паультон разложил 600 куколок бабочек-крапивниц в разных условиях: на коре, изгороди, стенах домов и листьях крапивы. В роли фактора отбора выступали птицы, питающиеся насекомыми. В тех случаях когда окраска куколок совпадала с окраской фона, птицами было уничтожено не более 57 % куколок, а при различии в окраске — более 90 %. Зимой этого же года американский орнитолог Г. Бампас собрал на улицах Нью-Йорка 327 домовых воробьёв, окоченевших от сильного мороза и метели. Их отогревали в лаборатории и параллельно обмеряли. Выжили только те птицы, длина крыльев, размер и масса тела которых имели средние значения. В роли факторов отбора в данном случае выступили мороз и ветер. В результате остались особи средних размеров, которых в популяции всегда больше. Только они оказались наилучшим образом приспособлены к действию неблагоприятных условий окружающей среды. Отбор был направлен на сохранение признаков вида неизменными.

Эти эксперименты неопровержимо доказали реальность существования в природе естественного отбора. Однако они не показали его творческую роль в эволюции, заключающуюся в образовании у организмов новых признаков. Этот пробел в эволюционном учении удалось ликвидировать лишь после изучения различных форм естественного отбора.

Естественный отбор: индивидуальный, групповой; предпосылки естественного отбора: неоднородность особей, избыточная численность популяции; борьба за существование: прямая, косвенная; соотбор.

Вопросы и задания

1. Каковы предпосылки естественного отбора? Будет ли происходить естественный отбор среди потомства одного куста садовой земляники, который размножили вегетативно с помощью видоизменённых побегов — усов?
2. Что такое борьба за существование? Каковы её формы и последствия для эволюции? Почему борьбу за существование называют фактором естественного отбора?
3. Что является сферой и объектом действия естественного отбора?
4. В широко распространённой в начале XX в. модели естественного отбора его сравнивали с ситом, через которое просеивают песок. При просеивании более крупные камешки — неприспособленные особи — задерживаются, а более мелкие — приспособленные — проходят через сито. Объясните, почему современные генетические представления о механизмах естественного отбора отвергают эту модель.
5. Завезённый в Австралию клевер не давал семян. Объясните причину такого явления. Предположите, как удалось преодолеть бесплодие клевера?

§ 10. Формы естественного отбора



Рассмотрите рис. 29. Особи с какими генотипами сохраняются при разных формах естественного отбора? Какая форма отбора сохраняет признаки вида неизменными, а какая — приводит к появлению новых?

Творческая роль естественного отбора как элементарного фактора эволюции проявляется в возникновении у организмов новых признаков и свойств. Это хорошо видно при изучении основных форм естественного отбора: движущего, стабилизирующего и разрывающего (дизруптивного) (рис. 29).

Стабилизирующий отбор. Изменение любого признака в популяции организмов в пределах его нормы реакции осуществляется по кривой нормального распределения (вариационной кривой). Особи со средним значением признака встречаются в популяции чаще, а с отклонениями от средней нормы — реже. Если значение признака выходит за пределы вариационной кривой, то такая особь погибает (крайние точки на кривой). Теория стабилизирующего отбора была разработана отечественным учёным Иваном Ивановичем Шмальгаузеном в 1946 г. Согласно ей в неизменных условиях среды у организмов сохраняются прежние признаки. Особи, имеющие отклонения от среднего значения признака, выбраковываются, поэтому вариационная кривая распределения признака остаётся неизменной, полностью отвечая существующим условиям среды (рис. 29, *1*). *Стабилизирующий отбор* — это отбор в пользу особей со средним значением признака, установившегося в популяции. В большей степени такими значени-



Иван Иванович Шмальгаузен (1884—1963)

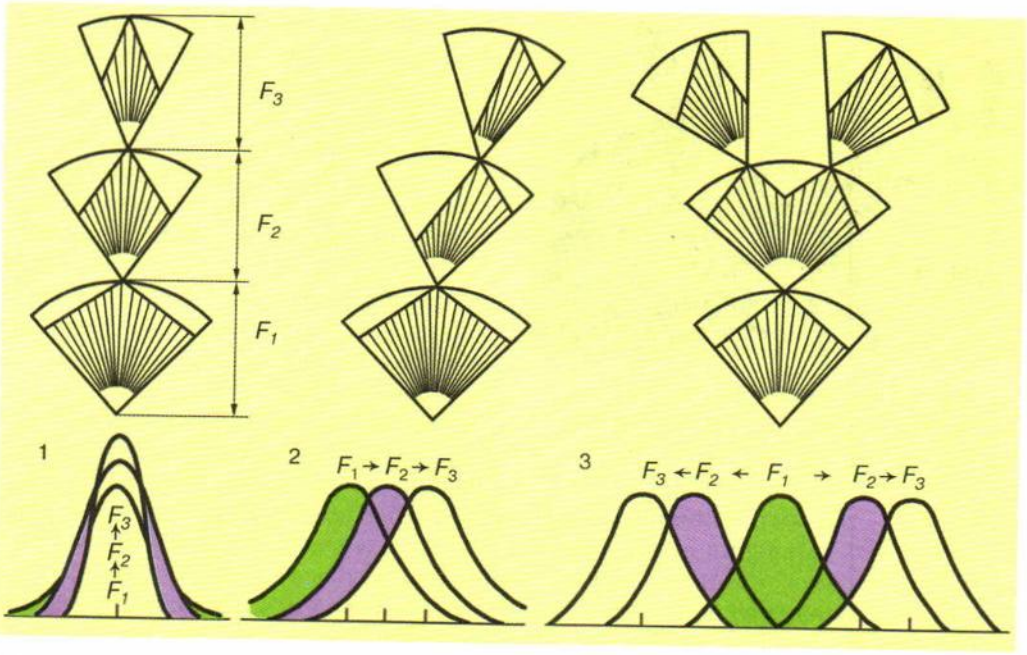


Рис. 29. Схема действия естественного отбора в поколениях F_1, F_2, F_3: *1* — стабилизирующего; *2* — движущего; *3* — разрывающего, или дизруптивного (штриховкой вверху обозначено выживание особей)

ями в популяции обладают гомозиготные особи, поэтому стабилизирующий отбор можно назвать отбором в пользу гомозигот (*AA* или *aa*).

Рассмотрим несколько примеров. Так, размер ушных раковин зайцев-русаков, в отличие от размеров их тела, варьируется в незначительных пределах (рис. 30). Признак этот является стабильным и обусловлен ролью кровеносных капилляров ушных раковин зайцев в процессах терморегуляции. Короткоухие зайцы летом чаще погибают от перегрева, а длинноухие — зимой от переохлаждения. В роли фактора отбора выступают сезонные колебания температуры.

Другой пример действия стабилизирующего отбора — сохранение практически без изменений в течение миллионов лет реликтов, или «живых ископаемых»: новозеландской гаттерии, кистепёрой рыбы латимерии, голосеменного растения гинкго и др. (см. рис. 49). Локальное существование этих видов можно объяснить неизменностью условий их обитания.

Движущий отбор. Представления о движущем отборе были сформулированы ещё Ч. Дарвином, поэтому иногда его называют дарвиновским. В меняющихся условиях среды в результате этого отбора у организмов происходит постепенное преобразование старых и выработка новых признаков. При этом

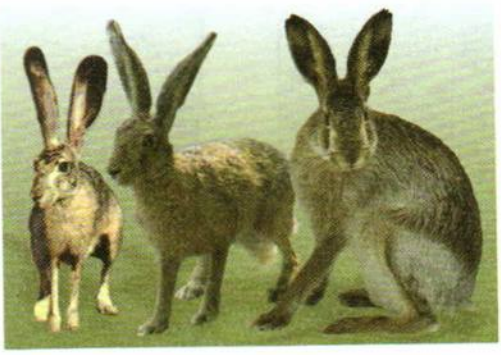


Рис. 30. Размер ушных раковин у зайцев-русаков — признак, подвергающийся стабилизирующему отбору

в популяции выживают особи, обладающие крайним значением признака, и вариационная кривая смещается в одном направлении (рис. 29, *2*).

Движущий отбор — это отбор в пользу особей, имеющих полезные отклонения от ранее установившегося в популяции среднего значения признака. В большей степени такими отклонениями в популяции обладают гетерозиготные особи, поэтому движущий отбор можно назвать отбором в пользу гетерозигот (*Aa*).

Примером действия движущего отбора в природе служит так называемый *промышленный*, или *индустриальный*, *меланизм* у ночной бабочки берёзовой пяденицы (*Biston betularia*). Название этого явления происходит от пигмента меланина, придающего крыльям тёмную окраску. В популяции существуют две основные формы бабочек: светлая и тёмная (меланистическая). Светлая окраска крыльев имитирует лишайники, встречающиеся на коре деревьев, где бабочки проводят светлое время суток. В сельской местности, где лишайники обильно растут на коре, светлая форма встречается чаще тёмной. Однако в окрестностях одного из крупнейших промышленных городов — Манчестера — преобладающей формой в популяции оказались тёмные бабочки. Дело в том, что в городе воздух был сильно загрязнён сернистым газом и сажей. В результате лишайники погибли, а кора деревьев потемнела от копоти. Исчез естественный маскирующий фон, светлые особи стали заметнее на фоне тёмной коры, и насекомоядные птицы стали склёвывать их чаще, чем меланистических особей (рис. 31).

Другим примером движущего отбора служит появление у некоторых болезнетворных бактерий, насекомых-вредителей, крыс и мышей устойчивости к антибиотикам и ядохимикатам. Исследованиями установлено, что каждое последующее поколение этих организмов всё более невосприимчиво к подобным препаратам. Антибиотики и ядохимикаты выступают в данном случае факторами отбора, обеспечивающими выживание генетически изменившихся особей — основателей новых, более устойчивых популяций.

Разрывающий (дизруптивный) отбор. Разрывающий, или дизруптивный, (от анг. *disrupt* — разрывающий) отбор действует в популяциях тогда, когда условия внешней среды настолько изменились, что основная масса особей оказывается неприспособленной к ним. Преимущество в таком случае приобретают особи с крайними отклонениями от среднего значения признака. Они обладают новой изменчивостью, являющейся материалом для действия разры-

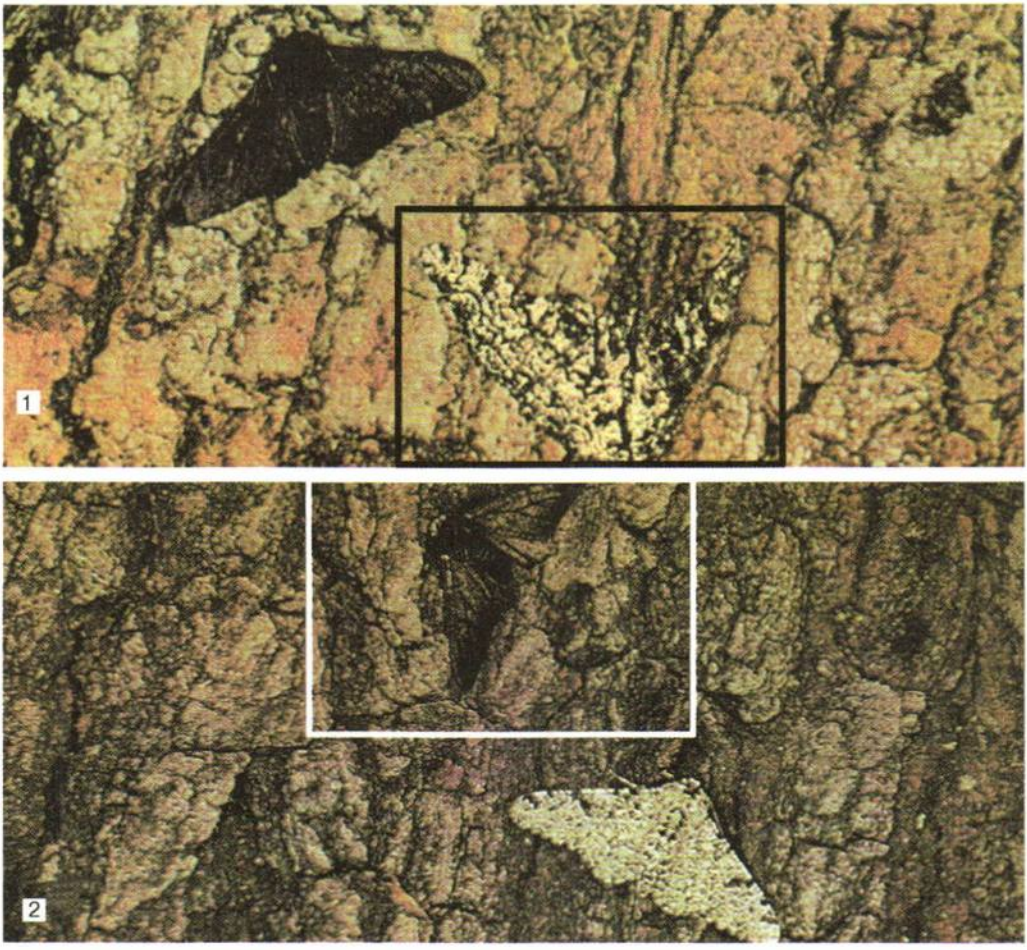


Рис. 31. Индустриальный меланизм у берёзовой пяденицы — результат действия движущего отбора: *1* — светлая форма имеет преимущество на коре деревьев, покрытых лишайниками; *2* — тёмная (меланистическая) форма лучше приспособлена к тёмной коре, лишённой лишайников и покрытой копотью

вающего, или дизруптивного, отбора. Вариационная кривая прежнего признака при этом разделяется на две (рис. 29, *3*).

Разрывающий (дизруптивный) отбор — это отбор в пользу особей с крайними отклонениями в проявлении признака против среднего его значения, ранее установившегося в популяции. В большей степени такими отклонениями от среднего значения признака обладают гомозиготные особи с мутировавшими генотипами, поэтому разрывающий отбор можно назвать отбором в пользу

мутировавших гомозигот (*áá* или *ÁÁ*). Такой отбор вызывает деление популяции на несколько групп, обитающих на одной территории, что в конечном итоге приводит к полиморфизму, т. е. существованию в популяции нескольких форм (групп, рас), отличающихся по определённому признаку.

Действие разрывающего отбора впервые было изучено отечественным учёным Николаем Васильевичем Цингером (1865—1923), выявившим существование на скашиваемых лугах двух рас полупаразитического растения погремка большого (рис. 32). Раннецветущая раса зацветает до покосов в июне, позднецветущая — после покосов в августе. Фактором отбора выступил человек, скашивающий траву на лугах в середине лета. Популяции раннецветущего и позднецветущего погремка таким образом оказались генетически изолированными друг от друга, хотя и произрастали совместно на одной территории.

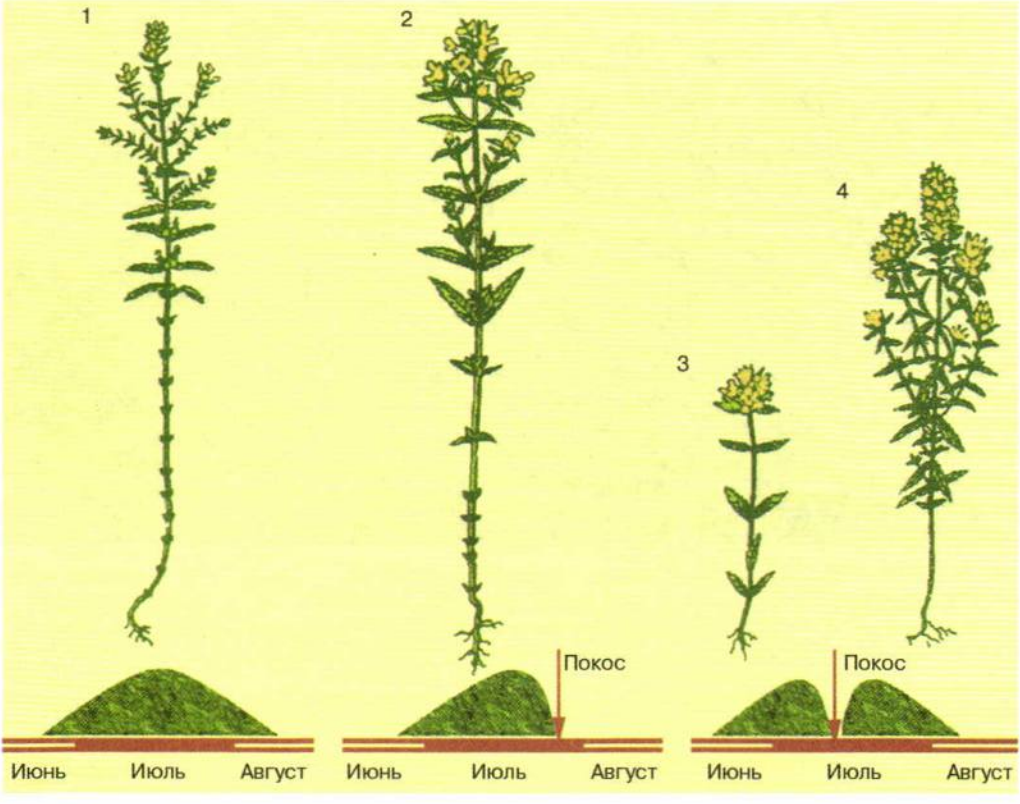


Рис. 32. Схема образования двух рас у погремка большого: *1* — исходная форма, произрастающая на нескашиваемых лугах; *2* — исходная форма, произрастающая на скашиваемых лугах; *3*, *4* — новые формы, произрастающие на скашиваемых лугах

Другим примером действия разрывающего отбора служит возникновение в небольших водоёмах рас быстро и медленно растущих хищных рыб — щук и окуней. Часто молоди этих рыб не хватает корма — мальков других видов. В этих условиях преимущество получают особи, которые растут быстрее прочих и первыми поедают мальков. С другой стороны, в выгодном положении оказываются особи с самым медленным темпом роста, длительное время питающиеся иной пищей, например рачками — дафниями и циклопами.

Творческая роль естественного отбора проявляется как в устранении менее приспособленных особей, так и в накоплении наследственных изменений, определяющих направление эволюции. В результате совместного действия всех форм отбора и других факторов эволюции в природе возникли виды, приспособленные к жизни в различных условиях. Часто видообразование начинается под действием движущего или разрывающего отбора, что приводит к появлению в популяции новых групп. Затем действует стабилизирующий отбор, в результате чего приобретённые изменения сохраняются, передаются из поколения в поколение и вид стабилизируется.

Естественный отбор: стабилизирующий, движущий, разрывающий (дизруптивный); промышленный (индустриальный) меланизм.

Вопросы и задания

1. Объясните, почему естественный отбор называют направляющим фактором эволюции. Что определяет направление его действия?
2. Какие основные формы естественного отбора действуют в популяциях организмов? Что у них общего и различного? Приведите примеры.
3. Каково эволюционное значение основных форм естественного отбора?
4. Что произойдёт, если скорость изменения популяции будет отставать от скорости изменения условий среды? Какую роль в данном случае будет играть естественный отбор?
5. В чём проявляется творческая роль естественного отбора?

§ 11. Приспособленность организмов

Рассмотрите рис. 33, 34. В чём проявляется приспособленность организмов к условиям существования? Как появились такие приспособления?

Приспособленность, или *адаптация*, — комплекс морфофизиологических и поведенческих особенностей организмов, обеспечивающий успех в конкуренции с другими организмами и способность оставлять потомство в данных условиях окружающей среды. Появление приспособлений называют *адаптациогенезом* (от лат. *adaptatio* — приспособление и *genesis* — возникновение).

Возникновение приспособленности у организмов. Процесс возникновения приспособленности у организмов происходит в два последовательных этапа: 1) появление у особей популяции наследственной изменчивости; 2) упорядочивание наследственной изменчивости под действием естественного отбора в соответствии с конкретными условиями среды.

Ещё Ч. Дарвин, изучая приспособления организмов, обратил внимание на тот факт, что у них формируется широкий спектр разнообразных признаков, которые первоначально никак не используются. Так, кости скелета головы у новорождённых пресмыкающихся, птиц и млекопитающих соединены таким образом, что при наружном давлении череп может изменять свою форму. Это бесполезное для пресмыкающихся и птиц свойство оказалось полезным для млекопитающих, так как обеспечило возможность прохождения плода во время родов по узким родовым путям. При изучении роста побегов у большинства растений Ч. Дарвин обнаружил способность их верхушек к вращательным движениям. Этот опережающий признак способствовал появлению у растений вьющихся, цепляющихся и лазящих побегов. Опережающие признаки называют *преадаптацией*, т. е. предварительным приспособлением.

У организмов вырабатывается целый комплекс признаков. Одни из них являются ведущими: даже их незначительное изменение оказывает влияние на жизнеспособность. Другие признаки существуют как бы про запас, на случай непредвиденных изменений условий среды в будущем.

Примеры приспособлений у организмов. Факты, доказывающие приспособленность организмов к среде, столь многочисленны, что описать их все невозможно. Ограничимся лишь некоторыми примерами.

1. *Морфологические приспособления.* К такого рода приспособлениям относят различные типы защитной окраски и формы тела, встречающиеся у разных организмов (рис. 33).

Покровительственная окраска развивается у видов, живущих на открытой местности. Она бывает сплошной (белый цвет меха у зайца-беляка зимой), если окружающий фон однородный, и расчленяющей (светлые и тёмные полосы), если на местности чередуются пятна света и тени. Эффект покровительственной окраски значительно усиливается соответствующим поведением. Такие животные в случае опасности замирают, что делает их ещё более незаметными.

Предостерегающая окраска развивается у видов, имеющих средства защиты (жалящие или ядовитые насекомые, несъедобные или обжигающие растения). В процессе естественного отбора у них выработались не только ядовитые секреты, но и яркая, обычно красно-чёрная, жёлто-чёрная окраска (божьи коровки, осы, лягушки-древолазы). Некоторые животные с такой окраской в момент опасности демонстрируют хищнику яркие пятна, принимают угрожающую позу, чем приводят врага в замешательство и отпугивают.

Маскировка — способ защиты посредством не только окраски, но и формы тела. Различают два типа маскировки. Первый заключается в том, что

организм по своему внешнему виду напоминает какой-либо неподвижный предмет — ветку, камень и т. п. Такой тип маскировки встречается у насекомых — палочников, богомолов; у рыб — камбалы, морского конька и др.

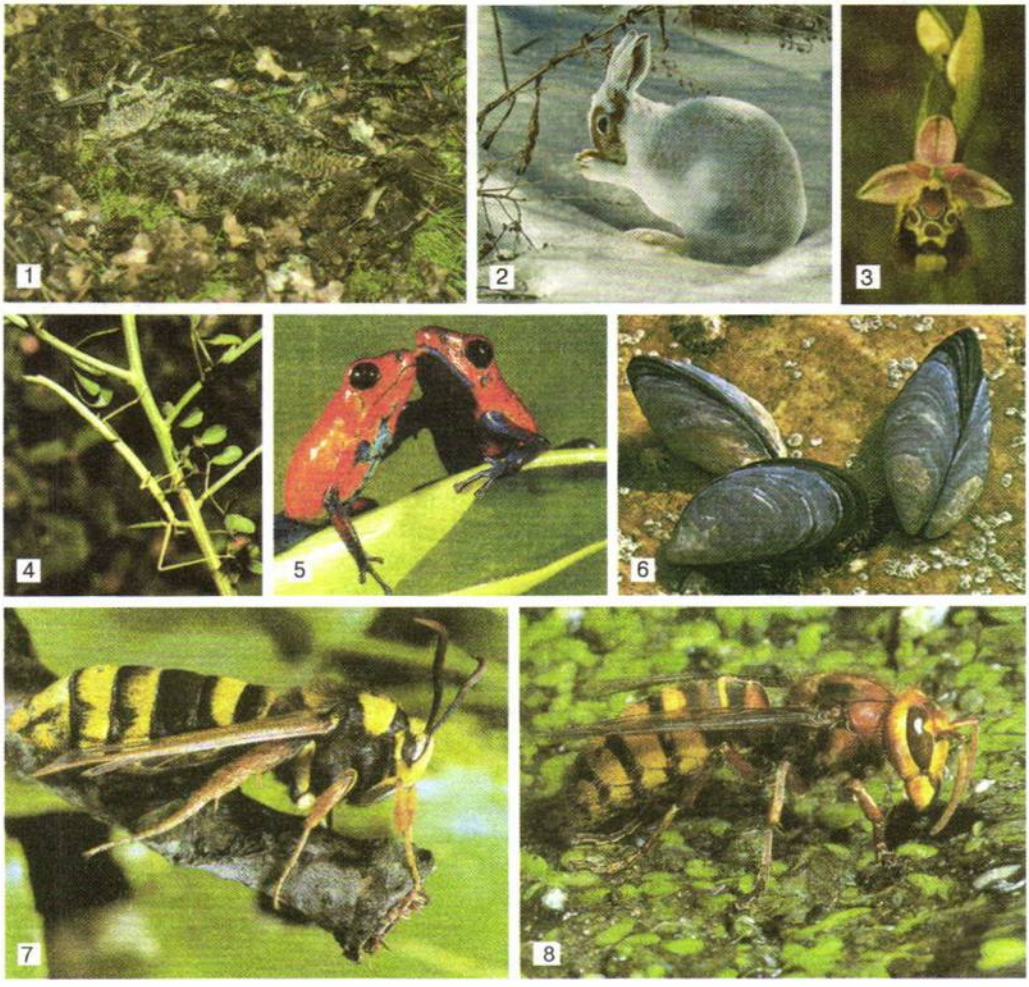


Рис. 33. Различные типы защитной окраски и формы тела у организмов: *1* — расчленяющая окраска вальдшнепа; *2* — сплошная покровительственная окраска зайца-беляка зимой; *3* — приспособительная форма и окраска цветка орхидеи брассики к опылению пчёлами (напоминает самку пчелы, готовую к спариванию); *4* — маскировка палочника (похож на ветку); *5* — предостерегающая окраска ядовитых лягушек-древолазов; *6* — раковины моллюсков — средства пассивной защиты; *7* — мимикрия бабочки-стеклянницы под осу-шершня (*8*)



Рис. 34. Приспособления: *1* — физиологические, летучая мышь в состоянии зимнего сна; *2* — этологические (поведенческие), японский макак, греющийся в горячем источнике

Второй тип маскировки — *мимикрия* — основан на подражательном сходстве незащищённых организмов (имитаторов) защищённым (моделям). Так, бабочка-стеклянница похожа на осу, глухая крапива яснотка внешним видом напоминает жгучую крапиву.

Средства пассивной защиты — образования, увеличивающие вероятность сохранения организма в борьбе за существование. Раковины моллюсков, иглы ежей защищают их от врагов. Колючки боярышника препятствуют поеданию этого растения травоядными млекопитающими.

2. *Физиологические приспособления* обеспечивают сохранение организма за счёт механизмов саморегуляции обмена веществ и превращения энергии. Так, при понижении температуры окружающего воздуха у летучих мышей снижается уровень обменных процессов, и они впадают в состояние зимнего сна (рис. 34, *1*). У других млекопитающих при понижении температуры окружающего воздуха обмен веществ в организме, наоборот, усиливается, повышается теплопродукция и снижается теплоотдача, чему способствуют хорошо развитый подкожный слой жира и густой шёрстный покров.

3. *Биохимические приспособления* проявляются в виде биохимических реакций, протекающих в клетках организма. В качестве примера можно привести строение молекулы гемоглобина, активным центром которой является гем, присоединяющий кислород. Если не было бы такой узкой биохимической адаптации гемоглобина, то кислород, как сильнейший реагент, окислил бы другие химические вещества клетки, что неизбежно привело бы к нарушению всех биохимических реакций в организме.

4. *Этологическими (поведенческими) приспособлениями* обладают животные с высокоразвитой нервной системой. Такие приспособления проявляются в многообразных формах поведения животных, направленных на выживание отдельных особей и вида в целом. Различают врождённые и приобретённые этологические приспособления. К врождённым относят брачное поведение, выкармливание и защиту потомства, избегание хищников, миграции и т. п. Существенную роль в жизни животных играют и приобретённые этологические приспособления. Например, самый северный вид обезьян — японский макак — перешёл к нетипичному для обезьян снежно-водному образу жизни. Зимой при наступлении холодов эти животные спускаются с гор к термальным источникам, где подолгу греются в тёплой воде (рис. 34, *2*).

Относительная целесообразность приспособлений. Все приспособления организмов вырабатываются вследствие взаимодействия движущих сил (факторов) эволюции в конкретных условиях среды. Если эти условия изменяются, приспособления могут потерять своё положительное значение для организмов, иными словами, они обладают *относительной целесообразностью*. Абсолютных приспособлений не бывает — организм всегда вынужден приспосабливаться к конкретным условиям среды.

Рассмотрим некоторые из доказательств относительной целесообразности приспособлений организмов.

1. Защитные приспособления организмов от одних врагов оказываются неэффективными при встрече с другими. Так, ядовитых змей поедают мангусты, ежи и свиньи, малочувствительные к их яду. Панцирь не спасает черепаху от грифа-стервятника, который поднимает её высоко в небо, а затем бросает на твёрдую землю, чтобы разбить панцирь и добраться до мяса.

2. Поведение у организмов может быть нецелесообразным. Например, ночные бабочки, собирающие нектар с белых цветков, летят на свет электрической лампочки и впоследствии погибают, обжигая крылья.

3. Полезный в одних условиях орган становится бесполезным в других. Например, куст картофеля при затемнении стебля образует надземные клубни, которые вскоре засыхают и отпадают (рис. 35).

Итак, результатом взаимодействия элементарных факторов эволюции является возникновение новых и совершенствование имеющихся приспособлений. У особей одной популяции различия в приспособлениях столь незначительны, что при свободном скрещивании становятся незаметными, способствуя сохранению вида неизменным в течение длительного времени. Закрепление этих различий в условиях изоляции ведёт к видообразованию.

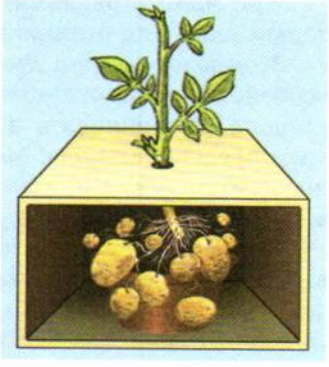


Рис. 35. Образование надземных клубней картофеля при затемнении стебля

Приспособленность (адаптация); адаптациогенез; преадаптация; приспособления: морфологические (покровительственная, предостерегающая окраска, маскировка, мимикрия, средства пассивной защиты), физиологические, биохимические, этологические (поведенческие); относительная целесообразность.

Вопросы и задания

1. Каков механизм возникновения приспособленности у организмов? Расскажите о роли движущих сил (факторов) эволюции в этом процессе.
2. Почему не все признаки, имеющиеся у организма, являются приспособительными? Приведите соответствующие примеры.
3. На примере двух-трёх видов растений или животных охарактеризуйте морфологические, физиологические и этологические приспособления.
4. Между двумя учёными-эволюционистами возник спор. Один утверждал, что естественный отбор в ходе эволюции в конце концов должен привести к созданию организмов с предельно совершенными приспособлениями. Другой считал, что предела совершенствования приспособлений нет. Кто из них прав? Ответ обоснуйте.

§ 12. Вид, его критерии и структура



Рассмотрите рис. 36. По каким признакам одни виды изображённых растений и животных можно отличить от других?

Органический мир на нашей планете представлен огромным разнообразием видов организмов. По какими критериям (признакам) определяют принадлежность особей к тому или иному виду?

Критерии (признаки) вида. Существует ряд критериев (признаков), по которым один вид отличается от других.

Морфологический критерий основывается на сходстве внешнего строения особей, принадлежащих к одному виду. Этот удобный и простой критерий широко применялся в прошлом и сейчас используется в качестве основного для определения вида. Морфологический критерий является необходимым, но недостаточным, так как в природе встречается внутривидовой полиморфизм, а также существуют виды-двойники (рис. 36).

При внутривидовом *полиморфизме* (от греч. *polymorphos* — многообразный) вид представлен несколькими чётко отличающимися по внешним признакам формами. Например, у самцов прыткой ящерицы окраска тела зелёная, а у самок — коричневая. У весенней формы бабочки пестрокрыльницы изменчивой крылья рыжего цвета, а у летней формы того же вида — чёрного. *Виды-двойники* обладают внешним сходством, но различаются по другим признакам. Так, в природе существует два вида чёрных крыс, отличающихся хромосомным набором: один вид имеет 38 хромосом, а другой — 42 хромосомы (рис. 36, *4*).

Физиолого-биохимический критерий основывается на различиях у представителей разных видов физиологических процессов и биохимических структур — ферментов, пигментов и т. п. Этот критерий, так же как и морфологический, является недостаточным для определения вида. Существуют разные виды со сходными физиолого-биохимическими показателями, и, наоборот, есть примеры, когда у особей одного вида наблюдаются различия по этим показателям. Так, у арктических рыб имеются такие же ферменты, как и у рыб, обитающих в тропиках, в то же время у головастика и взрослой лягушки, принадлежащих к одному виду, существуют различия в физиологических процессах и биохимических структурах.

Географический критерий основывается на определении территории, т. е. *ареала* (от лат. *area* — площадь, пространство), в пределах которого встречаются особи данного вида. Виды, широко распространённые по земному шару, называют *космополитами*, а встречающиеся локально — *эндемиками* (от греч.

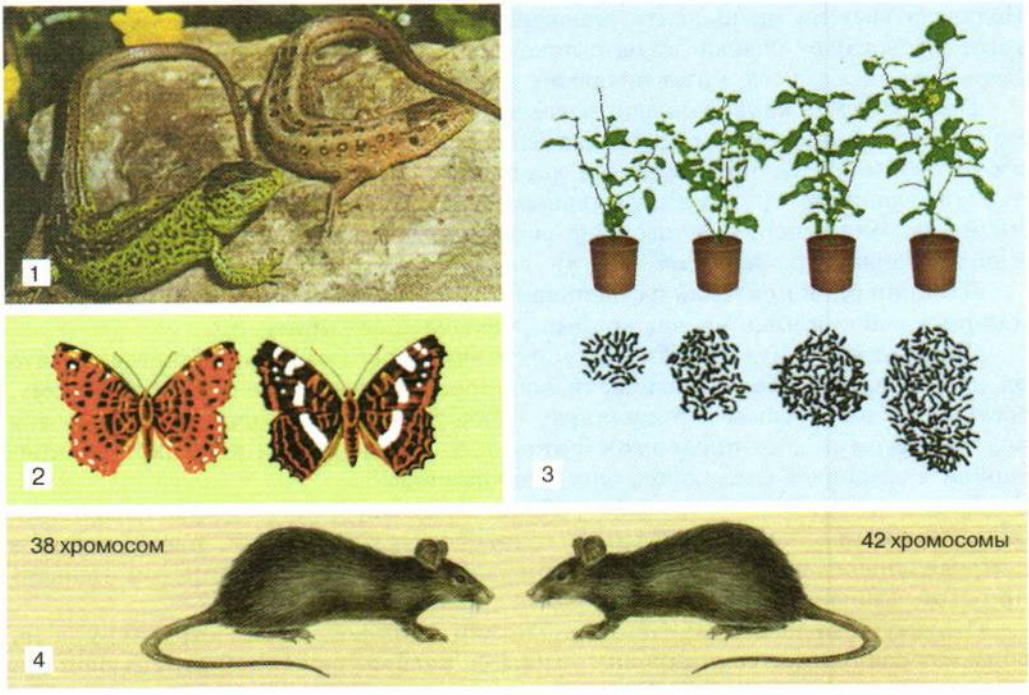


Рис. 36. Критерии вида. Морфологический: *1* — половой диморфизм самца (слева) и самки (справа) прыткой ящерицы; *2* — две формы бабочки пестрокрыльницы изменчивой (слева — весенняя, справа — летняя). Генетический: *3* — диплоидная и полиплоидные формы паслёна чёрного (внизу показаны хромосомные наборы); *4* — два вида чёрных крыс с разными хромосомными наборами

endemos — местный). Пример вида-космополита — серая крыса, повсюду сопутствующая человеческому жилью. Примером вида-эндемика служит женьшень — редкое растение, встречающееся только на юге дальневосточной тайги.

Ареал вида — важнейший видовой признак, так как он непосредственно связан с историей возникновения вида в ходе эволюции. Однако считать этот критерий достаточным для определения видовой принадлежности также нельзя. Существуют виды с разорванными ареалами, например лещина обыкновенная (см. рис. 23). И наоборот, у близкородственных видов ареалы могут совпадать.

Экологический критерий определяется особенностями местообитания, способа питания и в совокупности характеризуется как *экологическая ниша* вида. Каждый вид занимает строго определённую экологическую нишу. Два вида в одной экологической нише длительно существовать не могут — один из них неизбежно будет вытеснен другим, более приспособленным. Вытесненный вид либо обретёт другую экологическую нишу, либо исчезнет. Однако использовать экологический критерий как единственный для определения вида нельзя. Подчас бывает трудно выявить экологическую нишу конкретного вида, и кроме того, существуют разные виды с похожими экологическими потребностями. Например, все усатые киты питаются планктоном.

Генетический критерий основывается на различиях в числе, размерах, форме хромосом, нуклеотидном составе ДНК у особей разных видов. Каждый вид имеет свой определённый *видовой кариотип*. Генетический критерий можно считать главным, но не универсальным, так как в результате мутаций он изменяется. Например, у одного вида растения могут существовать диплоидные и полиплоидные формы (рис. 36, *3*).

Итак, ни один критерий в отдельности не является достаточным основанием для определения вида — необходимо учитывать все критерии.

Определение вида. Наиболее существенной чертой вида является то, что он представляет собой генетически изолированную от других видов систему, состоящую из отдельных популяций, особи которых свободно скрещиваются друг с другом и дают плодовитое потомство. На основании этой черты и критериев можно дать следующее определение вида.

Вид — это совокупность особей, обладающих морфологическим, физиолого-биохимическим, экологическим и генетическим сходством, населяющих в природе определённый ареал, способных скрещиваться друг с другом и давать при этом плодовитое потомство.

Структура вида в природе. Каждый вид в природе имеет структуру, т. е. образует различные группировки. Виды со слабовыраженной структурой называют *монотипическими*. Примером монотипических видов служат виды-эндемики: байкальская нерпа, женьшень, утконос, большая панда и др. Для большинства видов характерна сложная, многоуровневая структура, образованная группировками различного ранга. Такие виды называют *политипическими* и в них выделяют следующие внутривидовые группировки (рис. 37, *1*).

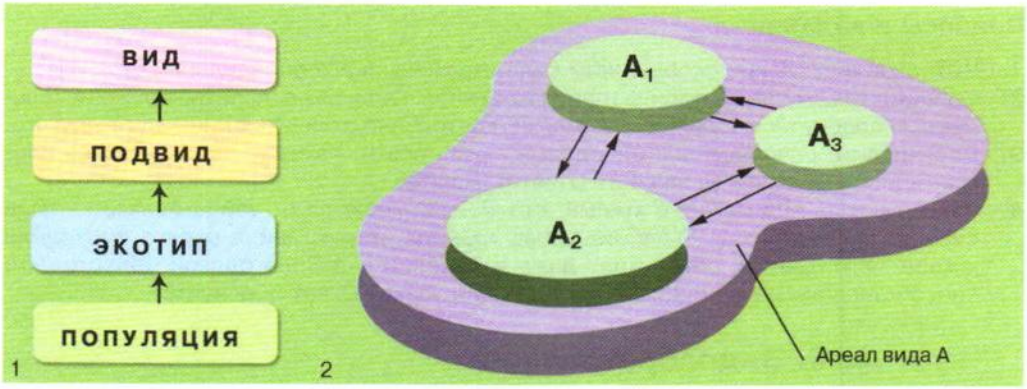


Рис. 37. Структура вида в природе: *1* — внутривидовые группировки различного ранга; *2* — популяционная структура вида *А* (A_1, A_2, A_3 — отдельные популяции; стрелками показан обмен особями между популяциями)

1. *Подвиды* — территориально разобщённые географические расы вида, приспособленные к определённому местообитанию и отличающиеся друг от друга по ряду признаков. Например, ель обыкновенная образует европейский, финский и сибирский подвиды. Белка обыкновенная на территории России имеет более 20 подвидов, отличающихся окраской шерсти.

2. *Экотипы* — экологические расы вида, приспособленные к жизни в тех или иных условиях и обладающие рядом отличающихся признаков. Так, чёрный дрозд имеет лесную и парковую расы. Растение ястребинка волосистая образует три экотипа: в лесу, на прибрежных песчаных почвах и в горах. Все они различаются размерами и формой листьев.

3. *Популяции* — совокупности особей одного вида, имеющих общий генофонд и свободно скрещивающихся друг с другом. Важнейшая особенность популяции — генотипическое сходство составляющих её особей, поддерживаемое скрещиванием (рис. 37, *2*). Популяции являются не только внутривидовыми группировками, они также считаются элементарными единицами эволюции.

Таким образом, вид представляет собой сложную систему взаимосвязанных внутривидовых группировок (подвидов, экотипов, популяций), сложившуюся в процессе эволюции органического мира.

Вид; критерии (признаки) вида: морфологический, физиолого-биохимический, географический, экологический, генетический; полиморфизм; виды-двойники; ареал; экологическая ниша; видовой кариотип; виды: монотипические, политипические, космополиты, эндемики; подвиды; экотипы; популяции.

Вопросы и задания

1. Что такое вид? Какие особенности вида отражены в его определении?
2. Опишите каждый из критериев (признаков) вида. Объясните, почему, только используя всю совокупность критериев, можно достоверно отличить один вид от другого.
3. Перечислите основные внутривидовые группировки. Какая из них считается элементарной единицей эволюции? Ответ поясните.
4. Заяц-русак — вид исходно южный, степной, отличается от зайца-беляка — вида северного, лесного. В XIX в. северная граница ареала зайца-русака проходила южнее Тулы. Сейчас он обитает даже в Карелии и в Вологодской области. Что способствовало расширению ареала зайца-русака? Ответ обоснуйте.

§ 13. Видообразование



Вспомните, что такое географическая и биологическая (репродуктивная) изоляция популяций вида. Какую роль в эволюции играет изоляция?

Ключевой фактор в образовании видов — изоляция. В результате изоляции одной популяции между её особями и особями других популяций прекращается обмен генами, поддерживающий генетическую однородность вида. Это приводит к постепенному изменению признаков у особей изолированной популяции и превращению её в новый вид (рис. 38).

Видообразование — это направляемый естественным отбором процесс превращения генетически изолированных популяций в новые виды. Выделяют два пути видообразования — аллопатрическое и симпатрическое.

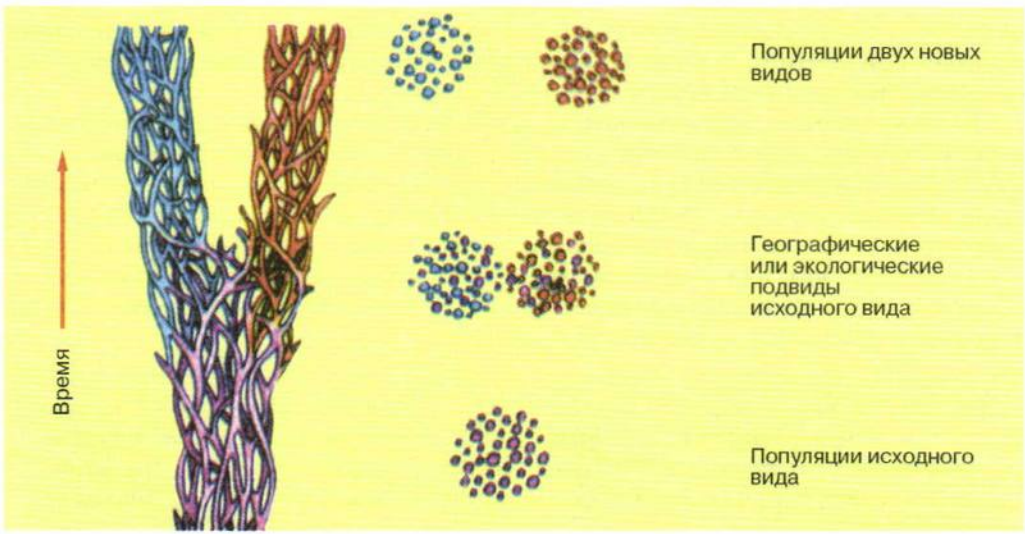


Рис. 38. Схема видообразования (каждая веточка обозначает отдельную популяцию)

Аллопатрическое видообразование (от греч. *allos* — разный, *patris* — родина) связано с пространственной изоляцией популяций. В зависимости от характера изолирующих механизмов различают два способа аллопатрического видообразования: географическое и экологическое.

Географическое видообразование связано с изменением ареала вида. Оно происходит путём расселения особей на новые территории или разделения прежнего ареала на фрагменты. В результате образуются географические расы (подвиды), которые становятся родоначальниками новых видов.

Примером видообразования в результате расселения особей на новые территории обитания может служить появление двух видов больших чаек — серебристой и клуши — в районе Северного и Балтийского морей (рис. 39). Предковой формой этих двух видов, по всей видимости, служил один вид чаек, который несколько сотен тысяч лет назад обитал в районе современного Берингова про-

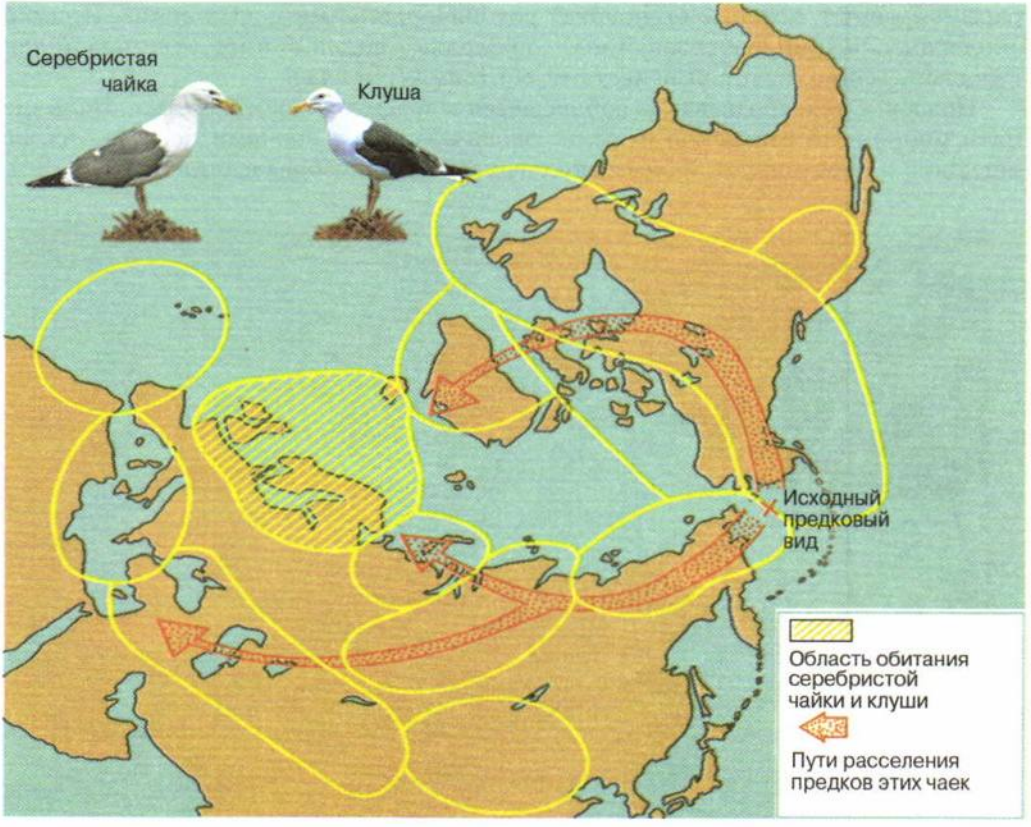


Рис. 39. Кольцо ареалов подвидов больших чаек

лива. От него путём расселения на восток и на запад образовались многочисленные географические подвиды, которые на крайних точках сформировали два самостоятельных вида больших чаек.

Примером географического видообразования путём разрыва ареала на несколько частей служит образование трёх видов ландышей (рис. 40). Их исходный предковый вид существовал несколько миллионов лет назад в широколиственных лесах Евразии. В связи с оледенением единый ареал этого вида оказался разорванным на несколько частей. Ландыш сохранился лишь на лесных территориях, избежавших оледенения: в центре и на юге Европы, в Закавказье и на юге Дальнего Востока. От этих популяций впоследствии образовались три самостоятельных вида ландыша, отличающиеся друг от друга размерами цветков и формой листьев.

Экологическое видообразование связано с изменением экологической ниши вида. Вследствие этого в разных условиях обитания образуются экологические расы (экотипы), которые становятся родоначальниками новых видов. Пример экологического видообразования — несколько видов синиц, отличающихся пищевой специализацией и местами обитания (рис. 41).

Подобное видообразование наблюдается и среди других животных. Наличие пяти популяций севанской форели, различающихся сроками нереста, также наглядно иллюстрирует процесс экологического видообразования (см. рис. 24).

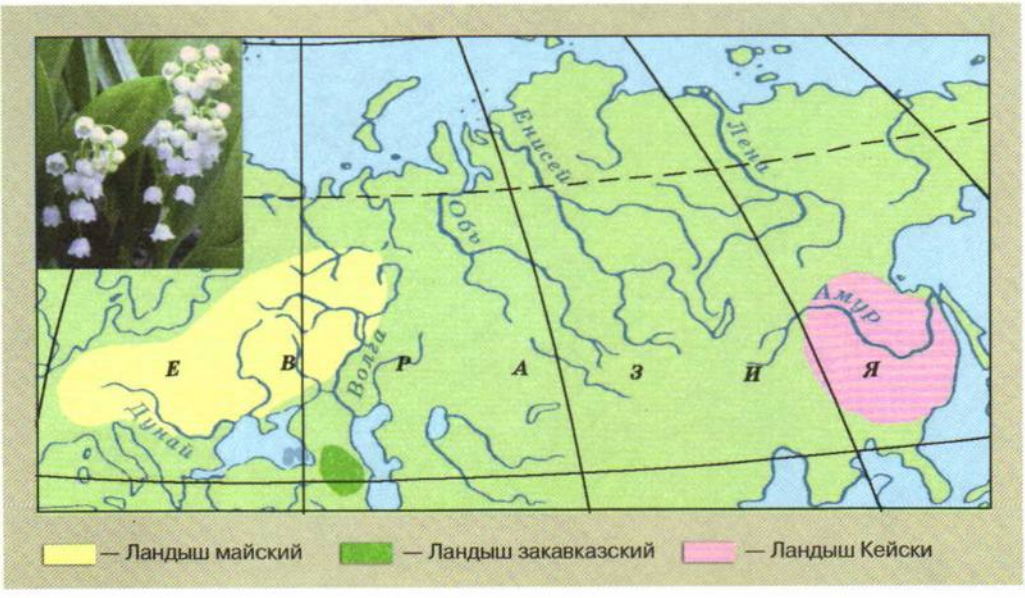


Рис. 40. Географическое видообразование трёх видов ландышей

Симпатрическое видообразование (от греч. *syn* — вместе, *patris* — родина) не связано с пространственной изоляцией популяций, ибо осуществляется в пределах ареала исходного вида двумя способами генетического обособления популяций: полиплоидизацией и гибридизацией.

Видообразование полиплоидизацией происходит в случае быстрого увеличения хромосомного набора особей под действием мутагенных факторов и при ошибках в процессе деления клеток. Если полиплоидные формы окажутся более жизнеспособными и пройдут естественный отбор, то они могут дать начало новому полиплоидному виду и полностью вытеснить из ареала диплоидный вид. Полиплоидные формы растений, отличающиеся большей жизнеспособностью, часто встречаются в суровых условиях полярных и высокогорных областей. Здесь на их долю приходится до 80—85 % от общего числа видов.



Рис. 41. Экологическое видообразование пяти видов синиц: *1* — большая синица (питается крупными насекомыми); *2* — лазоревка (добывает мелких насекомых в трещинах коры деревьев); *3* — хохлатая синица (питается семенами хвойных деревьев); *4* — гаичка (собирает мелких насекомых с листьев деревьев); *5* — московка (питается насекомыми и семенами)

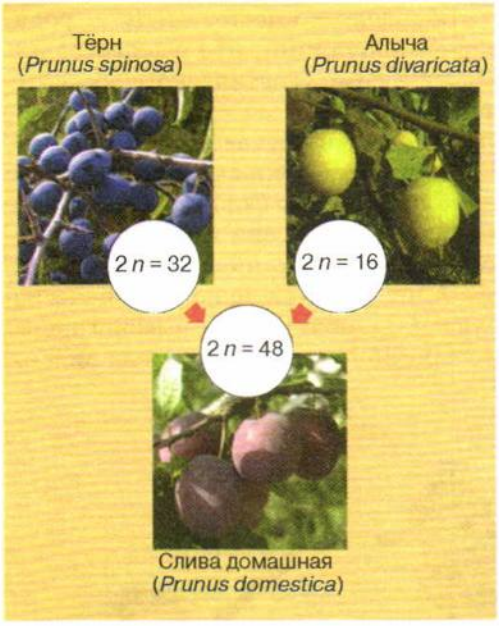


Рис. 42. Гибридогенное видообразование домашней сливы

Путём полиплоидизации образовались близкородственные виды в некоторых родах цветковых растений. Так, в роде Хризантема все виды имеют число хромосом, кратное 9, т. е. 18, 36, 54 и даже 90. В роде Паслён также есть виды растений, число хромосом которых кратно диплоидному набору (см. рис. 36, *3*). Это позволяет предположить, что они произошли от диплоидных предковых видов растений вследствие их полиплоидизации.

Видообразование путём полиплоидизации у растений встречается гораздо чаще, чем у животных, так как у последних этот способ появления новых видов ограничен невозможностью нормального полового размножения. Однако известен ряд полиплоидных видов среди беспозвоночных животных — кольчатых червей, иглокожих и насекомых, размножающихся с помощью партеногенеза.

Гибридогенное видообразование происходит при скрещивании двух разных, как правило близкородственных видов организмов. Образующееся от такого скрещивания потомство в большинстве случаев оказывается бесплодным. Однако при последующей полиплоидизации бесплодие межвидовых и межродовых гибридов может быть преодолено. Примером тому служит известный в селекции опыт Г. Д. Карпеченко с редечно-капустным гибридом — рафанобрассикой. Подобные гибридогенные виды описаны для многих культурных и дикорастущих растений. Так, культурная слива образовалась в результате гибридизации двух дикорастущих видов — тёрна и алычи (рис. 42). Примером дикорастущего гибридогенного вида служит рябинокизильник, встречающийся в лесах Южной Якутии по берегам реки Алдан. Этот межродовой гибрид унаследовал от рябины форму листьев, окраску и вкус плодов, а от кизильника — тип соцветий и строение плодов. Встречается гибридогенное видообразование и среди животных. Так, в природе известны межвидовые и межродовые гибриды среди карпообразных рыб.

Таким образом, образование новых видов идёт по схемам:

1) популяция ⟶ географическая, или экологическая раса ⟶ новый вид;

2) диплоидный вид ⟶ полиплоид, или гибрид ⟶ новый вид.

С возникновением нового вида микроэволюция не прекращается. Она продолжается, приводя к возникновению других крупных надвидовых систематических групп — родов, семейств, отрядов, классов и т. д. Преобразования на надвидовом уровне будут рассмотрены в следующей главе.

Видообразование: аллопатрическое (географическое, экологическое), симпатрическое (полиплоидизацией, гибридогенное).

Вопросы и задания

1. Под влиянием каких факторов эволюции происходит видообразование?
2. Какие генетические механизмы лежат в основе видообразования?
3. Каковы пути и способы видообразования? Приведите соответствующие примеры.
4. Происходит ли процесс видообразования в наше время и можно ли его непосредственно наблюдать? Ответ обоснуйте.
5. На небольшом вулканическом острове Оаху Гавайского архипелага, изрезанном скальными гребнями, имеется 25 долин, заросших тропическим лесом. В них обитает 25 видов наземных улиток. В каждой из долин встречается свой вид улиток. Условия жизни в этих долинах абсолютно одинаковые и не являются причиной видообразования. Что стало причиной видообразования? Ответ поясните.

Дополнительная информация

Удивительный случай быстрого, так называемого «взрывного» видообразования был обнаружен при изучении пресноводных рыб из семейства Цихлидовые, обитающих в африканских озёрах Виктория, Танганьика и Малави (рис. 43).



Рис. 43. Цихлидовые рыбы из африканских озёр

Геологами получены данные о том, что во время последнего ледникового периода (всего около 12 400 лет назад) эти озёра полностью осушались. Таким образом, на формирование около 500 видов цихлидовых рыб природой был отпущен ничтожно малый по эволюционным меркам срок.

Механизмы такого видообразования вызывают споры среди учёных. Наиболее вероятной представляется гипотеза, согласно которой ведущую роль в видообразовании играл половой отбор — предпочтение самками самцов определённой окраски, а также специализация рыб на одном виде корма, что привело к изменению строения их челюстей и формы тела.

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 2

Эволюционный процесс состоит из микроэволюции и макроэволюции. Микроэволюция протекает на популяционно-видовом уровне: от возникновения наследственных изменений у особей до формирования приспособлений и появления новых видов. Элементарным эволюционным материалом служат мутации и комбинации. Элементарная единица эволюции — популяция. Элементарное эволюционное явление — изменение генофонда популяции. Движущими силами (факторами) эволюции выступают мутационный процесс, комбинативная изменчивость, популяционные волны, дрейф генов, миграция особей, изоляция и естественный отбор. Направляющий фактор эволюции — естественный отбор. Он проявляется через борьбу за существование. Главные формы естественного отбора — движущий, стабилизирующий и разрывающий (дизруптивный). Результатом действия элементарных факторов эволюции является возникновение приспособленности (адаптации) организмов к условиям существования. Приспособленность носит относительный характер. Выработка приспособлений ведёт к различиям в признаках организмов и появлению в природе новых видов. Ключевой фактор видообразования — изоляция. В зависимости от природы изолирующих механизмов различают аллопатрическое и симпатрическое видообразование.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Формы организации жизни и эволюционный процесс.
2. Борьба за существование и естественный отбор.
3. Дрейф генов, или генетико-автоматические процессы.
4. Формы естественного отбора в природе.
5. Творческая роль естественного отбора.
6. Взаимодействие движущих сил (факторов) эволюции.
7. Адаптация — результат действия факторов эволюции.
8. Вид и его критерии.
9. Структура вида в природе.
10. Популяция — единица вида и эволюции.
11. Способы видообразования.

Глава 3. МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

§ 14. Палеонтологические и биогеографические методы изучения эволюции

Рассмотрите рис. 44, 45, 48, 49. О чём свидетельствует наличие в природе переходных форм организмов, видов-эндемиков и видов-реликтов?

Макроэволюция, или *филогенез* (от греч. *phyle* — род, племя и *genesis* — происхождение, возникновение), представляет собой процесс исторического развития органического мира как в целом, так и отдельных его систематических групп (таксонов): родов, семейств, отрядов (порядков), классов, типов (отделов), царств. В основе макроэволюции лежит микроэволюция, поэтому их изучают одинаковыми методами.

Палеонтологические методы. *Палеонтология* (от греч. *palaios* — древний, *ontos* — существо и *logos* — учение) изучает ископаемые организмы, выявляет сходство строения вымерших и ныне живущих видов. К основным методам палеонтологии относят изучение ископаемых переходных форм организмов и восстановление филогенетических рядов различных видов, т. е. изучение последовательности исторического развития флоры и фауны Земли.

Переходные формы — организмы, сочетающие в себе признаки как древних, так и молодых групп крупных систематических таксонов (классов, типов). Их обнаружение и исследование позволяет учёным восстановить процесс филогенеза. В настоящее время обнаружены остатки вымерших переходных форм (например, ихтиостег, сеймурий, зверощеров и др.), свидетельствующих о филогенетическом родстве с ныне живущими организмами (рис. 44).

Промежуточным звеном, связывающим рыб с наземными позвоночными животными, являются вымершие ихтиостеги. Переходной формой между древними земноводными и пресмыкающимися считают сеймурию. Изучение ископаемого протоависа позволило предположительно восстановить связь между пресмыкающимися и птицами. Это животное имело развитую грудную кость с килем и полые кости, передние конечности были преобразованы в крылья, а ключицы срослись в вилочку, что роднило его с птицами.

Переходной формой между пресмыкающимися и млекопитающими являются звероящеры, например циногнатус и иностранцевия. Хотя основные черты строения и образ жизни этих организмов свидетельствуют об их принадлежности к рептилиям, у них уже дифференцировались зубы и развилось вторичное костное нёбо, как у млекопитающих.

В царстве Растения переходной формой от низших к высшим споровым растениям считают риниофиты (рис. 45). Эти вымершие организмы были первыми наземными растениями. У них появились покровные, механические и про-

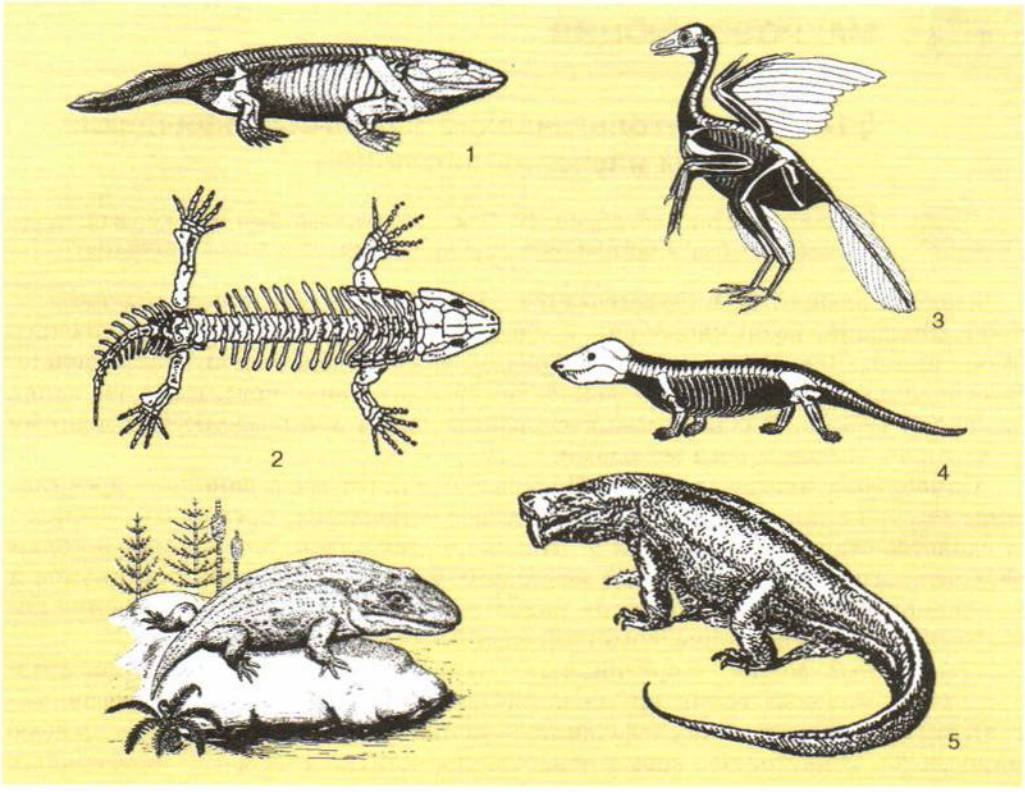


Рис. 44. Ископаемые переходные формы животных: *1* — ихтиостега (реконструкция); *2* — сеймурия (скелет и реконструкция); *3* — протоавис (реконструкция); *4*, *5* — звероящеры цинognатус и иностранцевия (реконструкция)

водящие ткани, что способствовало их жизни на суше. Корни у них ещё отсутствовали, но уже появился стебель, а у более поздних форм и листья. От риниофитов произошли другие группы наземных растений: мхи, плауны, хвощи и папоротники. Вымершие семенные папоротники — птеридоспермы — считают переходной формой от споровых к семенным растениям.

Филогенетические (палеонтологические) ряды учёные-палеонтологи составляют из ископаемых организмов, эволюционно связанных друг с другом и отражающих общий ход филогенеза. В настоящее время палеонтологические ряды составлены для лошадей, слонов, носорогов, моллюсков и др. Первый такой ряд был описан основателем эволюционной палеонтологии русским учёным Владимиром Онуфриевичем Ковалевским (1842—1883). Исследуя и анализируя ископаемые остатки конечностей и черепов различных представи-

телей древних лошадиных, он воссоздал историческое древо современной лошади и доказал постепенность процесса эволюции (рис. 46).

Предки современных лошадей обитали в лесах, имели небольшие размеры и четырёхпалые конечности. В ходе эволюции постепенно изменились пропорции тела, конечности стали однопалыми, от 2-го и 4-го пальцев сохранились лишь небольшие зачатки — «грифельные косточки». Лошади перешли от жизни в лесу к жизни на открытых пространствах степей, приспособились к бегу и питанию травой. Наличие промежуточных форм позволило проследить эволюцию лошади.

Палеонтология свидетельствует об изменчивости видов и их постепенном развитии от простых форм к сложным. Её методы являются ведущими для изучения макроэволюции, так как охватывают большие временны́е промежутки.

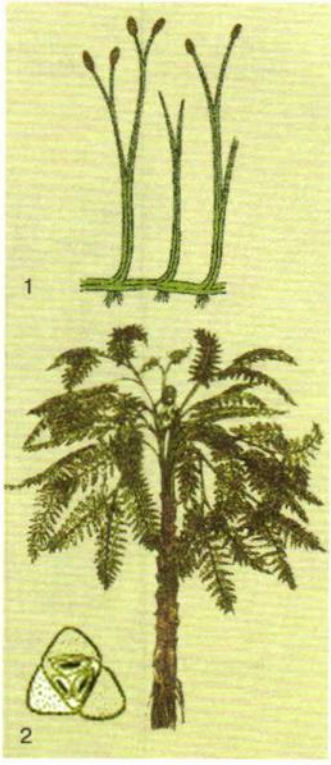


Рис. 45. Ископаемые переходные формы растений: *1* — риниофит риния (реконструкция); *2* — семенной папоротник птеридосперм (реконструкция)

Биогеографические методы. *Биогеография* изучает закономерности возникновения и распространения животных и растений на Земле. Сопоставляя и сравнивая фауну и флору современных континентов, учёные восстанавливают ход эволюционного процесса. Например, установлено, что животный и растительный мир Северной Америки и Евразии имеют большое сходство. В то же время флора и фауна Северной и Южной Америки сильно отличаются, а южноамериканские виды сходны с африканскими.

Согласно теории *дрейфа континентов* некогда вся суша Земли представляла собой единый сверхматерик Пангею, который впоследствии разделился на два материка: Северный — Лавразию и Южный — Гондвану. В результате раскола и дрейфа (движения) литосферных плит из Северного материка образовались Евразия и Северная Америка, а из Южного — Африка, Австралия, Южная Америка и Антарктида (рис. 47). Это обусловило различие фауны и флоры континентов.

Флора и фауна материков. В настоящее время выделяют шесть *биогеографических областей* (рис. 48). Голарктическая область объединяет Палеарктическую (Евразию и Северную Африку) и Неоарктическую (Северную Америку). К Неотропической области относят Южную Америку. В Эфиопскую область входят Центральная и Южная Африка. Рядом с ней расположена Мадагаскарская область. Индо-Малайская область включает полуостров

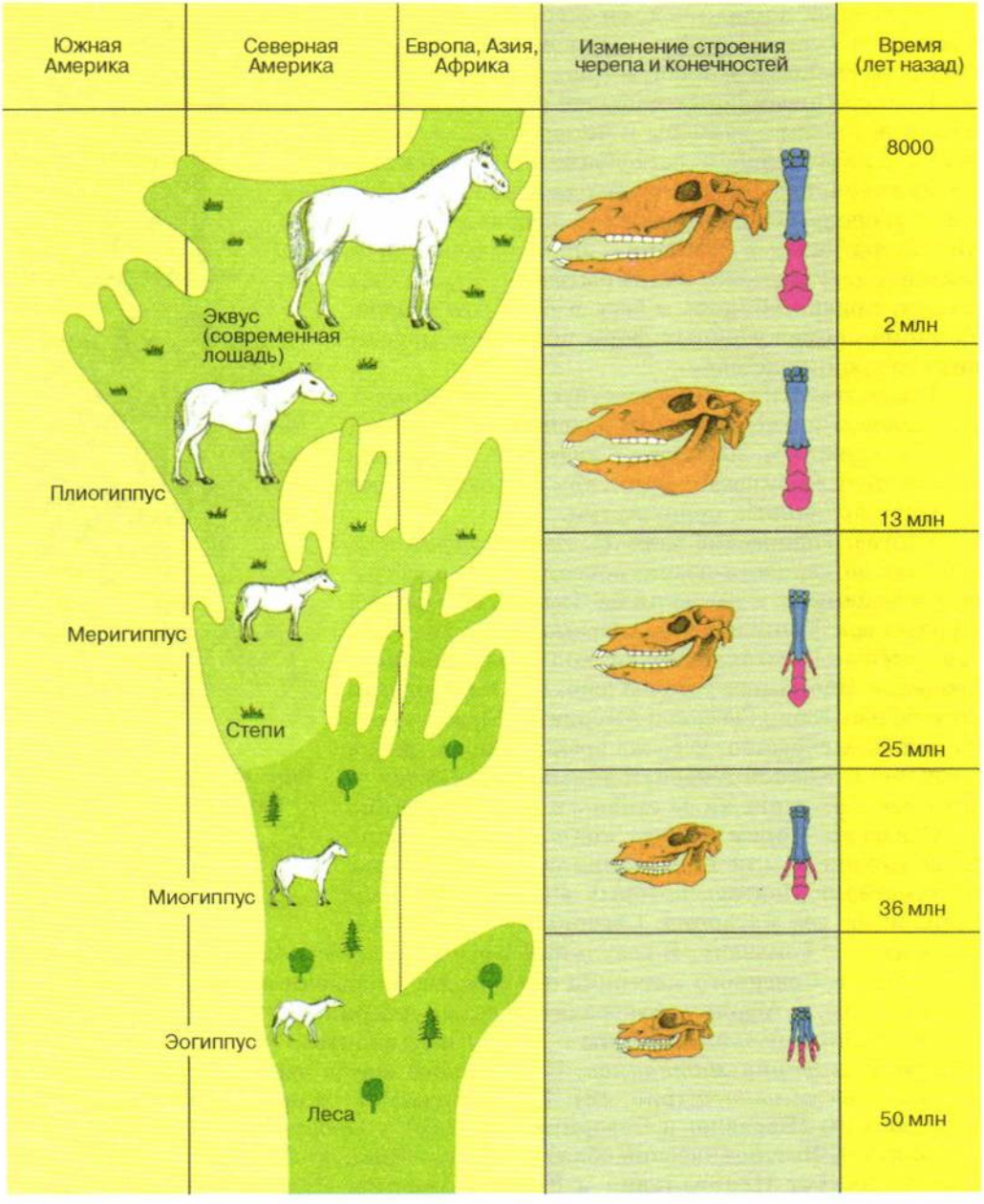


Рис. 46. Эволюционное древо семейства Лошадиные

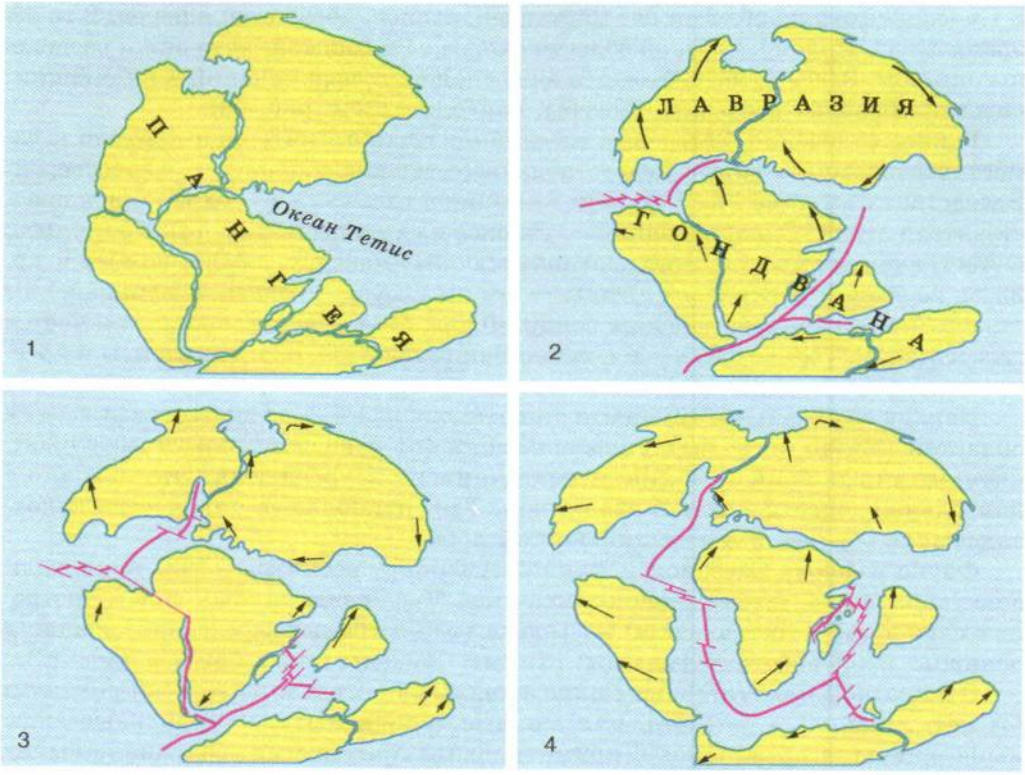


Рис. 47. Дрейф континентов: *1* — образование Пангеи; *2* — разделение Пангеи, образование Лавразии и Гондваны; *3* — раскол Гондваны, образование Индостана, Австралии и Антарктиды; *4* — образование Южной Америки, начало раскола Лавразии

Индокитай, Малайзию и Филиппины. Австралия выделяется в отдельную Австралийскую область. Животный и растительный мир всех перечисленных областей отличается своим видовым составом (см. рис. 48).

По́зднее разделение Лавразии является причиной сходства фауны и флоры Палеарктической и Неоарктической областей. Например, близкородственными являются американские и европейские клёны, ясени, сосны, ели. Как в Северной Америке, так и в Евразии обитают лоси, куницы, медведи, лисицы, бобры; европейскому зубру соответствует американский бизон. Благородный олень, обитающий в Евразии и Северной Африке, на североамериканском континенте представлен оленем карибу.

Палеарктическая область, составляющая единое целое с Индо-Малайской областью, значительно отличается от последней по составу фауны и флоры.

В Палеарктической области нет мартышек, слонов, носорогов, ящеров. В то же время фауна Индо-Малайской области сходна с Эфиопской, хотя они и разделены океаном. Здесь встречаются два вида слонов — африканский и индийский, человекообразные обезьяны, лемуры, панголины (см. рис. 48).

Раннее отделение Австралии от единого Южного материка привело к самостоятельному развитию целого подкласса млекопитающих — первозверей. Вследствие отсутствия на материке хищников только здесь сохранились представители отряда Однопроходные — утконос и ехидна (см. рис. 48). Кроме того, в Австралии много сумчатых млекопитающих: кенгуру, коала, вомбат и др. Здесь водятся и бескилевые птицы — эму и казуар, сходные с африканским страусом и южноамериканским нанду. Флора этой области также отличается своеобразием. Только здесь в диком состоянии произрастают эвкалипты и древние голосеменные растения — саговники.

Наряду со сходными группами животных в каждой из биогеографических областей можно встретить *виды-эндемики* (от греч. *endemos* — местный), которые нигде больше в диком состоянии не встречаются. Это связано с длительной географической изоляцией. Так, наибольшее количество видов-эндемиков обитает в Австралийской области.

Фауна и флора Северной и Южной Америки, несмотря на их территориальную близость, существенно отличаются. Число эндемичных видов Неотропической области составляет 80 %. Только здесь встречаются млекопитающие — ленивцы, броненосцы, муравьеды; птицы — туканы и колибри (см. рис. 48).

О животном и растительном мире прошлых эпох свидетельствуют *реликты* (от лат. *relictum* — остаток), или «живые ископаемые», — отдельные виды ныне живущих организмов с примитивными признаками, сохранившимися от вымерших групп (рис. 49). К реликтам относят гаттерию — представителя древних пресмыкающихся, облик которой мало изменился за 200 млн лет. Она напоминает ящерицу, живёт в глубоких норах, встречается на нескольких островах близ Новой Зеландии. Ещё одним представителем реликтовых форм является кистепёрая рыба латимерия, предки которой вымерли около 300 млн лет назад. Она была обнаружена в 30-х гг. XX в. у берегов Южной Африки. Это переходная форма от рыб к земноводным, для которой характерно наличие клоаки и яйцеживорождение. К реликтовым растениям относят гинкго — примитивный вид голосеменных, предки которого существовали около 200 млн лет назад. В диком состоянии это растение встречается только в Китае и Японии. Другой реликт — секвойя — одно из высочайших деревьев. Её предки появились около 150 млн лет назад. Все реликты являются эндемиками.

Островная фауна и флора. Изучение животного и растительного мира некоторых океанических островов позволило установить, что чем отдалённее острова друг от друга и от континента, тем более различаются их обитатели. Например, остров Мадагаскар, довольно рано отделившийся от Африки, имеет своеобразный животный и растительный мир. На нём обитают 32 эндемичных

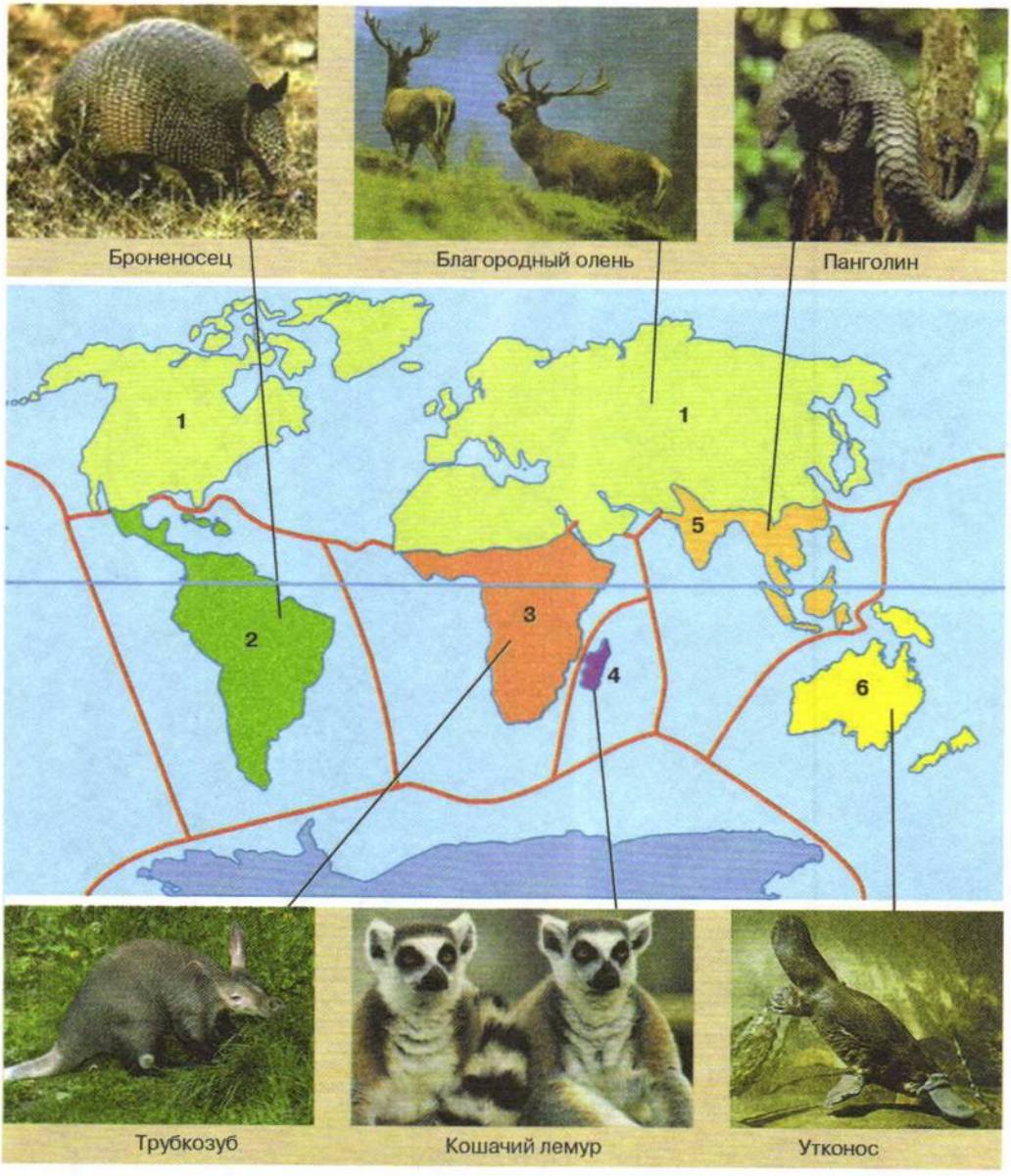
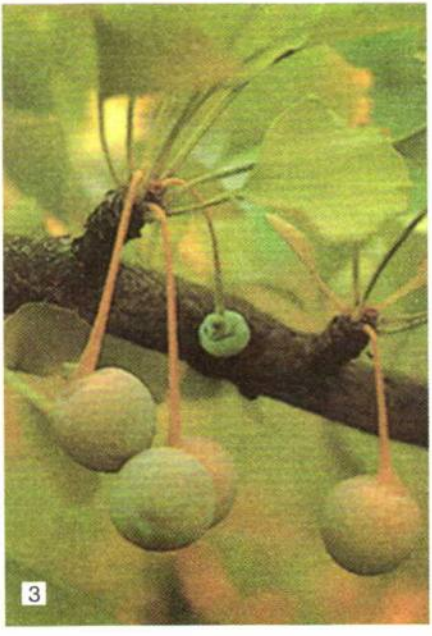


Рис. 48. Биогеографические области Земли и их млекопитающие — эндемики: *1* — Голарктическая; *2* — Неотропическая; *3* — Эфиопская; *4* — Мадагаскарская; *5* — Индо-Малайская; *6* — Австралийская







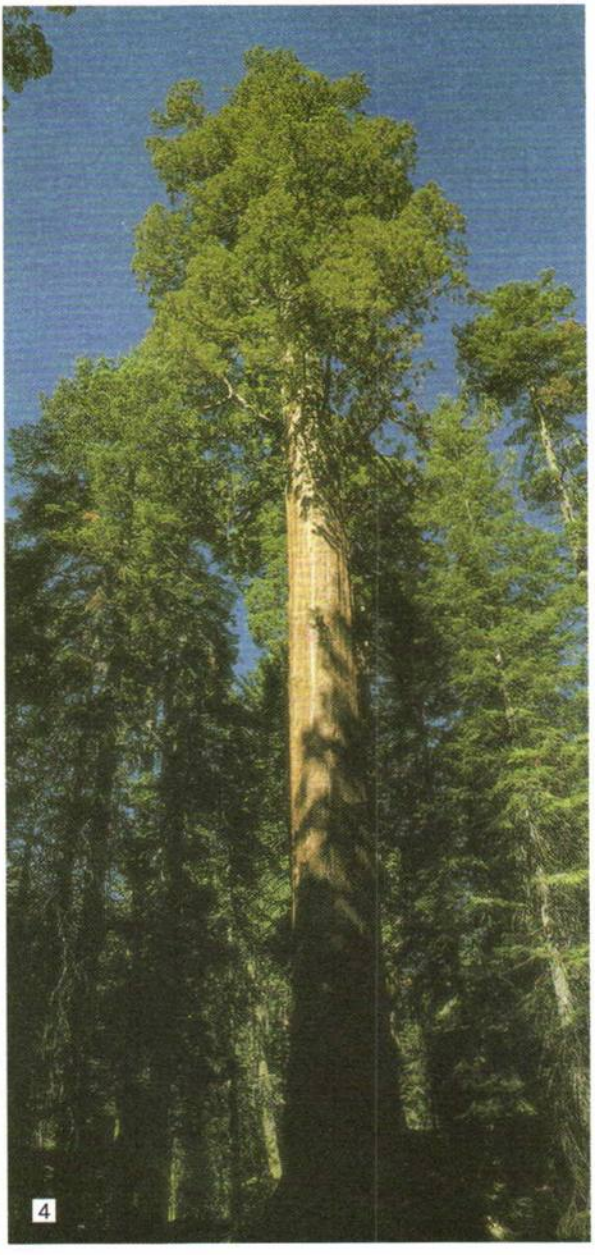


Рис. 49. Реликты: *1* — гаттерия; *2* — латимерия; *3* — гинкго; *4* — секвойя

вида млекопитающих, около 60 эндемичных видов птиц и более 20 эндемичных видов покрытосеменных растений. Своеобразны и обитатели изолированных континентальных территорий (водоёмов, пещер, горных хребтов и т. д.). Например, в озере Байкал обитает много эндемичных видов: рыбы-голомянки, тюлень байкальская нерпа, рачки-бокоплавы и др.

Макроэволюция (филогенез), палеонтология, переходные формы, филогенетические (палеонтологические) ряды, биогеография, дрейф континентов, биогеографические области, эндемики, реликты.

Вопросы и задания

1. Какие свидетельства эволюции органического мира предоставляет палеонтология? Приведите примеры организмов, которых относят к переходным формам.
2. Для каких групп организмов восстановлены филогенетические (палеонтологические) ряды? О чём они свидетельствуют?
3. В чём сущность биогеографических методов изучения макроэволюции? По какому принципу Землю разделяют на биогеографические области?
4. Континенты, которые входят в Палеарктическую, Индо-Малайскую и Эфиопскую биогеографические области, тесно связаны между собой. Чем объяснить, что при этом их животный и растительный мир сильно отличаются?
5. Почему сумчатые млекопитающие встречаются почти исключительно в Австралийской области? Приведите примеры таких видов млекопитающих.
6. Какие виды называют эндемиками и реликтами? В чём их различие? Приведите примеры реликтов. Признаки каких классов они в себе сочетают?
7. Используя дополнительную справочную литературу и Интернет, сравните животных и растения разных биогеографических областей.

§ 15. Эмбриологические и сравнительно-морфологические методы изучения эволюции



Рассмотрите рис. 50—59. О чём свидетельствуют сходство зародышевого развития позвоночных животных, наличие у организмов гомологичных и аналогичных органов, рудиментов и атавизмов?

Методы *эмбриологии* (от греч. *embryon* — зародыш и *logos* — учение) и *морфологии* (от греч. *morphe* — форма, вид и *logos* — учение) предоставляют возможность на основании детального изучения зародышевого развития и строения организмов установить их филогенетическое родство. Эти методы дают весомые свидетельства в пользу эволюции.

Эмбриологические методы. В первой половине XIX в. Карл Бэр установил *закон зародышевого сходства*: эмбрионы различных классов и видов позвоноч-

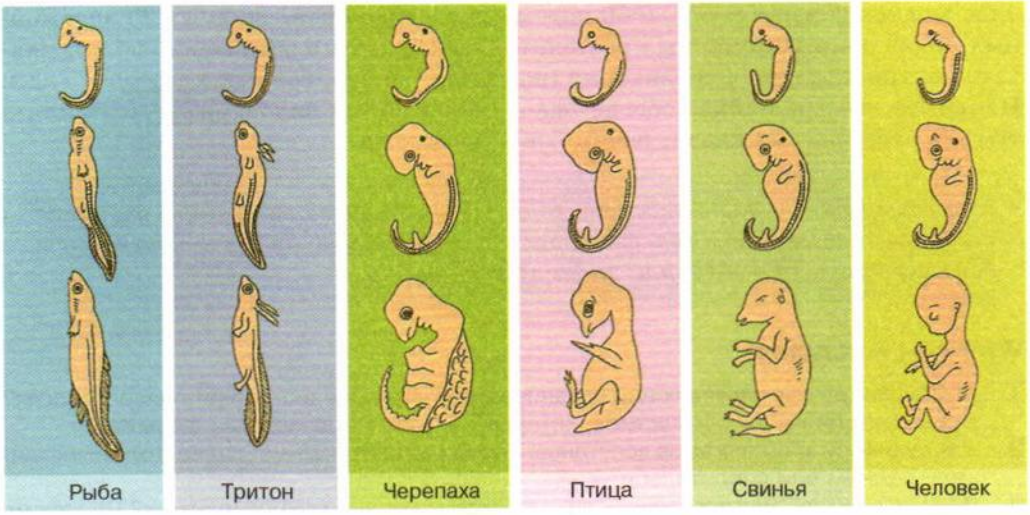


Рис. 50. Зародыши различных классов позвоночных животных

ных животных обнаруживают в пределах типа большое сходство. Наибольшее сходство имеют зародыши на ранних стадиях развития: общие признаки типа формируются в ходе эмбриогенеза раньше, чем специальные. Так, все эмбрионы позвоночных на первой стадии имеют жаберные щели и двухкамерное сердце. Затем появляются черты строения, характерные для каждого класса, и лишь на более поздних стадиях формируются особенности конкретного вида (рис. 50). Очевидно, что все классы позвоночных произошли от общих предков, но позднее разошлись в своём историческом развитии.

Русские учёные Александр Онуфриевич Ковалевский (1840—1901) и Илья Ильич Мечников (1845—1916) доказали, что сходство зародышевого развития проявляется не только у позвоночных, но и у всех многоклеточных животных. Развитие проходит три этапа: 1) дробление; 2) образование зародышевых листков; 3) формирование тканей и органов.

Весомым свидетельством эволюционного родства позвоночных и беспозвоночных животных явились результаты исследования эмбриогенеза ланцетника и асцидии, проведённые А. О. Ковалевским. До него асцидий относили к моллюскам, так как они имели сходные с беспозвоночными тип дробления яйца и сегментарное строение тела. Только изучение их эмбрионального развития позволило причислить асцидий к типу Хордовые. Интересным является тот факт, что взрослая форма асцидии ничем не напоминает хордовых (рис. 51).

В 1864 г. немецкий учёный Фриц Мюллер (1821—1897), проведя ряд наблюдений за развитием ракообразных, предположил, что их предки могли быть похожи на современные формы личинок. Эти исследования позволили

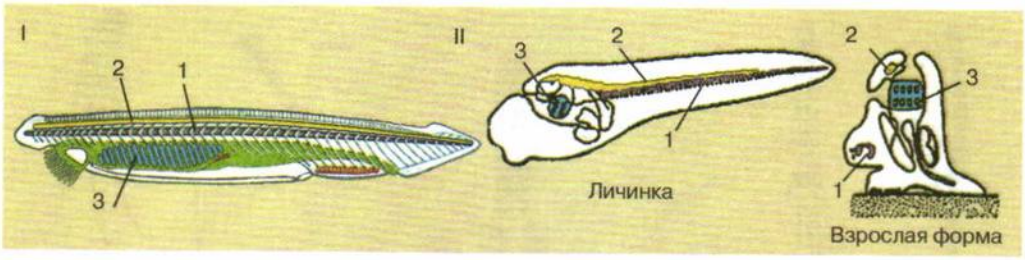


Рис. 51. Схема строения: I — ланцетника; II — асцидии: *1* — хорда, *2* — нервная трубка; *3* — жаберные щели

ему установить связь между историческим и индивидуальным развитием организмов и сделать важный вывод: индивидуальное развитие (онтогенез) повторяет историческое развитие вида (филогенез). Позднее Эрнст Геккель (1834—1919) сформулировал это обобщение в виде *биогенетического закона*: онтогенез особи есть краткое и быстрое повторение филогенеза. Закон Геккеля — Мюллера имеет большое значение для установления родственных связей между организмами.

Позднее формулировка биогенетического закона была дополнена и уточнена русским учёным Алексеем Николаевичем Северцовым (1866—1936). Он установил, что в онтогенезе повторяются не взрослые формы предков, а их эмбриональные стадии, причём в процессе индивидуального развития некоторых организмов отдельные стадии могут выпадать. Кроме того, возникают новообразования, которые отсутствуют у зародышей предков. Таким образом, в индивидуальном развитии одних организмов закладываются новые эволюционные пути развития других.

Сравнительно-морфологические методы. Единство происхождения систематических групп организмов доказывает общий план строения их органов и соответствующие эволюционные изменения. Морфологическое сходство в строении органов позволяет установить родство организмов. Например, о родстве позвоночных свидетельствуют двусторонняя симметрия тела, сходство строения конечностей, головного и спинного мозга.

В процессе эволюции у организмов сформировались гомологичные и аналогичные органы. *Гомологичные органы* (от греч. *homologia* — соответствие, согласие) имеют сходный план строения и развиваются из одинаковых зародышевых зачатков. Они выполняют как сходные, так и различные функции. Примером гомологичных органов являются передние конечности представителей разных групп позвоночных животных, имеющие общий план строения независимо от выполняемых функций (рис. 52).

Другой пример гомологичных органов — косточки среднего уха млекопитающих (рис. 53). Они образовались из черепа рыб и пресмыкающихся.

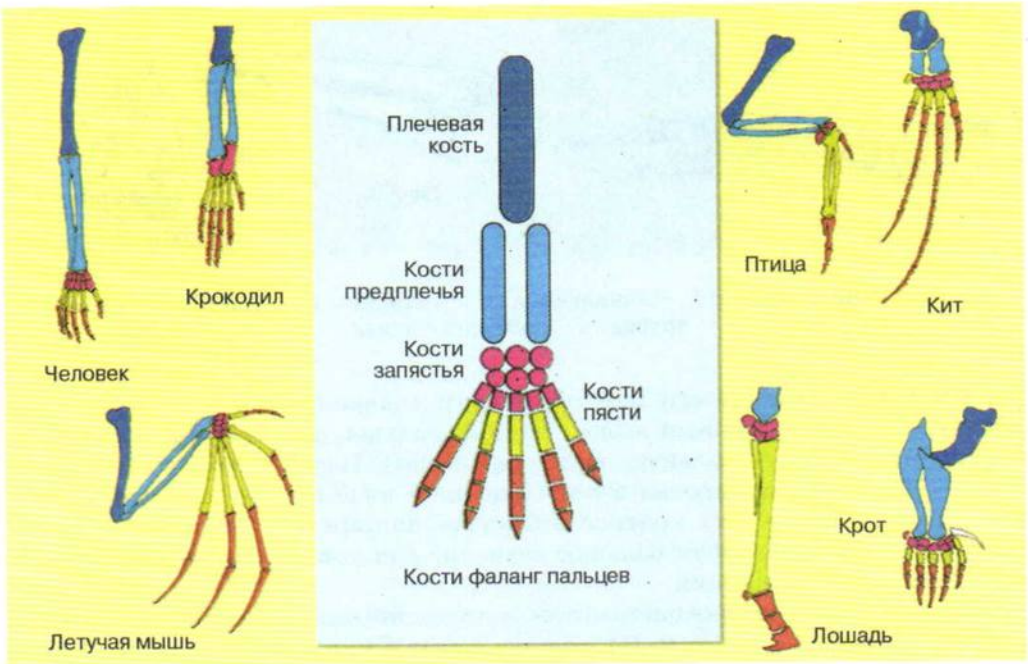


Рис. 52. Гомологичные органы — передние конечности позвоночных животных (в центре — общая схема строения)

У растений также можно обнаружить гомологичные органы. Например, широко встречаются видоизменения листьев (рис. 54) и побегов.

У разных организмов, не связанных филогенетическим родством, обнаруживаются сходные приспособления, служащие для выполнения одних и тех же функций. *Аналогичные органы* (от греч. *analogia* — соответствие, сходство,

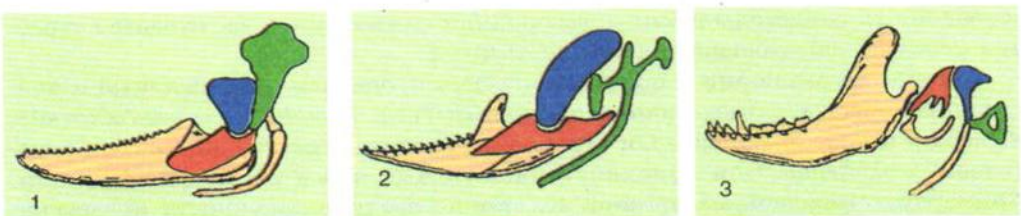


Рис. 53. Гомология слуховых косточек среднего уха: *1* — костной рыбы; *2* — пресмыкающегося; *3* — млекопитающего (красным цветом обозначен молоточек, синим — наковальня, зелёным — стремечко)

подобие) — морфологически сходные органы, выполняющие одинаковые функции, но не имеющие единого плана строения и развивающиеся из разных зародышевых зачатков. Они свидетельствуют о сходстве приспособлений к одинаковым условиям среды, возникающих у разных организмов в ходе эволюции.

Примеры аналогичных органов у животных — жабры рака и рыбы, крылья бабочки и птицы, бегательные конечности собаки и жука (рис. 55). Филогенетически они формировались по-разному, но выполняют одинаковые функции. Жабры речного рака имеют наружное происхождение, а рыбы — внутреннее. Иногда аналогичные органы приобретают поразительное сходство, например глаза головоногих моллюсков и позвоночных животных (рис. 56). Они имеют общий план строения, сходные элементы, хотя и развиваются из разных зачатков. Сходство обусловлено физической природой света.

Пример аналогичных органов у растений — колючки, служащие для защиты от поедания крупными травоядными животными (рис. 57). Аналогичными органами являются также усики винограда (видоизменение побега) и усики гороха (видоизменение листочков), клубни картофеля (видоизменение побега) и корневые шишки георгина (видоизменение корней).

Важным свидетельством эволюции являются рудименты и атавизмы. *Рудиментарные органы*, или *рудименты* (от лат. *rudimentum* — зачаток, первооснова), — это сравнительно упрощённые или недоразвитые образования, утратившие своё первоначальное значение. Они закладываются в период эмбрионального развития организма, но полностью не развиваются. Так, рудименты



Рис. 54. Гомологичные органы растений — видоизменения листьев



Рис. 55. Аналогичные органы животных — бегательные конечности собаки и жука

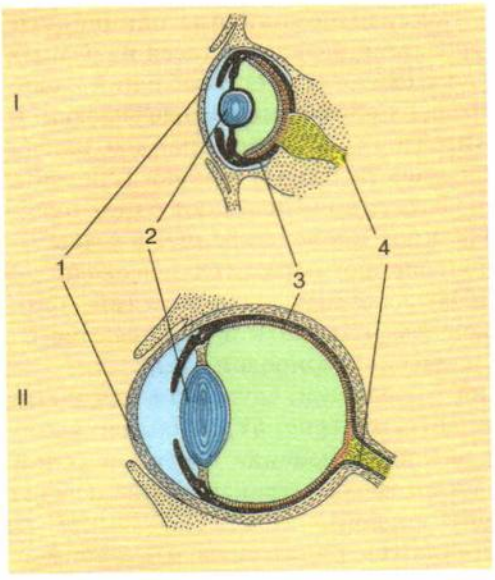


Рис. 56. Аналогичные органы — глаза: I — осьминога; II — позвоночного животного: *1* — роговица; *2* — хрусталик; *3* — сетчатка; *4* — зрительный нерв

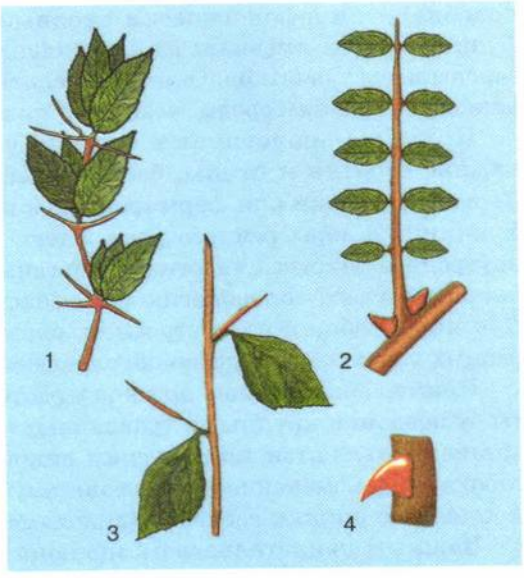


Рис. 57. Аналогичные органы растений — колючки: *1* — барбарис (видоизменение листьев); *2* — белая акация (прилистники); *3* — боярышник (видоизменение побегов); *4* — ежевика (выросты коры стебля)

тазового пояса кита и конечностей питона подтверждают факт происхождения этих животных от наземных предков с развитыми конечностями (рис. 58). Однако рудиментарные тазовые косточки кита выполняют совершенно иную функцию — они связаны с мышцами мочеполовой системы. К рудиментам относят также грифельные косточки в конечности лошади, первый и третий пальцы в крыле птицы, волосяной покров на теле человека.

Примером рудиментов у растений могут служить цветочные чешуи и плёнки в цветке злаков, редуцированный околоцветник у ветроопыляемых растений (рис. 59). Рудиментарными листьями являются чешуйки на корневищах ландыша, купены. Наличие рудиментов объясняется постепенной утратой нормально развитых у предков органов, которые в процессе эволюции потеряли своё первоначальное значение, недоразвились или видоизменились.

В отдельных случаях у организмов могут появляться признаки, которые имелись у предков, но исчезли в ходе эволюции. *Атавизм* (от лат. *atavus* — предок) — явление возврата к признакам предков, проявляющееся у отдельных особей. Например, появление трёхпалой конечности у жеребят, многососковость у человека (см. рис. 145). Причина появления атавизмов кроется в наличии у

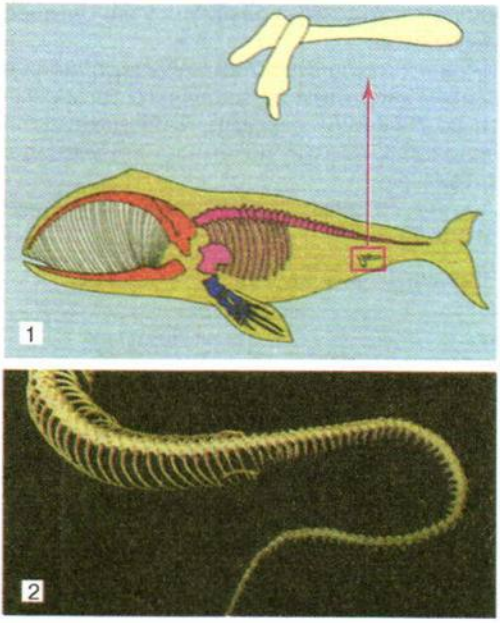


Рис. 58. Рудименты: *1* — тазового пояса кита; *2* — конечностей питона

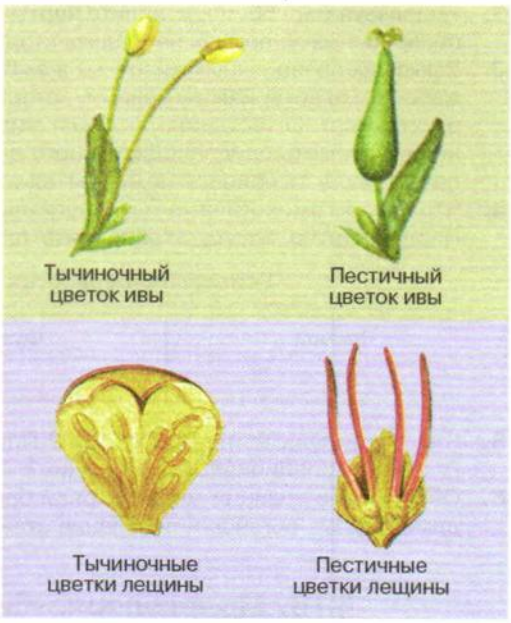


Рис. 59. Рудименты у растений — редуцированные околоцветники

особей «генов предков», ответственных за данный признак. В норме их действие блокируется генами-репрессорами, но когда репрессоры перестают выполнять свои функции, гены активизируются, что приводит к появлению атавизмов. Иногда это бывает связано с общей задержкой онтогенеза. В отличие от рудиментов, которые встречаются у всех особей определённого вида, атавизмы появляются внезапно только у единичных представителей.

Итак, сравнительно-морфологические методы позволяют восстановить родство современных организмов.

Эмбриология; морфология; закон зародышевого сходства; биогенетический закон; органы: гомологичные, аналогичные, рудиментарные (рудименты); атавизмы.

Вопросы и задания

1. В чём сущность биогенетического закона? Кто его авторы? Кем и как была уточнена его первоначальная формулировка? Каково значение закона для изучения эволюции? Приведите соответствующие примеры.

2. Используя рис. 50, перечислите черты внешнего сходства и различия у зародышей позвоночных животных на разных стадиях развития.
3. У высших позвоночных животных в эмбриогенезе закладываются жаберные щели с жаберными артериями и венами, которые затем зарастают и у взрослого организма отсутствуют. Естественно, что для животных, дышащих лёгкими, жаберные щели не могут иметь приспособительного значения. Объясните, почему из поколения в поколение у эмбрионов сохраняется этот признак.
4. Что такое гомологичные и аналогичные органы? В чём их сходство и различие? Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Гомология и аналогия у животных и растений

Органы	Функции	Происхождение

5. Что такое рудименты и атавизмы? Приведите примеры рудиментов и атавизмов. В чём их принципиальное различие?
6. Объясните с позиций молекулярной биологии и генетики наличие у организмов рудиментарных органов и появление атавизмов.

§ 16. Молекулярно-биохимические, генетические и математические методы изучения эволюции



Рассмотрите рис. 60—62. О чём свидетельствует сходство аминокислотного и нуклеотидного состава клеток организмов, строения их хромосом?

Палеонтологические, биогеографические, эмбриологические и сравнительно-морфологические методы изучения эволюции являются классическими. В XX в. с развитием молекулярной биологии, биохимии, цитологии и генетики, а также в связи с распространением ЭВМ появились новые методы исследования эволюционного процесса, дополнившие и обогатившие классические.

Молекулярно-биохимические методы. Химический анализ клеток различных организмов показал, что все они имеют сходный элементарный состав. В них встречаются одни и те же белки, углеводы, липиды и нуклеиновые кислоты. В состав белков всех организмов входят 20 обязательных аминокислот. У представителей разных систематических групп встречаются сходные по строению, составу и функциям белки. Так, сходное строение имеют хлорофилл растений и гемоглобин животных. Идентичное строение имеют многие гормоны позвоночных животных. Например, гормоны гипофиза найдены у всех групп позвоночных. Гормон инсулин имеется у всех млекопитающих.

Изучение аминокислотной последовательности белков различных организмов позволяет установить их эволюционное родство. Наглядный пример тому — родство белков миоглобина и гемоглобина (рис. 60).

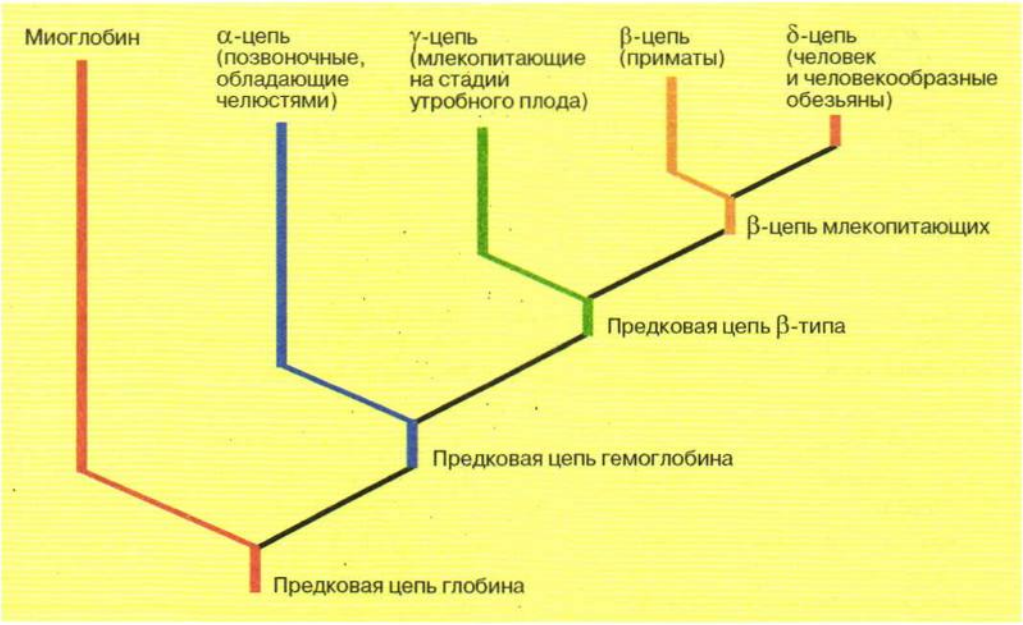


Рис. 60. Схема происхождения миоглобина и гемоглобина у позвоночных животных

Большое сходство наблюдается у различных организмов и в процессах обмена веществ. Например, у зародышей птиц на ранних стадиях эмбрионального развития в качестве конечного продукта белкового обмена образуется аммиак, на более поздних стадиях — мочевина, а у взрослых организмов — мочевая кислота. У головастиков лягушки белковый обмен также заканчивается образованием аммиака, что свойственно рыбам, а у взрослых земноводных конечный продукт — мочевина.

Универсальность генетического кода доказывает единство всех организмов на Земле. Изучение первичной структуры ДНК показало, что у многих организмов имеются ряды сходных последовательностей нуклеотидов. У близкородственных видов это сходство очень велико. Например, анализ структуры митохондриальной ДНК гориллы, орангутана и человека позволил построить родословную гоминид. Оказалось, что митохондриальный ген гориллы отличается от аналогичного гена человека на 10%, а орангутана — на 17%. Вероятно, эти различия обусловлены мутациями, которые возникали у каждого вида в процессе эволюции (рис. 61).

Установлено, что в геноме каждого организма имеются уникальные гены, встречающиеся только один раз, а также повторяющиеся последовательности нуклеотидов, которые могут существовать в виде десятков, сотен и даже ты-



Рис. 61. Филогенетическое родство человека и человекообразных обезьян. Последовательности 75 нуклеотидов гена митохондриальной ДНК трёх видов организмов (цветом выделены отличия в нуклеотидной последовательности и аминокислотном составе)

сяч копий. В пределах одного класса или типа состав уникальных генов у разных организмов имеет большое сходство. Подобное сходство обнаружено в геноме человека и бактерий. Это свидетельствует о медленном процессе появления мутаций и консервативной природе наследственности.

Иначе обстоит дело с повторяющимися последовательностями нуклеотидов. У разных видов организмов они могут существенно отличаться как по составу, так и по количеству. Такая хромосомная мутация, как дупликация (удвоение генов на участке хромосомы), происходит у различных организмов в процессе эволюции с разной скоростью. Открытия последних лет позволили установить, что в геноме каждого современного организма содержится информация о признаках организмов прошлых геологических эпох.

Изучение эволюции на молекулярном уровне имеет два преимущества по сравнению с её изучением при помощи классических методов. Во-первых, полученная на этом уровне информация легче поддаётся количественной оценке: число различий по нуклеотидам или аминокислотам у организмов нетрудно установить. Во-вторых, возможно сравнение очень далёких в родственном отношении организмов. Например, для нескольких организмов — от бактерий и дрожжей до насекомых и человека — была определена последовательность аминокислот в молекулах белка дыхательной цепи цитохрома *c*.

Таким образом, общность химического состава клеток разных организмов указывает на *биохимическую гомологию*, подобную морфологической, что свидетельствует в пользу эволюции.

Генетические методы основаны на изучении особенностей строения и выявлении количества хромосом у близкородственных организмов, а также характера наследственной изменчивости. С их помощью выясняются эволюционные взаимоотношения между организмами. Например, у всех человекообразных обезьян хромосомный набор $2n$ составляет 48, а у человека — 46 хромосом. Исследования показали, что уменьшение числа хромосом в кариотипе

человека связано, по всей вероятности, со слиянием двух негомологичных хромосом шимпанзе (рис. 62). На близкое родство этих организмов указывает одинаковая частота встречаемости в популяциях человека и шимпанзе отдельных генов, таких как альбинизм, резус-фактор и др.

Другим примером использования генетических методов для изучения эволюции является исследование хромосомного набора различных видов пшеницы. Они оказались полиплоидами по отношению к древнему дикому диплоидному виду (табл. 2).

Таким образом, генетика значительно дополнила свидетельства реальности существования эволюционных процессов в природе.

Математические методы. В последнее время появилась возможность использовать математические методы изучения эволюции, в частности метод компьютерного моделирования. Современные ЭВМ позволяют ускорить «процесс эволюции» и составить прогноз развития эволюционных событий при различном сочетании условий. Особое внимание при моделировании уделяется выбору необходимых и достаточных исходных данных.

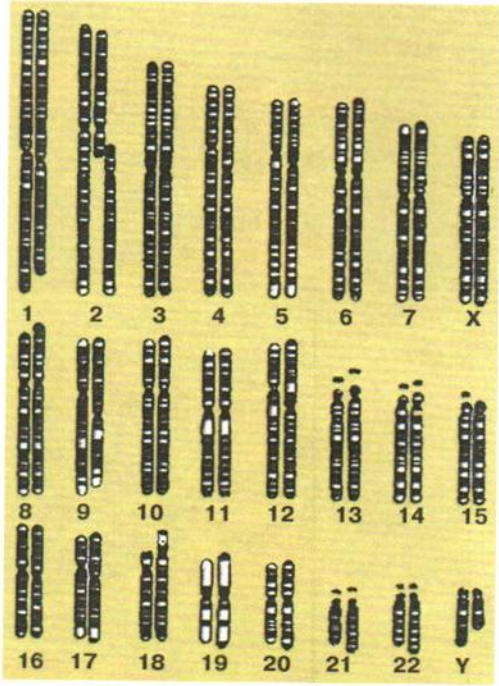


Рис. 62. Схематические карты дифференциально окрашенных хромосом человека и шимпанзе (первые хромосомы в парах — человека, вторые — гомологичные им — шимпанзе; во 2-й паре две хромосомы у шимпанзе идентичны одной хромосоме человека, которая является результатом их слияния)

Так, отечественными учёными в Институте эволюционной физиологии и биохимии РАН была составлена компьютерная программа, в которую заложили описание прототипа хордовых животных, аналогичного дожившему до наших дней ланцетнику.

Таблица 2

Хромосомный набор различных видов пшеницы

Виды пшеницы	Хромосомный набор ($2n$)
Древняя однозерновая (дикий вид)	14 — диплоид
Твёрдая пшеница	28 — тетраплоид
Мягкая пшеница	42 — гексаплоид

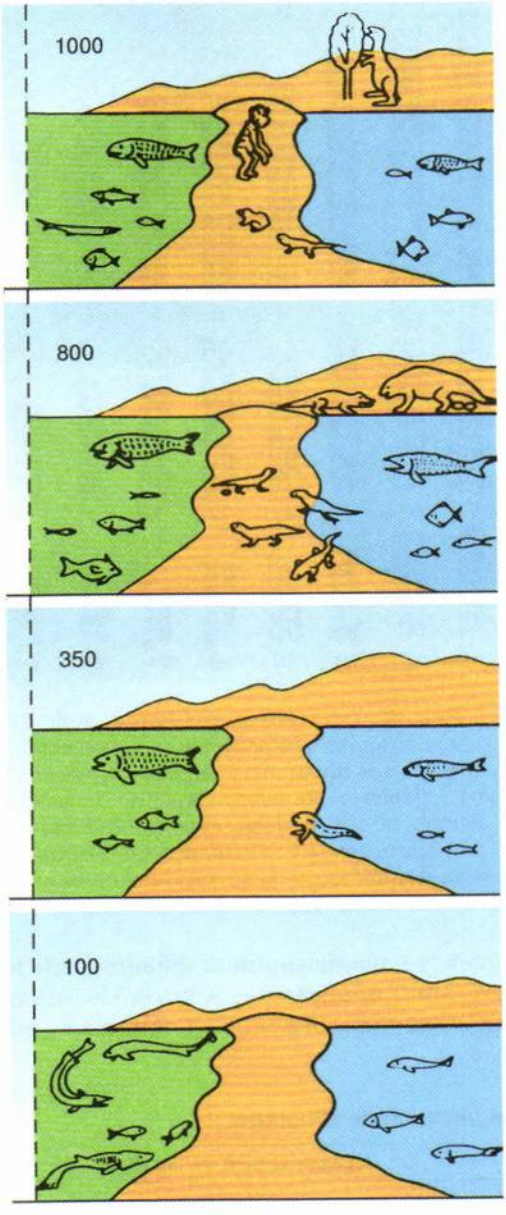


Рис. 63. Компьютерное моделирование эволюционного процесса

Этот исходный вид мог преобразовываться в другие виды организмов. Эволюционные усложнения и упрощения были равновероятными, исключались из филогенетического процесса только крупные скачки, например внезапное возникновение хорошо развитого органа — головного мозга, глаза и т. п.

После каждого временно́го шага, приблизительно соответствовавшего 1 млн лет, компьютер производил перебор получившихся вариантов, оценивая их приспособленность к изменяющимся условиям среды. Неудачные варианты стирались из памяти компьютера, т. е. вымирали, приспособленные — эволюционировали дальше. Через 100 шагов (100 млн лет) исходный вид «породил» множество рыбообразных существ. Ещё через 350 шагов (350 млн лет) первый организм вышел на сушу, а через 1000 шагов (1 млрд лет) появилось существо с чрезвычайно высоким уровнем развития нервной системы, передвигающееся на двух конечностях (рис. 63). Однако каждый новый машинный эксперимент при одинаковых исходных данных давал разные результаты. Вывод был очевиден — ход эволюции непредсказуем и неповторим, причём для её успешного протекания не нужно каких-либо потрясений вроде оледенения и глобальных катастроф. Эти природные катаклизмы могут влиять на ход эволюции, но не являются её причиной.

Абсолютных и совершенных методов изучения эволюции нет. Для получения наиболее точной картины филогенеза необходимо использовать все имеющиеся в арсенале современной науки методы, т. е. подходить к изучению эволюции комплексно.

Методы изучения эволюции: молекулярно-биохимические, генетические, математические; биохимическая гомология.

Вопросы и задания

1. В чём заключается сущность молекулярно-биохимических методов изучения эволюционного процесса? Приведите примеры таких методов.
2. Какие данные молекулярной биологии и биохимии доказывают филогенетическое родство организмов? Приведите примеры биохимической гомологии.
3. С какой целью учёные используют метод компьютерного моделирования хода эволюционного процесса? Что доказывает такое моделирование?

§ 17. Направления и пути эволюции



Вспомните, что такое макроэволюция. Каковы движущие силы (факторы) эволюционного процесса?

Макроэволюция не имеет особых механизмов. Она происходит на основе микроэволюции и представляет собой обобщённую картину исторического развития органического мира.

Прогресс и регресс в эволюции. Особенностью эволюции органического мира является её прогрессивная направленность — развитие организмов от низших форм к высшим. Однако в процессе эволюции происходит не только усложнение, но и упрощение или исчезновение некоторых органов или систем органов. Паразитические формы, утратившие некоторые органы, так же хорошо приспособлены к среде обитания, как и родственные им свободноживущие виды. В широком смысле *прогрессивная эволюция* определяется как общая тенденция исторического развития органического мира от момента его возникновения до появления сложных многоклеточных организмов, в том числе и человека.

Большой вклад в исследование макроэволюции внёс А. Н. Северцов. Он сформулировал понятия биологического прогресса и регресса в эволюции, установил её основные направления и пути.

Биологический прогресс (от лат. *progressus* — движение вперёд) — эволюционный успех в развитии систематической группы, приводящий к увеличению числа входящих в неё видов, расширению их ареалов, повышению численности особей, совершенствованию приспособленности. В настоящее время в состоянии биологического прогресса находятся такие организмы, как покрытосеменные растения, насекомые, брюхоногие моллюски, костные рыбы, птицы и плацентарные млекопитающие. Биологический прогресс наблюдается у мышевидных грызунов (серых крыс, полёвок и др.), у насекомых, живущих рядом с человеком и домашними животными (тараканов, блох, вшей), у сорных растений (осота, пырея, бодяка, пастушьей сумки) и других организмов (рис. 64).

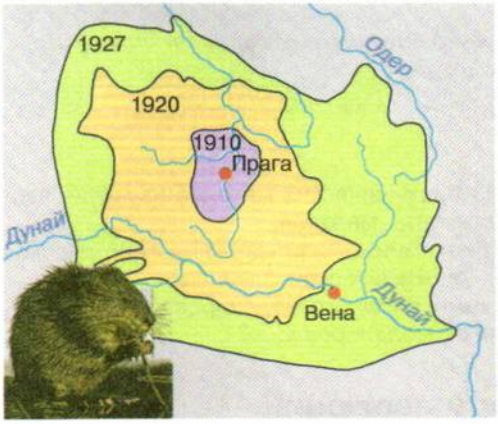


Рис. 64. Биологический прогресс — расширение ареала ондатры в Европе после её переселения из Северной Америки. Вблизи Праги было выпущено пять особей, в течение трёх десятилетий ареал ондатры вырос до огромных размеров

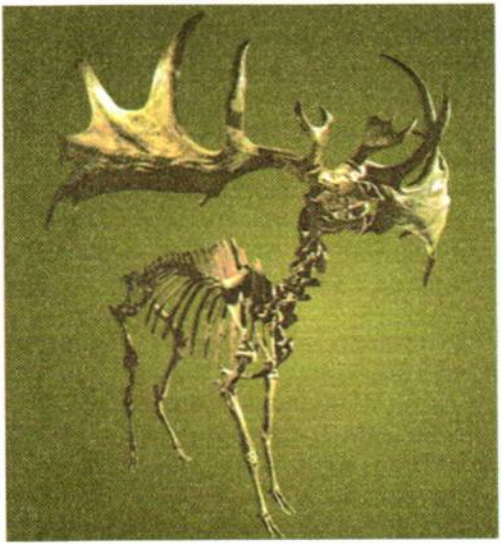


Рис. 65. Скелет вымершего торфяного оленя — метацероса, имевшего рога более трёх метров в размахе

Биологический регресс (от лат. *regressus* — движение назад) — эволюционный упадок в развитии систематической группы, приводящий к уменьшению числа входящих в неё видов, сужению их ареалов и понижению численности особей, ухудшению приспособленности. Это противоположное биологическому прогрессу направление эволюции ведёт к исчезновению отдельных популяций, целых видов, родов, семейств и т. д. В прошлые эпохи в результате биологического регресса вымерли гигантский ленивец, саблезубый тигр, древовидные хвощи и плауны. Из ныне живущих организмов в состоянии биологического регресса находятся почти все реликты (см. рис. 49). Например, среди растений это гинкго, саговники, секвойя, древовидные папоротники; среди животных — кистепёрые и двоякодышащие рыбы, первозвери и др.

Причина биологического регресса кроется в отставании темпов эволюции группы от скорости изменения условий среды. Его вероятность определяется уровнем пластичности вида: чем ниже степень приспособительных возможностей вида, тем более вероятно его вымирание. Узкоспециализированным видам трудно выжить в новых условиях. Например, чрезмерное увеличение рогов у торфяного оленя (рис. 65) сделало его малоподвижным и плохо защищённым от крупных хищников, что привело к вымиранию этого вида.

Пути достижения биологического прогресса. А. Н. Северцов и И. И. Шмальгаузен установили, что биологический прогресс в эволюции может достигаться следующими путями: ароморфозом, идиоадаптацией и общей дегенерацией.

Ароморфоз (от греч. *airo* — поднимаю, *morphe* — форма), или *морфофизиологический прогресс*, — крупные принципиально новые изменения в строении организмов, сопровождающиеся повышением общего уровня их организации. В результате ароморфозов приобретаются ранее отсутствовавшие приспособления, что приводит к расширению адаптивных возможностей организмов.

Примерами ароморфозов являются эволюция покровов тела, дыхательной, кровеносной систем у позвоночных животных (рис. 66).

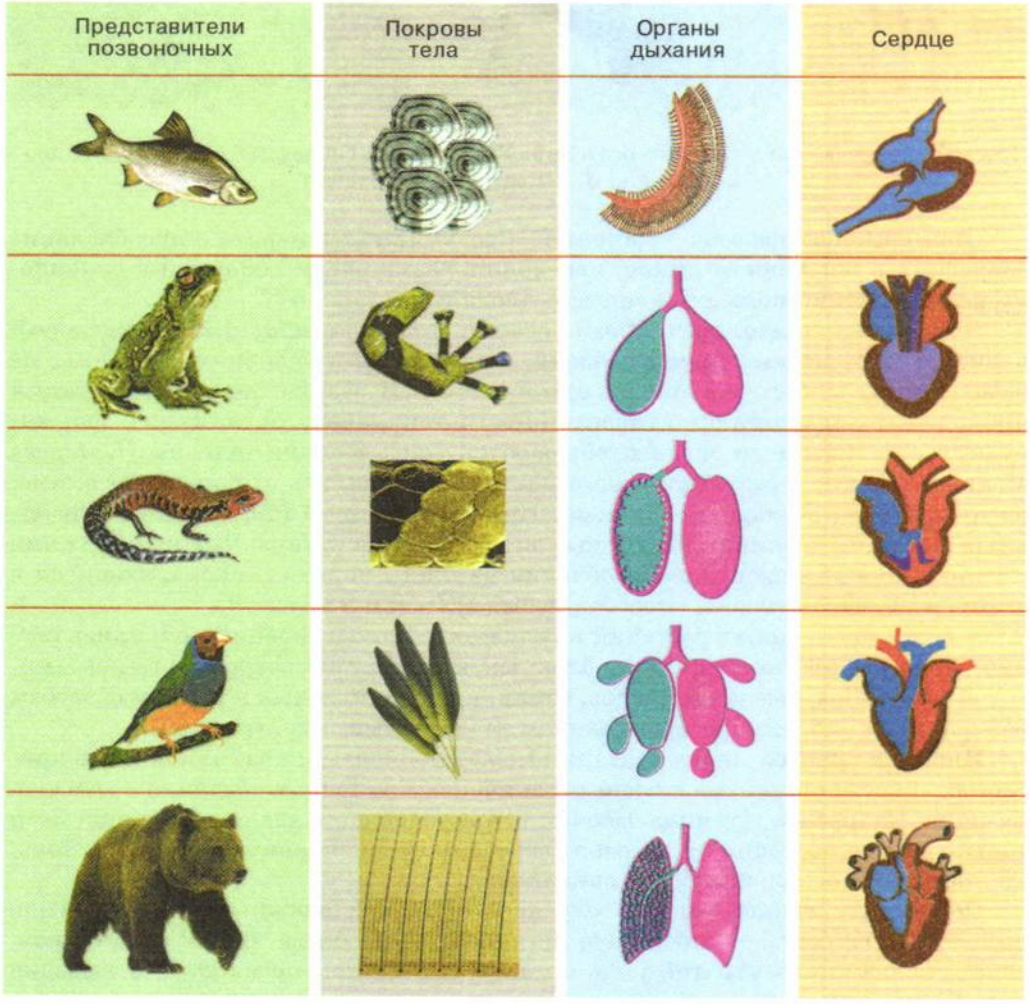


Рис. 66. Ароморфозы у позвоночных животных

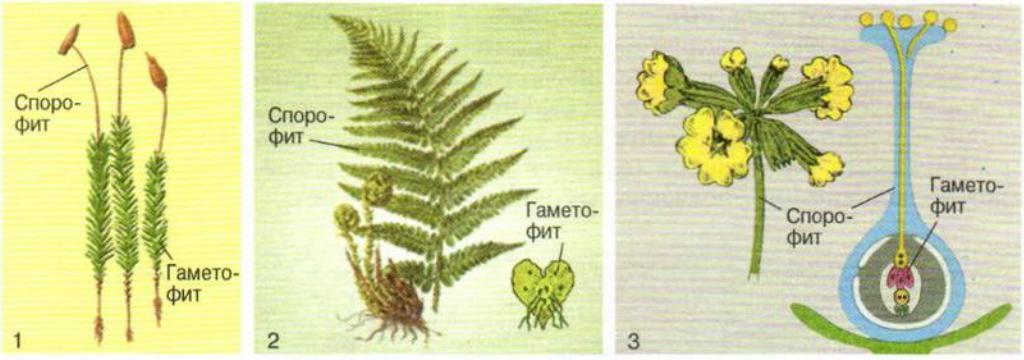


Рис. 67. Ароморфозы у высших растений. Гаметофит и спорофит: *1* — мха; *2* — папоротника; *3* — цветкового растения

Примеры ароморфозов у растений — редукция гаметофита и преобладание спорофита в жизненном цикле, переход от размножения спорами к семенному размножению, появление цветка, плода и др. (рис. 67).

Идиоадаптация (от греч. *idios* — особенность и лат. *adaptatio* — приспособление) — это частные приспособления организмов к условиям обитания, не изменяющие общего уровня их организации. В результате идиоадаптаций происходит расхождение (дивергенция) признаков у организмов, формируются гомологичные органы, образуются более мелкие таксоны. В классе Млекопитающие в результате идиоадаптации появились отряды: Ластоногие, Китообразные, Грызуны, Хищные, Приматы и др. В классе Птицы путём идиоадаптации возникли различные экологические группы. В каждой из них у птиц развились свои приспособления частного порядка, проявляющиеся в форме и размерах клюва, способах добывания пищи (рис. 68).

У покрытосеменных растений в результате идиоадаптаций появились различные типы цветков, приспособленных к опылению ветром, насекомыми, водой; разнообразные типы плодов, семян, приспособленных к разным способам распространения: саморазбрасыванием, животными и др. (рис. 69).

Иногда в процессе идиоадаптации может появляться крайняя степень приспособленности организма к очень ограниченным условиям обитания — *специализация*. Например, гусеница бабочки тутового шелкопряда питается листьями только одного растения — тутового дерева, или шелковицы, а коала — только листьями нескольких водов эвкалипта.

Общая дегенерация (от лат. *degenero* — вырождаюсь), или *морфофизиологический регресс*, — упрощение организации и образа жизни организмов, сопровождающееся утратой ряда органов или систем органов. Она вызвана переходом организмов к паразитическому или пассивному, сидячему, образу жизни, что ведёт к появлению существенных отличий от свободноживущих

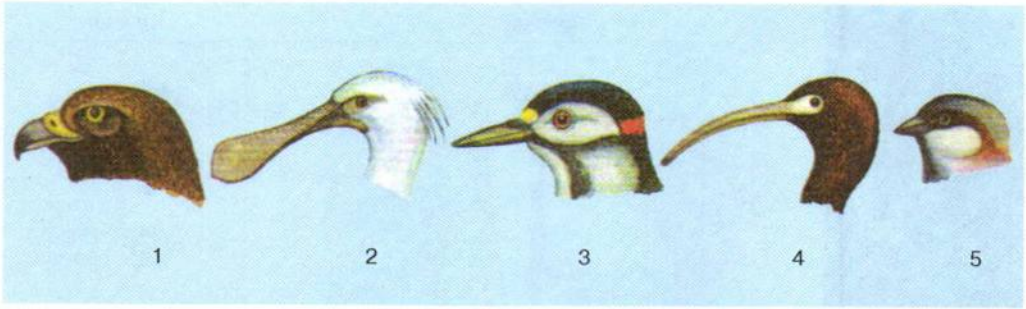


Рис. 68. Идиоадаптация у птиц — приспособление к питанию разной пищей отражает форма клюва: *1* — сокол (мясо); *2* — колпица (рачки); *3* — дятел (личинки древесных насекомых); *4* — каравайка (водные насекомые); *5* — воробей (зерно)

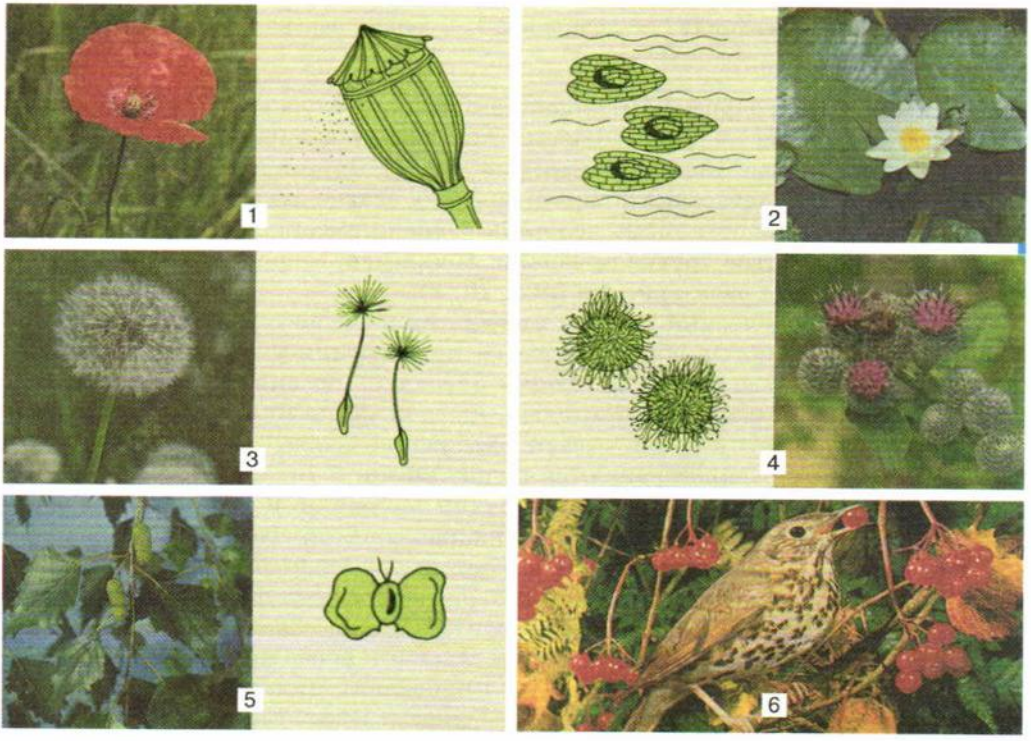


Рис. 69. Идиоадаптация у растений — приспособление плодов и семян к распространению: *1* — саморазбрасыванием (мак); *2* — водой (кувшинка); *3*, *5* — ветром (одуванчик, берёза); *4* — животными и человеком (лопух); *6* — птицами (калина)

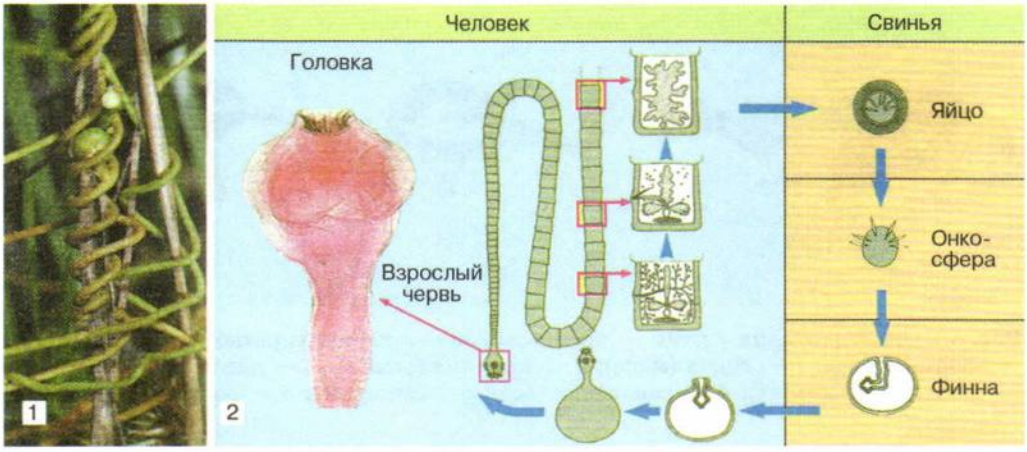


Рис. 70. Общая дегенерация: *1* — повилика; *2* — свиной цепень и цикл его развития

родственных видов. Примером общей дегенерации служит растение-паразит повилика, утратившее в ходе эволюции способность к фотосинтезу, у него отсутствуют нормальные листья и корни (рис. 70, *1*). Другой пример — редукция органов чувств и пищеварения у паразитических ленточных червей, обитающих в тонком кишечнике организма человека. Однако вместе с утратой органов у них получили развитие другие признаки. Например, возросла плодовитость и усложнились циклы размножения (рис. 70, *2*).

Морфофизиологический регресс всегда вторичен по отношению к биологическому прогрессу. Он сопровождается потерей или упрощением органов и признаков, которые в ходе эволюции оказались организмам ненужными. Редукция органов связана с мутациями, но если такие мутации сохраняются естественным отбором и обеспечивают выживание особи, то они закрепляются в поколениях и распространяются в популяции.

Соотношение и чередование направлений эволюции. В процессе эволюции происходит закономерная смена одних направлений другими. После возникновения какого-либо ароморфоза начинается длительный период идиоадаптации, в результате которой возникают разнообразные формы организмов, отличающиеся образом жизни, местом обитания, способами питания, поведением и т. д. Например, ароморфоз в типе Членистоногие привёл к появлению насекомых. Дальше началась длительная идиоадаптация, в процессе которой сформировались многочисленные отряды класса Насекомые: Прямокрылые, Жесткокрылые, Чешуекрылые, Перепончатокрылые, Двукрылые и др.

Одновременно с процессом идиоадаптации у организмов какой-то систематической группы при переходе в более стабильные условия существования

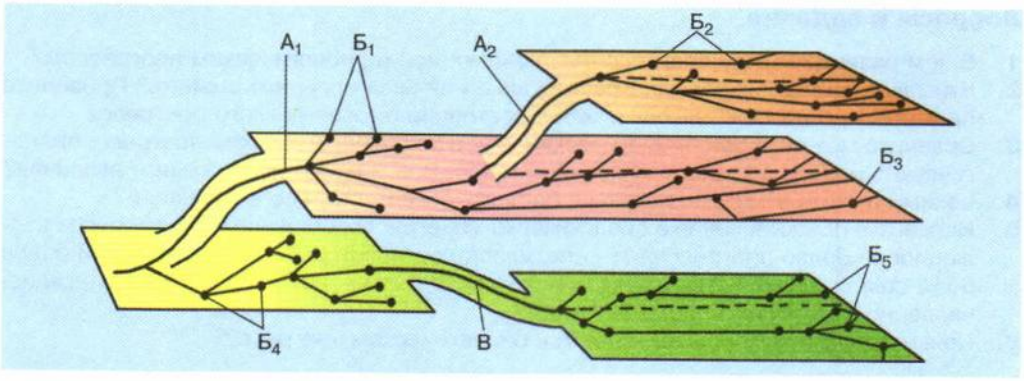


Рис. 71. Схема главных направлений биологического прогресса: $А_1$—$А_2$ — ароморфозы; $Б_1$—$Б_5$ — идиоадаптации; $В$ — общая дегенерация

эволюция может пойти по пути общей дегенерации. Далее вновь происходит идиоадаптация, но уже в качественно новых условиях. Так, смена среды обитания и общая дегенерация свободноживущих плоских червей привели к возникновению в ходе эволюции паразитических ленточных червей, а в результате их идиоадаптации появились новые виды: бычий цепень, свиной цепень, эхинококк, широкий лентец и др.

Схема эволюционных соотношений была предложена А. Н. Северцовым (рис. 71). Горизонтальные плоскости на ней соответствуют уровням организации. Они связаны восходящими линиями, которые соответствуют ароморфозам. Согласно этой схеме группа, вступившая на путь ароморфоза, далее развивается по пути идиоадаптации (ветви на схеме). Вместе с тем некоторые неспециализированные формы могут дать начало новому ароморфозу и выйти на новый уровень, так как именно они наиболее пластичны и обладают большими эволюционными возможностями. У высокоспециализированных организмов переход к ароморфозу затруднён и практически невозможен.

Отдельная группа может пойти по пути упрощения уровня организации, т. е. по пути общей дегенерации. На схеме ей соответствует нисходящая линия. Далее, как и при ароморфозе, начинается идиоадаптация, которая приводит к выработке приспособлений к новым условиям.

Прогрессивная эволюция; направления эволюции: биологический прогресс, биологический регресс; пути достижения биологического прогресса: ароморфоз (морфофизиологический прогресс), идиоадаптация, общая дегенерация (морфофизиологический регресс); специализация.

Вопросы и задания

1. В чём разница между прогрессивной эволюцией и биологическим прогрессом?
2. Что такое биологический прогресс? Какие причины могут его вызвать? Приведите примеры организмов, находящихся в состоянии биологического прогресса.
3. Сравните между собой биологический и морфофизиологический прогресс; биологический и морфофизиологический регресс. В чём их принципиальные различия?
4. Какими путями может достигаться биологический прогресс в эволюции?
5. Используя представления о биологическом прогрессе, объясните, какая группа эволюционно более прогрессивна — подкласс Костистые рыбы, составляющий более 95 % современной ихтиофауны, или отряд Сумчатые из класса Млекопитающие, численность которого около 200 видов.
6. Почему паразитизм нельзя отнести к биологическому регрессу?

§ 18. Формы направленной эволюции



Вспомните, что такое дивергенция признаков. Как в природе происходит возникновение новых видов организмов?

Сопоставление хода эволюционного процесса в разных систематических группах организмов позволяет выявить общие особенности исторического развития и формы филогенеза. Изучение организмов крупных систематических групп дало учёным возможность выделить следующие формы направленной эволюции: филетическую, дивергентную, конвергентную и параллельную (рис. 72). Рассмотрим каждую из форм направленной эволюции.

Филетическая эволюция. Термин *филетическая эволюция* (от греч. *phyle* — род, племя) был предложен в 1944 г. английским палеонтологом Дж. Симпсоном. Эта форма эволюции характеризуется постепенными прогрессирующими приспособлениями одной систематической группы организмов, как правило, одного вида. В результате движущего отбора изменяется генофонд вида, что приводит к возникновению новой, более прогрессивной формы, причём каждый следующий вид является непосредственным потомком предыдущего (см. рис. 72, I). Примерами филетической эволюции служат появление современной лошади из последовательного ряда древних представителей одного рода (см. рис. 46), эволюция хоботных млекопитающих (слонов), моллюска лужанки живородящей (рис. 73). Изучение филетической эволюции позволяет учёным установить, как изменялись во времени отдельные систематические группы организмов.

Дивергентная эволюция. Это форма эволюции, в результате которой происходит расхождение признаков внутри одной группы организмов и образование нескольких филетических линий от единого предка (см. рис. 72, II). Термин *дивергенция* был введён ещё Ч. Дарвином, который считал, что все виды одной группы произошли путём расхождения признаков от «одного общего прародителя». Современная теория эволюции объясняет дивергенцию действием раз-

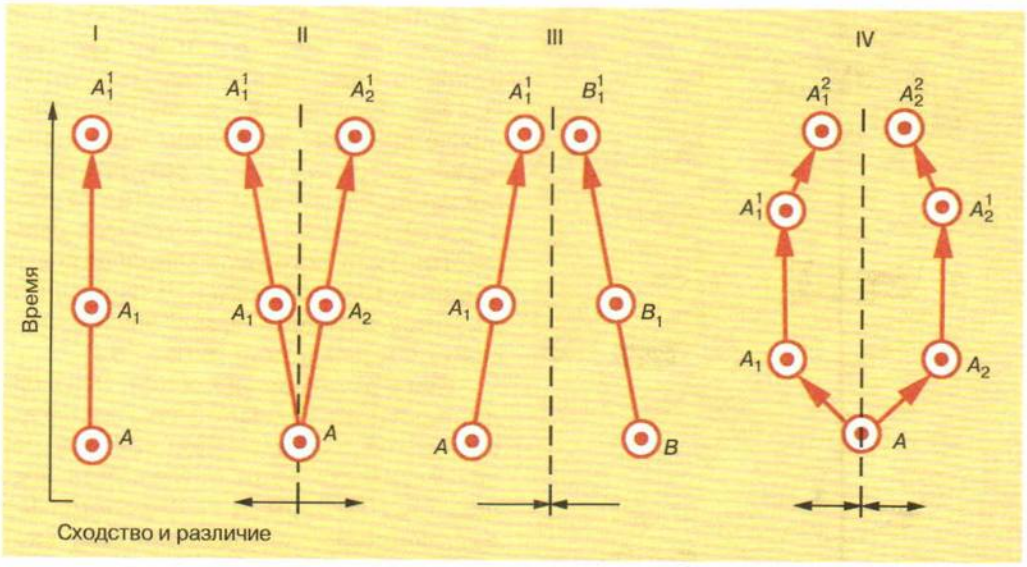


Рис. 72. Схема форм эволюции: I — филетическая; II — дивергентная; III — конвергентная; IV — параллельная (буквы обозначают систематические группы)

рывающего (дизруптивного) отбора (см. рис. 29, *3*). При таком отборе выживают и оставляют потомство в популяции преимущественно особи, наиболее уклоняющиеся от среднего значения признака.

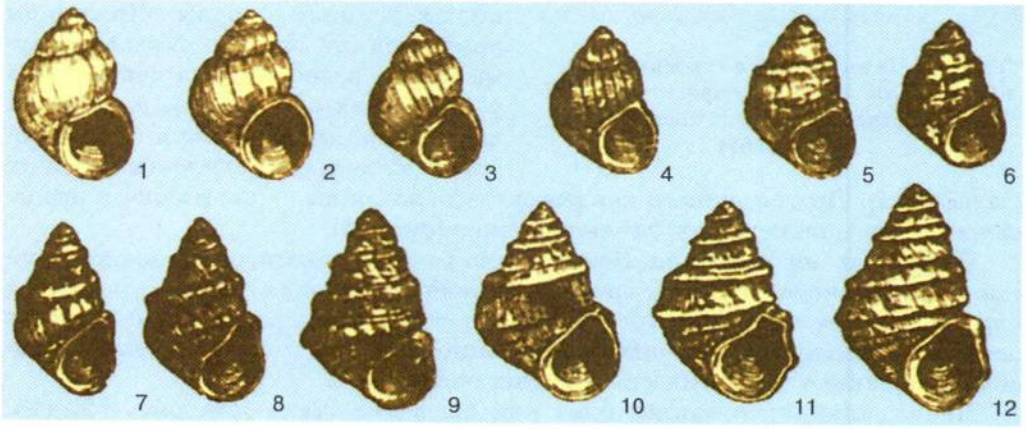


Рис. 73. Филетическая эволюция — постепенный ряд изменений раковины у моллюска лужанки живородящей (цифры обозначают последовательность стадий)



Рис. 74. Дивергенция в строении черепов и зубной системы у представителей разных отрядов млекопитающих (без масштаба)

В основе дивергенции лежат как острая конкуренция, так и дифференцировка вида на отдельные группы. Вначале появляются изменения, обеспечивающие приспособление вида к разным условиям. Далее в результате накопления различий и изоляции внутри вида образуются экологические расы (экотипы), от которых возникают новые самостоятельные виды. Дивергенция является главной формой эволюции и основой идиоадаптации (рис. 74).

Конвергентная эволюция. Эта форма эволюции связана с независимым развитием сходных признаков у неродственных групп организмов (см. рис. 72, III). Термин *конвергенция* (от лат. *convergo* — приближаюсь, схожусь) был предложен Ч. Дарвином для обозначения эволюционного явления, противоположного дивергенции, приводящего к схождению признаков у организмов. Конвергенция является результатом действия движущей формы отбора и возникает у неродственных организмов, живущих в одинаковых условиях среды. Примером конвергенции служит сходство формы тела и расположения конечностей у хрящевых рыб (акул), вымерших водных пресмыкающихся (ихтиозавров) и китообразных млекопитающих (дельфинов). Другой пример конвергентной эволюции — появление у неродственных организмов аналогичных органов (рис. 75).

Параллельная эволюция. Независимое развитие сходных признаков у организмов близкородственных групп в одинаковых условиях среды относится к *параллельной эволюции* (от греч. *parallelos* — идущий рядом). Параллелизм в некоторой степени напоминает конвергенцию, но в этом случае сходные признаки возникают у генетически близких организмов.

Параллельная эволюция идёт как бы в два этапа (см. рис. 72, IV). Первоначально у общего предка происходит расхождение признаков (дивергенция), а затем каждая из образовавшихся близкородственных групп эволю-

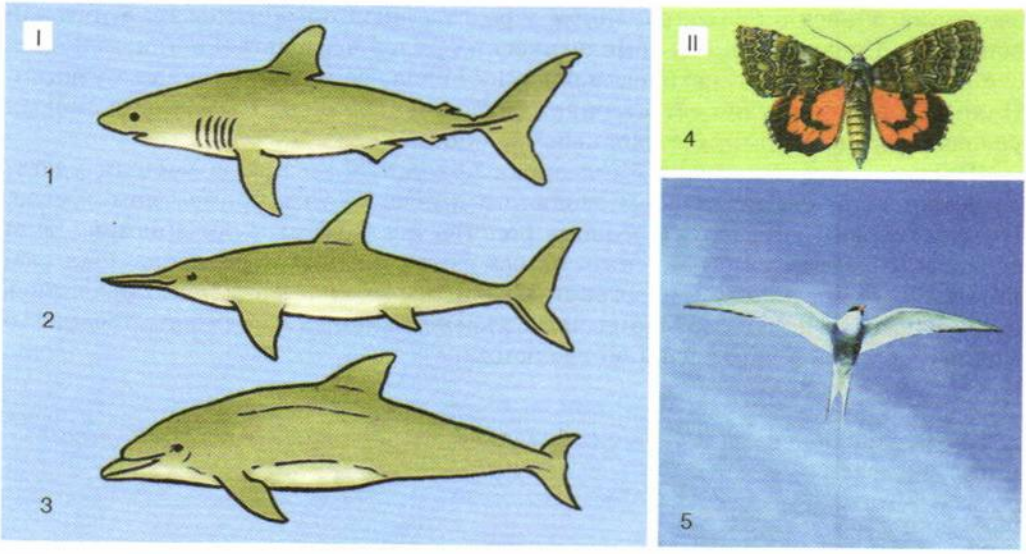


Рис. 75. Конвергенция. I — сходство формы тела и расположения плавников: *1* — акула, *2* — ихтиозавр, *3* — дельфин; II — аналогичные органы — крылья: *4* — бабочка, *5* — птица

ционирует уже самостоятельно. В этом случае при одинаковых условиях среды независимо развиваются сходные признаки.

Путём параллельной эволюции развились сходные приспособления к водному образу жизни у представителей семейств Ушастые тюлени, Настоящие тюлени и Моржи: обтекаемая форма тела, хорошо развитый слой подкожной жировой клетчатки, конечности, видоизменённые в ласты (рис. 76). Параллельная

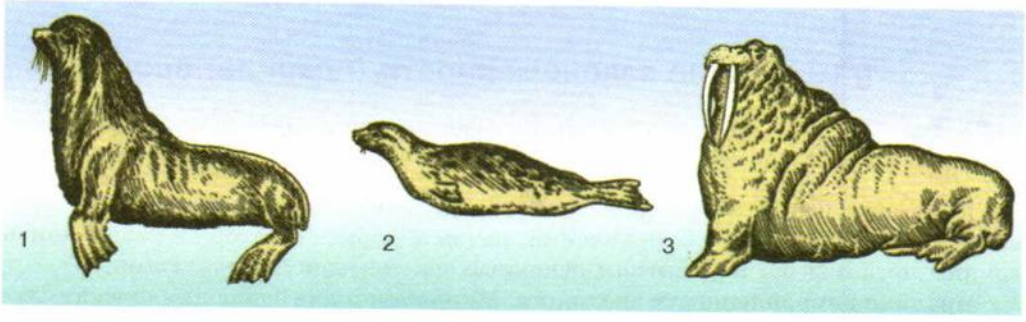


Рис. 76. Параллельная эволюция: развитие приспособлений к водному образу жизни у представителей семейств: *1* — Ушастые тюлени (морской котик); *2* — Настоящие тюлени (гренландский тюлень); *3* — Моржи (атлантический морж)

эволюция объясняется сохранением у родственных организмов генетической общности. Согласно закону гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова у генетически близких видов возникают сходные мутации. Направленное действие естественного отбора закрепляет их и в одинаковых условиях среды формирует сходные признаки.

Параллелизм и конвергенция очень похожи, и не всегда учёным удаётся установить, какая из форм эволюции имела место в конкретном случае. Поэтому важно определить степень родства исследуемых организмов. Если сходство развивалось независимо, на основе сближения первоначальных различий, то имела место конвергенция. Если же сходные признаки развились независимо, но на основе общих черт, унаследованных от единого предка, то можно говорить о параллельной эволюции.

Формы направленной эволюции: филетическая, дивергентная, конвергентная, параллельная.

Вопросы и задания

1. Перечислите формы направленной эволюции. Чем отличается филетическая эволюция от дивергентной? Приведите примеры.
2. Чем конвергентная эволюция отличается от параллельной? Ответ поясните.
3. Охарактеризуйте каждую из форм направленной эволюции. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Формы направленной эволюции

Форма	Характеристика	Примеры

§ 19. Общие закономерности (правила) эволюции



Рассмотрите рис. 77. Какое направление, путь и форма эволюции привели к возникновению сумчатых и плацентарных млекопитающих?

Для эволюции в целом характерны определённые закономерности или правила, не зависящие от её направлений, путей и форм, по которым развивались группы организмов. Рассмотрим основные закономерности эволюции.

Правило направленности эволюции. Материалом для эволюции служат случайные ненаправленные мутации и комбинации генов. На базе этих случайных изменений естественный отбор преобразовывает популяции в виды, направляет развитие вида в сторону лучшей приспособленности к конкретным условиям

среды. Так, эволюция предков лошадей (см. рис. 46) отбором направлялась в сторону перестройки конечностей, увеличения размеров тела и преобразования зубной системы. Эти эволюционные изменения были адаптивными, так как обеспечивали лучшую выживаемость вида.

Эволюция предков лошадей шла не в одном направлении. На каждом этапе можно обнаружить ряд форм, но только единичные из них оказались эволюционно перспективными. Большинство же форм стали тупиковыми ветвями эволюции и прекратили своё существование.

Правило необратимости эволюции сформулировал бельгийский палеонтолог Л. Долло (1893): эволюционный процесс необратим, организм не может вернуться к состоянию, имевшему место в ряду его предков. Естественный отбор постоянно совершенствует приспособления, перестраивает фенотип и генотип организма в соответствии с условиями среды. Трудно представить, что эти изменения могут идти в обратном направлении. Даже в этом гипотетическом случае вид не может вернуться к исходному состоянию предков, так как его изменения и приспособления будут осуществляться уже на новой генетической основе. Ч. Дарвин утверждал, что «вид, раз исчезнувший, никогда не может появиться вновь, если даже повторятся тождественные условия жизни». Пресмыкающиеся не могут дать начало примитивным земноводным, от которых они произошли, а земноводные — рыбам.

Правило необратимости эволюции распространяется на организм как на целостную систему, но не на отдельные признаки. Например, киты, вернувшись к жизни в воде, не эволюционируют в рыб. Вместе с тем отдельные признаки далёких предков могут появиться у них в результате обратных мутаций.

Правило происхождения от неспециализированных предков сформулировал американский палеонтолог Э. Коп (1904): новые крупные систематические группы организмов происходят не от высших представителей предковых групп, а от низших — неспециализированных. Например, птицы произошли не от летающих пресмыкающихся — птерозавров, а от нелетающих рептилий. Причина этого состоит в том, что отсутствие специализации предоставляет возможность для возникновения у потомков принципиально новых приспособлений, имеющих большое эволюционное значение. Так, в ходе эволюции из чешуй пресмыкающихся образовался перьевой покров птиц, обеспечивший им возможности для полёта и более совершенной терморегуляции.

Правило прогрессирующей специализации сформулировано французским учёным Ш. Депере (1876): если группа вступила на путь специализации, то в последующем своём филогенетическом развитии она будет углублять специализацию и совершенствовать приспособления к определённым условиям жизни. Так, от предков китообразных — наземных животных, внешне похожих на волков, в процессе приспособления к водному образу жизни возникли современные усатые и зубатые киты, которые настолько адаптированы к жизни в воде, что никогда не выходят на сушу.

Правило адаптивной радиации. Историческое развитие любой систематической группы организмов сопровождается её разделением на несколько дочерних групп, осваивающих среду обитания. Это правило лежит в основе внутривидовой дивергенции, надвидовой идиоадаптации и конвергенции. Согласно этому эволюционному правилу в классе Млекопитающие возникли сумчатые и плацентарные звери, представленные различными формами, приспособленными к разным условиям жизни (рис. 77).

Правило чередования главных направлений эволюции называют ещё *законом А. Н. Северцова*. Закон гласит: после ароморфоза и выхода группы в адаптивную зону начинается её интенсивная эволюция по пути идиоадаптации, которая приводит к освоению организмами новой среды и разделению исходной материнской группы на множество дочерних. Чередование главных направлений эволюции лежит в основе общего повышения уровня организации жизни, освоения новых сред жизни, мест обитания и возникновения приспособлений. Так, появление от древних пресмыкающихся примитивных млекопитаю-

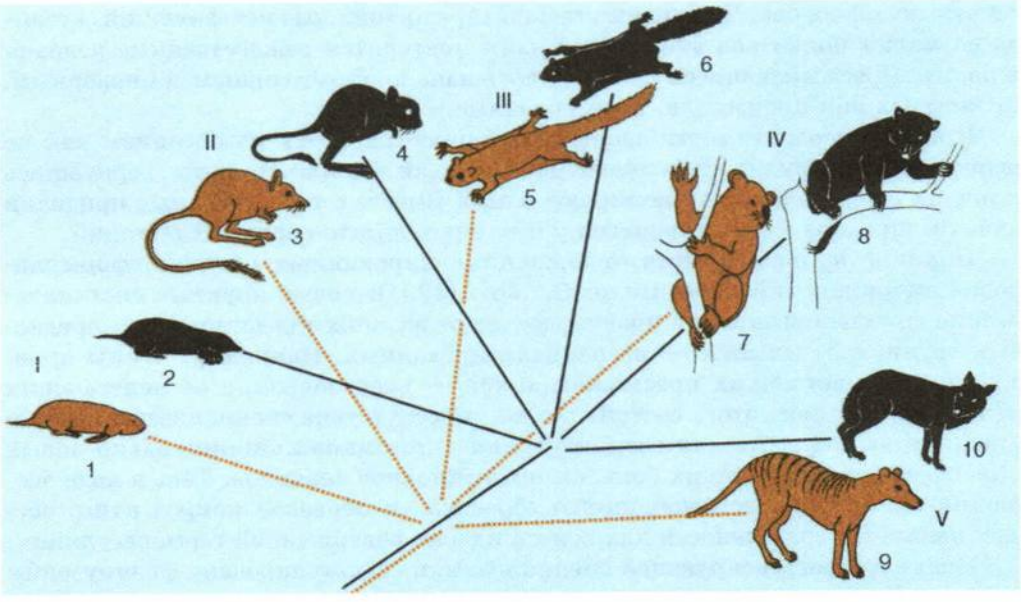


Рис. 77. Адаптивная радиация и конвергенция сумчатых (красный цвет) и плацентарных (чёрный цвет) млекопитающих. I — звери-землерои: *1* — сумчатый крот, *2* — обыкновенный крот; II — звери, передвигающиеся прыжками: *3* — сумчатая кенгуровая крыса, *4* — тушканчик; III — звери, способные к планирующему полёту: *5* — сумчатая летяга, *6* — обыкновенная летяга; IV — звери, лазающие по деревьям: *7* — коала, *8* — древесный муравьед; V — звери-хищники: *9* — сумчатый волк, или тилацин, *10* — луговой волк, или койот

щих (ароморфоз) впоследствии сменилось адаптивной радиацией внутри этого класса (идиоадаптацией), приведшей к появлению зверей, ведущих подземный, наземно-воздушный, полуводный и водный образ жизни.

Правило неравномерности эволюции. Эволюция в разных группах идёт неравномерно, т. е. разными темпами. Наряду с прогрессивными формами, способными эволюционировать относительно быстро (грызуны, насекомые, сорные растения и др.), на Земле имеется достаточное количество примитивных реликтовых форм, которые эволюционируют более медленными темпами. Неравномерность эволюции привела к появлению среди групп с высокими темпами приспособляемости форм, невосприимчивых к негативным факторам среды. Примером может служить рыжий таракан, устойчивость которого к действию ядохимикатов постоянно повышается. Это же относится и к серой крысе, которая быстрее других организмов приспосабливается к неблагоприятным факторам среды, даже к высокому радиационному фону.

Правило ускорения темпов эволюции. Эволюция на Земле характеризуется общей тенденцией к постепенному ускорению. Если от начала возникновения первых организмов до появления многоклеточных прошло более 2,5 млрд лет, то для достижения многообразия многоклеточных организмов уже понадобилось всего 400 млн лет, для развития млекопитающих и птиц — около 100 млн лет, приматов — около 60 млн лет, предков человека — около 16 млн лет, представителей рода Человек — около 2 млн лет. Ускорение темпов эволюции приводит к увеличению разнообразия живого на Земле, его расселению по планете во времени и пространстве.

Правило неограниченности эволюции. Естественный отбор постоянно подхватывает адаптивные новшества и совершенствует относительную приспособленность организмов к меняющейся среде. Даже если предположить, что на какой-то промежуток времени условия останутся постоянными, эволюция будет продолжаться, так как сама жизнь изменяет среду обитания. И в этих условиях виды должны эволюционировать, приспосабливаться к постоянно меняющимся неживым и живым компонентам среды обитания. Эволюционный процесс будет продолжаться без остановки столько, сколько будет существовать сама жизнь на Земле. Эволюция — биологическая необходимость.

Правила эволюции: направленность, необратимость, происхождение от неспециализированных предков, прогрессирующая специализация, адаптивная радиация, чередование главных направлений (закон А. Н. Северцова), неравномерность, ускорение темпов, неограниченность.

Вопросы и задания

1. В чём сущность направленности эволюции? Используйте для ответа представления о действии естественного отбора в популяциях.

2. Используя знания по генетике, объясните причины необратимости эволюции.
3. Охарактеризуйте правило происхождения новых групп организмов от неспециализированных предков и правило прогрессирующей специализации. Приведите примеры, иллюстрирующие оба эти правила эволюции.
4. Что такое адаптивная радиация? Каковы эволюционные пути и формы её достижения? Приведите примеры адаптивной радиации у организмов.
5. Почему закон А. Н. Северцова можно считать универсальным для всех групп организмов? Проиллюстрируйте этот закон примерами.
6. В чём выражается неравномерность эволюции? Приведите примеры.
7. С чем связано ускорение темпов эволюции в настоящее время?
8. Объясните, почему эволюция никогда не достигнет конечного результата, т. е. своего финала. Как называется это правило эволюции?

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 3

Макроэволюция — это процесс исторического развития надвидовых систематических групп. Она происходит в исторически огромные промежутки времени и поэтому недоступна для непосредственного наблюдения. К наукам, исследующим эволюционный процесс, относят палеонтологию, биогеографию, эмбриологию, морфологию, молекулярную биологию, биохимию, генетику и др. Все они вносят свой вклад в изучение эволюции.

Макроэволюция осуществляется на основе микроэволюции по одним и тем же механизмам. Её прогрессивная направленность заключается в общей тенденции развития органического мира от простого к сложному.

Основные направления эволюции — биологический прогресс и регресс. Биологический прогресс характеризуется процветанием группы в целом, её эволюционным успехом. Главные пути его достижения — ароморфоз, идиоадаптация и общая дегенерация. Биологический регресс противоположен биологическому прогрессу и может привести к вымиранию вида или группы.

Формы направленной эволюции — филетическая, дивергентная, конвергентная и параллельная. Для эволюции в целом характерны общие закономерности (правила): направленность, необратимость, происхождение новых групп от неспециализированных предков, прогрессирующая специализация групп, адаптивная радиация, чередование главных направлений, неравномерность, ускорение темпов и неограниченность.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Методы изучения эволюции.
2. «Молекулярные часы» эволюции.
3. Макроэволюция и микроэволюция.
4. Биологический прогресс и биологический регресс.
5. Пути достижения биологического прогресса.
6. Основные формы филогенеза групп.
7. Правила эволюции в действии.
8. «Белые пятна» эволюции (проблемы и загадки).

Глава 4.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

§ 20. Гипотезы и теории возникновения жизни на Земле

Вспомните научное определение жизни. Какими особенностями живые тела природы отличаются от неживых тел?

Возникновение жизни на Земле — один из самых сложных вопросов науки. Поиском ответа на него заняты многие учёные. Учёные-идеалисты, основываясь на *теологии* (от греч. *theos* — бог и *logos* — учение), считают возникновение жизни актом божественного сотворения. Гипотезы и теории учёных-материалистов можно свести к двум основным идеям — биогенезу и абиогенезу. Исходя из концепции *биогенеза* (от греч. *bios* — жизнь и *genesis* — возникновение) всё живое на Земле произошло от живого. Сторонники концепции *абиогенеза* (от греч. *а* — отрицательная частица и *биогенез*), напротив, утверждают, что живые тела природы возникли из неживых.

Креационизм. Согласно креационизму жизнь на Земле возникла в результате сверхъестественного события в прошлом. В его основе лежит религиозное учение о сотворении мира Богом из ничего (рис. 78).

Креационисты рассматривают процесс возникновения жизни как единожды свершившийся и поэтому недоступный для наблюдения акт. При этом не выдвигаются научные доказательства, но для верующих людей они и не пред-



Рис. 78. Микеланжело Буонарроти. Бог создаёт Солнце и Луну (фрагмент росписи плафона Сикстинской капеллы в Ватикане)

ставляют особого интереса. Для них более важным в возникновении жизни является ответ на вопрос «почему?», а не «как?».

Креационизм ничего общего не имеет с научным мировоззрением — наука занимается только теми явлениями, которые доступны наблюдению, а потому она никогда не будет в состоянии ни опровергнуть, ни доказать эту теологическую концепцию сотворения жизни.

Самопроизвольное (спонтанное) зарождение. Представление о самопроизвольном, или спонтанном, зарождении жизни было широко распространено в Древнем Египте, Китае, Индии. Его также разрабатывали древнегреческие философы Демокрит и Аристотель, позже активно поддерживали учёные-материалисты Г. Галилей, Р. Декарт и Ж. Л. Бюффон.

Древние египтяне считали, что жизнь зародилась в иле, приносимом Нилом во время разлива. Китайцы верили в возникновение всего живого из первоначального водяного хаоса. Аристотель связывал возникновение живого с нематериальной силой — «энтелехией», присутствующей в солнечном свете, в тине, в почве и др. Концепцию самопроизвольного зарождения живого из неживого, т. е. абиогенеза, развивал в XVII в. голландский учёный Ян Батист ван Гельмонт. Он ошибочно полагал, что мыши могут зародиться в тёмном шкафу из горсти пшеницы и грязной, потной рубашки. Причём активным началом в зарождении мышей ван Гельмонт считал человеческий пот. Христианская церковь обвиняла сторонников теории самопроизвольного зарождения в колдовстве и связи с нечистой силой. Всякие попытки объяснить возникновение жизни с материалистических позиций церковь преследовала.



Рис. 79. Опыт Ф. Реди

Первым, кому удалось опровергнуть возможность спонтанного зарождения жизни, был итальянский врач Франческо Реди (1626—1698). В 1668 г. он поставил опыт: взял несколько банок с широким горлом и поместил в них мёртвых змей, кусочки рыбы и мяса (рис. 79). Часть банок он накрыл материей — кисеёй, другие оставил открытыми. Вскоре налетели мухи и отложили яйца на мёртвых змей, рыбу и мясо в открытых банках, из которых потом вышли личинки. В накрытых банках личинок не оказалось, так как мухи садились на кисею и отложили яйца только на неё. Следовательно, личинки появились из яиц, отложенных мухами, а не зарождались из мёртвых змей, рыбы и мяса, как

было принято считать в то время. Таким образом, Ф. Реди впервые получил экспериментальные данные, подтверждающие мысль о том, что живое может возникнуть только от живого (биогенез).

В 1765 г. другой итальянец — Ладзаро Спалланцани (1729—1799) — в течение нескольких часов кипятил мясной и овощной бульоны в запаянных колбах. Исследовав бульоны через несколько дней, он не обнаружил в них микроорганизмов, которые появлялись без кипячения. Этот опыт спустя десять лет повторил с тем же результатом русский учёный Мартын Матвеевич Тереховский (1740—1796). Опыты Реди, Спалланцани и Тереховского вызвали резкое возражение у сторонников *витализма* (от лат. *vitalis* — жизненный, животворный) — учения о нематериальной жизненной силе, якобы необходимой для самозарождения жизни. Они утверждали, что кипячение убивает жизненную силу, а в накрытые материей банки она не может проникнуть из воздуха.

Окончательно гипотеза самопроизвольного зарождения жизни была опровергнута французским микробиологом Луи Пастером (1822—1895), который победил в конкурсе, объявленном Парижской академией наук по поводу доказательств биогенеза. В 1860 г. он доказал, что бактерии распространяются по воздуху и что если воздух, попадающий в колбу с прокипячённым питательным бульоном, свободен от них, то бактерии в бульоне не появляются. «Ловушкой» для бактерий служило *S*-образное горлышко колбы, через которое свободно проникал воздух и, следовательно, «жизненная сила» (рис. 80).

Концепция биогенеза была экспериментально подтверждена, но опыт Л. Пастера поставил другой вопрос: откуда на Земле взялся самый первый организм? Все гипотезы происхождения жизни (кроме гипотезы стационарного состояния, которая не требует ответа) подразумевают, что на какой-то стадии развития нашей планеты произошёл переход от неживого к живому, т. е. первичное самозарождение жизни (абиогенез).



Рис. 80. Опыт Л. Пастера

Стационарное состояние. Согласно этой гипотезе жизнь на Земле существовала всегда. У любого вида организма есть два возможных пути развития: либо изменить свою численность и сохраниться, либо исчезнуть. Сторонники этой гипотезы не считают, что факт наличия или отсутствия ископаемых остатков может свидетельствовать о времени появления или вымирания вида. Обнаружение палеонтологами какого-либо нового ископаемого вида они объясняют экологическими факторами: увеличением численности его популяции или перемещением в места, где его остатки могли сохраниться. В качестве «доказательств» ими приводятся находки видов-реликтов, сохранившихся практически без изменений с прошлых геологических времён до наших дней.

Панспермия. Эта гипотеза основывается на том, что жизнь на Земле имеет внеземное (космогенное) происхождение. Впервые её выдвинул в 1865 г. немецкий учёный Георг Рихтер. Позднее активными разработчиками гипотезы *панспермии* стали шведский химик Сванте Аррениус и русский учёный Владимир Иванович Вернадский.

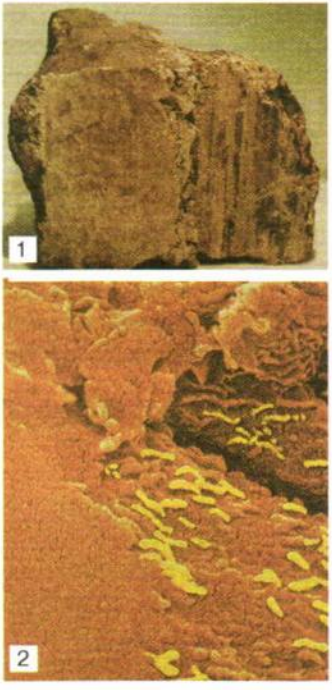


Рис. 81. Метеорит с Марса (*1*), найденный в 1996 г. в Антарктиде. В его трещинах американские учёные обнаружили объекты, похожие на бактерии (*2*)

Согласно гипотезе *панспермии* (от греч. *пап* — всё и *sperma* — семена) зародыши простых организмов, так называемые «семена жизни», могли попасть на Землю вместе с метеоритами и космической пылью и дать начало живому (рис. 81). Жизнь могла возникнуть в разное время и в разных частях Вселенной. Это предположение основывается на устойчивости спор некоторых микроорганизмов к солнечной радиации, глубокому вакууму и низким температурам, характерным для космического пространства. Перенос «семян жизни», по утверждению сторонников панспермии, осуществляется со скоростью света за счёт его давления — солнечного ветра. Попадая на подходящие для жизни планеты, «семена жизни» прорастают и дают начало организмам.

В качестве доказательств сторонники гипотезы панспермии приводят не подтверждённые наукой данные о многократном появлении на Земле НЛО, наскальные рисунки с изображением предметов, похожих на ракеты и космонавтов, сообщения о якобы имевших место встречах с инопланетянами и находки метеоритов, содержащих простые органические соединения: формальдегид и циановодород — предшественники аминокислот.

Однако гипотеза панспермии не может считаться полноценной для объяснения процесса возник-

новения жизни вообще, так как она не даёт ответа на вопрос о первичном её появлении. Сторонники панспермии лишь утверждают, что жизнь зародилась не на Земле, а в другом месте Вселенной, не отвечая на вопрос «как?».

Биопоэз (от греч. *bios* — жизнь и *poiesis* — становление) — это процесс возникновения живого из неживого в эволюции Земли. В настоящее время в науке биопоэз является общепринятой теорией возникновения жизни. Её сформулировал в 1947 г. английский учёный Джон Бернал (1901—1971).

Согласно теории биопоэза возникновение жизни на любой планете неизбежно, если создаются и достаточно долго существуют благоприятные условия — определённые неорганические химические соединения и источники энергии. В широком смысле биопоэз можно рассматривать как абиогенез, осуществившийся на Земле в прошлом и невозможный сейчас. Согласно этой теории в возникновении жизни на Земле было три этапа: 1) абиогенный синтез органических соединений из неорганических; 2) образование из органических мономеров биологических полимеров; 3) формирование из биологических полимеров мембран и первых одноклеточных организмов — пробионтов.

Теология, биогенез, абиогенез, креационизм, самопроизвольное зарождение жизни, витализм, стационарное состояние жизни, панспермия, биопоэз.

Вопросы и задания

1. Чем различаются между собой концепции биогенеза и абиогенеза?
2. Что доказали опыты Ф. Реди, Л. Спалланцани и М. Тереховского?
3. В чём состоит значение опыта Л. Пастера?
4. На чём основывается гипотеза панспермии?
5. Какие стадии в возникновении жизни на Земле выделяет теория биопоэза?
6. Сравните между собой основные гипотезы и теории возникновения жизни на Земле. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Гипотезы и теории возникновения жизни на Земле

Параметры для сравнения	Гипотезы и теории				
	Креационизм	Самопроизвольное зарождение	Стационарное состояние	Панспермия	Биопоэз
Первичное возникновение жизни					
Условия для возникновения жизни					
Дальнейшее развитие жизни					

Дополнительная информация

Исследование человеком ближнего космоса (американские экспедиции «Аполлон — 11, 12, 14», советские автоматические станции «Луна») позволило получить образцы лунного грунта, в котором были обнаружены аминокислоты глицин, аланин, серин, глутаминовая и аспарагиновая кислоты. Однако, по мнению ряда учёных, следует говорить не об аминокислотах как молекулах жизни, а только об их предшественниках, поскольку извлечение (а следовательно и образование) аминокислот из лунного грунта осуществлялось путём гидролиза.

§21. Основные этапы неорганической эволюции

Вспомните, какие химические элементы входят в состав нуклеиновых кислот и белков. Какими свойствами обладают мембраны клеток?

Современная наука считает, что появлению первых организмов и эволюции органического мира предшествовала эволюция неорганическая. Она включала планетарную (геологическую) стадию развития Земли и химическую эволюцию — синтез абиогенным путём органических соединений. Длилась неорганическая эволюция около 1 млрд лет.

Планетарная (геологическая) эволюция. По мнению учёных, Земля и другие планеты Солнечной системы образовались около 5 млрд лет назад из газопылевого облака первичного космического вещества. Оно состояло из атомов водорода и гелия. В ходе термоядерных реакций из ядер гелия возникли ядра углерода. Затем, в результате присоединения к углероду других частиц, например гелия, возникли атомы кислорода, азота, фосфора и т. д. При вращении облако первичного космического вещества уплотнялось и разогревалось. В условиях высокой температуры возникали соединения углерода с металлами — карбиды, которые при остывании Земли могли вступать в реакцию с водой, например:

$$Al_4C_3 + 12H_2O \rightarrow 4Al(OH)_3 + 3CH_4$$

Не исключена возможность непосредственного образования углеводородов из простых неорганических веществ:

$$C + 2H_2 \rightarrow CH_4$$

Так сформировалась *первичная атмосфера*, в состав которой входили метан (CH_4), аммиак (NH_3), угарный газ (CO), водород (H_2) и пары воды (H_2O). Кислорода (O_2), присутствующего в современной атмосфере, тогда не было, т. е. атмосфера Земли имела не окислительный, как сейчас, а восстановительный характер. Незначительное количество кислорода, которое могло образоваться в результате фотолиза воды, немедленно расходовалось на окисление элементов, образовавших земную кору. Позднее за счёт конденсации паров воды сформировалась гидросфера Земли, её первичный океан.

Химическая эволюция. Абиогенный синтез органических веществ. Следующая стадия неорганической эволюции — химическая — началась, по всей видимости, с абиогенного синтеза органических соединений из неорганических. Он мог осуществляться в восстановительной атмосфере первобытной Земли за счёт электрической и световой энергии. Это предположение имеет экспериментальное подтверждение.



Александр Иванович Опарин (1894—1980)

Так, в 1912 г. французский учёный Жак Лёб впервые получил аминокислоту глицин из смеси нагретых газов и паров воды, через которые пропускал электрические разряды. В 1924 г. отечественный биохимик Александр Иванович Опарин в работе «Происхождение жизни» выдвинул *коацерватную гипотезу*, согласно которой начальные этапы химической эволюции были связаны с формированием в первичном океане Земли белковых структур — протобионтов.

Первые белки могли создаваться из неорганических соединений в восстановительной атмосфере первобытной Земли за счёт энергии мощных электрических разрядов. В 1929 г. английский учёный Джон Холдейн развил идею Опарина и сформулировал *гипотезу первичного бульона*. По этой гипотезе первичные органические вещества (аминокислоты, сахара и др.) синтезировались из неорганических за счёт энергии солнечной радиации (главным образом ультрафиолетового излучения), попадавшей на Землю (слой озона, задерживающий бóльшую её часть, образовался значительно позже). Согласно другой гипотезе, выдвинутой в 1929 г. американским генетиком Германом Мёллером и названной *генетической*, первыми органическими веществами, синтезированными на Земле абиогенным путём, могли быть нуклеиновые кислоты — матричная основа синтеза белков.

В 1953 г. американские учёные Стенли Миллер и Гарольд Юри получили экспериментальное подтверждение выдвинутых ранее гипотез. Они сконструировали установку, в которой были воспроизведены условия первобытной Земли (рис. 82).

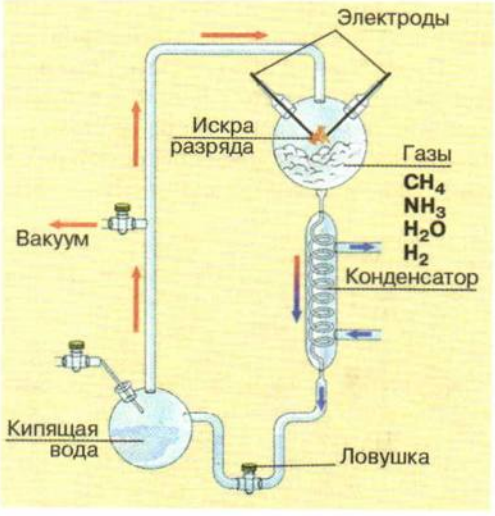


Рис. 82. Аппарат С. Миллера и Г. Юри для воспроизведения условий, существовавших на первобытной Земле

В реакционной колбе через смесь газов (CH_4, NH_3, H_2) и паров воды при температуре 80 °С пропускали электрический разряд в 60 000 В, эквивалентный количеству энергии, полученной нашей планетой за 50 млн лет. Через неделю в конденсате, образовавшемся при охлаждении, были обнаружены органические соединения: молочная кислота, мочевина и аминокислоты. В 1957 г. наши соотечественники Т. Е. Павловская и А. Г. Пасынский повторили опыт Миллера и Юри, заменив в газовой смеси водород на оксид углерода (CO) и использовав вместо электрических разрядов ультрафиолетовое излучение. В результате они также получили в своей установке аминокислоты.

Таким образом, можно считать экспериментально доказанным, что абиогенный синтез органических веществ из неорганических за счёт различных видов энергии в условиях восстановительной атмосферы первобытной Земли возможен. Идёт ли он на Земле сейчас? Не могут ли такие соединения образоваться, когда газообразные продукты извержения вулканов и лава вступают в реакцию с водой? Если это и происходит, то эти вещества мгновенно оказываются поглощёнными в виде пищи различными микроорганизмами или сразу окисляются кислородом атмосферы.

Образование полимеров из мономеров. Вторым этапом химической эволюции стало формирование из мономеров, синтезированных на первобытной Земле абиогенным путём, биологических полимеров. О механизмах подобного рода процессов учёные до сих пор спорят и не могут прийти к единому мнению. Ясно одно — для образования полимеров тоже была необходима энергия, а воды требовалось не слишком много, иначе могла пойти обратная реакция — расщепление полимеров на мономеры.

По мнению А. И. Опарина, полимеризация происходила за счёт *коацервации* (от лат. *coacervatus* — накопленный, собранный) — самопроизвольного разделения водного раствора мономеров на фазы с различной концентрацией. Белковые структуры (протобионты) благодаря своей амфотерности притягивали к себе молекулы воды, образовывая в результате этого коллоидные гидро-

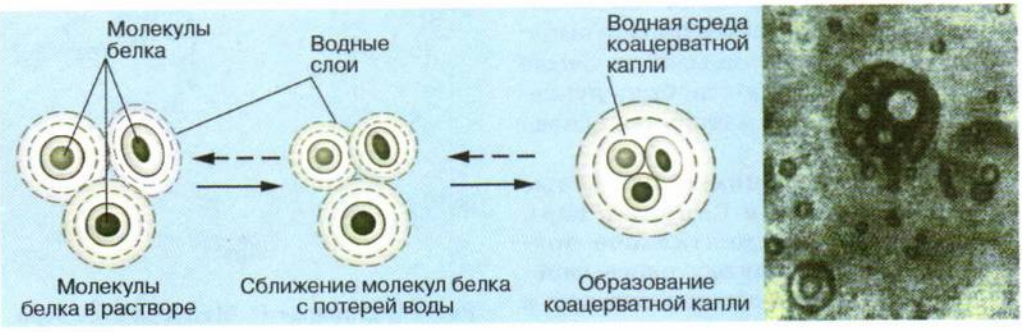


Рис. 83. Коацервация и коацерватные капли (справа фото коацерватных капель)

фильные комплексы с единой водной оболочкой. Эти комплексы могли обособляться от остальной массы воды и сливаться друг с другом, образуя *коацерватные капли* (рис. 83). Вещества в этих каплях вступали в дальнейшие химические реакции, что вело к их усложнению — химической эволюции. Она достигалась отбором таких коацерватных капель, которые эффективнее извлекали вещества из окружающей среды и были устойчивыми.

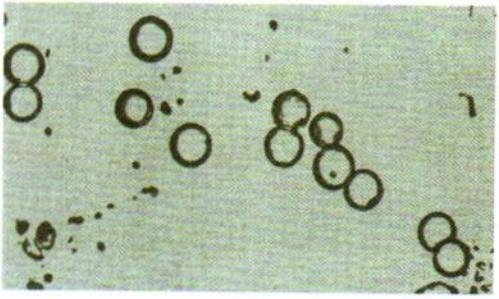


Рис. 84. Микросферы

В 1955 г. американский учёный Сидней Фокс экспериментально получил устойчивые полипептидные структуры при нагревании сухой смеси аминокислот с последующим охлаждением и растворением в воде. Он назвал их *протеиноидами*, т. е. белковоподобными веществами, которые затем образовывали шаровидные структуры — *микросферы* (рис. 84). На первобытной Земле такие протеиноиды, по всей видимости, появлялись в небольших лужах, оставшихся после отлива или дождя, когда в них испарялась вся вода. Некоторые протеиноиды были способны катализировать определённые химические реакции, возможно, именно это обеспечило их дальнейшую химическую эволюцию. Существует точка зрения, согласно которой катализаторами превращения протеиноидов в более сложные полимерные структуры — микросферы — послужили минеральные глины — глинозёмы.

Сейчас наукой доказано, что первыми полимерами были не полипептиды, а нуклеиновые кислоты. В 1982 г. американский биохимик Томас Чек открыл особого вида молекулы РНК, обладающие ферментативной активностью — *рибозимы*. Это молекулы, которым присущи все функции живого вещества: структурная, каталитическая и генетическая. Коацерваты и микросферы не были «живыми», так как не обладали генетической информацией, обеспечивающей их воспроизводство и точное копирование. Первыми носителями генетической информации стали молекулы РНК, которые вступали во взаимодействие с протеиноидами. В ходе этого взаимодействия протеиноиды притягивали к себе определённые нуклеотиды, которые образовывали молекулы РНК. Таким образом, в ходе химической эволюции сохранялась информация о структуре наиболее устойчивых молекул протеиноидов и только затем возникли более сложные белково-липидные мембранные комплексы. Позднее эта генетическая функция перешла к ДНК. Итак, согласно современным научным представлениям химическая эволюция полимеров шла в направлении

$$\text{РНК} \rightarrow \text{белок};$$

$$\text{РНК} \rightarrow \text{ДНК} \rightarrow \text{РНК}' \rightarrow \text{белок}.$$

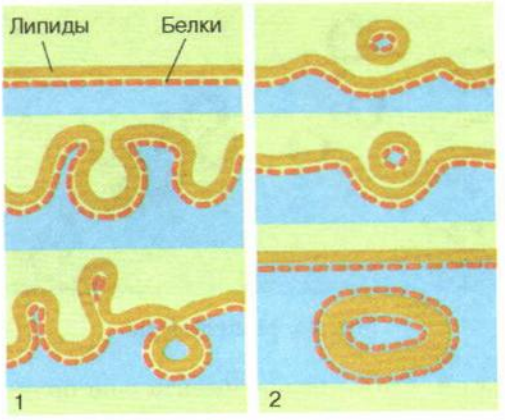


Рис. 85. Формирование первичных мембран: *1* — одномембранная структура; *2* — двухмембранная структура

Формирование мембран и возникновение пробионтов. Третьим, завершающим, этапом химической эволюции стало формирование мембран и возникновение на Земле первых одноклеточных организмов.

На границе трёх сред (воздуха, воды и суши) плёнка, состоящая из молекул белков и липидов, могла прогибаться под воздействием ветра, что привело к её волнению и образованию за счёт электростатического притяжения одномембранных пузырьков (рис. 85, *1*).

Пузырьки поднимались ветром и, падая на поверхность плёнки, покрывались за счёт гидрофобного взаимодействия между неполярными хвостами молекул липидов второй мембраной (рис. 85, *2*). Возникшие таким путём мембраны в течение миллионов лет совершенствовались, приобретая избирательную проницаемость, устойчивость, что и привело к возникновению первых организмов — *пробионтов*. Они представляли собой, по всей видимости, молекулы РНК, окружённые белково-липидными мембранами. Пробионтов можно считать предшественниками первых настоящих клеток, однако в них не происходили сложные процессы обмена веществ и точное генетическое копирование. Переход от пробионтов к первым клеткам, обладающим этими важнейшими признаками живого, означал появление настоящей жизни и знаменовал собой начало органической (биологической) эволюции.

Эволюция: планетарная (геологическая), неорганическая (химическая); первичная атмосфера; гипотезы: коацерватная, первичного бульона, генетическая; коацервация; коацерватные капли; протеиноиды; микросферы; рибозимы; пробионты.

Вопросы и задания

1. Перечислите основные этапы химической эволюции на нашей планете. Какие химические соединения в ней участвовали?
2. Какие условия и химические соединения, по мнению учёных, были необходимы для абиогенного синтеза органических соединений из неорганических? Почему невозможно повторное возникновение жизни на Земле?

3. Каким требованиям должны были удовлетворять молекулы органических веществ, чтобы химическая эволюция могла перейти в органическую (биологическую)?
4. На основе каких молекул и как возник механизм генетического копирования и ферментации? Ответ проиллюстрируйте примерами.

Дополнительная информация

В 1977 г. при глубоководных погружениях в океанических желобах были обнаружены разломы, так называемые «чёрные курильщики». На глубине в несколько тысяч метров при давлении в сотни атмосфер из них выделяются газы с температурой +300 °С, характерные для вулканических областей (рис. 86). Благодаря им вода в таких местах сильно насыщена различными соединениями серы, марганца, железа и др. Вокруг «чёрных курильщиков» обнаружены представители десятков видов, родов, семейств, классов различных беспозвоночных животных. Крайне разнообразны здесь и микроорганизмы, среди которых преобладают серобактерии. Существование таких «оазисов жизни» на дне океана в условиях, напоминающих первобытную Землю, позволяет учёным изучить начальные стадии эволюции органического мира.

Некоторые учёные считают, что жизнь могла возникнуть подо льдами, покрывающими Землю. Взаимодействие формальдегида, аммиака и цианистых солей даже при низкой температуре могло привести к образованию аминокислот и белков, а слой льда защитил их от губительных ультрафиолетовых лучей.

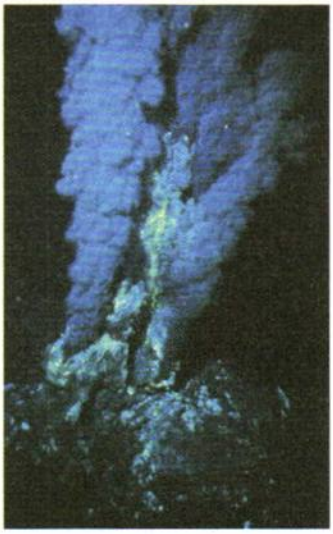


Рис. 86. «Чёрные курильщики»

§22. Начало органической эволюции



Вспомните, чем отличаются друг от друга прокариотные и эукариотные клетки, автотрофные и гетеротрофные организмы.

Начальные этапы развития органического мира на Земле — наименее изученные вопросы биологии. В земной коре практически не сохранилось палеонтологических свидетельств существования самых первых организмов — пробионтов. До конца неясной остаётся и эволюция первых одноклеточных, а также предпосылки и механизмы появления многоклеточных организмов.

Появление первых клеток. Какими были по строению и питанию первые организмы на Земле? Они обитали в водной среде, насыщенной минеральными солями и синтезированными абиогенным путём органическими соединениями, поэтому, бесспорно, можно считать, что пробионты напоминали одноклеточные формы и по типу питания были гетеротрофами. Атмосфера первобытной Земли

не содержала кислорода, вследствие чего дыхание пробионтов было анаэробным, т. е. их метаболизм осуществлялся путём брожения.

Со временем строение пробионтов усложнялось. В первую очередь это коснулось их оболочки. За счёт диффузии фосфолипидов и белков из окружающей среды она постепенно приобрела черты строения наружной плазматической мембраны. Мембрана оградила пробионтов от непосредственного воздействия внешней среды и благодаря своей избирательной проницаемости обеспечила накопление в них определённых веществ. Тем самым были созданы условия для протекания внутри пробионтов важнейших ферментативных реакций обмена веществ и превращения энергии. Фактически это стало границей, отделяющей пробионтов от первых *одноклеточных организмов*, напоминавших современных прокариот — бактерии и цианобактерии.

Невозможно представить, что жизнь первоначально существовала в форме только одного вида организмов: он бы быстро исчерпал свой «первичный бульон»! По всей видимости, уже на этом этапе органической эволюции происходили определённые изменения в строении и метаболизме первых одноклеточных организмов. Условия жизни на Земле тогда во многом отличались от современных, но механизмы эволюции были те же самые. Благодаря изменчивости отдельные одноклеточные организмы оказались лучше приспособленными к выживанию и размножению в данной среде, чем другие, а поэтому в последующих поколениях их наследственные признаки стали встречаться чаще. Новые формы живых существ, возникшие под действием предбиологической формы естественного отбора, в свою очередь, вызывали значительные изменения окружающей среды и тем самым подготовили условия, в которых далее происходила органическая эволюция.

Эволюция метаболизма. Истощение запасов абиогенных органических веществ в «первичном бульоне» привело к жёсткой конкуренции за пищевые ресурсы и ускорило эволюцию первых одноклеточных организмов. Это создало предпосылку для появления автотрофного способа питания.

Предполагают, что первые автотрофные организмы использовали в качестве источника углерода углекислый газ, а в качестве источника энергии — энергию химических реакций. Подобный тип метаболизма встречается у современных хемосинтезирующих бактерий: нитрифицирующих, водородных, серобактерий, железобактерий и т. п.

Крупнейший ароморфоз в развитии жизни на Земле связан с появлением фотосинтеза. Скорее всего первыми фотосинтезирующими организмами были анаэробные бактерии, способные к азотфиксации. Источником энергии им служило Солнце, а источником протонов для восстановления углекислого газа до органических соединений являлся сероводород (такой фотосинтез называют аноксигенным, т. е. бескислородным). Лишь потом организмы, похожие на современные цианобактерии, освоили фотосинтез, в котором источником протонов была вода и в качестве побочного продукта выделялся кислород.

В ходе эволюции процесс фотосинтеза постепенно усложнялся. Это привело к трём очень важным последствиям, обеспечившим дальнейшее развитие жизни на Земле. Во-первых, стали создаваться запасы органических веществ, необходимые для питания гетеротрофных организмов. Как следствие, возникло множество гетеротрофов. Во-вторых, в результате фотосинтеза на Земле появился кислород, существенно изменивший условия жизни. Образовались организмы, первоначально способные лишь к простому выживанию в присутствии кислорода. По мере накопления его в атмосфере Земли создались предпосылки для появления клеток с аэробным дыханием, которое энергетически в 19 раз эффективнее, чем брожение. Таким образом, наряду с анаэробным метаболизмом организмы освоили аэробный способ извлечения энергии. В-третьих, кислород в верхних слоях атмосферы сформировал озоновый экран, защитивший поверхность Земли от губительных ультрафиолетовых лучей и создавший условия для выхода организмов из воды на сушу.

Эволюция первых клеток. Первые одноклеточные организмы были доядерными (прокариотами). Они появились около 3,8—3,5 млрд лет назад. Генетический аппарат у них, по-видимому, был представлен молекулами РНК. Позднее функции РНК перешли к молекулам ДНК, так как двухцепочечная структура стабильнее, чем одноцепочечная, и может копироваться с большей точностью. РНК стала выполнять роль посредника между молекулами ДНК и белками в процессе реализации клеткой генетической информации.

Условия жизни на Земле менялись в первую очередь в связи с понижением температуры — Земля остывала. Организмам пришлось приспосабливаться к этим изменениям. Первые примитивные одноклеточные — прокариоты — постепенно исчезали. Им на смену пришли новые, более совершенные одноклеточные формы, у которых генетический аппарат был обособлен от цитоплазмы и упакован в двойную мембрану. Так сформировалось ядро и возросла устойчивость генетического аппарата клетки. С появлением ядра усовершенствовался биосинтез белка, развились внутриклеточные мембранные структуры (ЭПС, аппарат Гольджи, лисозомы и др.), характерные для клеток эукариот.

Когда и как появились первые ядерные организмы, или эукариоты? На этот вопрос в настоящее время нет точного ответа, но палеонтологические находки позволяют предположить, что возраст первых эукариот составляет около 1,5 млрд лет. По поводу появления эукариот существует несколько гипотез. Одна из них, названная *гипотезой мембраногенеза*, предполагает, что эукариотная клетка возникла из прокариотной путём впячивания её плазмалеммы и образования внутриклеточных мембранных органоидов (рис. 87). В пользу этой гипотезы свидетельствуют данные о двойном строении мембраны ядра, митохондрий и хлоропластов.

Другая гипотеза, сформулированная американским учёным Линн Маргулис, получила название *симбиотической гипотезы (гипотеза симбиогенеза)*. Согласно ей эукариотная клетка возникла в результате нескольких ак-

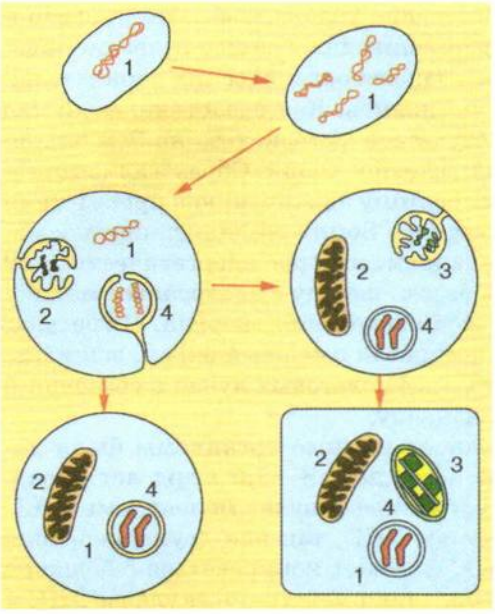


Рис. 87. Схема образования эукариот путём мембраногенеза: *1* — ДНК; *2* — митохондрия; *3* — хлоропласт; *4* — ядро (стрелки указывают ход эволюции животной клетки — слева — и растительной клетки — справа)

тов симбиоза первичных прокариотных организмов. Одна группа анаэробных гетеротрофных пробионтов вступила в симбиоз с аэробными гетеротрофными бактериями, и таким образом появились эукариотные клетки, у которых роль энергетических органоидов выполняли митохондрии. Другая группа анаэробных гетеротрофных пробионтов объединилась не только с аэробными гетеротрофными бактериями, но и с первичными фотосинтезирующими цианобактериями. От неё впоследствии образовались эукариотные клетки, у которых роль энергетических органоидов стали выполнять митохондрии и хлоропласты (рис. 88).

Среди учёных больше сторонников в настоящее время имеет гипотеза симбиогенеза как лучше обоснованная. В пользу этой гипотезы также свидетельствует внешнее сходство митохондрий и хлоропластов со свободноживущими бактериями, наличие в этих органоидах собственных ДНК, РНК, рибосом и способность их к полуавтономному существованию внутри клетки.

Помимо этих двух наиболее популярных гипотез возникновения эукариот существуют и другие. Например, есть предположение, что эукариоты произошли от анаэробных бесстеночных прокариот, которые развили способность к эндоцитозу. Другая гипотеза основывается на сходстве генетического кода, содержащегося в ядерной и митохондриальной ДНК. Её сторонники утверждают, что эукариоты возникли от прокариот, содержащих несколько геномов, которые распались на части, давшие начало самостоятельным структурам с разными функциями. Впоследствии геномы клонировались и покрылись двойными и однослойными мембранами, что привело к формированию ядра, митохондрий, хлоропластов, ЭПС, аппарата Гольджи и др.

Появление эукариот стало крупнейшим ароморфозом в развитии жизни на Земле. Эукариоты обладали стабильным генетическим аппаратом, и, кроме того, у них кардинальным образом изменились почти все функции, присущие прокариотам: размножение, рост, питание и защита, — для обеспечения которых развилась целая система новых органоидов.

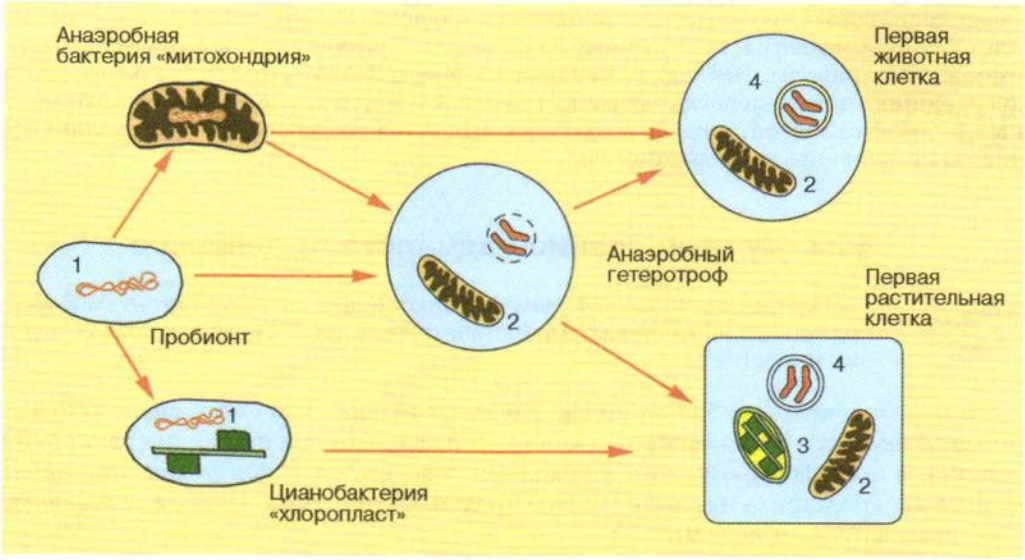


Рис. 88. Схема образования эукариот путём симбиогенеза: *1* — ДНК; *2* — митохондрия; *3* — хлоропласт; *4* — ядро (стрелки указывают последовательность эволюции)

Одноклеточные организмы, гипотезы мембраногенеза, симбиогенеза.

Вопросы и задания

1. Чем первые настоящие клетки отличались от пробионтов?
2. Какие ароморфозы произошли в эволюции метаболизма у первых клеток?
3. Какое значение для развития жизни на Земле имело возникновение фотосинтеза?
4. Какие ароморфозы произошли в эволюции первых одноклеточных организмов?
5. Охарактеризуйте гипотезы происхождения эукариотных организмов. Какая из гипотез считается более обоснованной? Объясните почему.
6. В живом мире наиболее чёткая грань проходит не между растениями и животными, а между прокариотами и эукариотами. Объясните почему.

Дополнительная информация

Существует предположение, что на начальных этапах органической эволюции наиболее вероятно возникновение не отдельных форм организмов, а сразу целых их сообществ, связанных биологическим круговоротом элементов и энергетическими превращениями. Изолированное существование первых организмов — пробионтов — в «первичном бульоне» сегодня многим учёным представляется маловероятным. По их мнению, на нашей планете могли устойчиво существовать и

эволюционировать только уже сложившиеся надорганизменные биологические системы — биогеоценозы, построенные из сообществ организмов и компонентов неорганической природы. Последние научные изыскания свидетельствуют о том, что в древнейших горных породах возрастом около 4 млрд лет, т. е. почти одновозрастных с самой планетой, уже встречаются сообщества микроорганизмов различных видов, населявшие древнюю Землю.

§ 23. Формирование надцарств организмов

Рассмотрите рис. 89—94. Чем отличаются друг от друга организмы, изображённые на рисунках? Представителями каких систематических групп они являются?

В настоящее время большинство учёных считают, что сразу после возникновения первых организмов произошло их разделение на прокариот, эукариот и неклеточные формы жизни. Поскольку генетический код у них одинаков, можно предположить наличие общего предка. Он получил название *прогенот*, т. е. прародитель (рис. 89).

Надцарство Прокариоты. Представителей надцарства *Прокариоты* (от лат. *pro* — перед, раньше, вместо и греч. *carion* — ядро) относят к самым древним организмам нашей планеты. В настоящее время они представлены одноклеточными формами, принадлежащими к царству *Дробянки*.

Примитивные прокариоты (архебактерии) сохранили значительное сходство с пробионтами. Все они являются анаэробами и приспособились в процессе идиоадаптации к жизни в экстремальных условиях — в горячих и вулканических источниках, солевых растворах (галобактерии) и т. п. Остальные прокариоты (эубактерии, оксифотобактерии) широко распространились по Земле и заняли практически все экологические ниши (рис. 90). Среди них в дальнейшем произошла идиоадаптация по способу питания, в результате чего образовались фототрофные, хемотрофные и гетеротрофные организмы.

Надцарство Эукариоты. Возникновение ядерных одноклеточных организмов ознаменовало принципиально новый этап в эволюции жизни. Современные представители надцарства *Эукариоты* (от греч. *e* — хорошо, полностью и *carion* — ядро) являются одноклеточными, колониальными и многоклеточными организмами, принадлежащими к трём царствам: *Растения, Животные, Грибы*. Их клетки в ходе эволюции приобрели ряд важнейших ароморфозов. Помимо ядра и более сложных, чем у прокариот, органоидов, у них появились митоз, половой процесс, диплоидность, мейоз и многоклеточность. Рассмотрим отдельно эти эволюционные преобразования, позволившие эукариотам распространиться по Земле и занять господствующее положение.

Формирование ядра и появление более сложных по строению хромосом создало предпосылку для развития у эукариот особого способа непрямого де-

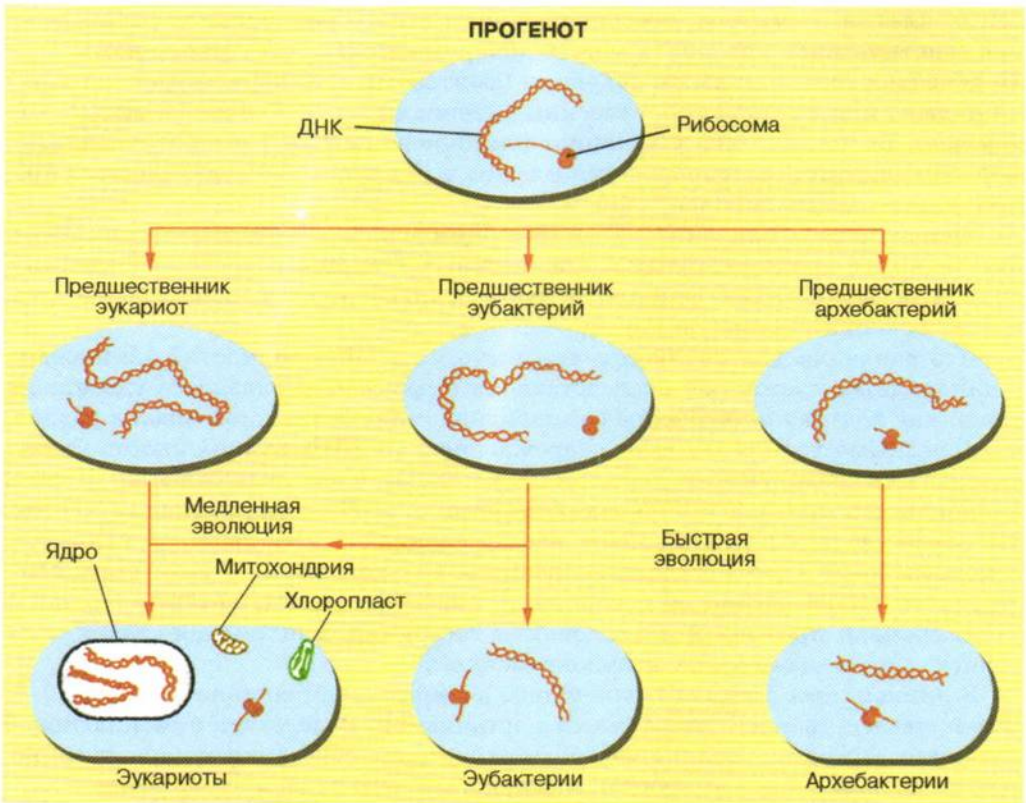


Рис. 89. Схема происхождения прокариот, эукариот и неклеточных организмов от прогенота

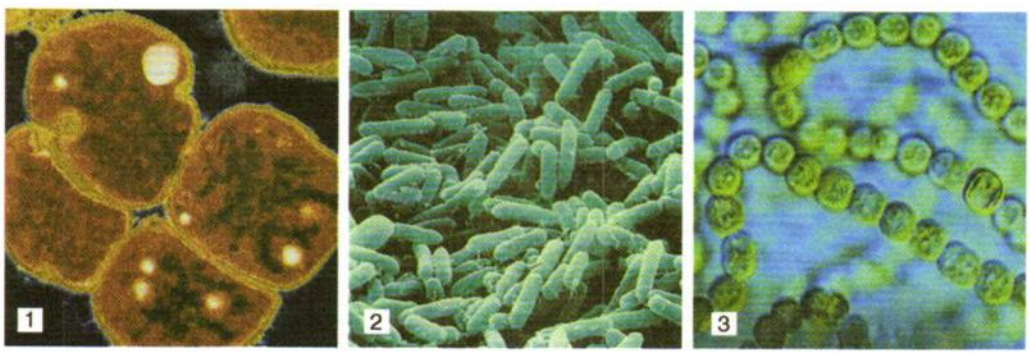


Рис. 90. Прокариоты: *1* — галобактерии; *2* — кишечная палочка; *3* — цианобактерии

ления клетки — митоза, обеспечивающего строго равноценное распределение генетического материала между дочерними клетками. Прокариоты могли делиться только прямым делением (амитозом), т. е. перешнуровкой клетки надвое, при котором генетический материал распределялся не всегда равномерно. Возникновение у эукариот клеточного центра с микротрубочками, формирующими веретено деления клетки и её цитоскелет, сделало этот процесс управляемым и более точным.

Дальнейшее усложнение в ходе эволюции эукариот привело к возникновению полового процесса. Среди одноклеточных эукариот встречались клетки с полярными свойствами. Они притягивались друг к другу и, попарно сливаясь, образовывали диплоидную клетку — зиготу.

Что означало для эволюции возникновение диплоидности? Во-первых, у диплоидных клеток вся наследственная информация оказалась удвоенной, т. е. такая клетка по сравнению с гаплоидной стала более устойчивой к различным вредным мутациям. Любое повреждение цепи ДНК у таких клеток восстанавливалось дублирующим участком ДНК гомологичной хромосомы. Во-вторых, диплоидность привела к появлению мейоза — особого типа деления клеток, что резко увеличило возможность наследственной изменчивости организмов. В ходе эволюции этот признак закрепился как полезный. В результате естественного отбора возникли совершенно иные эукариоты, которые бóльшую часть времени пребывали в диплоидном состоянии. Гаплоидная стадия жизненного цикла стала у них кратковременной.

В диплоидных клетках сохранялись в рецессивном состоянии мутации — резерв наследственной изменчивости организмов. Вследствие комбинативной изменчивости резко увеличилась возможность приобретения эукариотами новых признаков в ходе эволюции, в результате чего ускорился её темп.

Ещё одним крупным ароморфозом в развитии органического мира на Земле стало появление *многоклеточности*. Главное её преимущество перед одноклеточностью заключается в том, что все клеточные структуры и механизмы повторялись много раз, что увеличивало шансы многоклеточных организмов на выживание. Промежуточной стадией на пути к многоклеточности была колониальная форма живого. В ней все клетки имеют одинаковое строение и выполняют одни и те же функции. При определённых условиях колония может распадаться и объединяться снова (рис. 91).

Основным способом формирования многоклеточности стало, по-видимому, митотическое деление материнской клетки, не сопровождающееся расхождением образующихся дочерних клеток, т. е. дробление. Отдельным вариантом дробления можно считать развитие многоядерных клеток. Современным представителем таких многоядерных организмов является плесневый гриб мукор. Его тело представляет собой одну гигантскую разветвлённую клетку с множеством ядер. Легко представить, что образование перегородок внутри такой многоядерной клетки могло также привести к многоклеточности (рис. 92).

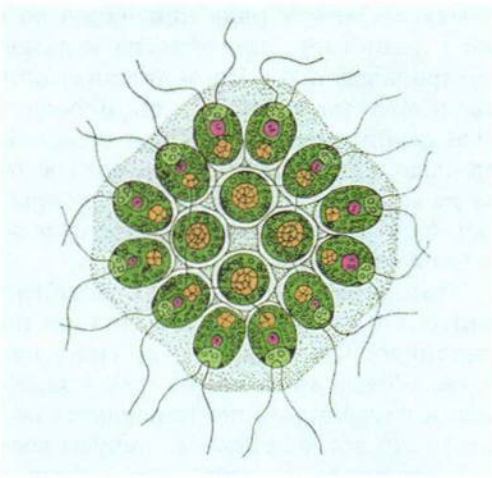


Рис. 91. Колониальная водоросль гониум

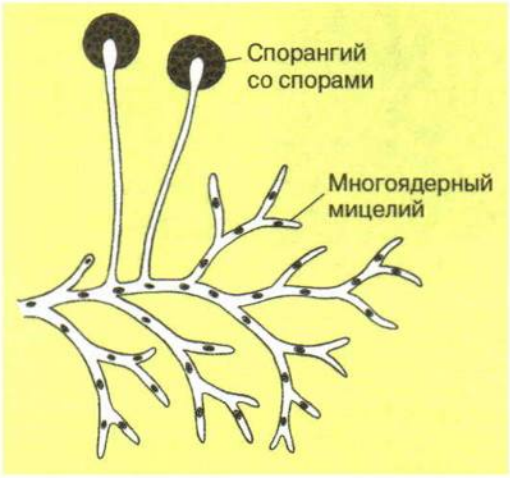


Рис. 92. Плесневый гриб мукор

Формирование многоклеточного организма — процесс длительный и сложный. По-видимому, в разных царствах организмов он проходил по-разному, но всегда сопровождался *дифференцировкой*, или *специализацией*, клеток, тканей, органов и систем органов по выполняемым функциям.

Долгое время считалось, что многоклеточность является венцом эволюционной организации эукариот. Однако сейчас обнаружены организмы ещё более сложного строения. Например, представители типа Кишечнополостные — сифонофоры — обладают надмногоклеточной организацией (рис. 93). От колонии они отличаются иным строением некоторых органов и тем, что имеют общую нервную систему. Их можно назвать «сверхорганизмами», так как они образовались, по-видимому, в результате объединения нескольких самостоятельных многоклеточных организмов в единое целое.



Рис. 93. Сифонофора физалия

Неклеточная форма жизни. Кроме организмов, имеющих клеточное строение, существует и неклеточная форма жизни, которую относят к царству *Вирусы* (от лат. *virus* — яд). Вирусы имеют свойства, которые позволяют считать их живыми существами, но могут рассматриваться и как гигантские молекулы нуклеопротеидов. Вирусы обладают наследственностью и изменчивостью, в то же время они не способны к самостоятельному обмену ве-

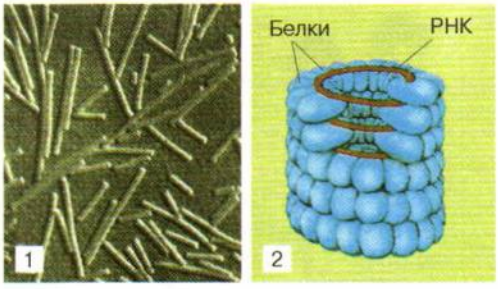


Рис. 94. Вирус табачной мозаики (ВТМ): *1* — микрофотография; *2* — схема строения

ществ, не имеют ряда признаков живого, например, способности к самовоспроизведению. По-видимому, они представляют собой как бы переходную группу между живой и неживой природой. Большинство вирусов состоят из молекул ДНК или РНК, покрытых защитной липопротеиновой оболочкой (рис. 94).

Эволюционное происхождение вирусов до сих пор окончательно не выяснено. Существует несколько гипотез. Согласно одной из них вирусы произошли от бактерий, приспособившихся к внутриклеточному паразитизму и утративших в связи с этим свои органеллы. По другой гипотезе вирусы возникли до появления клеток и первоначально представляли собой примитивные живые существа, обладавшие простейшими жизненными функциями. В процессе эволюции они были поглощены клетками прокариот и эукариот и стали их внутриклеточными паразитами. Наиболее вероятной считается первая гипотеза.

Эволюционное значение неклеточной формы жизни, по-видимому, заключалось в том, что с её помощью осуществлялся особый способ переноса генетической информации от одного организма к другому, благодаря чему появились прокариотные и эукариотные клетки с новым генетическим материалом и, соответственно, с новыми свойствами. Помимо этого некоторые вирусы вызывают мутации и выступают в эволюции как факторы-мутагены.

Прогенот; надцарства: Прокариоты, Эукариоты, Неклеточные организмы; царства: Дробянки, Растения, Животные, Грибы, Вирусы; многоклеточность; дифференцировка (специализация) клеток.

Вопросы и задания

1. На чём основано выделение среди организмов трёх надцарств? Какие факты свидетельствуют об их эволюционном родстве?
2. Какие из современных организмов принадлежат к надцарству Прокариоты? Почему многие представители этого надцарства обитают в экстремальных для жизни условиях?
3. Какие ароморфозы произошли в эволюции эукариот? Какое значение для развития жизни имели эти эволюционные преобразования?
4. Клетки некоторых прокариот, например цианобактерий, иногда образуют нестойкие объединения, напоминающие колонии. Настоящая многоклеточность как крупнейший ароморфоз в развитии жизни характерна только для эукариот. Объясните почему.
5. Какую роль в эволюции могли играть вирусы? Ответ поясните.

Дополнительная информация

Возникновение многоклеточных организмов объясняют две научные теории, сформулированные ещё в XIX в.

Согласно *теории фагоцителлы*, предложенной русским учёным Ильёй Ильичом Мечниковым в 1886 г., исходной формой многоклеточных организмов был гипотетический организм — *фагоцителла*. Он состоял из слоя поверхностных клеток — эктодермы — и внутренней клеточной массы — паренхимы. Наружный слой клеток у фагоцителлы мог выполнять функции ограничения, внешнего обмена и движения, внутренний — пищеварения.

По *теории гастреи*, выдвинутой немецким учёным Эрнстом Геккелем в 1872 г., предковыми формами многоклеточных организмов являлись жгутиковые простейшие, которые образовали однослойную сферическую колонию, подобную бластуле — бластею. Дальнейшая эволюция этой колонии шла путём впячивания её стенки внутрь, что привело к образованию двухслойного многоклеточного организма, подобного гаструле — *гастреи*. Её строение было сходным со строением кишечнополостных животных, которые сторонниками этой теории рассматриваются как начальная форма всех многоклеточных организмов.

§ 24. Основные этапы эволюции растительного мира



Рассмотрите рис. 96—99. Чем отличаются растения, изображённые на рисунках? Представителями каких систематических групп они являются?

С самого начала эволюция растений и животных происходила во взаимосвязи. Растения поставляли для животных пищу и кислород, те, в свою очередь, снабжали их углекислым газом и удобрениями. Однако ведущая роль в эволюции принадлежала всё-таки растениям, так как именно они образовали основную массу первичного органического вещества и кислорода, без которых была бы невозможна эволюция животных. Общий ход эволюции растительного мира представлен филогенетическим древом (рис. 95).

Жизнь в воде. Первые растения — водоросли. Родоначальниками растительного мира являются низшие растения — *водоросли*. Они ведут начало от древнейших прокариот — цианобактерий. В своём развитии водоросли прошли усложнение от одноклеточности через колониальность к многоклеточности. В их жизненном цикле наметилось разделение на два поколения: *бесполое* (*спорофит*) и *половое* (*гаметофит*) (см. рис. 100).

Многоклеточные водоросли в ходе эволюции достигли крупных размеров, но остались навсегда связанными с водой. Объясняется это не только тем, что клетки их тела (слоевища, или таллома) быстро высыхают на воздухе, но и тем, что их гаметы могут передвигаться только в водной среде. Приспособление водорослей к жизни в воде выражается и в появлении у них разнообразных пигментов, с помощью которых осуществляется фотосинтез. Зелёные водоросли содержат в хроматофорах преимущественно зелёный пигмент — хлорофилл и

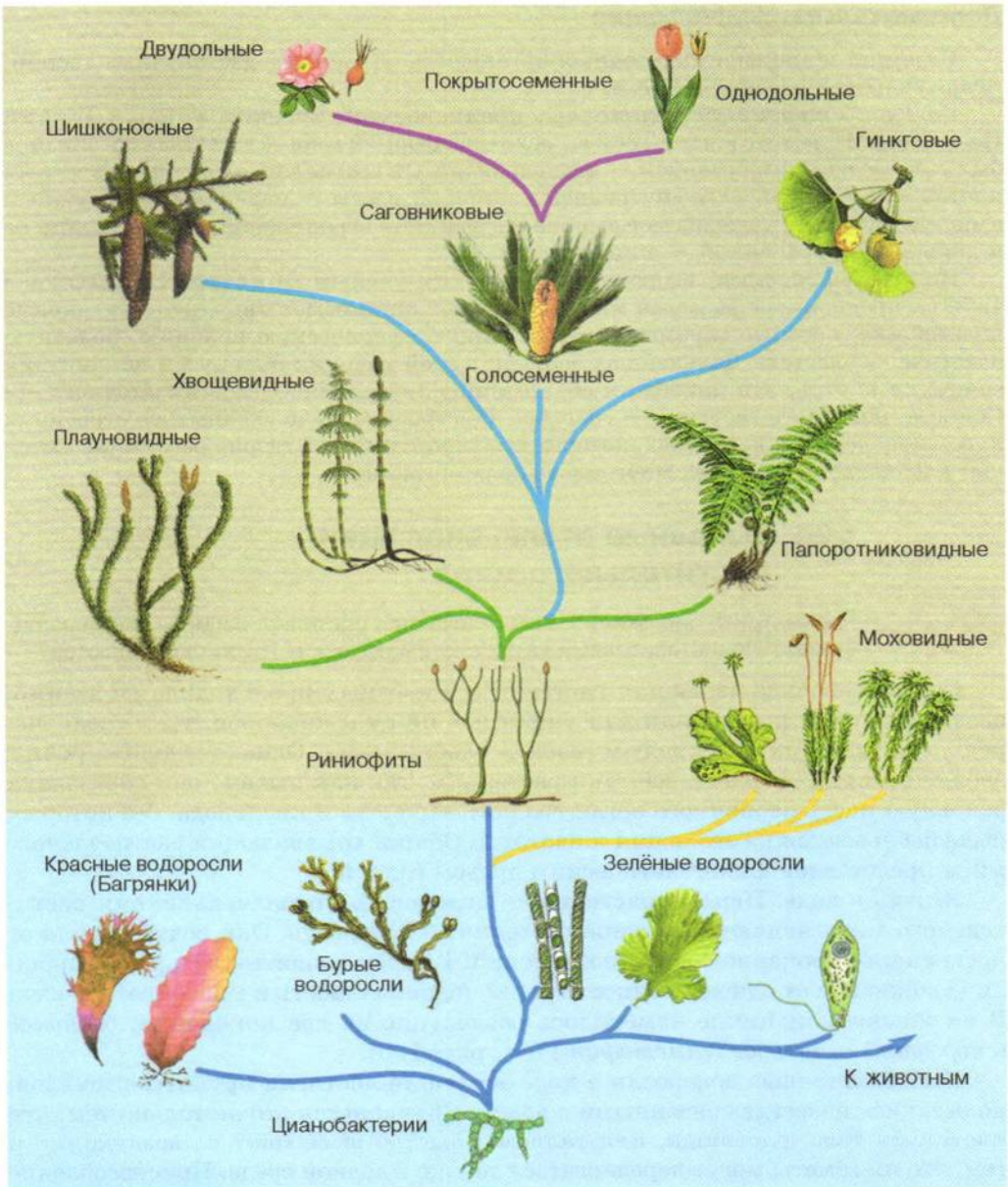


Рис. 95. Филогенетическое древо растительного мира

обитают в верхних слоях воды, хорошо проницаемых для солнечного света. Бурые водоросли встречаются глубже, где света меньше, поэтому, помимо зелёного пигмента, у них есть бурый, обеспечивающий дополнительное поглощение солнечных лучей. Красные водоросли (багрянки) обитают на глубинах, где света практически нет. Достигающие таких глубин голубые лучи солнечного спектра поглощаются красным и синим пигментами (рис. 96).

Некоторые одноклеточные водоросли в процессе эволюции пошли по пути идиоадаптации и освоили новые среды жизни — наземно-воздушную и внутриорганизменную. Так, хлорококковые водоросли стали обитать на влажной почве, на поверхности камней и на коре деревьев. Отдельные зелёные и красные водоросли приспособились к жизни даже на снегу и вызывают его зелёное и красное «цветение». Ряд одноклеточных водорослей, например хлорелла, образовали с грибами совместную форму существования — лишайник — или стали постоянными симбионтами коралловых полипов и моллюсков.



Рис. 96. Водоросли: *1* — зелёные (кладофора); *2* — красные (филлофора); *3* — бурые (макроцистис)

Выход на сушу. Первые споровые растения. Выход растений на сушу стал крупным ароморфозом в развитии жизни на Земле. Он был подготовлен всем предыдущим ходом органической и неорганической эволюции: почвообразованием, накоплением в атмосфере молекулярного кислорода и формированием озонового экрана, дифференцировкой клеток и появлением тканей.

Сухопутные растения произошли от зелёных водорослей, о чём свидетельствует присутствие в их клетках пигмента хлорофилла. Неизвестная предковая форма дала две эволюционные ветви: одна из них привела к возникновению риниофитов, а другая — к появлению мхов.

Первые наземные растения — *риниофиты* — не имели отчётливого деления на корни, стебли и листья и занимали промежуточное положение между водорослями и наземными растениями (см. рис. 45, *1*). Однако у них развились покровная и проводящая ткани, обеспечившие им защиту от высыхания в наземно-воздушной среде и транспорт растворов питательных веществ. В жизненном цикле первых наземных растений стал преобладать спорофит, т. е. поколение, дающее споры. С образованием тканей у них развились органы со специализированными функциями. В их стеблях появились проводящие пучки, на нижней части побегов сформировались тонкие выросты, напоминающие корневые волоски. Дальнейшее усложнение строения органов и эволюция размножения привели к появлению настоящих наземных растений, приспособленных к жизни на суше и её освоению.

Вторая эволюционная ветвь — *мхи* — оказалась менее приспособленной к жизни на суше и, по мнению большинства учёных, является тупиковой (рис. 97, *1*). Мхи стали развиваться в направлении преобладания в жизненном цикле полового поколения (гаметофита), где спорофит развит слабее и целиком существует за счёт гаметофита (см. рис. 100, *2*). Для полового процесса гаметофиту мхов требуется свободная вода, а так как у мхов нет проводящих тканей, они приобрели в процессе эволюции особое свойство — гигроскопичность, т. е. способность пассивно всасывать воду. Гигроскопичность привела к развитию у мхов особых листьев — филлоидов, имеющих водоносные клетки, в которых может накапливаться влага.

Спорофит мхов, в отличие от гаметофита, засухоустойчив и способен выдерживать дефицит влаги в условиях наземно-воздушной среды. Это позволило мхам в процессе эволюции приспособиться к жизни на суше, но произрастают они только во влажных местах.

Освоение и завоевание суши. Папоротникообразные. Выход первых сосудистых растений на сушу и усложнение строения их органов, которые стали специализироваться по выполняемым функциям, привели к образованию высших споровых растений — папоротникообразных: плаунов, хвощей и папоротников (рис. 97, *2*, *3*).

Изменение структуры органов наземных растений имело огромное значение для их последующей эволюции в условиях суши. Линейная, древовидная



Рис. 97. Мхи: *1* — торфяной мох сфагнум. Папоротникообразные: *2* — плаун пальчатый; *3* — древовидный папоротник диксония

или неправильная форма побегов (стеблей и листьев) во много раз увеличила площадь поглощения солнечных лучей и углекислого газа, необходимых для протекания фотосинтеза. Развившиеся корнеподобные выросты (ризоиды) и корни не только стали удерживать растения в почве, но и обеспечили эффективное всасывание из неё воды и минеральных веществ.

Параллельно с усложнением строения и функций вегетативных органов эволюционировал и процесс размножения. В жизненном цикле папоротникообразных стал преобладать спорофит, на котором развивались споры. Гаметофит редуцировался до небольшой пластинки — заростка (см. рис. 100, *3*). Этот ароморфоз имел определяющее значение для эволюции растительного мира на Земле. Спорофит у папоротникообразных становится самостоятельным растением, не связанным с гаметофитом, поэтому он заметно увеличился в размерах и эволюционировал не только в травянистые, но и в древесные формы. Из древних папоротникообразных растений начали формироваться первые леса на Земле, и растения окончательно завоевали сушу.



Рис. 98. Голосеменные: *1* — саговник цикас; *2* — ель канадская; *3* — сосна кедровая

Усложнение размножения. Семенные растения. Одним из важнейших этапов в эволюции растений считается появление *семенных папоротников* (см. рис. 45, *2*). У них произошла дифференциация спорангиев и спор, что привело к развитию мужского и женского гаметофитов. Крупнейшим ароморфозом стало преобразование женского спорангия в семязачаток, а мужского — в пыльцевые гнёзда. Так появились настоящие семенные растения — *голосеменные*, у которых женские гаметофиты представлены архегониями с яйцеклетками, а мужские — пыльцевыми зёрнами. Потеря гаметофитом самостоятельности привела к полной его редукции (см. рис. 100, *4—5*). Кроме того, половые клетки стали формироваться во внутренних тканях растений, поэтому водная среда перестала играть роль необходимого условия для протекания полового процесса.

Не менее важным ароморфозом у семенных растений стало размножение не спорами, а семенами, хорошо защищёнными покровами и содержащими питательные вещества, необходимые для развития зародыша и прорастания. Это позволило голосеменным широко распространиться по планете, даже на территориях с засушливым климатом (рис. 98).

У *покрытосеменных (цветковых)* растений к этим важнейшим ароморфозам добавилось ещё два. Первый состоял в появлении и развитии цветка — специализированного генеративного побега, образующего мега- и микроспоры. В ходе эволюции цветок становится приспособлением к опылению и оплодотворению, увеличивающим возможности для перекрёстного опыления и, соответственно, комбинативной изменчивости. Другой ароморфоз состоял в формировании вокруг семян оболочек и развитии плода — органа, обеспечившего защиту семян и их распространение (рис. 99).

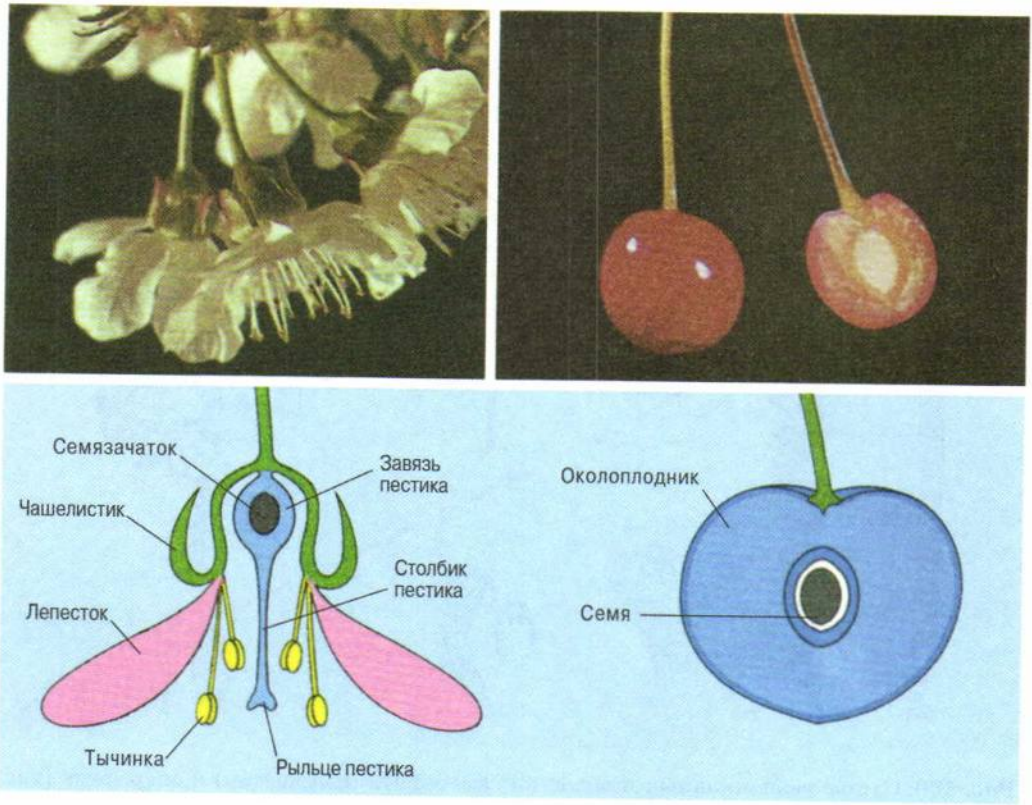


Рис. 99. Покрытосеменные. Цветки и плоды вишни обыкновенной

Помимо ароморфозов, покрытосеменные растения в ходе эволюции стали развиваться и по пути идиоадаптаций. Например, их цветки оказались приспособлены к разным способам опыления, а плоды и семена — к разным способам распространения. Кроме того, большинство покрытосеменных, за исключением произрастающих в тропических областях, стали листопадными растениями. Учёные связывают это явление с приспособлением к сезонным изменениям климата. Все эти особенности позволили покрытосеменным занять господствующее положение в растительном покрове Земли.

Итак, перечислим основные черты эволюции растительного мира.

1. Переход растений при размножении от гаплоидности к диплоидности. Полная редукция в жизненном цикле от водорослей к семенным растениям гаплоидного полового поколения (гаметофита) и преобладание в жизненном цикле диплоидного бесполого поколения (спорофита) (рис. 100).

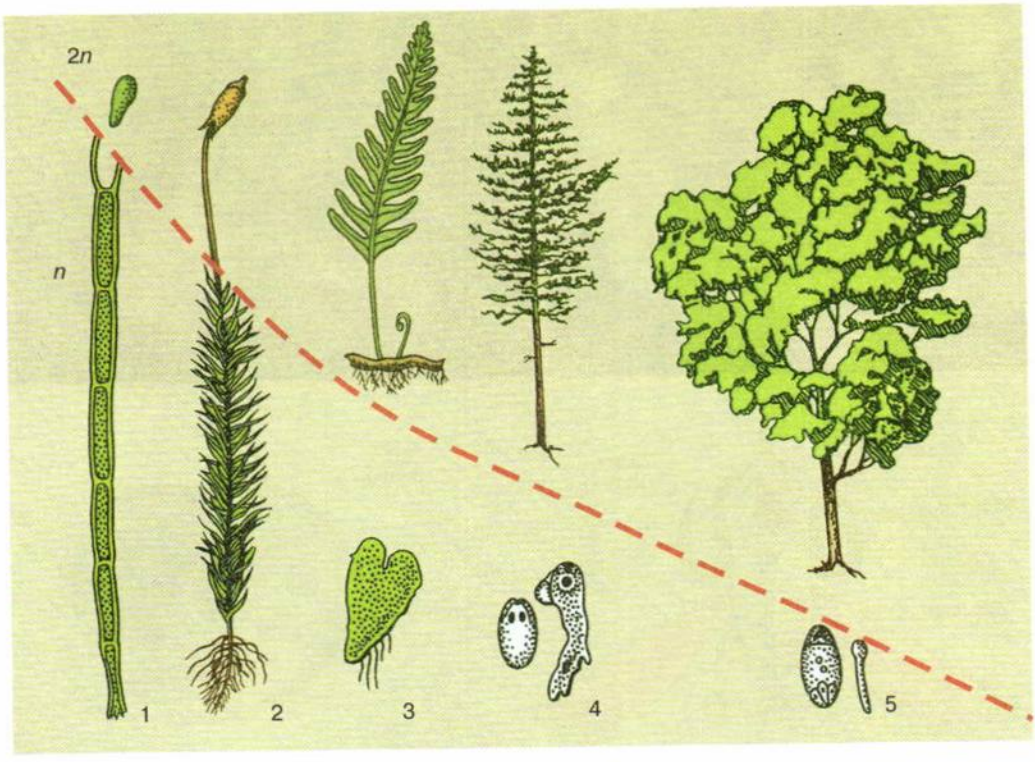


Рис. 100. Схема эволюционных изменений гаметофита (под чертой) и спорофита (над чертой) растений: *1* — водоросли; *2* — мхи; *3* — папоротники; *4* — голосеменные; *5* — покрытосеменные

2. Переход растений от наружного оплодотворения к более совершенному в эволюционном плане внутреннему и утрата зависимости полового размножения от наличия свободной воды.

3. Разделение тела растения в связи с переходом к наземному существованию на корни, стебли и листья. Развитие тканей, обеспечивающих выполнение функций опоры, защиты, транспорта веществ, питания и др.

4. Приспособление семенных растений к разным способам опыления, распространения семян и плодов.

Водоросли, риниофиты, мхи, папоротникообразные, семенные папоротники (птеридоспермы), голосеменные, покрытосеменные (цветковые), бесполое поколение (спорофит), половое поколение (гаметофит).

Вопросы и задания

1. Объясните, почему ведущую роль в эволюции органического мира играли растения, а не животные. Ответ проиллюстрируйте примерами.
2. Какие ароморфозы и идиоадаптации обеспечили распространение водорослей на Земле? Приведите примеры ароморфозов и идиоадаптаций у водорослей.
3. Какие предпосылки в эволюционном развитии Земли обеспечили выход растений на сушу? Как назывались первые наземные растения? Какое строение они имели?
4. Какие ароморфозы обеспечили папоротникообразным освоение суши?
5. Почему учёные считают мхи тупиковой ветвью эволюции?
6. В чём состоит преимущество семенного размножения растений по сравнению со споровым? Приведите примеры споровых и семенных растений.
7. Какие ароморфозы и идиоадаптации обеспечили семенным растениям господствующее положение в растительном покрове Земли?

§ 25. Основные этапы эволюции животного мира

Рассмотрите рис. 102—108, 110. Чем отличаются друг от друга животные, изображённые на рисунках? Представителями каких систематических групп они являются?

Эволюция животного мира, как уже отмечалось выше, была неразрывно связана с эволюцией растительного мира, так как животные питаются гетеротрофно и поэтому нуждаются в органических веществах, создаваемых растениями. Это обусловило основное направление их развития по пути образования структур, обеспечивающих активный поиск, захват и переваривание пищи: нервной системы, органов чувств, пищеварения и передвижения. Общий ход эволюции животного мира представлен филогенетическим древом (рис. 101).

Первые животные — простейшие. Специализация и полимеризация органелл. Предками всех животных учёные считают древних *простейших* — жгутиконосцев. В пользу этого говорит их сходство с предковыми формами растений — одноклеточными водорослями.

Несмотря на одноклеточность, простейшие — довольно сложно организованные организмы, в клетке которых находятся органеллы, функционально аналогичные органам многоклеточных животных (рис. 102). Так, у инфузории-туфельки есть клеточный рот и глотка, на конце которой образуются пищеварительные вакуоли — аналоги пищеварительной системы многоклеточных. Непереваренные остатки пищи у неё удаляются через порошицу — прототип анального отверстия пищеварительного канала. Сократительные вакуоли, выводящие из клетки избыток воды и вредные продукты обмена веществ, аналогичны почкам. Следствием того, что одна клетка выполняет все функции целого организма, стала специализация органелл одноклеточных животных. В этих условиях их дальнейшие прогрессивные эволюционные изменения

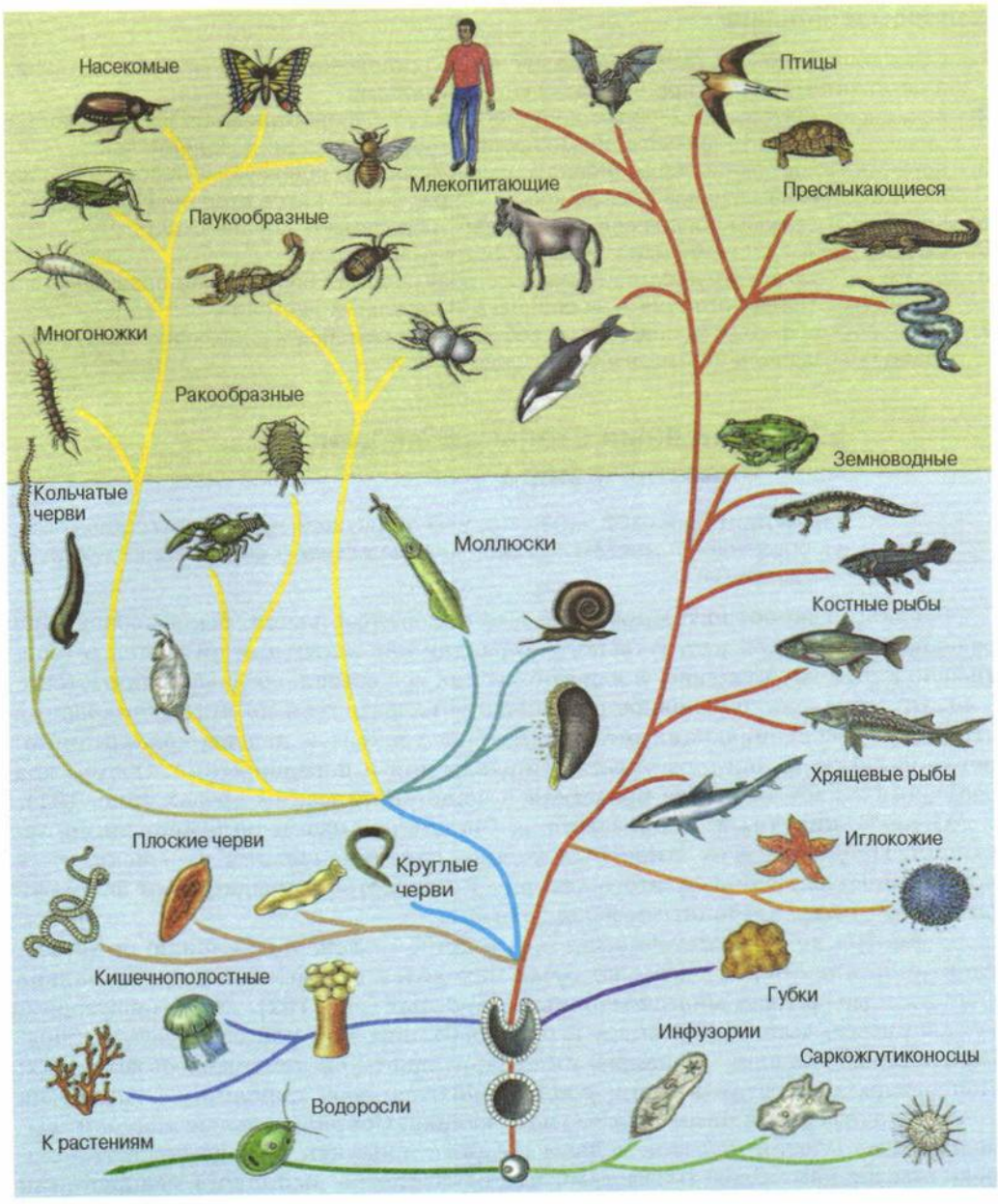


Рис. 101. Филогенетическое древо животного мира

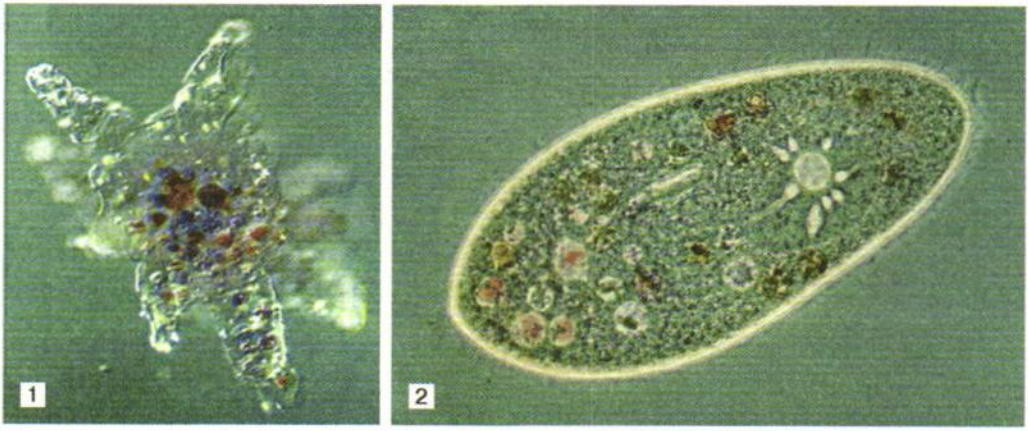


Рис. 102. Одноклеточные животные — простейшие: *1* — амёба обыкновенная; *2* — инфузория-туфелька

пошли по пути полимеризации (увеличения числа) органелл в клетке. Появились многожгутиковые и многоядерные формы простейших.

Специализация клеток. Первые многоклеточные животные. Специализация клеток по функциям у первых многоклеточных животных была минимальной. По-видимому, эти организмы по своему строению и образу жизни напоминали современного представителя *пластинчатых* — трихоплакса, обитающего в морях. По внешнему виду он похож на тонкую пластинку, у которой нет чёткой формы (рис. 103).

Клетки, из которых состоит трихоплакс, похожи на клетки одноклеточных животных — простейших. Поверхностные клетки являются жгутиконосцами, внутренние похожи на амёб. Все процессы жизнедеятельности у трихоплакса осуществляются с помощью этих клеток.

Следующий уровень эволюционных преобразований представлен многоклеточными двухслойными и трёхслойными животными.

Двухслойные животные — кишечнополостные. Современные двухслойные животные — это в основном представители *кишечнополостных* — гидроидные, коралловые полипы и медузы. Тело их состоит из двух слоёв клеток: наружного (*эктодерма*) и внутреннего (*энтодерма*). Внешне большинство кишечнополостных похожи на мешок, на вершине которого находится ротовое отверстие, веду-

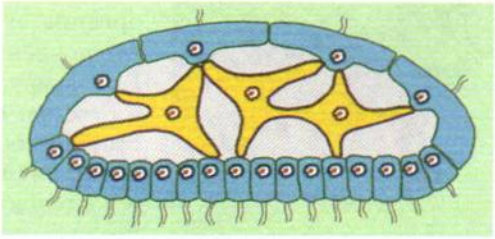


Рис. 103. Пластинчатое животное — трихоплакс

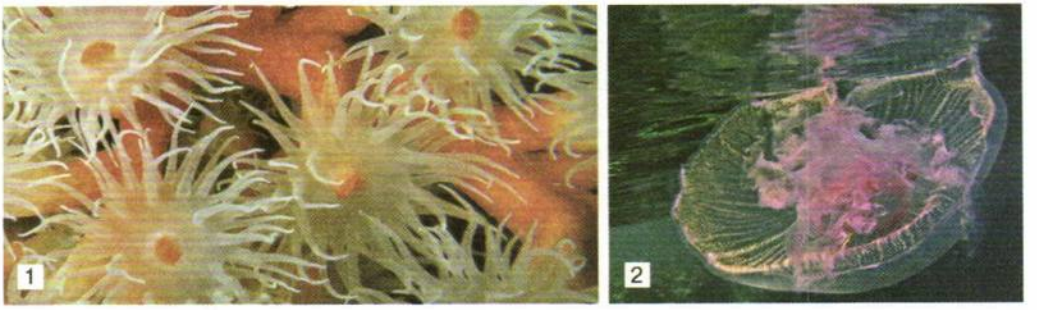


Рис. 104. Кишечнополостные: *1* — коралловые полипы; *2* — сцифоидная медуза

щее в гастральную полость (рис. 104). Обособление гастральной полости привело к развитию у кишечнополостных вокруг ротового отверстия ловчих щупалец, снабжённых стрекательными клетками.

Способность ловчих щупалец к движению была определённым стимулом к развитию у этих животных сетчатой нервной системы и органов чувств. Однако некоторые черты организации кишечнополостных сдерживали дальнейшее их эволюционное усложнение. Так, лучевая симметрия тела и отсутствие мускулатуры (имеются лишь мышечные волоконца в клетках) ограничивали перемещение в воде, поэтому среди этих животных много видов, ведущих малоподвижный или прикреплённый образ жизни.

Первые трёхслойные животные — плоские черви. Активно передвигаться и выйти из воды на сушу в процессе эволюции смогли только те многоклеточные животные, которые в результате ароморфозов приобрели промежуточный зародышевый слой (*мезодерму*) и *двустороннюю (билатеральную) симметрию* тела. Следствием этого стала дифференциация переднего и заднего конца тела, брюшной и спинной стороны. Наиболее ярко такие признаки просматриваются у современных свободноживущих *плоских червей* — планарий (рис. 105).



Рис. 105. Плоский червь планария

Подвижность и хищный образ жизни этих червей привели к развитию на переднем конце их тела органов чувств: глазков и осязательных щупалец, что повлекло за собой усложнение нервной системы. Впервые у них появляются крупные нервные узлы и стволы. Разделение тела на спинную и брюшную сторону также сыграло свою эволюционную роль. Спинная сторона тела этих червей, имеющая маскирующую или предостерегающую окраску, стала выполнять защитную функцию, а брюшная — функцию питания: на ней открывается ротовое отверстие пищеварительной системы.

Прогрессивные черты организации плоских червей позволили им не только освоить водную среду, но и проникнуть на сушу. Многие виды стали обитать во влажной почве и даже перешли к паразитическому образу жизни внутри тел других животных. От плоских червей произошли круглые и кольчатые черви, а от кольчатых — членистоногие, у которых развились настоящие рычажные конечности и ещё целый ряд прогрессивных признаков, обеспечивших освоение членистоногими наземно-воздушной среды.

Первый выход и завоевание животными суши. Членистоногие. Главной предпосылкой завоевания *членистоногими* суши явилось развитие у них *конечностей* и *хитинового покрова*, выполняющего роль наружного скелета и защищающего тело в условиях суши от потери воды. Такие группы членистоногих, как ракообразные, остались жить преимущественно в воде, другие — многоножки, паукообразные и насекомые — освоили наземно-воздушную и почвенную среды (рис. 106). Наибольшего эволюционного расцвета среди членистоногих достигли насекомые. Этому способствовал ряд ароморфозов у их предков: членение конечностей, развитие сложного ротового аппарата, появление крыльев и трахей, становление социальных форм поведения.

Вместе с тем некоторые черты организации членистоногих ограничили возможности их дальнейшей эволюции. Так, хитиновый покров препятствовал значительному увеличению размеров тела из-за своей жёсткости и большого веса. Этих недостатков не было у другой группы животных — хордовых, достигших на Земле не меньшего, чем членистоногие, эволюционного расцвета.

Первые хордовые животные. Жизнь в воде. Рыбы. Самый крупный ароморфоз *хордовых* — появление *внутреннего скелета*. Он служит опорой для тела и защитой для некоторых внутренних органов, например головного мозга.

Предками хордовых животных были бесчелюстные рыбы. От них произошли первые челюстноротые рыбы, у которых из первой пары жаберных дуг образовались подвижные челюстные кости, а на теле из кожных складок развились



Рис. 106. Членистоногие: *1* — речной рак; *2* — паук-крестовик; *3* — многоножка кивсяк; *4* — майский жук

плавники. Эти ароморфозы позволили *рыбам* активно захватывать пищу и значительно увеличили их скорость и маневренность передвижения в воде, что способствовало развитию головного мозга.

Дальнейшая эволюция рыб шла по пути совершенствования скелета и плавников. У одной группы рыб (хрящевые рыбы) развился хрящевой скелет, у другой (костные рыбы) — костный (рис. 107, *1*, *2*).

Первые наземные позвоночные животные произошли от кистепёрых рыб (см. рис. 49, *2*). Они, хотя и были типичными водными обитателями, могли дышать атмосферным воздухом с помощью примитивных лёгких, образованных выпячиванием стенки кишечника. Из их плавников, представлявших собой лопасти, состоявшие из отдельных костей с прикреплёнными к ним мышцами, впоследствии образовались мускулистые конечности.

Второй выход животных на сушу. Земноводные. Развитие *лёгких* и парных конечностей наземного типа — два крупных ароморфоза, обеспечивших животным в процессе эволюции второй выход на сушу. От первых наземных позвоночных — ихтиостег (см. рис. 44, *1*) — произошли стегоцефалы, а от них остальные *земноводные*, вставшие на путь идиоадаптации.

Земноводные по сравнению с рыбами обладают целым рядом эволюционно продвинутых черт. Так, у них есть лёгкие, трёхкамерное сердце, два круга кровообращения. Пятипалые конечности земноводных оказались наиболее приспособленными для активного передвижения по суше. Соединение отделов в конечностях стало подвижным, развились суставы, которые затем без осо-

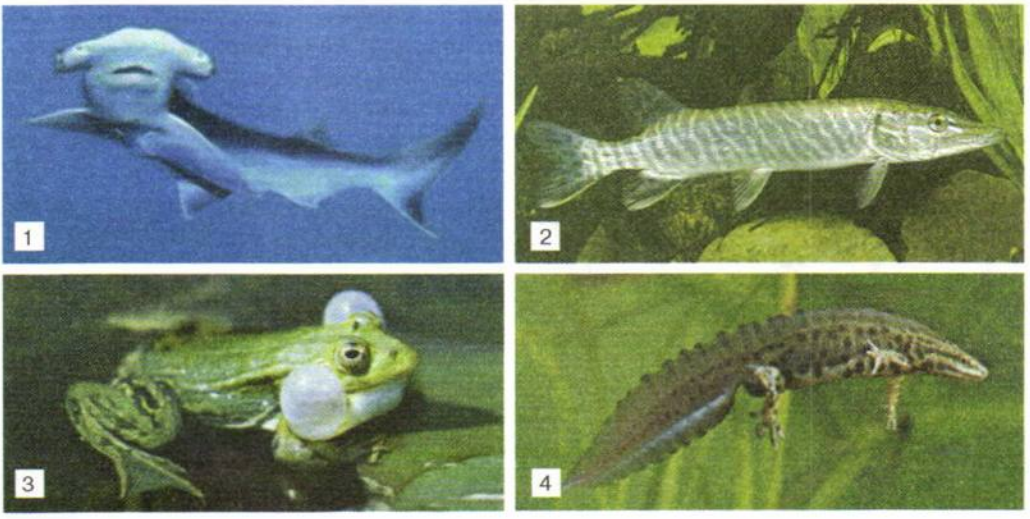


Рис. 107. Рыбы: *1* — акула-молот (хрящевые); *2* — щука (костные). Земноводные: *3* — лягушка прудовая; *4* — тритон обыкновенный

бых принципиальных морфологических изменений наследовались другими наземными позвоночными животными.

Земноводные внесли заметный вклад в эволюцию животного мира, но так как они размножались в воде, им не удалось широко освоить наземно-воздушную среду (рис. 107, *3*, *4*).

Завоевание позвоночными животными суши. Пресмыкающиеся. Птицы. Млекопитающие. Первыми позвоночными животными, завоевавшими сушу, стали *пресмыкающиеся* (рис. 108). Главный ароморфоз пресмыкающихся — появление *амниотического яйца* — яйцеклетки, окружённой зародышевыми оболочками (рис. 109). Таких оболочек в яйце три. Внутренняя оболочка (амнион) заполнена жидкостью, необходимой для развития зародыша. Эта жидкость стала средой, заменившей воду, в которую рыбы и земноводные вымётывали икру. Вторая оболочка (желточная) содержит желток, обеспечивающий питание зародыша. Третья оболочка (аллантоис) представляет собой зародышевый мочевой пузырь, в который выделяются конечные продукты обмена веществ зародыша. Все три оболочки снаружи покрыты тонкой плёнкой (хорионом), которая выстилает изнутри скорлупу и обеспечивает снабжение зародыша кислородом. Оплодотворение яйца происходит внутри организма самки, что

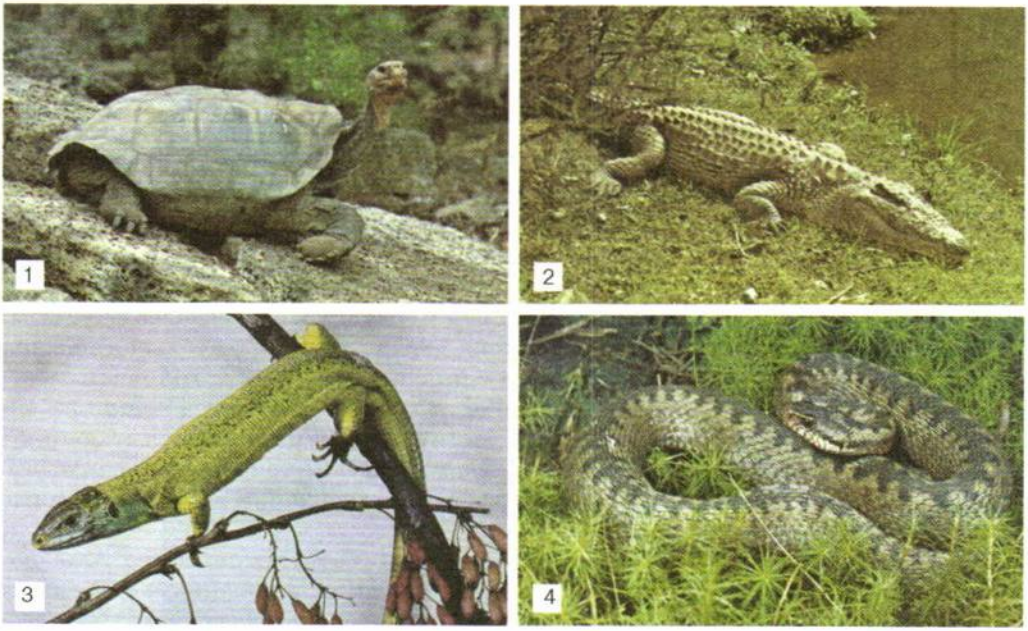


Рис. 108. Пресмыкающиеся: *1* — галапагосская черепаха; *2* — нильский крокодил; *3* — прыткая ящерица; *4* — гадюка обыкновенная

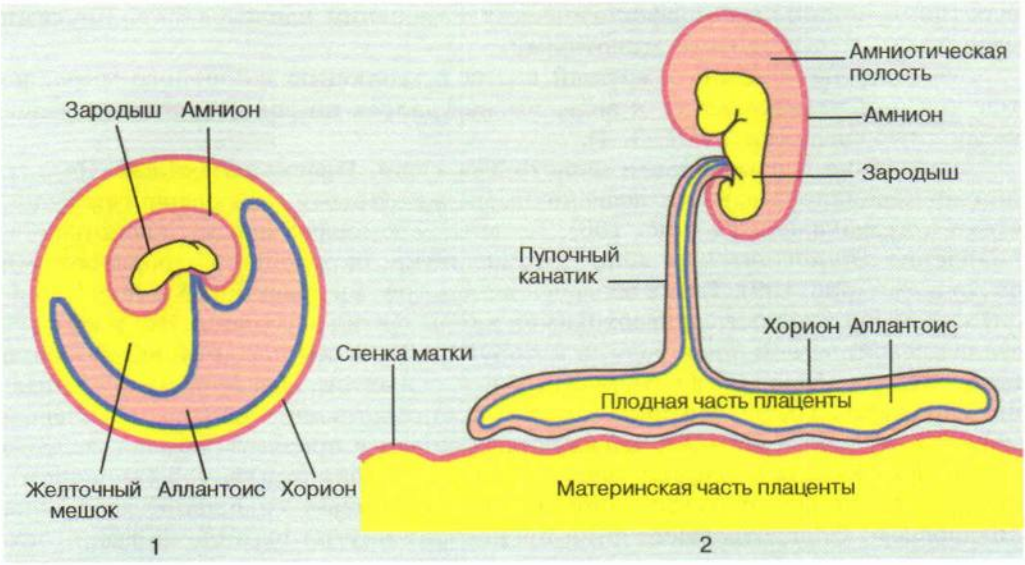


Рис. 109. Строение амниотического яйца: *1* — схема расположения четырёх зародышевых оболочек у пресмыкающихся и птиц; *2* — схема участия зародышевых оболочек в образовании пуповины и плаценты у млекопитающих

повышает надёжность размножения, но в то же время ведёт к снижению плодовитости амниотических животных — пресмыкающихся, птиц и млекопитающих — по сравнению с земноводными и рыбами.

Вторым ароморфозом пресмыкающихся стало развитие у них роговых чешуй, защищающих тело от обезвоживания. Роговые чешуи сделали кожные покровы непроницаемыми не только для воды, но и для атмосферного воздуха. Кожное дыхание, столь характерное для земноводных, стало невозможным. У пресмыкающихся всё более развиваются лёгкие — их дыхательная поверхность увеличивается. Серьёзные изменения претерпевает и головной мозг. В нём появляются зачаточные лобные доли полушарий, отвечающие за поведение. Более сложного развития они достигают у птиц и млекопитающих.

В результате ароморфозов *птицы* и *млекопитающие* приобрели ряд прогрессивных черт, обеспечивших им господствующее положение на суше. Главные из них — *теплокровность* и *сложное поведение*.

Теплокровность, т. е. способность поддерживать температуру тела постоянной, осуществляется посредством активизации в организме обменных процессов. Этому способствует четырёхкамерное сердце, обеспечивавшее разделение артериальной и венозной крови, более совершенные лёгкие, перьевой и волосяной покров. Теплокровность расширила рамки суточной и годовой

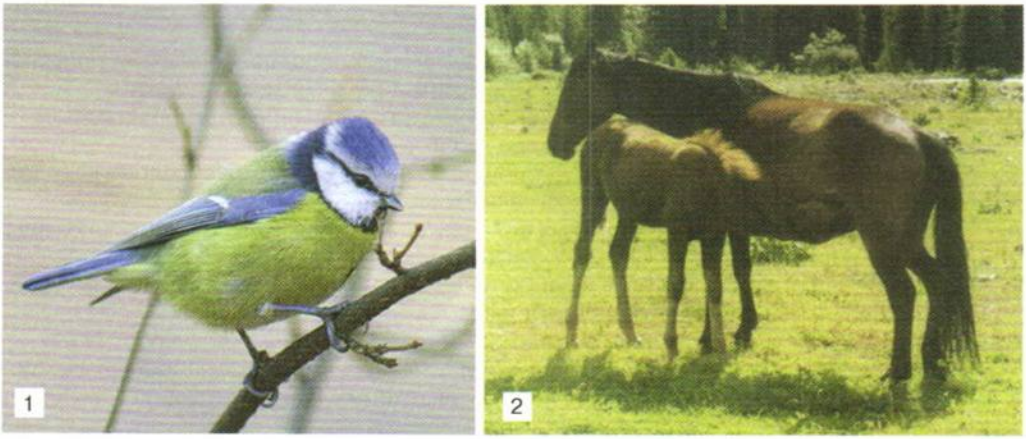


Рис. 110. Птицы и млекопитающие: *1* — синица лазоревка; *2* — лошадь домашняя

активности птиц и млекопитающих, тем самым создав условия для их широкого распространения на Земле (рис. 110).

Для птиц и млекопитающих вследствие высокого уровня развития головного мозга, особенно его больших полушарий, стало характерно более сложное, по сравнению с пресмыкающимися, поведение. Это проявилось в сильно выраженной заботе о потомстве, способности к обучению, т. е. к выработке условных рефлексов, и привело к развитию различных форм группового взаимодействия (социализации), к появлению среди млекопитающих приматов и к возникновению человека.

Итак, основными чертами эволюции животного мира являются:

1) прогрессивное развитие многоклеточности, обеспечившей специализацию тканей, появление отдельных органов и систем органов;

2) возникновение твёрдого наружного или внутреннего скелета, служащего для опоры тела и защиты внутренних органов;

3) развитие нервной системы и усложнение поведения, что способствовало быстрому приспособлению к изменениям окружающей среды;

4) появление различных форм группового взаимодействия (социализации), отделяющего биологическую форму эволюции от социальной.

Простейшие; пластинчатые; кишечнополостные; плоские черви; членистоногие; хордовые: рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие; эктодерма; энтодерма; мезодерма; двусторонняя (билатеральная) симметрия; конечности; хитиновый покров; внутренний скелет; лёгкие; амниотическое яйцо; теплокровность; сложное поведение.

Вопросы и задания

1. Каким образом одноклеточные животные достигли в процессе эволюции прогрессивной специализации и адаптации? Приведите примеры таких животных.
2. Объясните, почему в ходе исторического развития органического мира не все одноклеточные животные эволюционировали в многоклеточных.
3. Перечислите ароморфозы, которые предшествовали выходу беспозвоночных животных на сушу. Приведите примеры таких животных.
4. Какие черты организации насекомых создали предпосылки для их эволюционного расцвета? Приведите примеры таких животных.
5. Какими преимуществами в организации обладают позвоночные животные по сравнению с беспозвоночными? Какое это имело эволюционное значение?
6. Какие ароморфозы обеспечили выход позвоночных животных на сушу?
7. Объясните, почему среди современных позвоночных животных наибольшего эволюционного расцвета достигли костные рыбы, птицы и млекопитающие.

§ 26. История Земли и методы её изучения



Рассмотрите рис. 113. Какие временны́е промежутки выделяют в истории Земли? Как учёные устанавливают их продолжительность?

Картину развития жизни на Земле от момента появления первых организмов до наших дней воссоздаёт палеонтология. Используя методы этой науки, учёные определяют возраст геологических пластов Земли и найденных в них ископаемых органических остатков.

Ископаемые органические остатки. Любые ископаемые органические остатки называют *окаменелостями* (рис. 111). Они представляют собой сохранившиеся в земной коре остатки растений и животных, а также следы жизнедеятельности организмов, именуемые следами жизни.

Наилучшим образом сохраняются отдельные твёрдые части древних организмов: раковины, панцири, зубы и кости. В процессе окаменения обычно происходит их минерализация, т. е. пропитывание минеральными растворами, содержащими кремнезём, известняк или другие вещества. Так, заполненная осадком раковина ископаемого моллюска аммонита со временем разрушается, но строение раковины в деталях воспроизводится в виде сохранившегося слепка. Подобным образом образуются и отпечатки отмерших листьев и коры растений. К особым формам сохранности ископаемых остатков относят углефицированные остатки растений — стволы, листья, семена, образовавшиеся при отсутствии кислорода на дне болот в условиях жаркого климата.

В природе сохраняются не только остатки тел или отдельных частей древних организмов, но и следы их жизнедеятельности. Так, ископаемые остатки органических веществ, ранее принадлежавшие вымершим организмам, встречаются в земной коре в виде аминокислот, а также органических пигментов — хлорофиллов, гемоглобинов и др.



Рис. 111. Окаменелости: *1* — отпечаток листа папоротника; *2* — слепок раковины ископаемого моллюска аммонита; *3* — насекомое в янтаре

В слоях горных пород окаменелости распределены неравномерно: иногда они почти полностью слагают породу, а нередко их приходится тщательно искать (рис. 112). В любом случае для воссоздания картины развития жизни на Земле необходимо определить возраст горной породы и найденных в ней окаменелостей. Этим занимается наука геохронология.

Геохронология и её методы. *Геохронология (геологическое летоисчисление)* — учение о временно́й последовательности формирования горных пород земной коры. Различают относительную и абсолютную геохронологию.

Относительная геохронология исходит из представления о том, что более поверхностный пласт земной коры всегда моложе лежащего под ним. На основании изучения последовательности пластов в геологических разрезах разных территорий составляется схема их взаимного расположения. В относительной геохронологии используют в основном метод руководящих ископаемых и метод анализа комплекса ископаемых. Применяя первый метод, учёные ищут в горных породах окаменелости организмов, принадлежащих вымершим видам или родам, свойственные данному слою и за его

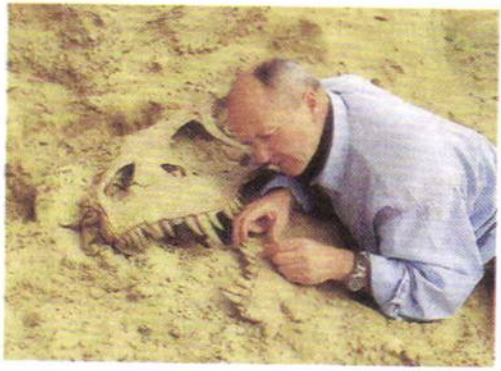


Рис. 112. Учёный-палеонтолог за работой

пределами не встречающиеся. Второй метод более надёжный, чем первый, так как основывается на изучении совокупности всех окаменелостей, найденных в том или ином пласте земной коры. Однако с помощью методов относительной геохронологии нельзя выяснить возраст Земли в целом и продолжительность отдельных периодов геологической истории. На эти вопросы учёные получают ответы, используя методы абсолютной геохронологии.

Абсолютная геохронология основывается на естественной радиоактивности некоторых химических элементов. В 1902 г. французский учёный Пьер Кюри впервые предложил использовать открытое им явление естественной радиоактивности в качестве эталона времени. Зная период полураспада радиоактивного изотопа какого-либо элемента и количество конечных продуктов его распада, можно довольно точно определить возраст той или иной горной породы или окаменелости. Среди *методов радиометрического датирования* в зависимости от исходных и конечных продуктов распада различают калий-аргоновый, уран-свинцовый и радиоуглеродный.

Калий-аргоновый метод основан на превращении радиоактивного изотопа калия в аргон. Период полураспада изотопа ^{40}K составляет 11,6 млрд лет. Этот метод в настоящее время применяют для определения возраста горных пород, который исчисляется миллиардами лет.

Уран-свинцовый метод основан на естественном превращении радиоактивного изотопа урана в гелий и свинец. Период полураспада изотопа ^{238}U равен 4,498 млрд лет. Этот метод используют для определения возраста горных пород, исчисляемого в сотни миллионов лет.

Для определения геологического возраста горных пород и окаменелостей до 60 тыс. лет применяют *радиоуглеродный метод*, в основе которого лежит распад радиоактивного изотопа углерода ^{14}C, усваиваемого организмами. В их телах вследствие постоянного круговорота элементов концентрация этого изотопа постоянна. После смерти организма радиоактивный изотоп углерода начинает распадаться и превращается в азот. Определив содержание изотопа ^{14}C в окаменелости, можно установить её возраст. Период полураспада изотопа ^{14}C составляет 5,5—6 тыс. лет, поэтому данный метод используют для определения возраста самых молодых ископаемых остатков.

Геохронологическая шкала. Методы геохронологии позволили определить последовательность появления на Земле тех или иных организмов и возраст различных слоёв земной коры, т. е. составить *геохронологическую шкалу*. Согласно полученным данным вся земная кора напластована, т. е. различные горные породы, слагающие её, лежат слоями друг на друге. Сравнение окаменелостей различных пластов позволило учёным выделить в истории Земли ряд этапов, представляющих собой различные по временной протяжённости интервалы, каждому из которых свойственна своя особая совокупность организмов.

Вся история Земли, согласно геохронологической шкале, подразделяется на эоны, эры, периоды и эпохи (рис. 113). Эти единицы выделяют в соответ-

Эра	Период, возраст (млн лет)	Растительный мир	Животный мир
КАЙНОЗОЙ	Четвертичный период (антропоген) 2	Время покрытосеменных	Время птиц и млекопитающих
	Третичный период (палеоген, неоген) 67		
МЕЗОЗОЙ	Мел 135		Время аммонитов и пресмыкающихся
	Юра 180	Время голосеменных	
	Триас 230		
ПАЛЕОЗОЙ	Пермь 270		Время трилобитов, рыб и земноводных
	Карбон 330	Время папоротникообразных и мхов	
	Девон 400		
	Силур 420		
	Ордовик 480		
	Кембрий 570		
ПРОТЕРОЗОЙ	2,5 млрд	Время водорослей	Время медуз и кораллов
АРХЕЙ	3,5—3,8 млрд	Время бактерий	
КАТАРХЕЙ	> 3,8 млрд	Жизни нет	

Рис. 113. Геохронологическая шкала

ствии с изменениями, происходившими на Земле и влиявшими на очертания морей и материков, горообразовательные процессы, состав атмосферы, характер климата и т. п. Самые протяжённые по времени — *эоны*. В истории Земли их было всего два: криптозой и фанерозой. *Криптозой* (от греч. *kryptos* — скрытый и *zoe* — жизнь) охватывает длительный, свыше 3 млрд лет, этап развития Земли и включает две *эры*: архей и протерозой. Время, предшествовавшее архею, называют катархеем. Криптозой характеризуется малым количеством ископаемых остатков, отсюда и его название. Другой эон — *фанерозой* (от греч. *phaneros* — явный и *zoe* — жизнь) — охватывает последние 570 млн лет и состоит из трёх эр: палеозоя, мезозоя и кайнозоя. Ископаемые остатки этого промежутка истории Земли сохранились хорошо и достаточно полно изучены.

Эры длились от миллиардов до сотен миллионов лет. За исключением архея, все эры истории Земли подразделяют на *периоды* — геохронологические единицы протяжённостью от десятков до нескольких миллионов лет. Периоды, в свою очередь, состоят из *эпох* — единиц геохронологической шкалы длительностью в тысячи лет.

Окаменелости; геохронология: относительная, абсолютная; методы радиометрического датирования: калий-аргоновый, уран-свинцовый, радиоуглеродный; геохронологическая шкала: эоны, эры, эпохи; криптозой; фанерозой.

Вопросы и задания

1. Какие ископаемые органические остатки сохраняются в земной коре?
2. Чем отличаются методы относительной и абсолютной геохронологии? Почему учёные для выяснения возраста горных пород и окаменелостей обычно используют не один метод, а несколько? Приведите соответствующие примеры.
3. На чём основаны методы радиометрической датировки ископаемых остатков?
4. Из каких единиц состоит геохронологическая шкала? Перечислите последовательно эоны, эры и периоды геохронологической шкалы.

Дополнительная информация

Для определения относительного и абсолютного возраста морских отложений учёные широко используют линии роста коралловых полипов. У этих беспозвоночных животных внешняя часть скелета покрыта тонким известковым слоем — эпитекой. При хорошей сохранности на эпитеке видны чёткие концентрические кольца — результат периодических изменений скорости отложения коралловыми полипами карбоната кальция ($CaCO_3$).

В 1963 г. американский палеонтолог Дж. Уэлс доказал, что кольцевидные линии на эпитеке кораллов представляют собой суточные и годовые образования. Позже с помощью экспериментов с радиоактивным изотопом ^{45}Ca

было доказано, что большинство современных рифообразующих кораллов днём усваивают карбонат кальция интенсивнее, чем ночью. Физиологически процесс кальцификации у кораллов, живущих в симбиозе с одноклеточными зелёными водорослями, связан с фотосинтезом, который зависит от освещённости, т. е. от суточного цикла. Исследуя современные виды кораллов, Уэлс насчитал около 360 линий в годовом поясе, т. е. каждая линия приблизительно соответствовала приросту за один день. У кораллов, живших примерно 370 млн лет назад, в годовом поясе насчитывалось от 385 до 410 линий. На основании этих исследований Уэлс сделал вывод, что земной год около 370 млн лет назад длился 399 дней, а количество месяцев в году было не 12, как сейчас, а 13. Продолжительность суток на Земле в то время составляла около 22 часов, причиной чему было более быстрое, чем сейчас, вращение планеты.

§ 27. Развитие жизни в архее и протерозое

Рассмотрите рис. 114, 116. Опишите условия развития жизни, которые были на Земле в архее и протерозое и которые способствовали развитию жизни. Какие организмы существовали в эти геологические эры?

Учёные считают, что возраст Земли составляет около 5 млрд лет. Первые 1,5 млрд лет после её образования организмов не существовало. Это был доорганизменный этап развития Земли — *катархей* (от греч. *kat* — ниже, *archaios* — древнейший). Около 4,5—4 млрд лет назад начала формироваться поверхность Земли, её атмосфера и гидросфера, происходили интенсивные вулканическая деятельность и горообразование (рис. 114).

Архей. Жизнь возникла на границе катархея и *архейской эры* (от греч. *archaios* — древнейший). Об этом свидетельствуют находки остатков микроорганизмов в ранних архейских породах возрастом 3,8—3,5 млрд лет. Сохранившиеся в них следы жизни незначительны, поэтому об организмах архея известно немного. В архейских породах велико содержание графита, что свидетельствует о существовании в то время на Земле органических веществ, а следовательно, и организмов.



Рис. 114. Катархей. Вулканическая деятельность и горообразование

Первые организмы на Земле — *архебактерии*, *цианобактерии* — были прокариотами и жили в бескислородной среде. Продуктами жизнедеятельности этих микроорганизмов являются древнейшие осадочные породы *строматолиты* — известковые об-

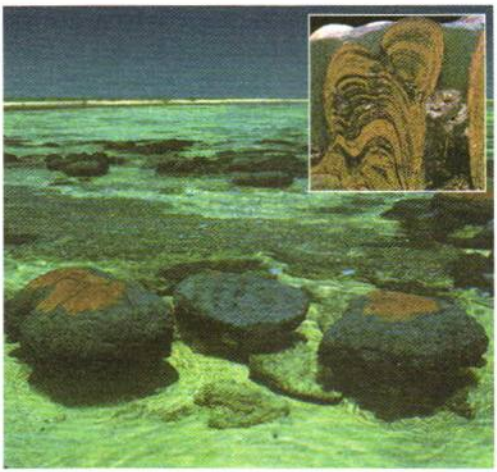


Рис. 115. Строматолиты (на врезке поперечный разрез)

разования в виде столбов, обнаруженные в Америке, Австралии, Африке, на Урале и в Сибири (рис. 115).

Цианобактерии появились несколько позже, чем архебактерии, — около 3 млрд лет назад. Они были фотосинтезирующими организмами. Как отмечалось выше, появление фотосинтеза стало крупным ароморфозом в эволюции жизни, приведшим к образованию кислородной атмосферы на планете. Развитие древних прокариотных организмов привело к появлению зелёных водорослей — эукариотных организмов.

На границе архейской и протерозойской эр произошли ещё два крупных ароморфоза: появились половой процесс и многоклеточность. Возникли первые многоклеточные нитчатые цианобактерии и зелёные водоросли. Интенсивный процесс фотосинтеза, создание автотрофами органических соединений и увеличение содержания кислорода в атмосфере создали условия для развития гетеротрофных организмов — животных. Так уже в архее выделились два основных ствола жизни — царство Растения и царство Животные.

Протерозой. *Протерозойская эра* (от греч. *proteros* — ранний и *zoe* — жизнь) — самый продолжительный этап в истории Земли, начавшийся около 2,5 млрд лет назад. Поверхность планеты в это время представляла собой голую пустыню, шёл интенсивный процесс горообразования; значительного расцвета достигли бактерии и водоросли. В результате жизнедеятельности железобактерий в протерозое образовались крупнейшие месторождения железа. Бактериальное происхождение имеют также осадочные породы, содержащие никель и марганец. До 90% мировых запасов серы образовалось в это время в результате жизнедеятельности серобактерий.

В протерозое принципиально изменился газовый состав атмосферы Земли. Благодаря жизнедеятельности цианобактерий содержание свободного кислорода в ней достигло 1% от современного (0,2%). Эта так называемая *точка Пастера*, когда концентрация кислорода создала предпосылки для появления аэробных организмов, изменения энергетики жизнеобеспечения и перехода от брожения к кислородному дыханию. Накопление в атмосфере свободного кислорода положило начало формированию на планете озонового экрана.

Господство прокариот в протерозое постепенно сменилось расцветом эукариот. На смену цианобактериям пришли зелёные и золотистые водоросли (колониальные и многоклеточные). Наряду со свободноплавающими появились

водоросли, прикреплённые к морскому дну. Многоклеточность оказалась в эволюционном плане более перспективной формой жизни: возникли красные и бурые водоросли, грибы.

Животный мир протерозойской эры составляли в основном примитивные животные — губки и кишечнополостные. Однако накопление органического вещества и кислорода за счёт деятельности цианобактерий и водорослей в конце протерозоя способствовало появлению новых типов беспозвоночных животных — плоских и кольчатых червей, членистоногих, моллюсков и иглокожих, обитавших в воде (рис. 116).

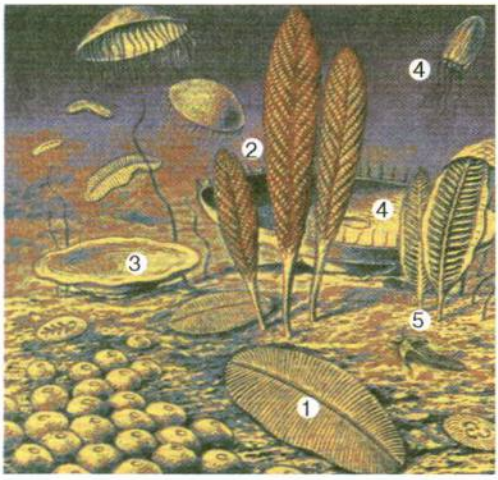


Рис. 116. Ландшафт морского дна позднего протерозоя: *1* — листовидные сегментированные организмы, вероятно предшественники плоских червей; *2* — примитивный сидячий полип; *3* — примитивная сидячая медуза; *4* — плавающие медузы; *5* — предок трилобитов

Суша конца протерозоя была безжизненной, но по берегам водоёмов в результате деятельности бактерий и одноклеточных водорослей началось почвообразование. Резкое увеличение содержания кислорода в атмосфере усилило окислительные процессы на поверхности Земли. Жизнь стала геологическим фактором — организмы начали менять состав земной коры.

Катархей, архей, архебактерии, цианобактерии, строматолиты, протерозой, точка Пастера.

Вопросы и задания

1. Какие крупные ароморфозы произошли в архее и протерозое? Каково их значение?
2. Какое влияние оказала деятельность организмов архея и протерозоя на изменение геологических оболочек Земли? Какое это имело эволюционное значение?
3. Что предшествовало появлению основных типов беспозвоночных животных в конце протерозоя? Какими организмами они были представлены?
4. Перечертите в тетрадь и по мере изучения параграфов заполняйте таблицу. Внесите в неё сведения об архейской и протерозойской эрах.

Развитие жизни на Земле

Эра	Возраст	Период	Климат, геологические процессы	Растительный мир	Животный мир

§28. Развитие жизни в палеозое

Рассмотрите рис. 117—123. Опишите условия, которые были на Земле в палеозое. Какие организмы существовали в эту геологическую эру?

Палеозойская эра (от греч. *palaios* — древний и *zoe* — жизнь) началась 570 млн лет назад. В эту эру на Земле шли интенсивные процессы горообразования. Мощные слои осадочных пород в результате сжатия и поднятия морского дна превратились в горы, поэтому многие остатки организмов архея и протерозоя оказались уничтоженными.

В палеозое выделяют шесть периодов, составляющих соответственно его первую (*кембрий, ордовик, силур*) и вторую (*девон, карбон, пермь*) половины.

Кембрий. В начале кембрийского периода произошло обширное наступление моря, сменившееся в середине периода его отступлением, достигшим максимума в позднем кембрии. В северном полушарии преобладали моря, в южном существовал единый гигантский сверхматерик *Пангея* (от греч. *pan* — всё и *ge* — земля), который окружал со всех сторон океан *Тетис* (см. рис. 47). Климат кембрия был умеренным, материки невысокими.

Растительный мир этого периода был представлен различными водорослями: среди них преобладали зелёные и бурые, прикреплённые к морскому дну; в толще воды плавали диатомовые, золотистые, эвгленовые водоросли.

В начале кембрия произошли существенные изменения химического состава океана. С поверхности суши атмосферные осадки смывали огромное количество минеральных солей, вследствие чего резко возросла их концентрация в морской воде. Поступающие соли, в первую очередь кальциевые и магниевые, активно усваивались морскими животными, становясь основой для формирования их скелета. Поэтому для кембрия характерно появление разных групп организмов с минерализованным скелетом.

Именно скелетные беспозвоночные — отличительная особенность кембрийской фауны (рис. 117). Наиболее широко в ней распространились древнейшие членистоногие — *трилобиты*, внешне сходные с современными ракообразными — мокрицами. Некоторые трилобиты были размером с горошину, другие достигали более полуметра в длину. Их остатки находят в кембрийских отложениях в различных районах земного шара.

Кроме них типичными представителями кембрийской фауны были *археоциаты* — многоклеточные животные, которые полностью исчезли к концу периода. Они имели прочный известковый скелет и прикреплялись ко дну, образуя скопления, сходные с колониями кораллов. Помимо трилобитов и археоциатов, в кембрийских морях обитали губки, медузы, кораллы, моллюски, сидячие иглокожие (морские лилии) и морские ежи.

К концу кембрия уже существовали почти все типы беспозвоночных животных. Наряду с ними учёные находят остатки животных, систематическое положение которых наукой до сих пор точно не установлено.

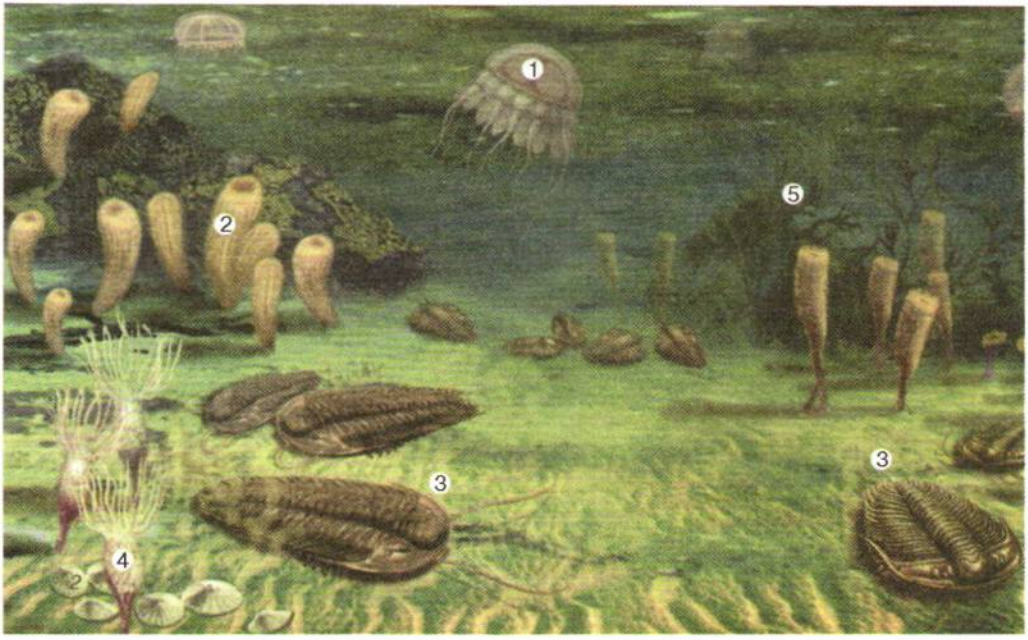


Рис. 117. Дно кембрийского моря: *1* — медузы; *2* — губки; *3* — трилобиты; *4* — археоциаты; *5* — водоросли

Ордовик. В начале ордовика произошло значительное погружение суши — бóльшая её часть оказалась под водой. Климат этого периода был умеренным, влажным и характеризовался постепенным повышением температуры.

В морях преобладали бурые и красные водоросли. В фауне ордовика господствующее положение по-прежнему занимали кишечнополостные, трилобиты и иглокожие. Последние были представлены морскими лилиями, морскими ежами, морскими звёздами и др. (рис. 118). В ордовике появились первые головоногие моллюски, а также широко распространились полухордовые — *граптолиты*, занимающие в систематике промежуточное положение между беспозвоночными и позвоночными животными.

Силур. В самом конце ордовика произошло повсеместное отступление моря, образовались горные системы — Скандинавская и Саяны. Вместо тёплых мелководных морей на Земле появились значительные площади суши, вследствие чего климат стал более сухим.

В силуре произошло очень важное событие — выход растений на сушу. На берегах водоёмов появились первые наземные споровые растения — *риниофиты* (см. рис. 45, *1*). Выход растений на сушу — один из величайших этапов в



Рис. 118. Представители морской фауны ордовика: *1* — морские лилии; *2* — одиночные коралловые полипы; *3* — головоногий моллюск; *4* — трилобиты

развитии жизни на Земле. Деятельность наземных бактерий привела к образованию почвы, снабжавшей риниофиты питательными веществами. Благодаря фотосинтезу содержание кислорода в атмосфере планеты увеличилось до 2 % и завершилось формирование озонового экрана.

В силурийских морях доживали свой век граптолиты, постепенно вымирали трилобиты. Исключительного расцвета достигли головоногие моллюски и кораллы, появились своеобразные членистоногие — гигантские *ракоскорпионы* (рис. 119, *1*). Некоторые из них достигали двух метров в длину, имели массивные челюсти и питались мелкими животными, обитавшими на дне.

В силуре появились первые представители позвоночных животных — *бесчелюстные рыбы* (рис. 119, *2*). Эти примитивные хордовые были, как правило, совсем мелкими, а всё туловище вместе с головой покрывал панцирь из костных пластин. Сзади из-под панциря торчал мускулистый хвост, который помогал животным плавать. Однако тяжёлая броня на голове не позволяла им свободно маневрировать в толще воды и заставляла держаться у самого дна. Питались бесчелюстные рыбы органическими остатками со дна моря.



Рис. 119. Представители фауны силура: *1* — ракоскорпион; *2* — бесчелюстная рыба

Девон. Этот период палеозоя характеризуется значительными изменениями на Земле. В результате поднятия суши климат на планете стал резко континентальным, появились значительные по размерам пустынные и полупустынные области, резко сократились площади морей. Концентрация кислорода в атмосфере девона достигла современной, т. е. 21 %.

В этот период возникли и освоили сушу основные группы споровых растений — плауновидные, хвощевидные и папоротниковидные (рис. 120). Значительно изменился в девоне и животный мир. Вымерли бóльшая часть примитивных беспозвоночных и почти все бесчелюстные. В морях господствующее положение заняли *челюстные рыбы*, поэтому девон называют периодом рыб. В основном это были хрящевые рыбы, но уже появились и рыбы с костным скелетом. Среди них выделилась группа *кистепёрых рыб*, от которых берут начало предки земноводных — *ихтиостеги* (см. рис. 44, *1*). В конце девона от ихтиостег произошли первые настоящие земноводные — *стегоцефалы*.

Карбон (каменноугольный период). Этот период характеризуется установлением тёплого влажного климата. Наземная растительность стала разнообразнее, возникли первые леса, в которых росли гигантские древовидные плауны — *лепидодендроны*, *сигиллярии*, достигавшие в высоту 30—40 м, и *каламиты* — родственники современных хвощей (рис. 121). Появилось много видов папоротников, в том числе семенные — *птеридоспермы*, первые голосеменные растения — *кордаиты* (рис. 122). На месте этих лесов из остатков отмерших растений впоследствии образовались каменноугольные бассейны (Кузнецкий, Донецкий, Рурский), что и дало название этому периоду.

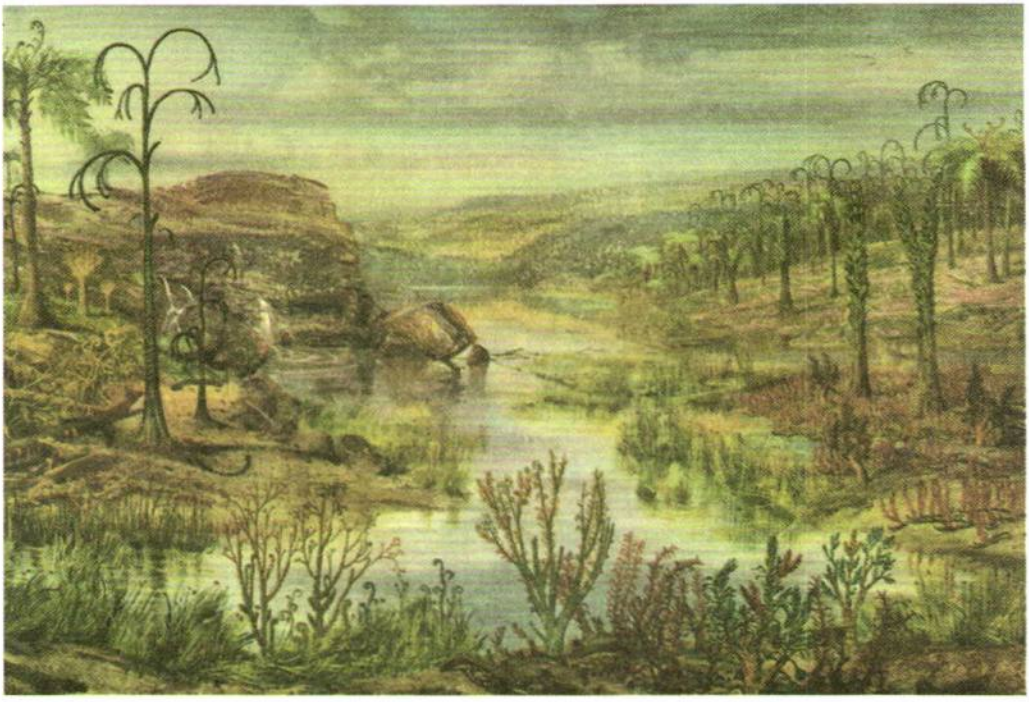


Рис. 120. Пейзаж девонского периода

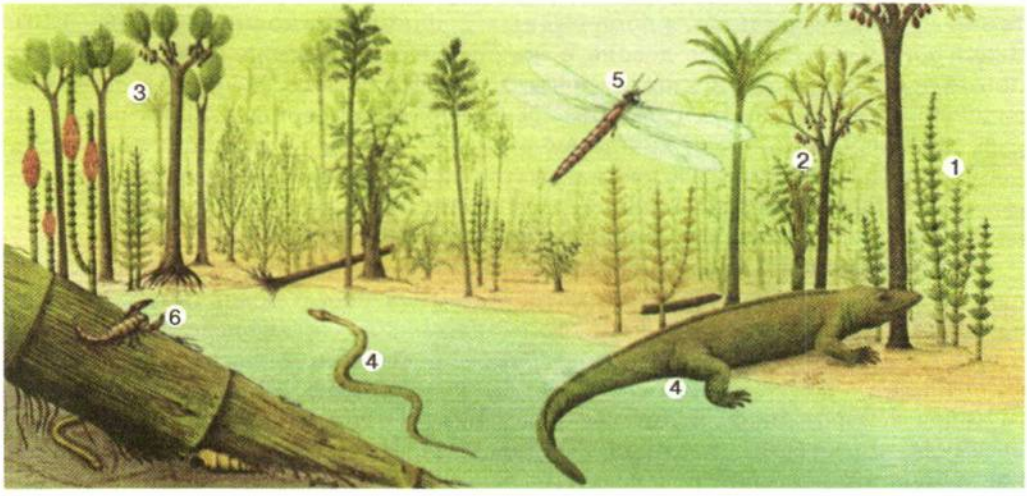


Рис. 121. Каменноугольный период: *1* — каламит; *2* — лепидодендрон; *3* — сигиллярия; *4* — земноводные; *5* — гигантская стрекоза (меганевра); *6* — скорпион

Существенно изменился в карбоне и животный мир. В морях распространились раковинные простейшие (фораминиферы), моллюски и рыбы. Богаче стала наземная фауна, среди беспозвоночных преобладали членистоногие — скорпионы, пауки и клещи. В лесах появились первые летающие насекомые, достигавшие огромных размеров. Так, гигантская стрекоза меганевра имела размах крыльев около 75 см.

Своего расцвета в карбоне достигли стегоцефалы. Длина тела этих земноводных колебалась от нескольких сантиметров до 4 метров. Так как их размножение было связано с водой, обитали они в прибрежной части суши. От стегоцефалов произошли современные земноводные. В конце карбона появились первые пресмыкающиеся — *котилозавры* — котелкоголовые ящеры, от которых впоследствии произошли остальные рептилии.

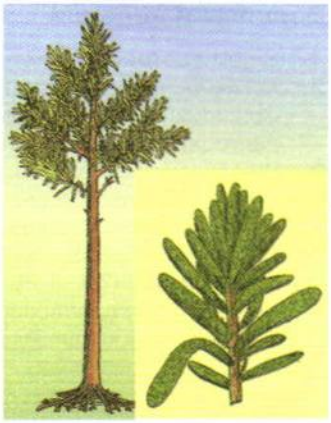


Рис. 122. Кордаит — первое голосеменное растение

Пермь. В пермском периоде климат повсеместно становится сухим и более холодным. Отступают моря и формируются внутренние водоёмы (рис. 123). Крупные споровые растения постепенно вымирают, исчезают леса из древовидных плаунов, хвощей и папоротников. Им на смену приходят голосеменные растения, в том числе хвойные, особенно распространившиеся в Северном полушарии.



Рис. 123. Пейзаж пермского периода. Стегоцефалы

Вследствие поднятия морского дна в пермском периоде вымерло большинство видов коралловых полипов, из которых образовались рифы и острова. Произошли изменения среди беспозвоночных животных: исчезли трилобиты, уменьшились численность и видовой состав моллюсков и некоторых рыб. На суше стегоцефалов почти полностью сменили пресмыкающиеся, которые в последующую эру широко распространились по Земле.

Палеозой, Пангея, Тетис, кембрий, трилобиты, археоциаты, ордовик, граптолиты, силур, риниофиты, ракоскорпионы, бесчелюстные рыбы, девон, челюстные панцирные рыбы, кистепёрые рыбы, ихтиостеги, стегоцефалы, карбон (каменноугольный период), лепидодендроны, сигиллярии, каламиты, птеридоспермы, кордаиты, котилозавры, пермь.

Вопросы и задания

1. В чём состоит своеобразие кембрийской морской фауны?
2. Какие основные предпосылки для выхода растений на сушу имелись в силуре? Сравните риниофиты с зелёными водорослями. Какие приспособления были характерны для риниофитов в связи с переходом к жизни на суше?
3. В чём заключается эволюционное значение древних кистепёрых рыб?
4. Чем объяснить процветание папоротникообразных в карбоне и их постепенное вымирание к концу палеозойской эры? Приведите примеры таких растений.
5. Какие ароморфозы позволили голосеменным растениям выдержать конкуренцию со споровыми? К чему это привело впоследствии?
6. Почему к концу палеозоя пресмыкающиеся стали властелинами суши?
7. Внесите в таблицу «Развитие жизни на Земле» сведения о палеозойской эре.

§29. Развитие жизни в мезозое и кайнозое



Рассмотрите рис. 124—129. Опишите условия, которые существовали на Земле для развития жизни в мезозое и кайнозое. К каким систематическим группам принадлежат организмы мезозоя и кайнозоя?

Мезозойская эра (от греч. *mesos* — средний и *zoe* — жизнь) началась около 230 млн лет назад и состояла из трёх периодов: *триаса*, *юры* и *мела*. Начало эры характеризуется распадом единого материка Пангеи на два: *Лавразию* и *Гондвану* (см. рис. 47). На территории современных Евразии и Северной Америки установился засушливый климат, что сильно повлияло на растительный и животный мир. Древняя флора каменноугольного периода почти вся погибла, уступив место семенным растениям.

Триас. Ведущее место в растительном мире в этот период занимали голосеменные растения: *хвойные*, *гинкговые* и *саговниковые*, а также некоторые виды древовидных папоротников. Гинкго — крупное дерево с широкими листьями и мощной кроной — сохранилось до наших дней и по праву считается живым ископаемым (см. рис. 49, *3*). Саговники — невысокие деревья с толстым стволом, верхушку которого украшает веер жёстких перистых листьев (см. рис. 98, *1*); они встречаются и в современной флоре Земли. Леса этого периода были негустые, свободно пропускали солнечные лучи, поэтому в них обильно произрастали и травянистые растения.

Существенно обновилась в триасе и фауна. В морях этого периода обитали шестилучевые кораллы и головоногие моллюски — *белемниты* и *аммониты*. В триасе появились первые млекопитающие — *триконодонты*. Это были мелкие яйцекладущие животные длиной около 60 см, всё тело которых было покрыто густой шерстью (рис. 124).

Юра. Климат, вначале влажный, сменяется к концу юры засушливым. Продолжается дальнейшее движение континентов, начавшееся в триасе.

Растительный мир был представлен главным образом голосеменными растениями и папоротниками. На суше, в воде и в воздухе господствующее положение постепенно занимают разнообразные пресмыкающиеся — недаром мезозойскую эру называют эрой рептилий. В юре появилось много наземных и водных пресмыкающихся, в том числе ящериц, черепах, крокодилов, а также крупных форм, получивших название *динозавры* (ужасные ящеры).

Палеонтологические находки позволили учёным предположить, что очагом возникновения динозавров был район пустыни Гоби в Центральной Азии. Эта огромная территория в течение всего юрского периода находилась в континентальных условиях, благоприятных для развития фауны, откуда шло её расселение по всему свету.



Рис. 124. Первое млекопитающее — триконодонт

Ещё в конце триаса возникли два основных эволюционных ствола динозавров: ящеротазовые и птицетазовые. Тогда это были небольшие по размерам животные. Например, *компсогнатус* достигал в длину 74 см и весил менее 3 кг (рис. 125). Это был один из самых мелких видов динозавров. Он обитал на заросших лесом островах, расположенных посреди мелководного моря, раскинувшегося на территории современной Европы.

В юре размеры тела большинства динозавров увеличились (рис. 126). Представители крупных видов динозавров заселили Африку, Евразию и Северную Америку. Среди них можно выделить *игуанодонов* (рис. 126, *1*), питавшихся папоротниками и хвощами.

Среди ящеротазовых динозавров особо выделялись хищные *тираннозавры*, достигавшие в длину около 12 м и весившие около 6 т (рис. 126, *4*). Это были самые величественные хищники, когда-либо существовавшие на Земле. Они охотились на других динозавров, а также питались падалью.



Рис. 125. Компсогнатус

Воздушную среду освоили летающие ящеры — *птерозавры* (рамфоринхи, птеродактили). Они существенно отличались от остальных пресмыкающихся и были первыми летающими позвоночными (рис. 126, *3*).

Некоторые представители пресмыкающихся заново приспособились к жизни в водной среде. Возникшие у них приспособления затронули не

только форму тела, но и коснулись физиологических процессов. Водные пресмыкающиеся изменили способ размножения, перейдя к живорождению. Среди водных форм известны рыбоящеры — *ихтиозавры* (рис. 126, *5*). Это были крупные хищники, хорошо приспособленные к жизни в воде.

В конце юрского периода появились первоптицы — *археоптерикс* (рис. 126, *2*) и *протоавис* (см. рис. 44, *3*), имевшие небольшое компактное тело, покрытое перьями, и обладавшие способностью к планирующему полёту.

Мел. Начало мелового периода характеризуется заметным осушением поверхности Земли, которое затем сменилось мощным наступлением моря. В это время произошёл полный раскол Гондваны, обособление Африки, Австралии, Антарктиды и Южной Америки (см. рис. 47).

Изменения в растительном мире этого периода связаны с появлением первых *покрытосеменных (цветковых)* растений. Из них до нашего времени сохранились тополя, ивы, эвкалипты, пальмы и дубы.

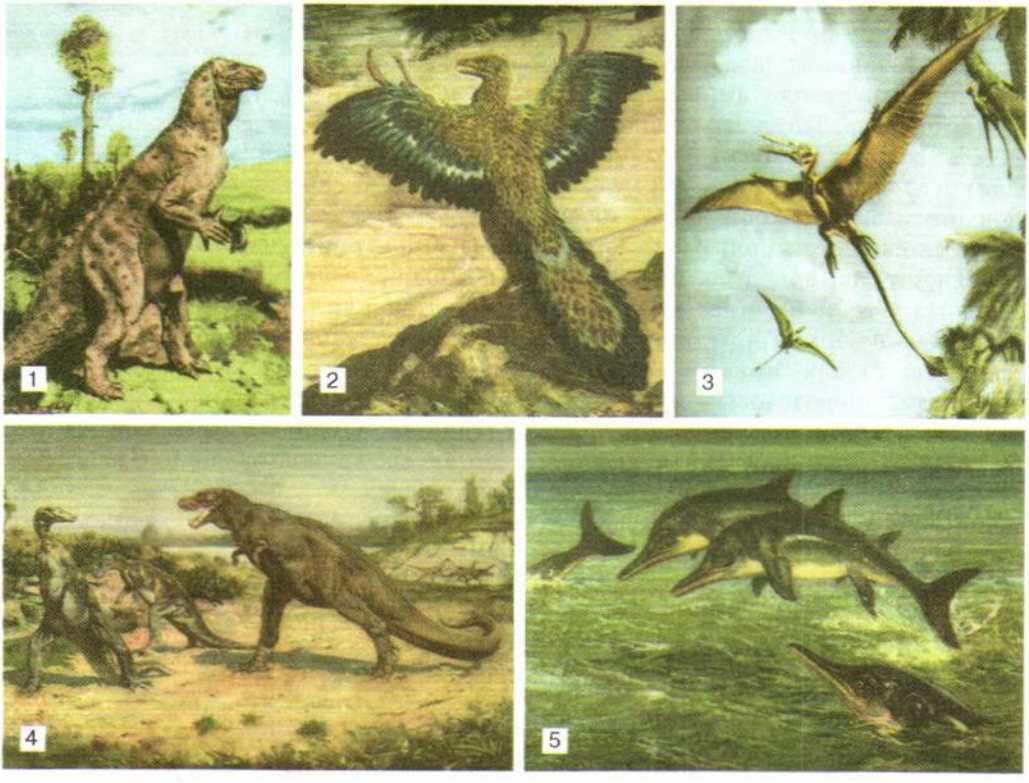


Рис. 126. Животные юрского периода: *1* — игуанодон; *2* — археоптерикс; *3* — рамфоринх; *4* — тираннозавр (справа) и анатозавр (слева); *5* — ихтиозавр

В морях мелового периода обитали аммониты и белемниты, однако всё большее распространение получают костистые рыбы. Одновременно происходит массовое вымирание беспозвоночных организмов: исчезает 80 % видов моллюсков, 50 % видов морских ежей, вымирает огромное число видов раковинных простейших — фораминифер, что приводит к образованию мощных меловых отложений, давших название этому периоду.

На суше всё ещё продолжалось господство пресмыкающихся. Но уже появились первые настоящие птицы. От триконодонтов во второй половине мелового периода произошли сумчатые и плацентарные млекопитающие. Эти животные были биологически более прогрессивно организованы. Длительное вынашивание детёнышей в теле матери, питание эмбрионов через плаценту, забота о потомстве, теплокровность, более развитый головной мозг — всё это обеспечило в дальнейшем биологический прогресс млекопитающих и выдвижение их на передний край эволюции.

Кайнозой. *Кайнозойская эра* (от греч. *kainos* — новый и *zoe* — жизнь) началась 67 млн лет назад и продолжается до настоящего времени. В ней выделяют три периода: *палеоген*, *неоген* и *антропоген*. Иногда палеоген вместе с неогеном объединяют в *третичный период*, а антропоген называют *четвертичным периодом*. Последний начался 2 млн лет назад.

В начале эры на бóльшей части территории Земли преобладал тёплый климат, но в конце третичного периода наступило похолодание, захватившее и четвертичный период. С севера периодически наступали ледники; ледниковые и межледниковые эпохи поочерёдно сменяли друг друга. Следствием отрицательного баланса тепла в зонах оледенения стала конденсация паров воды в виде снега и льда, что, в свою очередь, привело к понижению уровня Мирового океана почти на 90 м и образованию сухопутных мостов между Азией и Северной Америкой, Европой и Британскими островами, полуостровом Индокитай и островами Зондского архипелага. Это способствовало обмену видами флоры и фауны между различными участками суши.

Кайнозой — время расцвета покрытосеменных растений, насекомых, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, костистых рыб, птиц и млекопитающих. В антропогене, или четвертичном периоде, около 2 млн лет назад на Земле появились первые представители рода Человек.

В растительном мире кайнозоя господствующее место заняли покрытосеменные растения. Они потеснили других представителей флоры, в том числе значительно сократившихся по числу видов и занимаемым площадям папоротникообразных и голосеменных. Из последних большие пространства суши в Северном полушарии остались лишь за хвойными растениями.

В начале третичного периода климат повсеместно был тёплый. В Европе произрастали теплолюбивые магнолии, лавры, пальмы, бамбуки и виноград. На севере Евразии преобладали листопадные деревья — дуб, клён, липа, ольха и тополь. Однако последующее наступление ледника и похолодание кли-



Рис. 127. Диатрима — птица третичного периода



Рис. 128. Млекопитающие третичного периода: *1* — базилозавр; *2* — махайрод (саблезубый тигр); *3* — индрикотерий

мата существенно потеснили эти растения на юг. Среднюю часть материка в основном заняли холодостойкие виды хвойных растений — сосна и ель.

В середине палеогена были широко распространены однодольные покрытосеменные растения, преимущественно злаки. Позже, в неогене, окончательно сформировался современный растительный мир, в котором стали преобладать двудольные покрытосеменные растения.

Животный мир кайнозоя коренным образом изменился. Динозавры исчезли. Их место в экологических нишах заняли птицы и млекопитающие.

В палеогене появляются новые виды птиц, среди которых встречаются и нелетающие, такие как хищная *диатрима*, достигавшая в высоту 2—3 м и имевшая мускулистые ноги и крючковидный клюв (рис. 127). Она могла быстро бегать.

Среди млекопитающих, начало расцвета которых относится к палеогену, появляются представители отрядов Хищные, Непарнокопытные, Парнокопытные, Хоботные, Грызуны, Китообразные и Приматы (рис. 128). Яркий представитель хищных — *махайрод* — саблезубый тигр с торчащими из пасти 15-сантиметровыми клыками. Эти животные охотились на крупных копытных млекопитающих.

Другими крупными животными третичного периода были *индрикотерии*. Этих великанов (рост 5,5 м) считают родичами современных носорогов, хотя по их внешнему виду это трудно представить. Индрикотерии питались листвой высоких деревьев и вели образ жизни, подобный тому, который ведут современные жирафы.

В третичном периоде появились предки слонов — *мастодонты*. Они имели две пары бивней, причём верхние бивни были развиты сильнее, чем нижние. В этом же периоде кайнозоя млекопитающие завоевали водную среду. Среди них были первобытные китообразные — *базилозавры* — могучие животные длиной 8,5 м и массой около 7 т (рис. 128, *1*). К концу третичного периода появляются первые человекообразные обезьяны — *дриопитеки* (см. рис. 154).

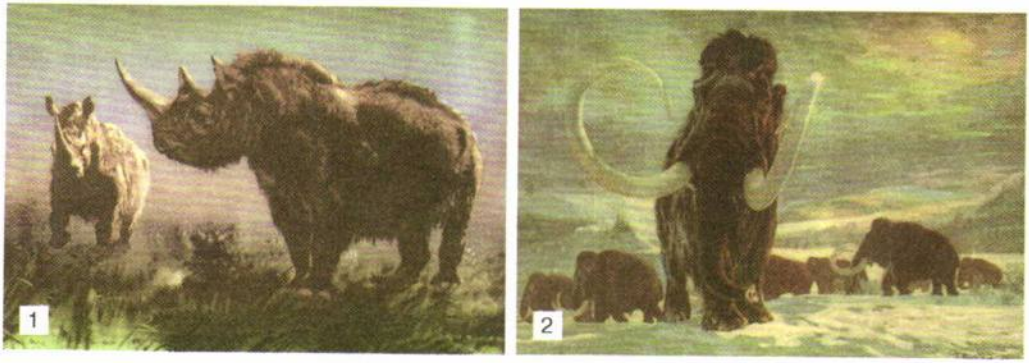


Рис. 129. Млекопитающие четвертичного периода: *1* — шерстистый носорог; *2* — мамонт

В четвертичном периоде из-за резкого похолодания климата постепенно вымерли теплолюбивые животные — древние слоны, пещерные львы. Выжить удалось тем млекопитающим, тело которых покрывала густая шерсть, например *мамонтам* и *шерстистым носорогам* (рис. 129). В этот период, который в геологической истории ещё продолжается, окончательно сформировались современные растительный и животный мир.

Мезозой, Гондвана, Лавразия, триас, хвойные, гинкговые, саговниковые, белемниты, аммониты, триконодонт, юра, динозавры, археоптерикс, протоавис, мел, покрытосеменные (цветковые), кайнозой, палеоген, неоген, антропоген, третичный период, диатрима, махайрод, индрикотерий, мастодонт, базилозавр, дриопитек, четвертичный период, мамонт, шерстистый носорог.

Вопросы и задания

1. Приведите примеры ароморфозов у растений и животных, обеспечивших их эволюцию в мезозое и кайнозое. Какое это имело значение?
2. Какие идиоадаптации обеспечили освоение древними пресмыкающимися в мезозойскую эру различных сред обитания? Приведите примеры таких животных.
3. Чем объясняется расцвет и вымирание динозавров?
4. Каковы основные черты эволюции растительного мира в кайнозое?
5. Какие идиоадаптации обеспечили освоение млекопитающими в кайнозойскую эру различных сред обитания? Приведите примеры таких животных.
6. Каковы основные черты эволюции животного мира в третичный и четвертичный периоды? Приведите примеры характерных для кайнозоя организмов.
7. Закончите заполнять таблицу «Развитие жизни на Земле». Внесите в неё сведения о мезозойской и кайнозойской эрах.

Дополнительная информация

Существует гипотеза, согласно которой существовавшие на Земле около 200 млн лет назад динозавры были теплокровными животными. Основанием для этого служит микроскопическое исследование их костей, в которых обнаружены каналы, характерные для костей современных теплокровных животных — птиц и млекопитающих. Если гипотеза подтвердится, то это сможет объяснить их длительное господство. Размеры тела большинства динозавров значительно превышали размеры тела существовавших в то время первых млекопитающих. Очевидно, что первые млекопитающие играли в природе роль мелких, а динозавры — крупных животных. Даже после нескольких волн вымирания, сокративших разнообразие динозавров, их выжившие формы всё ещё оставались крупнее млекопитающих.

Загадка вымирания около 70 млн лет назад 13 отрядов динозавров давно привлекает внимание учёных и не сходит со страниц книг и журналов. На этот счёт существует несколько гипотез и время от времени появляются новые. По одним — гибель динозавров обусловлена тектоническими причинами: сильное горообразование вызвало существенное изменение климата и утрату пищевых ресурсов. Другие гипотезы связывают исчезновение динозавров с процессами, происходившими в космосе, главным образом с изменением уровня космической радиации и падением на Землю крупных метеоритов. Третья группа гипотез объясняет гибель динозавров различными биологическими причинами: несоответствием между объёмом мозга и весом тела этих животных; быстрым развитием хищных млекопитающих, поедавших мелких динозавров и яйца крупных; постепенным утолщением скорлупы яиц динозавров до такой степени, что детёныши не могли её пробить. Существуют гипотезы, связывающие гибель динозавров с увеличением содержания микроэлементов в окружающей среде, с кислородным голоданием, с вымыванием извести из почвы или с возрастанием силы тяжести на Земле до такой степени, что гиганты были раздавлены собственным весом.

§30. Современная система органического мира



Рассмотрите рис. 130 и первый форзац учебника. По каким признакам учёные объединяют организмы в систематические группы?

За всю историю развития органического мира на нашей планете существовало огромное количество видов, некоторые из них сохранились до наших дней, другие вымерли. Часть видов исчезли естественным путём в ходе эволюции в результате изменения условий среды, конкуренции за необходимые ресурсы или под влиянием космических факторов. Другие виды вымерли вследствие хозяйственной деятельности человека. Причинами этого стало прямое истребление во время охоты и собирательства или разрушение мест их обитания и загрязнение окружающей среды.

Основные систематические группы организмов. По мнению большинства учёных, все организмы, обитающие в настоящее время на Земле, принадлежат к пяти царствам живой природы: Дробянки, Растения, Животные, Грибы и



Рис. 130. Основные крупные таксоны современной системы органического мира

Вирусы (рис. 130). Первые четыре царства входят в состав таксонов более высокого ранга — надцарств: Прокариоты, или Доядерные (*Procaryota*), и Эукариоты, или Ядерные (*Eucaryota*). Надцарства, в свою очередь, составляют империю Клеточные, а царство Вирусы (*Vira*) — империю Неклеточные. Основные различия между империями, надцарствами, а также особенности строения и эволюции вирусов были рассмотрены в предыдущих параграфах. Рассмотрим особенности строения и жизнедеятельности организмов других царств и подцарств живой природы.

Царство Дробянки *(Mychota)* объединяет прокариотные организмы, состоящие из одной или группы клеток и имеющие микроскопические размеры. У дробянок нет оформленного ядра, ЭПС, аппарата Гольджи, лизосом, митохондрий и пластид (рис. 131). Генетический материал у них представлен кольцевой молекулой ДНК, а рибосомы расположены непосредственно в цитоплазме клетки. Многие дробянки имеют жгутики, обеспечивающие движение. По типу питания среди них есть гетеротрофы и автотрофы (хемотрофы и фототрофы).

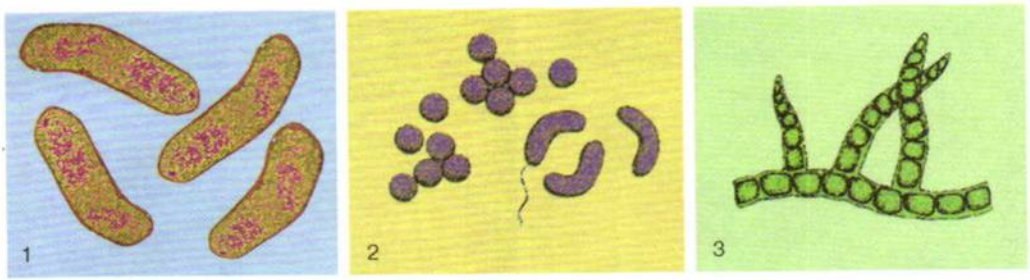


Рис. 131. Дробянки: *1* — архебактерии; *2* — эубактерии (настоящие бактерии); *3* — оксифотобактерии (цианобактерии)

Гетеротрофы существуют за счёт энергии расщепления органических веществ, автотрофы осуществляют хемосинтез или фотосинтез. Размножаются дробянки прямым делением надвое, они способны к спорообразованию и конъюгации.

Царство Дробянки включает организмы, являющиеся представителями трёх подцарств: Архебактерии, Эубактерии, Оксифотобактерии.

Подцарство Архебактерии (Archaeobacteria) объединяет примитивных прокариот, которые сохранили значительное сходство с первыми организмами, появившимися на Земле. В ДНК у некоторых архебактерий имеются повторяющиеся нуклеотидные последовательности, чего нет у настоящих бактерий. Плазматическая мембрана архебактерий имеет однослойную структуру, а их клеточная стенка, в отличие от настоящих бактерий, не содержит муреина. Все архебактерии являются анаэробами. Одни из них живут в концентрированных солевых и кислотных растворах, другие встречаются в горячих источниках и бескислородных илах на дне водоёмов, насыщенных метаном.

Подцарство Эубактерии, или *Настоящие бактерии (Eubacteria)* объединяет организмы, которые чрезвычайно широко распространены на Земле. Их клетки имеют типичное для прокариот строение. Среди них можно выделить несколько групп, различающихся по способу питания: автотрофы (зелёные и пурпурные серные бактерии), хемотрофы (нитрифицирующие бактерии, железобактерии, серобактерии, водородные бактерии и др.) и гетеротрофы (болезнетворные бактерии, бактерии гниения и разложения и др.).

Подцарство Оксифотобактерии (Oxyphotobacteria) представлено цианобактериями (по старой ботанической терминологии — синезелёные водоросли — цианеи). Это одноклеточные и колониальные организмы, образующие цепочки клеток. От настоящих бактерий цианобактерии отличаются тем, что их клеточные стенки содержат целлюлозу, а в цитоплазме имеются мембраны с гранулами хлорофилла и других фотосинтетических пигментов. Некоторые цианобактерии способны к фиксации атмосферного азота. Обитают цианобактерии в пресных и солёных водоёмах, на поверхности влажной почвы, могут

вступать во взаимовыгодные отношения с другими организмами — одноклеточными водорослями, простейшими, грибами (в составе лишайников).

Царство Растения *(Plantae)* объединяет одноклеточные, колониальные и многоклеточные организмы, для которых характерны автотрофное питание (фотосинтез) и клеточные оболочки, состоящие из целлюлозы и пектиновых веществ. Запасным веществом растительных клеток обычно служит крахмал. Царство Растения классифицируют на три подцарства: Багрянки, Настоящие водоросли и Высшие растения (рис. 132).

Подцарство Багрянки (Rhodophyta), или Красные водоросли, представлено многоклеточными растениями, тело которых образовано слоевищем (талломом). Обитают красные водоросли в солёных водоёмах — морях и океанах, некоторые могут жить на снегу. Хроматофоры клеток красных водорослей кроме пигмента хлорофилла содержат красный и синий пигменты. От настоящих водорослей багрянки отличаются отсутствием в жизненном цикле подвижных стадий, даже их гаметы лишены жгутиков.

Подцарство Настоящие водоросли (Phycobionta) образовано одноклеточными, колониальными и многоклеточными растениями — обитателями пресных и солёных водоёмов, влажной почвы и др. Настоящие водоросли, как и багрянки, относят к низшим растениям, так как их тело не имеет корней, стеблей и листьев. Водоросли объединяют в несколько отделов: Зелёные, Бурые, Золотистые, Диатомовые и др. Различия между ними состоят в основном в наборе пигментов, расположенных в хроматофорах и осуществляющих процесс фотосинтеза. Так, зелёные водоросли содержат зелёный пигмент — хлорофилл; бурые водоросли — хлорофилл, бурый и оранжевый пигменты. Размножаются настоящие водоросли с помощью подвижных одноклеточных спор и гамет, кроме того, для них характерно размножение кусочками слоевища.

Подцарство Высшие растения (Embryophyta) представлено организмами, тело которых состоит из корней, стеблей и листьев. Эти части связаны меж-

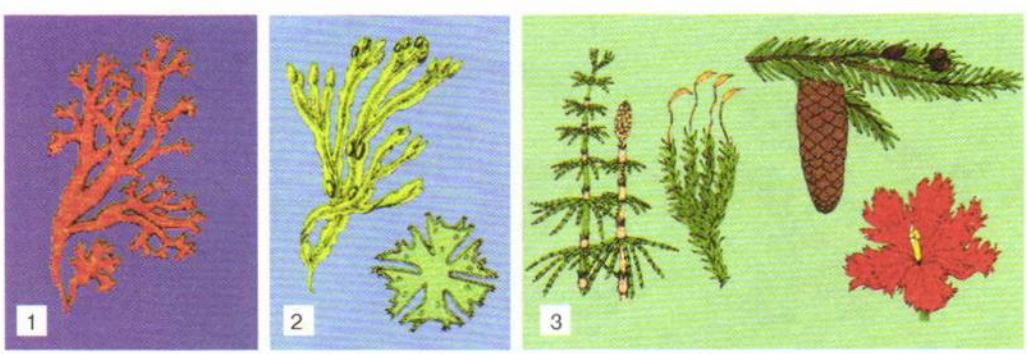


Рис. 132. Растения: *1* — багрянки; *2* — настоящие водоросли; *3* — высшие растения

ду собой проводящими тканями (за исключением мхов), обеспечивающими транспорт водных растворов неорганических и органических веществ. В клетках высших растений есть хлоропласты, которые содержат хлорофилл и другие пигменты, участвующие в фотосинтезе. Распространены высшие растения широко. В их жизненном цикле происходит чередование полового (гаметофит) и бесполого (спорофит) поколений. В зависимости от способов размножения среди высших растений различают споровые и семенные. К первым принадлежат представители отделов Моховидные, Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные, ко вторым — Голосеменные и Покрытосеменные.

Царство Животные *(Animalia)* объединяет организмы, в большинстве своём способные к активному движению и поиску пищи. Вследствие этого у животных развиваются структуры, обеспечивающие перемещение в пространстве, раздражимость и регуляцию функций организма. С подвижностью связана и другая важная особенность животных: их клетки не имеют плотной наружной оболочки, а окружены только наружной плазматической мембраной. По способу питания все животные — гетеротрофы, поэтому их клетки не содержат хлоропластов и не могут запасать крахмал. Основным запасающим веществом животных клеток служит гликоген. Царство Животные классифицируют на два подцарства: Простейшие и Многоклеточные (рис. 133).

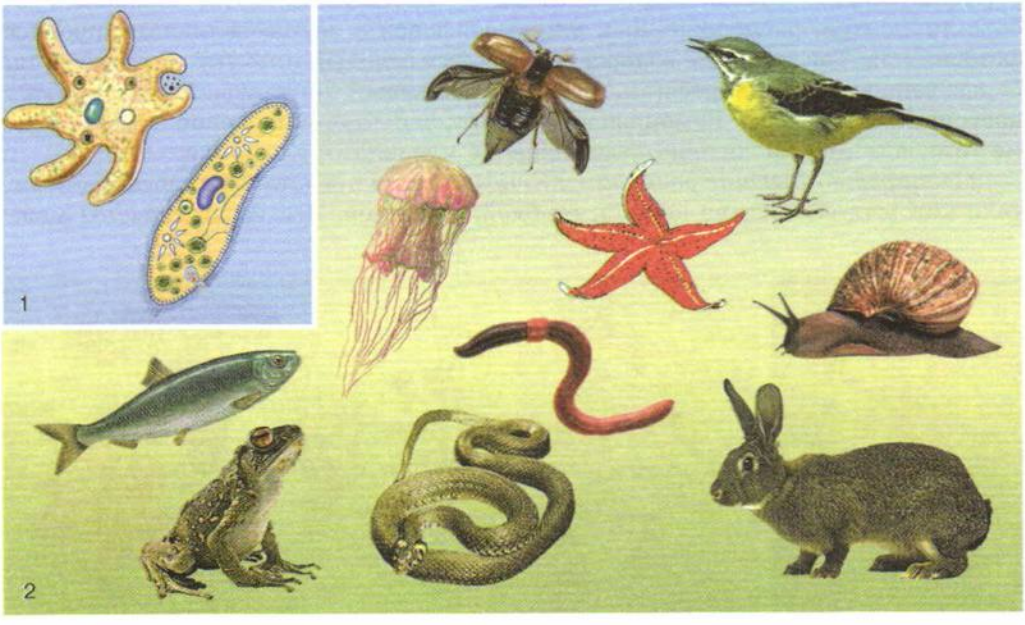


Рис. 133. Животные: *1* — простейшие; *2* — многоклеточные

Подцарство Простейшие (Protozoa) представлено одноклеточными животными, клетка которых является целостным организмом. Обитают простейшие в водоёмах, почве, в телах других организмов. Органеллы простейших бывают общего назначения, например ядро, митохондрии, аппарат Гольджи, лизосомы, рибосомы, и специального — ложноножки, реснички, жгутики, пищеварительные и сократительные вакуоли. Размножаются простейшие бесполым путём, встречается у них и половой процесс, который заключается в обмене генетической информацией между двумя клетками. Характерной особенностью простейших являются их жизненные циклы. Встречаются виды, у которых происходит смена хозяев и чередование стадий развития. При неблагоприятных условиях простейшие переходят в неактивное состояние и образуют цисту. На основе способов передвижения и особенностей размножения простейших классифицируют на типы: Саркожгутиконосцы, Инфузории и Споровики.

Подцарство Многоклеточные (Metazoa) включает всех остальных животных, которые освоили все среды обитания. Их тело состоит из множества клеток, тканей и органов, специализированных на выполнении определённых функций. Многоклеточных животных разделяют на две несистематические группы: беспозвоночные и позвоночные. К первым относят представителей типов Губки, Кишечнополостные, Плоские черви, Круглые (Первичнополостные) черви, Кольчатые черви, Моллюски, Членистоногие, Иглокожие. К позвоночным животным принадлежат практически все представители типа Хордовые из классов Хрящевые рыбы, Костные рыбы, Земноводные, Пресмыкающиеся, Птицы и Млекопитающие (рис. 133, *2*).

Царство Грибы *(Mycota* или *Fungi)* объединяет одноклеточные и многоклеточные организмы, обладающие одновременно признаками растений и животных (рис. 134). Например, грибы, как и растения относительно неподвижны, обладают неограниченным ростом, способны к синтезу витаминов и имеют клеточные стенки. На животных грибы похожи тем, что питаются готовыми органическими веществами, т. е. гетеротрофно, запасают в качестве питательного вещества гликоген, синтезируют мочевину, а в состав их клеточных стенок входит полисахарид хитин.

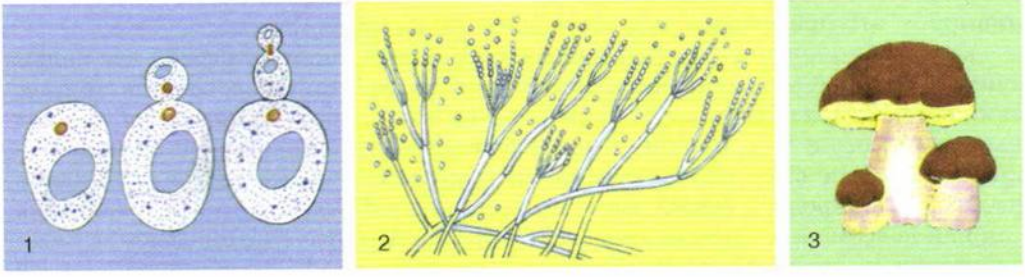


Рис. 134. Грибы: *1* — дрожжи; *2* — пеницилл; *3* — белый гриб



Рис. 135. Схема строения лишайника

Населяют грибы практически все среды обитания. Тело многоклеточных грибов представлено грибницей, состоящей из отдельных нитей — гифов. Размножаются грибы вегетативно с помощью грибницы, спорами, которые образуются в плодовых телах, или посредством половых клеток, формирующихся на концах гифов. Грибы могут вступать в симбиотические отношения с высшими растениями (микориза), снабжая их при этом минеральными солями, водой и получая взамен от растений необходимые органические вещества.

Особый отдел грибов составляют лишайники — комплексные организмы, образованные грибницей гриба, клетками одноклеточных зелёных водорослей, а иногда и клетками азотфиксирующих цианобактерий (рис. 135). В составе лишайника гриб поглощает из окружающей среды воду и минеральные вещества, клетки водорослей снабжают лишайник органическими веществами, образованными в результате фотосинтеза, а бактериальные клетки фиксируют атмосферный азот. Как целостные организмы лишайники размножаются кусочками слоевища или группами клеток, оплетёнными гифами.

Современное состояние изучения видов. Многообразие видов — результат длительной эволюции органического мира на Земле. В разных систематических группах число видов сильно различается. Трудности, связанные с описанием новых видов организмов, заставляют с осторожностью подходить к оценке их общего количества на планете. По наиболее взвешенным оценкам учёных, на Земле в настоящее время обитает около 10 млн видов, из которых науке известно всего лишь 1,7 млн. Причём число видов животных значительно превосходит общее число видов растений, грибов, дробянок и вирусов, вместе взятых. Почти половина из известных в настоящее время науке видов организмов — это представители класса Насекомые (рис. 136).

Каждый год учёные открывают десятки новых видов, и работу эту нельзя считать близкой к завершению. Негативное воздействие человека на природу снижает её *биоразнообразие* — разнообразие генов, популяций, видов, природных сообществ и т. д. Редкие и малочисленные виды исчезают с лица Земли, иногда так и не став известными науке. Вместе с тем каждый вид уникален, необходим природе, а также имеет потенциальную полезность и для человека, так как невозможно предсказать, какие организмы будут использоваться в хозяйственных целях и станут незаменимыми для людей. Изучение видов необходимо не только для рационального природопользования, но и для сохране-

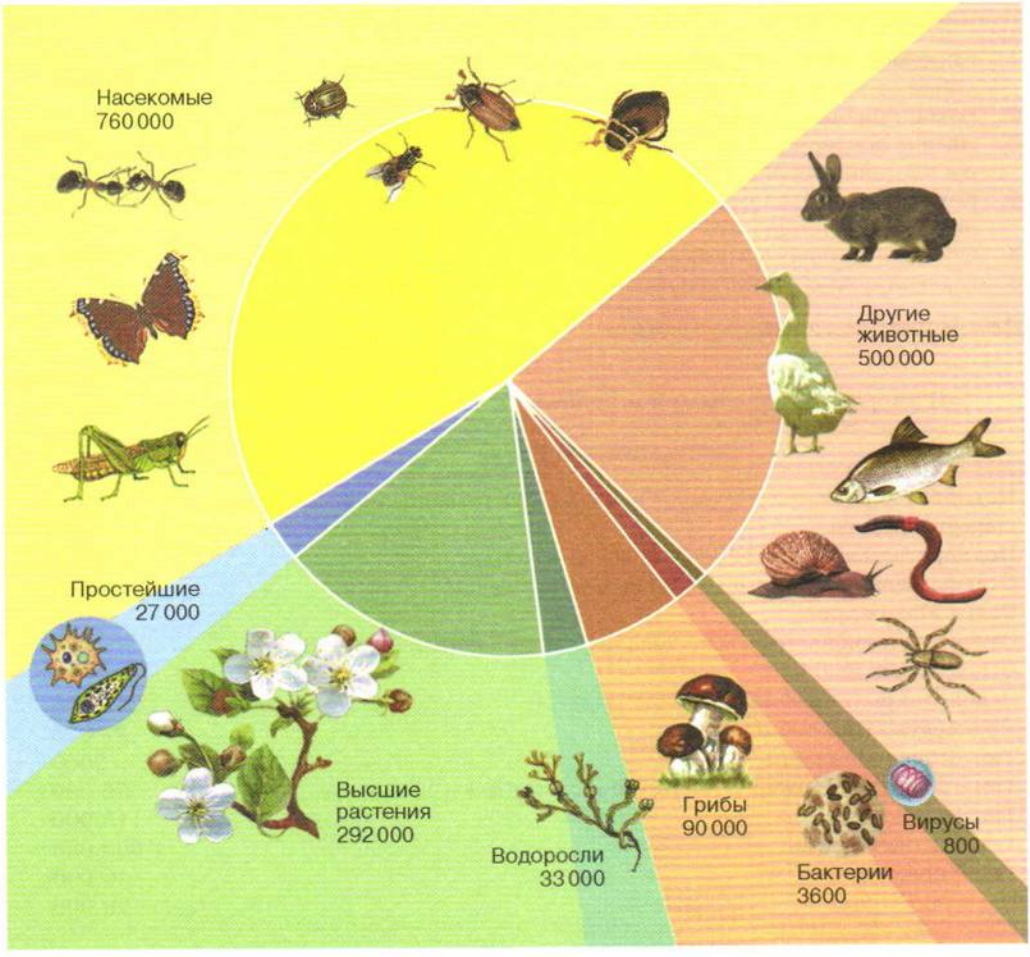


Рис. 136. Соотношение числа видов разных организмов

ния биологического разнообразия нашей планеты, как непременного условия стабильного сосуществования природы и человечества.

Царство Дробянки, подцарства: Архебактерии, Эубактерии, Оксифотобактерии; царство Растения, подцарства: Багрянки, Настоящие водоросли, Высшие растения; царство Животные, подцарства: Простейшие, Многоклеточные; царство Грибы; биоразнообразие.

Вопросы и задания

1. Перечислите царства, надцарства и империи организмов. На чём основано выделение этих систематических категорий в системе органического мира?
2. Какие признаки взяты за основу при выделении царства Дробянки?
3. На чём основано объединение организмов в царство Растения? Приведите примеры растений из разных подцарств. Что между ними общего и различного?
4. Какие подцарства объединены в царство Животные? Приведите примеры животных разных подцарств. Что между ними общего и различного?
5. Объясните, почему грибы в настоящее время выделены в отдельное царство.
6. С какой целью учёные изучают и описывают новые виды организмов?

Дополнительная информация

Таблица 3

Примерное число видов в основных систематических группах организмов

Систематическая группа	Число видов
Надцарство Прокариоты (архебактерии, эубактерии, цианобактерии)	3600
Царство Вирусы	800
Подцарство Багрянки (Красные водоросли)	4000
Отделы Зелёные, Бурые, Диатомовые водоросли	29 000
Отдел Моховидные	26 000
Отделы Плауновидные, Хвощевидные и Папоротниковидные	15 000
Отдел Голосеменные	800
Отдел Покрытосеменные (Цветковые)	250 000
Подцарство Простейшие	27 000
Тип Кишечнополостные	9000
Типы Плоские, Круглые (Первичнополостные) и Кольчатые черви	56 000
Тип Моллюски	115 000
Тип Членистоногие	1 000 000
Тип Хордовые	46 000
Царство Грибы	90 000

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 4

Все гипотезы и теории возникновения жизни на Земле сводятся к абиогенезу и биогенезу. Абиогенез научно более обоснован, чем биогенез.

В катархее в результате химической эволюции имел место биопоэз — абиогенный синтез органических соединений из неорганических, образование из мономеров биологических полимеров, формирование мембран.

С возникновением на Земле около 3,8—3,5 млрд лет назад первых организмов — пробионтов — началась биологическая эволюция. В архее на смену прокариотам пришли одноклеточные, а затем и многоклеточные эукариоты. В протерозое накопление в атмосфере кислорода и образование озонового экрана изменило энергетику жизнеобеспечения организмов и создало предпосылки

для выхода жизни на сушу. Эволюция растений на суше шла по пути развития тканей, органов и преобладания в жизненном цикле спорофита над гаметофитом. Эволюция животных шла в направлении развития органов и систем, обеспечивающих передвижение, поиск пищи и адаптацию к изменяющимся условиям среды. В палеозое на Земле в составе флоры преобладали споровые растения, а в составе фауны — беспозвоночные животные, примитивные рыбы и земноводные. В мезозое на Земле наблюдался расцвет голосеменных растений и пресмыкающихся животных. В кайнозое на Земле господствующее положение заняли покрытосеменные растения, насекомые, двустворчатые и брюхоногие моллюски, костистые рыбы, птицы и млекопитающие.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Гипотезы и теории возникновения жизни на Земле.
2. Эволюция растительного мира на Земле.
3. Эволюция животного мира на Земле.
4. Методы геохронологии.
5. Загадки вымирания организмов.

Глава 5. ЧЕЛОВЕК — БИОСОЦИАЛЬНАЯ СИСТЕМА

§31. Антропология — наука о человеке



Вспомните, какие биологические науки изучают строение и жизнедеятельность организма человека. Объектом изучения каких наук является человеческое общество, человек и его духовный мир?

Во все времена учёных, философов, художников и писателей интересовал вопрос о сущности человека. Сотни лет выдающиеся умы человечества стремились проникнуть в тайну одного из великих чудес природы, но и по сей день человек остаётся загадкой для естественных, гуманитарных и социальных наук. Одна из причин этого заключается в том, что изучать человека с тех позиций, с каких, например, орнитология изучает птиц, нельзя. Человек — существо биосоциальное, в нём тесно переплелись и связаны воедино биологическая природа и общественный, т. е. социальный, характер жизни. Поэтому наука о человеке *антропология* (от греч. *anthropos* — человек и *logos* — учение) является не просто биологической наукой, а занимает пограничное положение в системе естественных, гуманитарных и социальных наук.

Разделы и задачи антропологии. Антропология как комплексная наука состоит из нескольких разделов. *Морфология* изучает строение тела человека, устанавливает общие закономерности развития органов, рассматривает отклонения в строении и выявляет их причины. Особое значение этого раздела антропологии состоит в изучении тех изменений, которые происходили в ряду

предков человека, а также изменений, вызванных влиянием на организм человека географических условий, в первую очередь климата.

Антропогенез (от греч. *anthropos* — человек и *genesis* — возникновение) — раздел антропологии, изучающий процесс историко-эволюционного становления человека как вида, развитие его трудовой деятельности и речи, а также формирование человеческого общества. В антропогенезе определяют место человека в системе животного мира, реконструируют исторический путь, по которому шло развитие высших приматов, выделяют стадии эволюции человека, выясняют влияние условий и причин происхождения человека современного типа. Особое место в антропогенезе учёные уделяют рассмотрению движущих сил эволюции человека, переходу биологической эволюции человека в эволюцию социальную, а также дальнейших направлений эволюционного развития человека.

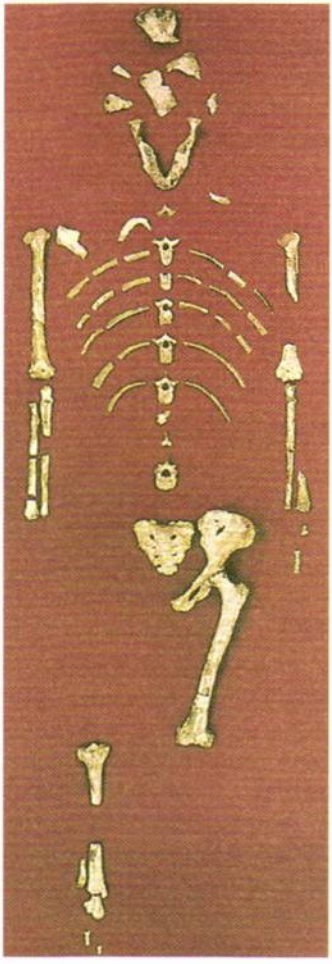


Рис. 137. Скелет австралопитека афарского, состоящий более чем из ста фрагментов костей (найден в 1974 г. в Эфиопии)

Расоведение, или *этническая антропология*, изучает классификацию человеческих рас, закономерности изменения расовых признаков, распространённость рас на Земле и причины, приведшие к расообразованию. С расоведением тесным образом связаны генетика и биометрия, рассматривающие соответственно наследственную природу человека и биологические параметры, определяемые взаимодействием генов и влиянием условий среды. С расоведением связаны и гуманитарные науки — социология, языковедение и культурология.

Методы антропологии. В основе антропологических методов лежит *антропометрия*, т. е. измерение размеров человеческого тела и отдельных его частей. Измерять можно живого человека, его рост, вес, окружность головы или груди, толщину подкожного жирового слоя, мышечную силу, жизненную ёмкость лёгких и т. п. Можно также подвергнуть антропометрии и ископаемые остатки, принадлежащие далёким предкам человека и найденные в слоях земной коры (рис. 137). В этом случае антропометрические данные дополняются сведениями, полученными с помощью метода радиометрического датирования, что позволяет определить возраст палеонтологических находок.

Особое место в антропологии занимает *метод реконструкции*, позволяющий по костным остаткам воссоздать внешний облик людей, живших в далёкие времена. Особенно выдающиеся результаты были достигнуты отечественным учёным Михаилом Михайловичем Герасимовым. Предложенный им метод восстановления мягких тканей лица и других частей тела позволил реконструировать облик предков человека.



Михаил Михайлович Герасимов (1907—1970)

Реконструировать возможно не только внешний облик предков человека, но и некоторые детали их жизни. Так, французский учёный Ж. Тиксье исследовал основные типы каменных орудий древнего человека и реконструировал способы их изготовления. Его метод ножевидных пластин позволил детально восстановить основные этапы производства кремниевых ножей и наконечников, которыми пользовался человек каменного века для охоты и обработки различных предметов (рис. 138).

Антропология тесно связана с *археологией* (от греч. *archaios* — древний и *logos* — учение), которая по материальным остаткам жизни и деятельности людей исследует историю человеческого общества и развития культуры. *Археологические методы* позволяют выявить основные закономерности и этапы становления человеческого общества, развития на протяжении его истории материальной и духовной культуры. Находки стоянок древних людей дают возможность реконструировать детали быта наших далёких предков, понять истоки появления искусства, религии, письменности и др.

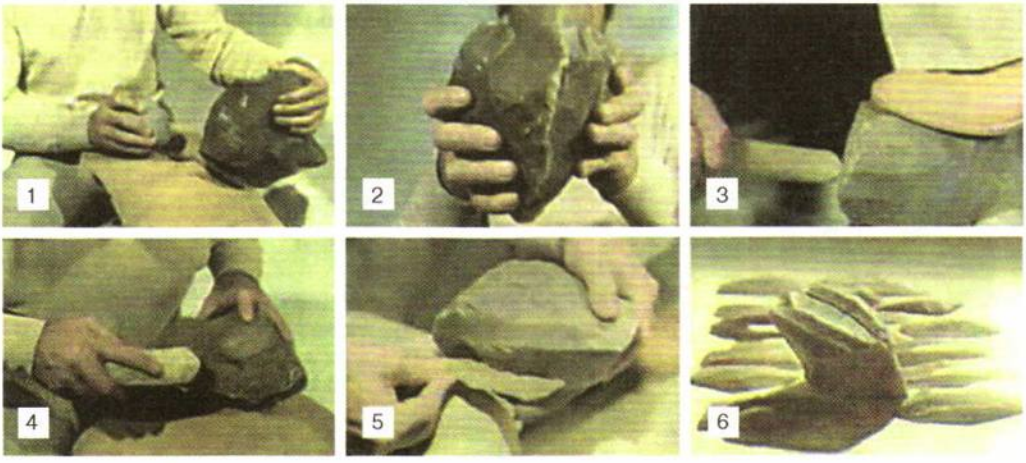


Рис. 138. Реконструкция последовательности изготовления каменных орудий



Рис. 139. Племя тасадеев — современные люди «каменного века»

Антропология связана и с *этнографией* (от греч. *ethnos* — племя, народ и *grapho* — пишу) — наукой, изучающей обычаи и особенности народов мира, проблемы их расселения, а также историко-культурные взаимоотношения. *Этнографические методы* вносят существенный вклад в изучение исторических корней человечества. Особую роль среди них играет изучение жизни архаичных племён, находящихся на низшей стадии общественно-исторического развития. Так, в 1971 г. в джунглях филиппинского острова Минданао учёные обнаружили племя тасадеев, которое обитало в полной изоляции от внешнего мира (рис. 139). Их образ жизни сопоставим с жизнью древних людей каменного века. Тасадеи до сих пор пользуются каменными орудиями, живут в пещерах, занимаются охотой на мелких животных, собирательством съедобных плодов и клубней, трением добывают огонь. Тщательное изучение их жизни даёт учёным возможность понять, какими путями шла эволюция человека.

Косвенные данные о становлении речи и развитии интеллекта предков человека в процессе антропогенеза предоставляет *этология* (от греч. *ethos* — характер, нрав и *logos* — учение) — наука о поведении. *Этологические методы* основаны на наблюдениях за жизнью человекообразных обезьян в природе и в лабораторных условиях. Например, американский учёный Джейн Гудолл в течение нескольких лет изучала человекообразных обезьян шимпанзе в Африке (рис. 140). В результате её наблюдений было установлено, что, общаясь друг с другом, шимпанзе издают свыше 30 различных звуков, большую роль в коммуникации играют также жесты рук и позы тела.



Рис. 140. Джейн Гудолл наблюдает за шимпанзе в природе

В лабораторных условиях рекордсменкой по общению среди человекообразных обезьян стала самка шимпанзе по кличке Вашо. Она с помощью учёных-экспериментаторов выучила более 130 знаков языка жестов, которым пользуются глухонемые люди. «Словарный запас» позволил Вашо

достаточно свободно общаться с экспериментаторами. Некоторые человекообразные обезьяны предпочитают для общения с людьми искусство рисования. Картины шимпанзе-художника Конго в 50-х гг. XX в. даже выставлялись анонимно в галерее Института современного искусства в Лондоне, где получили довольно высокую оценку таких известных художников, как Сальвадор Дали и Пабло Пикассо, а орангутан по кличке Джакарта Джим из зоопарка в Канзасе (США) выиграл конкурс по рисованию среди детей младше трёх лет.

Таким образом, используя разные методы исследования, учёные-антропологи изучают современного человека, его далёких предков, человекообразных обезьян, воссоздают картину историко-эволюционного становления человека как биологического вида, а также картину формирования и развития в антропогенезе трудовой деятельности, речи и социальных отношений.

Антропология: морфология, антропогенез, расоведение (этническая антропология); методы антропологии: антропометрические, реконструкции, этнографические, этологические.

Вопросы и задания

1. Приведите определение науки антропологии. Из каких разделов она состоит? Какие задачи стоят перед этой наукой?
2. С какими социальными и гуманитарными науками связана антропология?
3. Какие методы учёные используют в антропологических исследованиях?
4. Объясните, почему ведущую роль в антропологических исследованиях играют палеонтологические методы. Какова их связь с археологией и культурологией?

§ 32. Становление представлений о происхождении человека



Вспомните, какие мифы о происхождении человека существуют в культурах разных народов мира.

История формирования представлений о происхождении человека уходит своими корнями в глубокую древность. До наших дней дошли сведения о том, что у многих народов существовали *антропогонические мифы*, т. е. мифы о сотворении человека богами. В шумерских глиняных табличках — памятниках древнейшей письменности, датируемых IV—III тысячелетиями до н. э., — написано, что первые люди были слеплены богами из глины. Позднее этот миф был заимствован вавилонянами, а затем египтянами, греками и, наконец, нашёл своё отражение в Библии — священной книге христиан.

Религиозные воззрения. В библейской мифологии имеется два варианта *сказаний о сотворении человека* (рис. 141). Одно сказание — это рассказ о сотворении Богом первого человека (мужчины) — Адама (по-древнееврейски «адам» означает «краснозём» или «глина») — из праха и дыхания жизни и первой женщины — Евы — из его ребра: «...и не было человека для возделывания земли... И создал Господь Бог человека из праха земного и вдунул в лицо его дыхание жизни, и стал человек душою живою... И сказал Господь Бог: не хорошо быть человеку одному; сотворим ему помощника, соответственного ему... И создал Господь Бог из ребра, взятого у человека, жену и привёл её к человеку». Другое, более позднее, библейское сказание, принятое в современном христианстве, исходит из представления о Боге как Творце Вселенной; в нём сотворение людей завершает шестидневное творение мира: «И сказал Бог: сотворим человека по образу нашему, по подобию нашему... И сотворил Бог человека по образу Своему, по образу Божию сотворил его, мужчину и женщину сотворил их. И благословил их Бог, и сказал Бог: плодитесь и размножайтесь, и наполняйте землю, и обладайте ею, и владычествуйте над рыбами морскими,

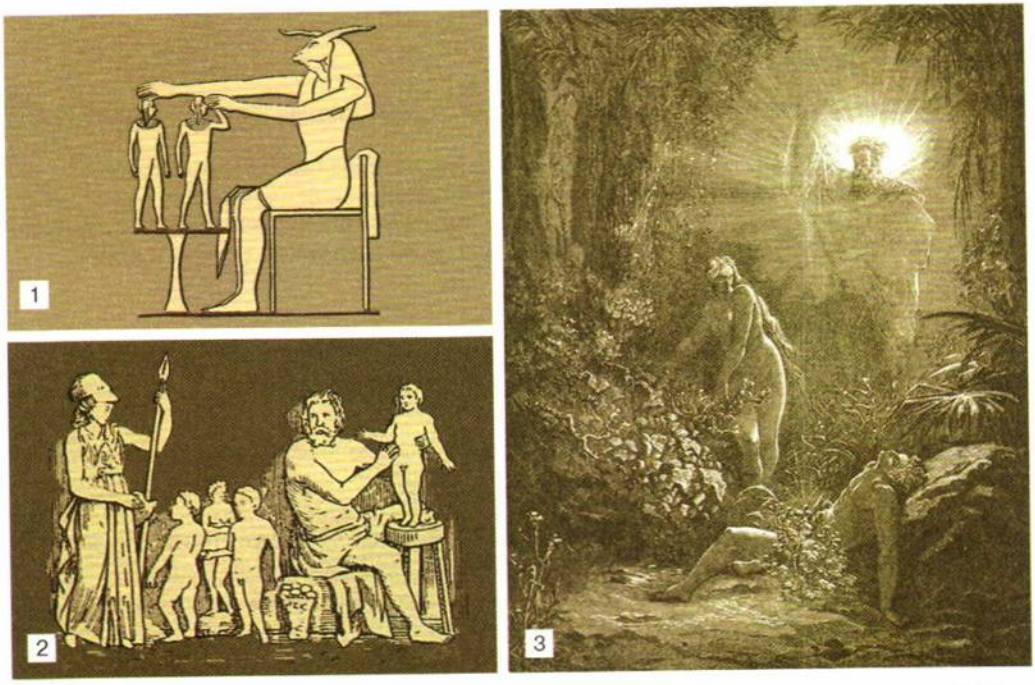


Рис. 141. Древнеегипетский бог Хнум лепит на гончарном круге первых людей (*1*). Древнегреческий бог Зевс лепит из глины первых людей, а богиня мудрости Афина вдыхает в них жизнь (*2*). Сотворение Евы. Гравюра Г. Доре (*3*)

и над птицами небесными, и над всяким животным, пресмыкающимся по земле».

Научные теории. Научные основы решения проблемы происхождения человека были заложены ещё учёными античного мира. Так, древнегреческий философ Аристотель признавал отдалённое родство человека с животными и относил его в своей систематике к группе «животные с кровью». Древнеримский врач Клавдий Гален, производя анатомические вскрытия обезьян, убедился в значительном сходстве строения их органов с человеческими. Более поздние анатомические исследования тела человека также подтвердили сходство его строения со строением животных (рис. 142).



Рис. 142. Урок анатомии доктора Тюльпа. Картина Х. Рембрандта

В 1735 г. в работе «Система природы» К. Линней впервые дал научное описание вида *Человек разумный (Homo sapiens L.)*. Однако учёный, хотя и поместил человека вместе с обезьянами, ленивцами и летучими мышами в один отряд Приматы, не предполагал его родства с животными и обращался к нему со словами: «Memento Creatoris Tui» («Помни своего Творца»).

Первым, кто установил непосредственное родство человека с человекообразными обезьянами, был Ж. Б. Ламарк, сформулировавший *антропогенную гипотезу* происхождения человека. В книге «Философия зоологии» (1809) он высказал предположение, что предком человека была одна из ныне живущих человекообразных обезьян — «ангольский оранг» (по современной систематике — шимпанзе). Движущими силами превращения обезьяны в человека Ламарк считал прямохождение и привычку пользоваться челюстями не только для жевания, что, по его мнению, привело к превращению передних конечностей в руки и изменило лицо. Антропогенная гипотеза Ламарка успеха не имела как и его эволюционная концепция.

Наиболее убедительные доказательства происхождения человека от животных были приведены Ч. Дарвином в 1871 г. в книге «Происхождение человека и половой отбор». Сформулированная в ней *симиальная теория* (от лат. *simia* — обезьяна) основывалась на положении о том, что современный человек представляет последнее высокоорганизованное звено в цепи развития живых существ и имеет общих далёких предков с современными человекообразными обезьянами. В 1872 г. в работе «О выражении эмоций у человека и животных» Дарвин дополнил свою теорию, показав, что многие эмоции человек и животные выражают сходным образом. Эти научные труды вызвали большой общественный резонанс. У симиальной теории появились активные сторонники и непримиримые противники. Почти все, кто выступал против симиальной тео-

рии, попросту её не поняли, полагая, что речь идёт о происхождении человека от существующих в настоящее время в животном мире человекообразных обезьян. Такое заблуждение и ныне свойственно наиболее активным критикам дарвиновской симиальной теории.

Соотношение биологических и социальных факторов в антропогенезе раскрыл немецкий философ Фридрих Энгельс (1820—1895). Он разработал *трудовую теорию*, основные положения которой были изложены им в статье «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека» (1874). Кратко их можно охарактеризовать следующим образом.

1. При переходе от древесного образа жизни к наземному самые ранние предки человека стали отвыкать от пользования руками для передвижения и всё более осваивали прямую походку.

2. Отдалённый предок человека вначале использовал естественные орудия, а с освобождением рук от передвижения начал изготавливать искусственные орудия. У последующих поколений древних людей рука постепенно совершенствовалась в изготовлении орудий труда.

3. Развитие руки влекло за собой развитие всего тела человека, в том числе и головного мозга, являющегося высшим регулятором функций организма.

4. С появлением более совершенных орудий древний человек стал заниматься охотой, рыбной ловлей. Сытная белковая пища заменила более объёмную низкокалорийную растительную, что в комбинации с увеличением трудовой активности привело к развитию головного мозга.

5. Использование шкур убитых животных, а также огня, добываемого во время грозы, а позднее и при помощи примитивных орудий, позволило человеку расселиться в местах с более суровым климатом, распространиться по планете.

6. Обработанная огнём пища легче усваивалась, способствовала уменьшению нагрузок на челюсти, зубы и жевательную мускулатуру. Лицо нашего далёкого предка приняло более благородный облик, уменьшились надбровные дуги, челюстные кости стали менее массивными.

7. Древний человек начал приручать диких животных, а затем окультурил и стал выращивать необходимые ему растения. Это позволило увеличить разнообразие пищи, человек стал меньше страдать от голода.

8. Коллективная охота и совместное изготовление орудий труда требовали взаимной помощи и поддержки. Благодаря этому у древнего человека появилась и развилась речь. С речью возникла способность к мышлению.

Таким образом, согласно трудовой теории Ф. Энгельса общественный характер трудовых отношений стал основным условием, определившим превращение древних человекообразных обезьян в человека.

Антропогонические мифы, сказания о сотворении человека, антропогенная гипотеза, симиальная теория, трудовая теория.

Вопросы и задания

1. Как исторически формировались взгляды на происхождение человека?
2. Что характерно для донаучных концепций антропогенеза — антропогонических мифов и библейских сказаний? На чём они основывались?
3. С именами каких учёных связано развитие научных взглядов на происхождение человека? В чём сущность их открытий, гипотез и теорий?
4. Сравните взгляды на происхождение человека Линнея, Ламарка, Дарвина и Энгельса. Что общего и различного во взглядах этих учёных?

Дополнительная информация

В 1863 г. Ч. Лайель в книге «Древность человека, доказанная геологией» показал, что примитивные каменные орудия, найденные в земных пластах при раскопках вместе с костями мамонтов, являются важнейшим геологическим доказательством древности человеческого рода. Однако Лайель считал, что появление человека не было подготовлено всем предшествующим развитием органического мира, а представляло собой редкий и совершенно неожиданный скачок. Примерно этих же взглядов придерживался А. Уоллес. В статье «О развитии человеческих пород по закону естественного отбора» (1864) он настаивал на том, что человеческий род имеет особый путь развития. Признавая изначальное сверхъестественное происхождение человека, Уоллес допускал, что эволюция человека осуществлялась путём естественного отбора, но руководимого Высшим разумом, т. е. Творцом.

В 1986 г. под давлением научных фактов глава римско-католической церкви Папа Римский Иоанн Павел II в очередной энциклике — послании ко всем католикам мира — признал правоту научных теорий, объясняющих эволюционное происхождение тела человека от животных; в то же время он подчеркнул божественную сущность человеческой души. Имея в виду, что католичество — крупнейшая в мире христианская конфессия, можно говорить о завершении непримиримого противостояния науки и церкви во взлядах на происхождение человека.

§ 33. Сходство человека с животными



Рассмотрите рис. 144—147. Каковы свидетельства сходства человека с животными? Доказывают ли они его животное происхождение?

Систематическая принадлежность человека к царству Животные обусловлена комплексом признаков. Они позволяют достаточно точно определить его систематическое положение, т. е. тип, класс, отряд, семейство, род и вид.

Систематическое положение человека. Наличие на определённой стадии эмбрионального развития человеческого зародыша хорды, жаберных щелей, нервной трубки и полости глотки определяет его принадлежность к типу Хордовые. Развитие позвоночного столба, сердца на брюшной стороне тела, наличие двух пар конечностей дают основание отнести человека к подтипу Позвоночные. Теплокровность, развитие млечных желёз, наличие волос на

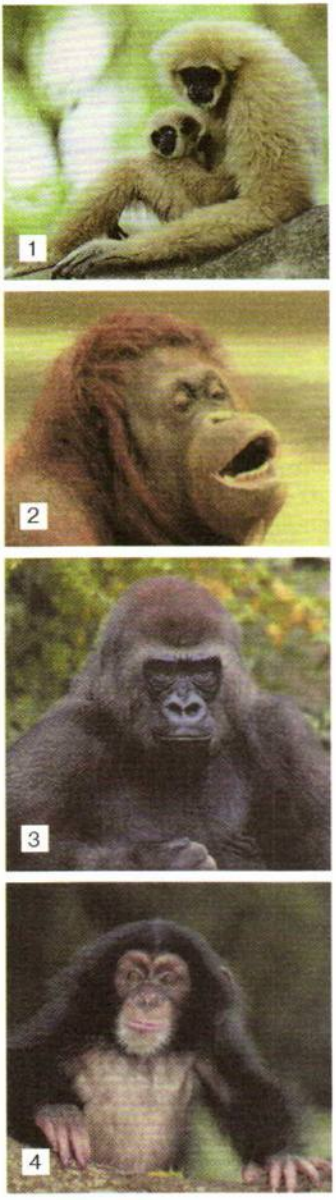


Рис. 143. Человекообразные обезьяны: *1* — гиббон; *2* — орангутан; *3* — горилла; *4* — шимпанзе

теле свидетельствуют о принадлежности человека к классу Млекопитающие, а развитие плода внутри тела матери и его питание через плаценту — к подклассу Плацентарные. Множество признаков указывает на то, что человек является представителем отряда Приматы, к которому относят также полуобезьян (лемуров, долгопятов) и обезьян. Человек обладает конечностями хватательного типа, на пальцах у него развиты ногти, имеется крупный головной мозг, в котором хорошо развиты большие полушария, для него характерно цветное бинокулярное зрение. Как и у высших приматов, на лице у человека развита мимическая мускулатура, встречаются четыре группы крови (A, B, AB, 0) и резус-фактор, на груди имеется одна пара млечных желёз, характерны низкая плодовитость и длительный период детства в онтогенезе.

В подотряде Обезьяны выделяют две секции: широконосые, или американские, обезьяны и узконосые, или обезьяны Старого Света. Человекообразные обезьяны (шимпанзе, горилла, орангутан, гиббон) и человек принадлежат к узконосым обезьянам. В этой секции различают надсемейство Высшие узконосые обезьяны, или Гоминоиды, которое объединяет два семейства: *Высшие человекообразные обезьяны (Pongidae)* и *Люди (Hominidae)*. К последнему семейству и принадлежит род *Человек (Homo)*. В настоящее время этот род представлен только одним биологическим видом — *Человек разумный (Homo sapiens L.)*. Он отличается от других, вымерших видов этого рода, значительным развитием лобных долей полушарий головного мозга, отвечающих за речь.

Сравнительно-морфологические свидетельства сходства человека с животными. По общему плану строения тела человек сходен с позвоночными животными, особенно с человекообразными обезьянами (рис. 143), и обладает целым рядом морфологических черт, доказывающих его животную природу. Прежде всего к ним относят многочисленные рудименты, имеющиеся у всех людей, а также атавизмы, изредка встречающиеся у отдельных представителей человеческого рода (рис. 144, 145).

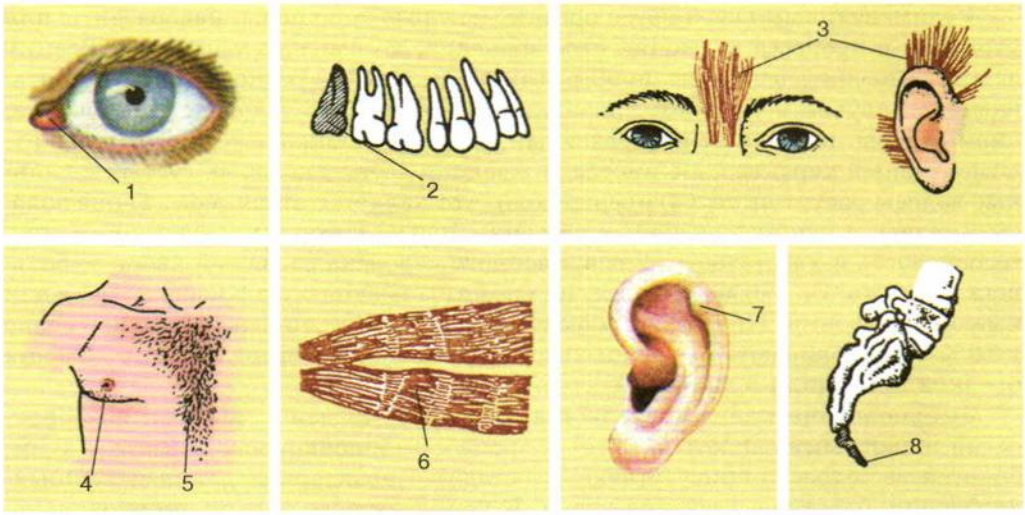


Рис. 144. Некоторые рудименты человека: *1* — мигательная перепонка; *2* — зуб мудрости; *3* — мышцы носа и ушной раковины; *4* — сосок у мужчины; *5* — волосяной покров на теле; *6* — сегментация мышц живота; *7* — дарвинов бугорок на ушной раковине; *8* — копчиковые позвонки

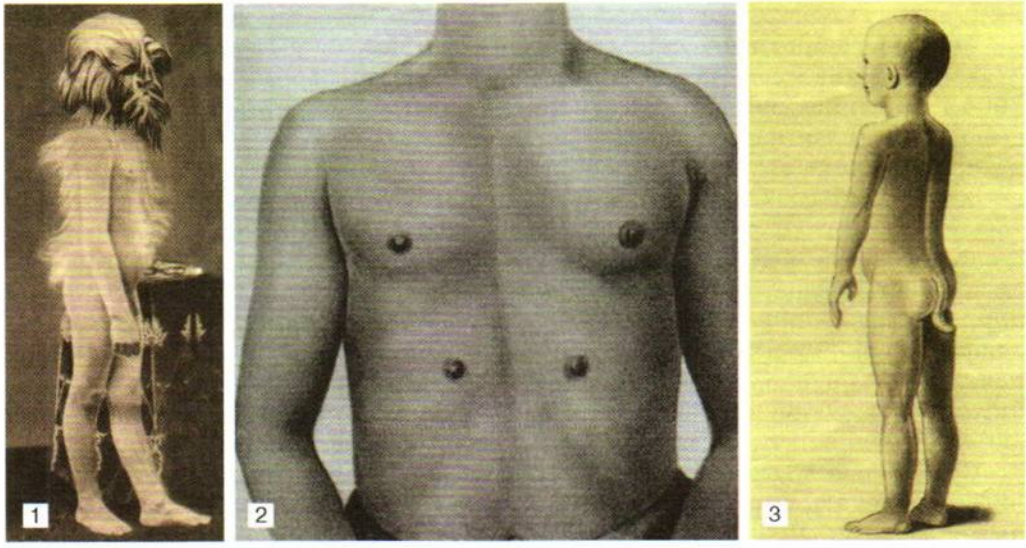


Рис. 145. Атавизмы человека: *1* — гипертрихоз («львиный мальчик» Стефан Бобровский); *2* — многососковость; *3* — хвостатость

Рудиментарными считаются органы, которые упрощены, недоразвиты или утратили в процессе эволюции своё значение, но имелись у предков. Всего у человека насчитывают свыше 90 рудиментов. Крайне редко встречаются атавизмы — случаи возврата к признакам предков. Тело человека, за исключением головы, покрывает недоразвитый волосяной покров, который имеет рудиментарный характер. Но иногда рождаются дети, у которых густые и длинные волосы растут на теле (гипертрихоз), что является атавизмом. Такие волосы имелись у наших предков — обезьян. Другие примеры атавизмов — многососковость и хвостатость. У современного человека развитый хвост — большая редкость. Он бывает мягким, но известны несколько случаев, когда в нём имелись позвонки. При анатомическом исследовании трупов людей примерно у 10% обнаруживаются зачатки хвостовых мышц, которые у наших далёких предков приводили в движение хвост.

Эмбриологические свидетельства. О родстве людей с другими позвоночными животными свидетельствует и процесс эмбрионального развития. В эмбриогенезе человека присутствуют все стадии, характерные для позвоночных: дробление, бластула, гаструла и т. д. К концу первого месяца эмбрионального развития у зародыша человека закладываются хорда, нервная трубка, жаберные щели и хвост (см. рис. 50). На пятом месяце развития у плода на всём теле появляется мягкая шерсть, которая затем исчезает. Все эти факты наглядно иллюстрируют биогенетический закон Геккеля — Мюллера и закон зародышевого сходства Бэра и являются неоспоримыми свидетельствами эволюционного происхождения человека как биологического вида от животных.

Физиолого-биохимические свидетельства. Методы иммунологии выявили сходство белков крови человека и высших человекообразных обезьян. Ещё в 1904 г. английский учёный Дж. Нэттолл выяснил, что если выделить из сыворотки крови человека белок-альбумин и впрыснуть его кроликам, то в их крови начнут вырабатываться антитела для защиты организма от введённого чужеродного вещества (рис. 146). Сыворотку, содержащую антитела, которые уничтожают альбумин человека, учёный использовал для измерения степени родства между человеком и различными животными. Эта сыворотка, смешанная с человеческим альбумином, давала бурную *реакцию преципитации* — связывания белков и антител, в результате которой наблюдалось выпадение осадка — преципитата. Альбумин шимпанзе реагировал с сывороткой почти так же бурно, как и альбумин из крови человека, что доказывало значительное сходство этих белков. У других животных, например лошади, реакция белков и антител сыворотки была выражена слабее, чем у шимпанзе.

С помощью других, более сложных лабораторных методов учёные научились определять аминокислотную последовательность белков крови различных животных. Чем больше похожи эти последовательности, тем ближе родство организмов, и наоборот, чем сходство меньше — тем родство отдалённее. У человека и шимпанзе последовательность аминокислот в гемоглобине крови

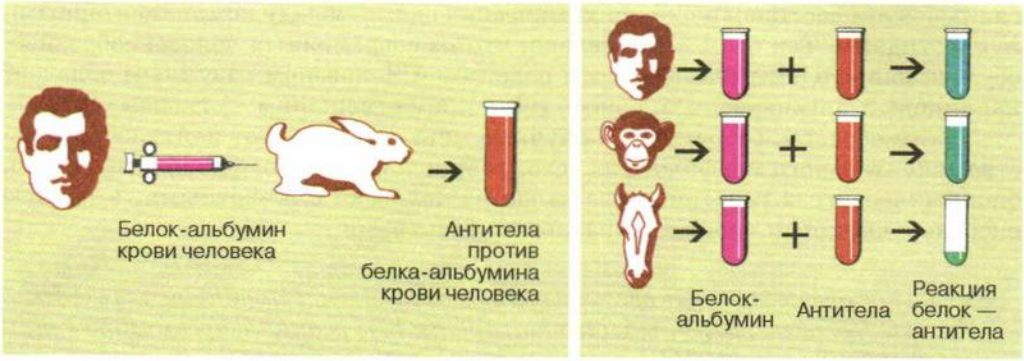


Рис. 146. Иммунологические реакции крови человека и животных

совпадает полностью. Человек и горилла состоят в более далёком родстве — их гемоглобин имеет два различия (см. рис. 60). Между гемоглобином человека и лошади различий значительно больше — 43.

Молекулярно-генетические свидетельства. Диплоидное число хромосом у высших человекообразных обезьян — 48. У человека диплоидный набор равен 46 хромосомам. Как отмечалось выше, исследование хромосом и их дифференциальная окраска позволяют сделать вывод о том, что у человека одна хромосома из второй пары могла образоваться в результате слияния двух хромосом шимпанзе (см. рис. 62). Более точные данные о генетическом родстве человека и высших человекообразных обезьян даёт *метод гибридизации ДНК*. С помощью специальных химических реакций разрывают связи между двумя α- и β-цепями молекул ДНК (например, человека и гориллы), а затем соединяют α-цепь молекулы ДНК человека с β-цепью молекулы ДНК гориллы. Все химические связи между двумя такими цепями комплементарно восстанавливаются, за исключением тех мест, где нуклеотидные последовательности в молекулах ДНК различаются (рис. 147). Близость генетического родства определяет-

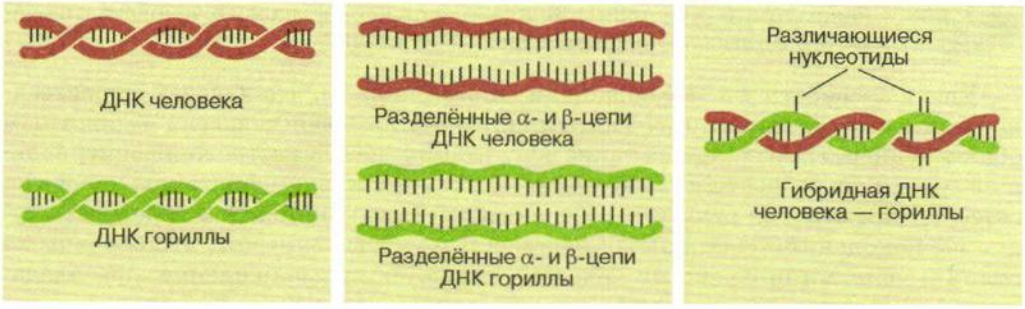


Рис. 147. Метод гибридизации ДНК

ся процентом восстановившихся химических связей между комплементарными нуклеотидами. Так было установлено, что из современных человекообразных обезьян наибольшим генетическим родством с Человеком разумным обладает карликовый шимпанзе, или бонобо (99 %), а наименьшим — гиббон (48 %).

Таким образом, современные научные методы позволяют найти свидетельства значительного морфологического, эмбриологического, физиологического, биохимического и генетического сходства человека с животными, в первую очередь с высшими человекообразными обезьянами.

Высшие человекообразные обезьяны (Pongidae), Люди (Hominidae), Человек (Homo), Человек разумный (Homo sapiens L.), реакция преципитации, метод гибридизации ДНК.

Вопросы и задания

1. Определите систематическое положение современного человека в классификации, начиная с наивысшей категории. Кем был описан вид Человек разумный?
2. Перечислите признаки, определяющие принадлежность человека к типу Хордовые, классу Млекопитающие, отряду Приматы.
3. Охарактеризуйте сравнительно-морфологические и эмбриологические свидетельства сходства человека с животными.
4. Какие физиолого-биохимические и молекулярно-генетические методы учёные используют для выявления родства человека с животными?
5. Объясните, почему современных высших человекообразных обезьян называют лабораторными двойниками человека. Приведите примеры таких животных.
6. Кто из современных высших человекообразных обезьян обладает наибольшим и наименьшим генетическим родством с человеком? С помощью какого метода это удалось установить? Опишите этот метод, используя рис. 147.

§ 34. Отличия человека от животных



Рассмотрите рис. 148—149. Какие черты современного человека отличают его от высших человекообразных обезьян?

Ещё в древности учёные обращали внимание на то, что человек существенно отличается от животных. Так, Аристотель, называя человека «животным общественным», ссылался на такие его отличия, как двуногое хождение, большой мозг и способность к мышлению. К. Линней к специфическим человеческим чертам относил речь, а также способность накапливать и передавать будущим поколениям свой опыт. Современные учёные считают, что основными отличительными признаками человека являются прямохождение, преобладание мозгового отдела черепа над лицевым, развитый головной мозг, речь и систематическое изготовление орудий труда.

Прямохождение — наиболее характерная особенность человека. Хотя некоторые животные, в том числе и человекообразные обезьяны, иногда встают на задние конечности, только у человека в процессе эволюции развился комплекс признаков, связанных с прямохождением. К числу этих признаков относят следующие (рис. 148).

1. Верхние конечности человека утратили функцию опоры при передвижении и превратились в *руки* — органы труда. Противопоставление большого пальца кисти остальным пальцам способствовало развитию её подвижности и способности к разнообразным точным движениям (письмо, игра на музыкальных инструментах, мелкие манипуляции при ручной сборке приборов и др.).

2. У человека центр тяжести переместился в нижнюю часть позвоночника, что придало телу бóльшую устойчивость. В процессе эволюции позвоночник принял *S-образную форму* (появились шейный, грудной, поясничный и крестцовый изгибы), а нижняя конечность приобрела *сводчатую стопу*, что способствовало смягчению толчков и сотрясений, возникающих при ходьбе, беге и прыжках.

3. Возрастание нагрузки на нижние конечности человека вызвало увеличение размеров большого пальца стопы и появление особой сухожильной связки, обеспечившей параллельное расположение её пальцев.

4. Для поддержания органов брюшной полости в поясе нижних конечностей у человека развились *широкие тазовые кости*. Изменившаяся вследствие этого форма отверстия малого таза затруднила процесс родов.

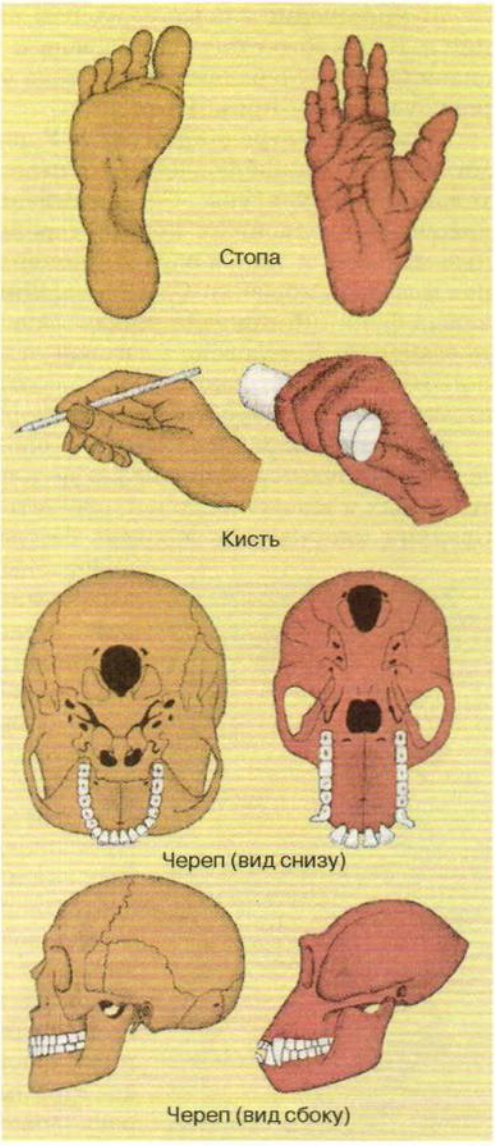


Рис. 148. Важнейшие отличия в строении стопы, кисти и черепа человека (жёлтый цвет) и человекообразной обезьяны (оранжевый цвет)

5. Уплощение в передне-заднем направлении грудной клетки и перемещение затылочного отверстия черепа к центру его основания (см. рис. 148) обеспечило лучшую балансировку тела человека, необходимую для поддержания равновесия при прямохождении.

Изменение строения черепа. У человека по сравнению с человекообразными обезьянами наблюдается *уменьшение размера челюстных костей* и жевательной мускулатуры. Соответственно значительно уменьшились гребни на височных и теменных костях черепа, к которым прикрепляются жевательные мышцы, и таким образом появилась возможность для увеличения размеров мозговой коробки. Специализация жевательных мышц на выполнении речевых функций привела к развитию на нижнечелюстной кости *подбородочного выступа*. У человека мозговой отдел черепа преобладает над лицевым (для животных характерно обратное соотношение), а надбровный костный валик отсутствует, что облагораживает форму лица.

Развитие головного мозга и второй сигнальной системы. Головной мозг человека отличается мощным развитием больших полушарий, особенно лобных, теменных и височных долей, ответственных за высшую нервную деятельность. Средняя масса мозга человека составляет 1350—1500 г, тогда как у человекообразных обезьян — гориллы и шимпанзе — он всего лишь 460 г. Поверхность больших полушарий у человека занимает площадь около 1200 см^2, а у шимпанзе — 400 см^2 (рис. 149).

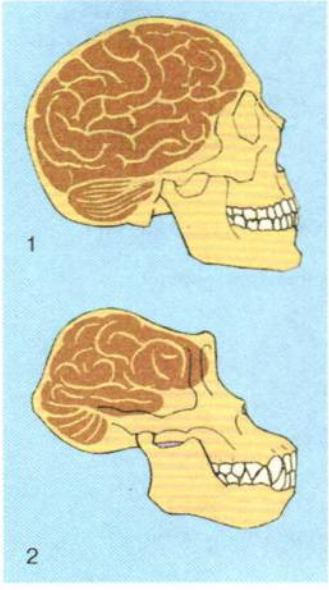


Рис. 149. Сравнительные размеры головного мозга: *1* — человека; *2* — шимпанзе

Важнейшей отличительной особенностью человека является то, что рассудочная деятельность, свойственная многим высшим животным, у него достигает наивысшего развития. Он обладает высокоразвитым сознанием, способностью к абстрактному мышлению, общению с помощью речи и письма. Высшая нервная деятельность человека характеризуется наличием не только первой сигнальной системы, воспринимающей раздражители с помощью анализаторов, но и *второй сигнальной системы*. В основе её работы лежит способность человека воспринимать видимую и слышимую *речь*, состоящую из слов. Услышанное или прочитанное слово воспринимается речевым и зрительным центрами, расположенными в лобных долях коры левого полушария головного мозга. В них возникают нервные связи, или ассоциации, а затем — конкретный образ, вызванный этим словом. Вторая сигнальная система позволяет не только оперировать конкретными образами. С её помощью формируются и ана-

лизируются отвлечённые абстрактные понятия и символы, например математические и химические формулы.

Развитие у человека второй сигнальной системы качественно изменило характер информационных связей между людьми. Речь, являясь средством общения, способствовала становлению *внегенетического способа передачи информации* в поколениях через обучение и воспитание. Впоследствии человек разработал технические средства, которые позволили не только передавать информацию на большие расстояния, но и накапливать её (на страницах книг, кино- и видеоплёнках, магнитных и лазерных дисках и т. п.). Благодаря этому в человеческом обществе сложились особые социальные отношения, обеспечившие координацию деятельности больших групп людей как между собой, так и в отношении окружающей среды. Способность к общению и абстрактному мышлению сделала человека социальным существом.

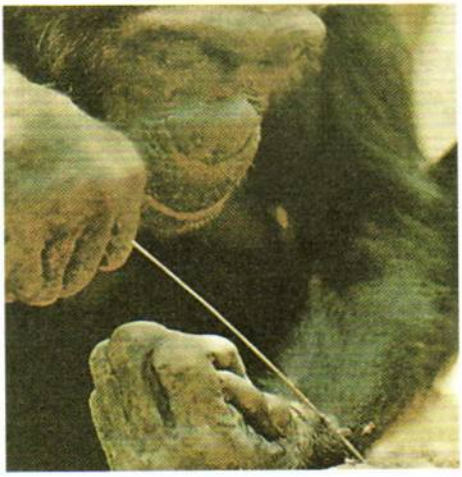


Рис. 150. Ловля термитов шимпанзе

Систематическое изготовление орудий. Вначале первобытный человек использовал готовые естественные орудия — камень, ветку, кусок кости, т. е. предметы, которые животные могут применять для добывания пищи. Например, шимпанзе используют тонкие травинки для извлечения из твёрдого глиняного сооружения термитов, являющихся их излюбленным лакомством (рис. 150).

Однако ни одно животное не занимается изготовлением орудий, т. е. орудийной деятельностью, систематически. Таким образом, человека от животных отличает *систематическое изготовление орудий.*

Совершенствование орудийной деятельности оказало влияние на взаимоотношения человека с природой. Постепенно он стал использовать различные источники энергии: органическое топливо, силу воды, силу ветра и т. д. Для их освоения человек изобрёл разнообразные и весьма сложные орудия и механизмы. Так возникли и стали развиваться промышленность, сельское хозяйство и другие виды производственной деятельности. В результате этого взаимоотношения человека с природой качественно изменились — он стал активно использовать её в своих целях.

Прямохождение, рука, позвоночник S-образной формы, сводчатая стопа, широкие тазовые кости, уменьшение размеров челюстных костей, подбородочный выступ, вторая сигнальная система, речь, внегенетический способ передачи информации, систематическое изготовление орудий.

Вопросы и задания

1. Какие черты современного человека отличают его от высших человекообразных обезьян? В чём причина этих отличий?
2. Опишите признаки, развившиеся у человека в связи с прямохождением. Каково их значение для человека? Встречаются ли такие признаки у животных?
3. Чем отличается высшая нервная деятельность человека и животных? Приведите примеры, иллюстрирующие отличия.
4. Охарактеризуйте орудийную деятельность человека, некоторых птиц и млекопитающих. Отметьте принципиальные отличия орудийной деятельности человека.
5. Известно, что высшие человекообразные обезьяны одинаково хорошо владеют обеими передними конечностями, т. е. являются двоерукими, а человек чаще всего — правша (10—15% людей — левши). С чем это связано?

§35. Движущие силы (факторы) антропогенеза



Вспомните, какие движущие силы (факторы) эволюции ведут к появлению у организмов приспособленности, а также к видообразованию.

Антропогенез был вызван теми же движущими силами (факторами), которые обеспечили эволюцию органического мира. Главными из них считают наследственную изменчивость и естественный отбор. Их принято называть *биологическими факторами* антропогенеза. А поскольку человек — существо не только биологическое, но и социальное, его эволюции способствовали и специфические факторы — *социальные*. К ним относят групповое сотрудничество, общение, орудийную деятельность и появление у наших предков постоянных жилищ. Таким образом, рассматривая движущие силы эволюционного развития человека, необходимо говорить о специфических, характерных только для эволюции человека *биосоциальных факторах* антропогенеза.

Наследственная изменчивость. Вам уже известно, что различные формы *наследственной (генотипической) изменчивости*, прежде всего мутационная, являются элементарным эволюционным материалом. Частота самопроизвольных, или спонтанных, мутаций у организмов всех видов исключительно мала, они имеют случайный и ненаправленный характер. Другое дело — мутации индуцированные, т. е. вызванные действием различных факторов-мутагенов. Эволюция человека стала возможной только вследствие очень высокой скорости появления индуцированных мутаций. Каковы же причины этого? На этот счёт существует несколько гипотез.

Одна из них основывается на том, что приблизительно около 3 млн лет назад на прародине человека, в Восточной Африке, происходили мощные движения земной коры и образовывались глубокие, длиной в сотни и тысячи километров разломы — рифты. Образование разломов сопровождалось выходом на поверхность высокорадиоактивных вулканических пород, что могло вызвать

резкое *увеличение радиационного фона* и, как следствие, увеличение доли мутаций в генофонде далёких предков современного человека.

Мутации могли быть и следствием физиологических перестроек организма. Например, увеличение в процессе эволюции у предков человека массы головного мозга способствовало не только усовершенствованию поведения, но и изменило деятельность эндокринной системы, вырабатывающей гормоны. В результате стрессовых ситуаций, которые неизбежно возникали при общении предков человека друг с другом, перестроилась вся система нервно-гуморальной регуляции функций организма, что могло стать причиной значительной генотипической изменчивости по разным признакам.

Естественный отбор является главным фактором эволюции, направляющим весь её ход. На ранних этапах антропогенеза происходил *индивидуальный отбор* отдельных особей, более способных к изготовлению орудий, с помощью которых они могли добывать себе пищу и защищаться от врагов. Такой отбор формировал морфофизиологические особенности организации предков человека — прямохождение, изменение строения рук, увеличение головного мозга и т. п. На более поздних этапах эволюции определяющую роль стал играть *групповой отбор*, направленный на совершенствование социальной организации первобытного человеческого стада. Это помогало выживать даже физически слабым индивидам, что значительно увеличило численность людей и способствовало освоению предками человека новых территорий.

Совместное действие индивидуального и группового отборов, направленное на лучшую адаптивную организацию человека как биосоциального существа, получило название *биосоциальный отбор*. На ранних этапах антропогенеза он охватывал небольшие по численности группы людей — отдельные семьи, на более поздних — целые племена. Биосоциальный отбор продолжает действовать и сейчас в некоторых популяциях современного человека, живущих вдали от цивилизации.

Групповое сотрудничество и общение. Для того чтобы выжить, первобытные люди должны были научиться действовать сообща. Без *группового сотрудничества* трудно было обороняться в условиях открытых ландшафтов — местообитаний предков человека, а также охотиться на крупных млекопитающих. Коллективная охота (рис. 151) позволяла запасать пищу

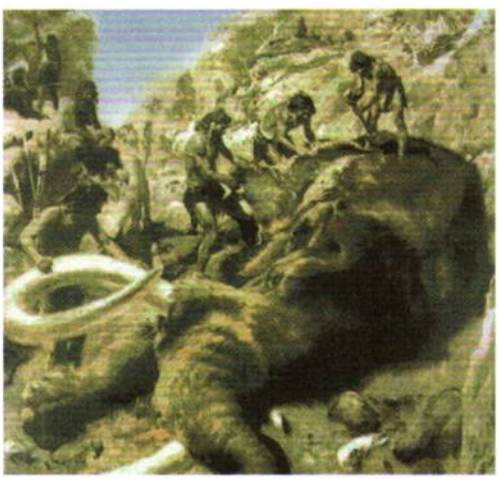


Рис. 151. Коллективная охота первобытного человека

впрок, и таким образом освободилось время для изготовления более совершенных орудий, воспитания детей, заботы о больных и стариках.

Совместная жизнь и коллективная деятельность вызвали у наших предков настоятельную потребность в развитии средств *общения*. Появилась речь, которая совершенствовалась параллельно с эволюцией головного мозга. Её возникновение расширило возможности обмена информацией, отдельные индивиды смогли передавать свой опыт следующим поколениям.

Орудийная деятельность и постоянные жилища. Создание и использование в повседневной жизни орудий, т. е. *орудийная деятельность* первобытного человека, имели большое значение в антропогенезе. Во-первых, это способствовало развитию у наших далёких предков мелких мышц руки и соответствующих двигательных зон коры больших полушарий головного мозга. Во-вторых, созданные орудия обеспечили выживание человека как биологического вида в борьбе за существование с другими видами организмов.

Первобытные люди жили в естественных пещерах. Значение появления *постоянных жилищ* заключалось в том, что они обеспечили необходимые условия для жизни первобытного человека. В них можно было укрыться от непогоды, спастись от хищников и сохранить запасы пищи.

Важную роль в процессе антропогенеза играла *мясная пища*, входившая в рацион питания наших предков. Содержавшиеся в ней животные белки с незаменимыми аминокислотами оказали существенное влияние на развитие у далёких предков современного человека головного мозга. Опосредованно мясная пища способствовала утверждению главенствующей роли мужчины — охотника и добытчика, т. е. формированию патриархальной семьи.

Появление постоянных жилищ в значительной степени содействовало развитию у предков современного человека *альтруизма* (от лат. *alter* — другой) — бескорыстной заботы о других. В жилищах можно было поддерживать огонь, который использовался для обогрева, защиты от хищников и приготовления легко усваиваемой пищи — её теперь хватало всем членам группы. Всё это значительно повысило шансы первобытных людей в борьбе за существование и обеспечило им эволюционный успех.

Факторы антропогенеза: биологические, социальные, биосоциальные; наследственная (генотипическая) изменчивость; увеличение радиационного фона; естественный отбор: индивидуальный, групповой, биосоциальный; групповое сотрудничество; общение; орудийная деятельность; постоянные жилища; мясная пища; альтруизм.

Вопросы и задания

1. В чём принципиальное отличие эволюции человека от эволюции остального органического мира? Приведите примеры таких отличий.

2. Какие биологические и социальные факторы явились движущими силами антропогенеза? Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Движущие силы (факторы) антропогенеза

Группа факторов	Фактор	Роль в антропогенезе

3. Почему в процессе эволюции человека биологические факторы уступили место социальным? Как это произошло? Какие движущие силы действуют сейчас?
4. Известны результаты наблюдений за детьми, выросшими в изоляции от человеческого общества. У таких детей (их называют маугли) не развита психика, они с трудом овладевают речью и при каждом удобном случае передвигаются на четвереньках. О чём свидетельствуют эти факты?

§ 36. Основные стадии антропогенеза



Рассмотрите рис. 152, 154, 155, 157, 159, 161. Чем отличались друг от друга предки современного человека? В каком направлении у них шло развитие морфологических признаков?

В становлении человека как вида выделяют четыре стадии: предшественника человека (протоантропа), древнейшего человека (архантропа), древнего человека (палеоантропа) и человека современного типа (неоантропа) (рис. 152).

Дриопитеки — предки человека и человекообразных обезьян. Ближайшими общими предками человека и человекообразных обезьян (гиббона, гориллы, орангутана и шимпанзе) были *дриопитеки* (от греч. *dryos* — дерево и *pithecos* — обезьяна), обитавшие 30—25 млн лет назад в третичном периоде на территории Западной, Восточной Африки и Южной Азии. Дриопитеков считают родоначальниками эволюционного древа приматов, от которого берут начало ветви, ведущие к человекообразным обезьянам и человеку. Раньше предполагали, что предками человека были азиатские представители дриопитеков — *рамапитек* и *сивапитек* (обезьяны Рамы и Шивы), остатки которых найдены на холмах Сивалик в Индии (рис. 153). Сейчас более вероятным предком человека считается существовавший около 14—12 млн лет назад африканский вид — *кениапитек* (рис. 154), остатки которого нашёл английский антрополог Луис Лики в 1962 г. в Форт-Тернане (Кения, Западная Африка). Объём головного мозга кениапитека достигал 350—380 см^3.

Дриопитеки обитали на границе леса и саванны, где могло произойти их разделение на понгид и гоминид. Первые продолжили жить на деревьях, вторые перешли к прямохождению. Древесный образ жизни дриопитеков способствовал совершенствованию и координации сложных движений, характерных для обезьян, обитающих на деревьях. Хорошо развитая хватательная функция передних конечностей позволила манипулировать предметами и предопределила

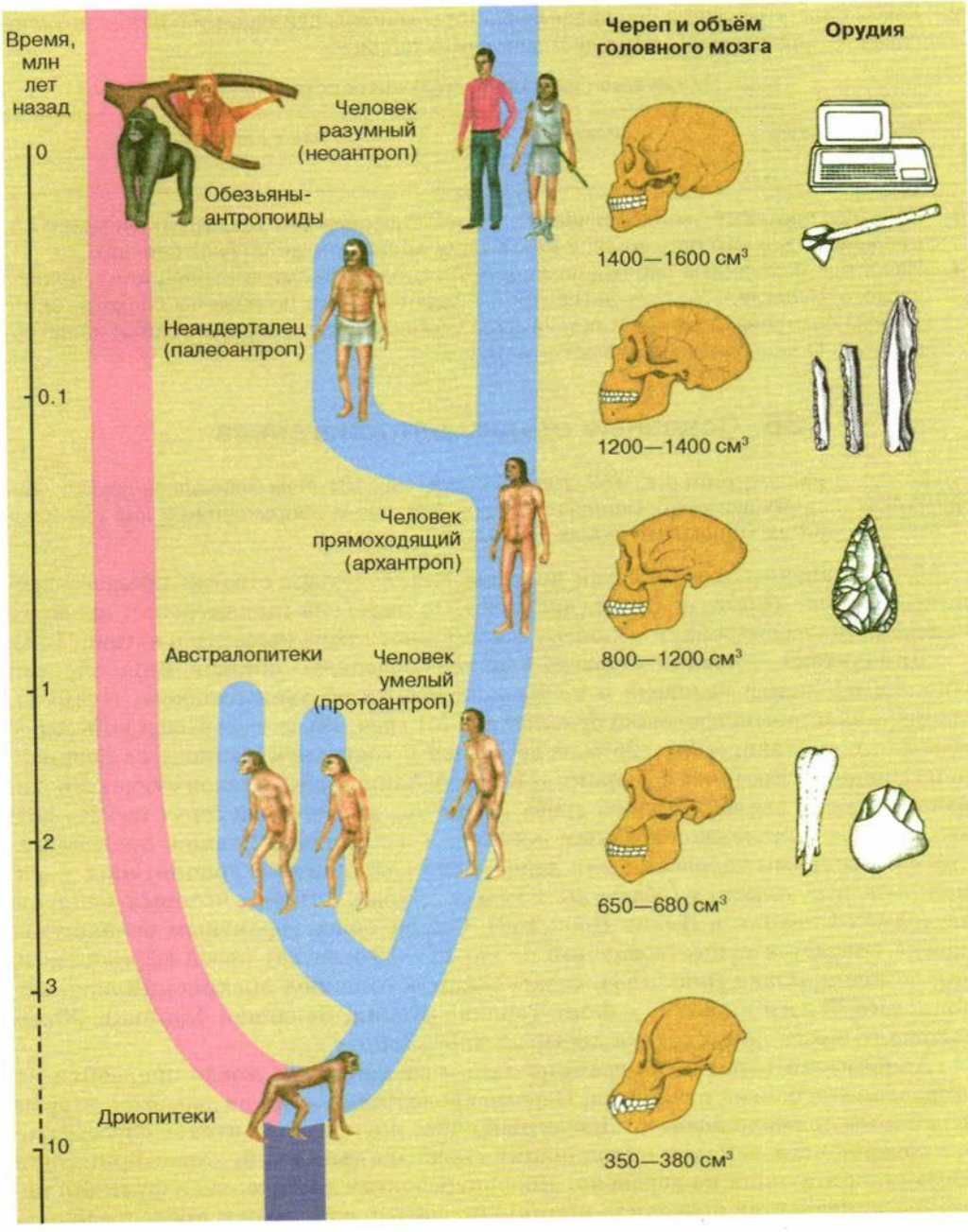


Рис. 152. Эволюционное древо понгид и гоминид

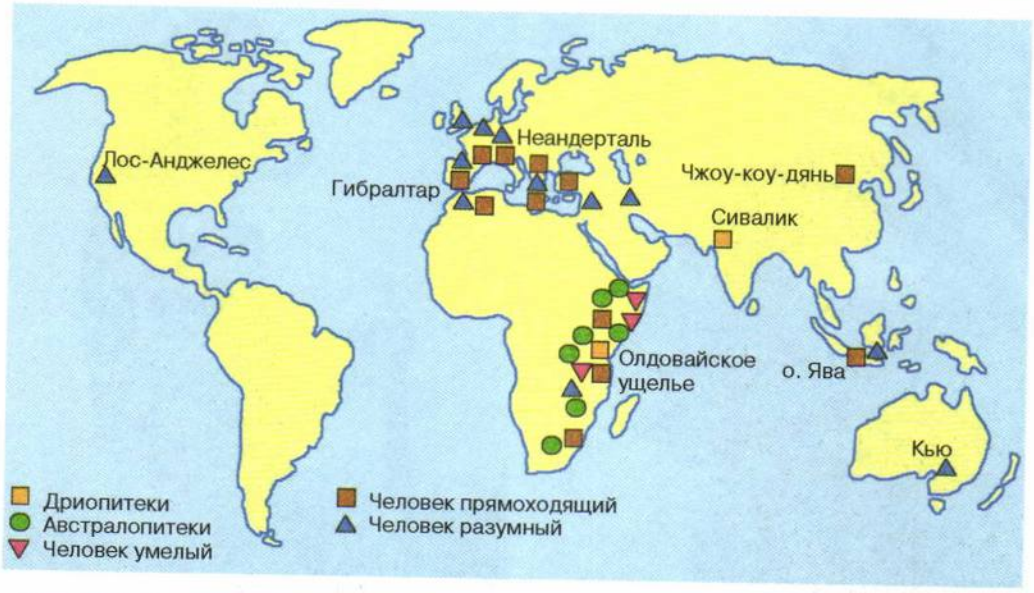


Рис. 153. Карта основных палеонтологических находок предковых форм человека

развитие руки. Из семейства Гоминиды выделилась эволюционная ветвь, давшая начало группе австралопитеков — предшественников человека.

Протоантроп — предшественник человека. Стадии *протоантропа* (от греч. *proteros* — ранний и *anthropos* — человек) соответствуют многочисленные вымершие виды австралопитеков, существовавшие около 5,5—1,8 млн лет назад. Первую находку, сделанную в пустыне Калахари в Южной Африке, описал в 1924 г. профессор Йоханнесбургского университета Раймонд Дарт. Найденную форму он назвал *австралопитек африканский* (от лат. *australis* — южный и греч. *pithecos* — обезьяна) (рис. 155). Позднее, в 1959 г., супругами Луисом и Мэри Лики в Олдовайском ущелье (Танзания, Восточная Африка) были обнаружены остатки черепа, плечевая и бедренная кость существа, получившего название зинджантроп (в переводе с арабского — человек Восточной Африки). Абсолютный возраст находки составил 1,75 млн лет. Продолжая раскопки, Л. Лики обнаружил кости более развитого, чем зинджантроп, австралопитека, названного им презинджантропом — предшественником зинджантропа, так как возраст находки исчислялся более чем 2 млн лет (см. рис. 137). Вместе со скелетными остатками презинджантропа в раскопках было найдено значительное количество орудий — ударников и сечек (чопперов), изготовленных из камней-галек. Там же были найдены разбитые этими орудиями кости животных, из которых был извлечён костный мозг. Чтобы подчеркнуть способ-

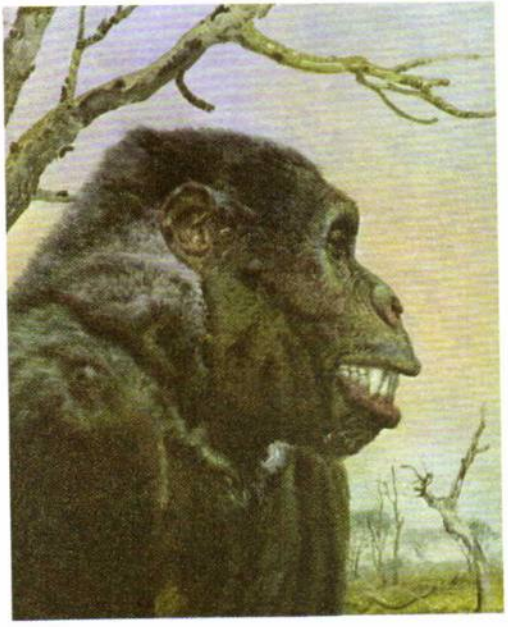


Рис. 154. Представитель африканского рода дриопитеков (по З. Буриану)

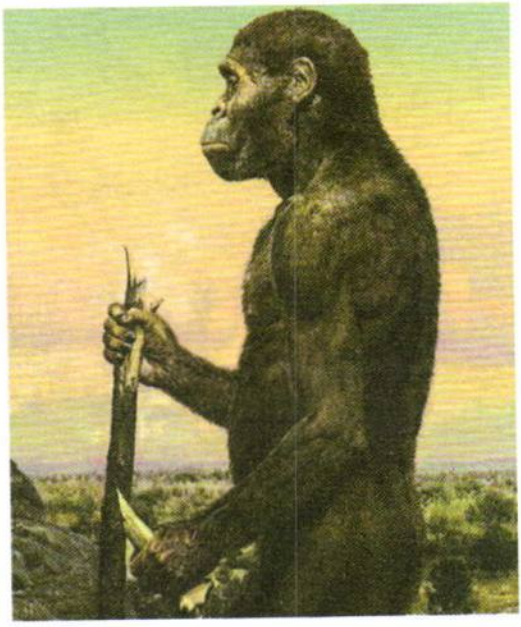


Рис. 155. Австралопитек африканский (по З. Буриану)

ность презинджантропа, или австралопитека афарского, изготовлять галечные орудия, Л. Лики дал ему другое видовое название — *Человек умелый (Homo habilis)*. Эти галечные орудия по месту их первого обнаружения получили название орудий *олдовайской культуры* (рис. 156).

Объём головного мозга Человека умелого достигал 650—680 см^3, а рост — 120—130 см. Жили представители этого вида гоминид в пещерах, занимались собирательством семян и плодов, но наряду с этим охотились на мелких животных и на других более примитивных австралопитеков. Изучение тазовых и бедренных костей презинджантропа свидетельствует о его прямохождении. Считается доказанным, что именно он был непосредственным предшественником человека, а остальные виды австралопитеков являлись тупиковыми ветвями эволюционного древа гоминид (см. рис. 152).

Архантроп — древнейший человек. К стадии *архантропа* (от греч. *archaios* — древнейший и *anthropos* — человек) относят многочисленные находки ископаемых древнейших людей, которых учёные объединяют видовым названием *Человек прямоходящий (Homo erectus)* (рис. 157).

Первые находки были сделаны в 1892 г. голландским врачом Эженом Дюбуа на острове Ява (см. рис. 153). На берегу реки Соло он обнаружил три

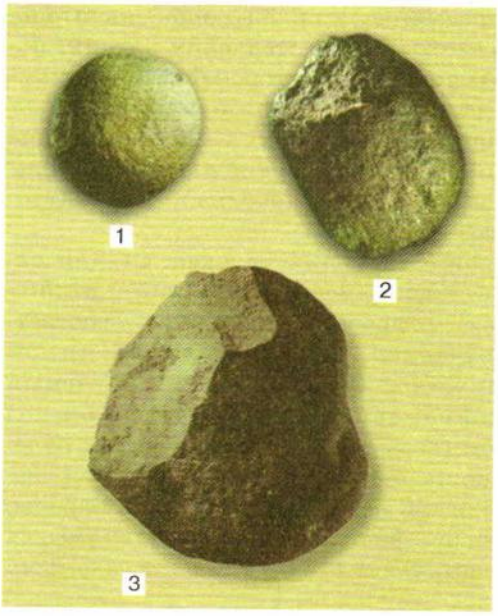


Рис. 156. Орудия олдовайской культуры: *1* — ударник; *2*, *3* — камни-сечки (чопперы)

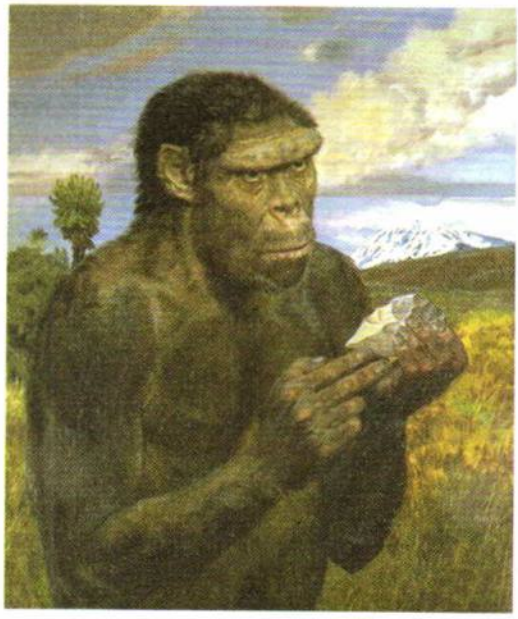


Рис. 157. Человек прямоходящий (по З. Буриану)

зуба, черепную крышку и бедренную кость существа, названного им *питекантропом* (от греч. *pithecos* — обезьяна, *anthropos* — человек) или *обезьяночеловеком*. Впоследствии подобные находки были сделаны и в других местах земного шара. Так, в 1907 г. немецкий учёный Отто Шетензак в песчаном карьере под Мауэром, недалеко от г. Гейдельберга (Германия), обнаружил нижнюю челюсть с зубами, принадлежавшую архантропу, названному *гейдельбергским человеком*. В 1927 г. канадский учёный Дэвидсон Блэк вблизи деревни Чжоу-коу-дянь около Пекина (Китай) нашёл остатки ископаемого существа, получившего название *синантроп* (от позднелат. *Sina* — Китай и греч. *anthropos* — человек). Позднее остатки архантропов нашли в Венгрии, Алжире, Эфиопии и Южной Африке.

Человек прямоходящий существовал около 1,9—0,5 млн лет назад на территории Европы, Азии и Африки. Древнейшие люди были более крупными, чем австралопитеки. Объём головного мозга у них достигал 800—1200 см^3, а рост — 150—175 см. Они могли подолгу и без напряжения ходить прямо, используя руки только для орудийной деятельности. Архантропы охотились на различных животных, включая даже таких крупных, как носороги и слоны. Они умели добывать огонь, высекая из кремния искры или получая его трением



Рис. 158. Орудие ашельской культуры (бифас — камень-рубило)

деревянных предметов. У архантропов значительно улучшилась техника изготовления орудий, появились заострённые с двух сторон бифасы — камни — рубила и скрёбла, сделанные из кремния путём откалывания от него тонких пластин. Такие орудия получили название орудий *ашельской культуры* (рис. 158). Предположительно, у архантропов впервые возникла речь.

Палеоантроп — древний человек. Стадии *палеоантропа* (от греч. *palaios* — древний и *anthropos* — человек) — древнего человека — соответствует *неандерталец*, ископаемые остатки которого обнаружил в 1856 г. немецкий учёный Герман Шаафгаузен в долине Неандерталь под Дюссельдорфом (Германия). В последующем палеонтологические находки древних людей были сделаны более чем в 400 местах на территории Европы, Африки и Азии (см. рис. 153). Большинство учёных относят неандертальцев к виду *Человек разумный*

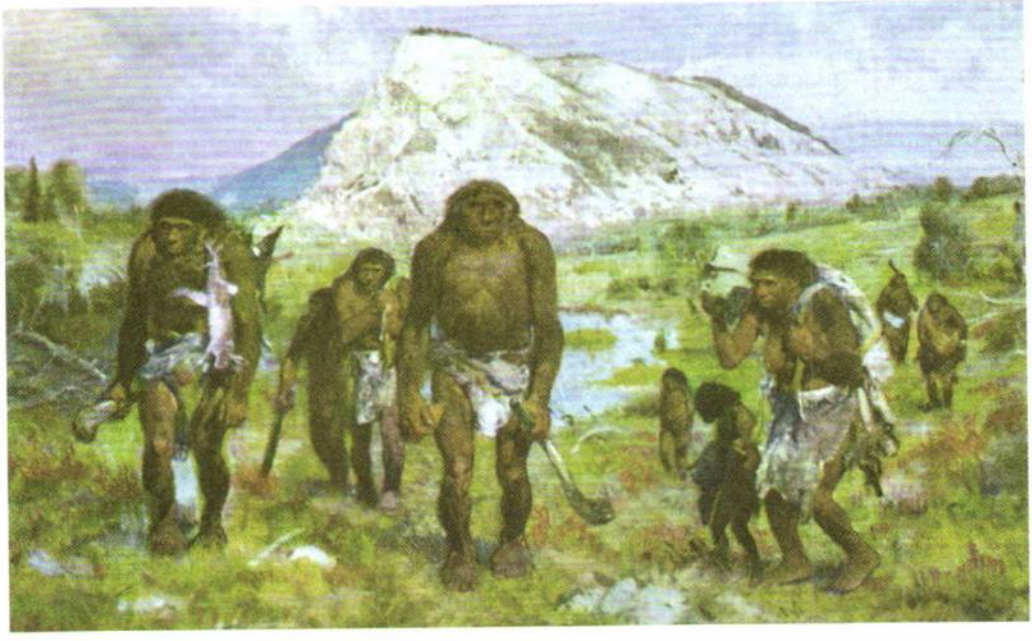


Рис. 159. Неандертальцы (по З. Буриану)

(Homo sapiens) и считают его ископаемым подвидом — *Человеком разумным неандертальским (Homo sapiens neanderthalensis).*

Сравнительный анализ фрагментов митохондриальной ДНК, которую удалось выделить из костей неандертальцев, и ДНК современных людей показывает, что неандертальцы — генетически отдельная тупиковая ветвь эволюции гоминид. Некоторые учёные считают, что эволюционное расхождение между неандертальцами и людьми современного типа является более значительным и выделяют первых в самостоятельный вид — Человек неандертальский (*Homo neanderthalensis*) (рис. 159). По-видимому, архантропы, жившие около 500 тыс. лет назад в Северной Африке, дали начало примитивной форме Человека разумного, который в результате миграции заселил сначала Юго-Западную Азию, а затем Европу и другие области земного шара, называемые *ойкуменой* (от греч. *oikymene* — населённая человеком часть Земли). От него и произошли около 300—200 тыс. лет назад несколько морфологических типов неандертальцев, различающихся по строению и образу жизни. Так, ранних неандертальцев, или пренеандертальцев, считают предками поздних классических, или западноевропейских, неандертальцев, существовавших около 150—35 тыс. лет назад. От них появились около 50 тыс. лет назад прогрессивные неандертальцы, палеонтологические находки которых обнаружены на территории Ирана и Палестины. Прогрессивные неандертальцы по внешнему виду практически ничем не отличались от людей современного типа. Западноевропейские неандертальцы, напротив, имели мощное телосложение и звероподобные черты (см. рис. 159). Рост их достигал 150—160 см, а кости скелета имели плотную структуру, что указывает на большие физические нагрузки, испытываемые опорно-двигательным аппаратом. Объём головного мозга классических неан-



Рис. 160. Орудия мустьерской культуры: наконечники и скрёбла



Рис. 161. Кроманьонец (по З. Буриану)



Рис. 162. Орудия шательперонской культуры

дертальцев достигал 1200—1400 см³. Череп западноевропейских неандертальцев имел мощный надглазничный валик, лоб был низким и покатым, а лицо широким и скуластым.

Неандертальцы жили в пещерах, где устраивали убежища из ветвей, костей и шкур убитых на охоте зверей. Охота велась коллективно, главным образом на крупных копытных, мамонтов и хищных млекопитающих, что требовало от её участников большой слаженности действий. На охоте неандертальцы использовали более совершенные кремниевые и костяные орудия — наконечники и скрёбла, получившие название орудий *мустьерской культуры* (рис. 160).

Неандертальцы внезапно исчезли около 40—30 тыс. лет назад. Причины этого окончательно не выяснены. Учёные предполагают, что они были либо поглощены, либо частично истреблены людьми современного типа. Поскольку у них были недоразвиты лобные доли головного мозга, отвечающие за поведение, то предполагают, что конфликты между неандертальцами способствовали распаду их групп и вели к самоистреблению.

Неоантроп — человек современного типа. К стадии *неоантропа* (от греч. *neos* — новый и *anthropos* — человек) относят как ископаемые формы человека современного типа *(Homo sapiens fossilis)*, так и ныне живущих людей *(Homo sapiens sapiens)*.

Ископаемые остатки человека современного типа впервые были найдены в 1868 г. в гроте Кро-Маньон (Юго-Западная Франция), поэтому он был назван *кроманьон-*

цем (рис. 161). Так как впоследствии ископаемые остатки человека современного типа были обнаружены и в других местах, причём не только в Европе, но и в Азии, Африке и даже в Австралии и Северной Америке (см. рис. 153), то для обозначения ископаемых людей современного типа правильнее употреблять термин *ископаемые неоантропы*.

Появились ископаемые неоантропы около 40—35 тыс. лет назад и по физическому строению практически не отличались от современных людей. Объём головного мозга у них достигал 1400—1600 см^3. Они имели высокий лоб, и на их черепе не было надглазничного валика. Нижняя челюсть ископаемых неоантропов заканчивалась подбородочным выступом, что указывает на хорошее развитие речевого аппарата. У ископаемых людей современного типа лучше, чем у древних людей, были развиты лобные доли головного мозга, ответственные за мышление и речь. Кости скелета стали менее массивными и более тонкими. Жили ископаемые неоантропы в естественных укрытиях — пещерах, гротах или в жилищах, построенных из стволов деревьев, костей и шкур убитых на охоте животных. Улучшилась техника изготовления орудий, поэтому они стали более разнообразными и совершенными. Появились ножи, копья, наконечники, гарпуны, иглы, сделанные из камня, рога и кости. По месту первых находок их называют орудиями *шательперонской культуры* (рис. 162). Ископаемые неоантропы были искусными охотниками. Считается, что именно они истребили значительную часть крупных млекопитающих четвертичного периода: мамонтов, шерстистых носорогов, пещерных медведей и др. Резкое уменьшение численности промысловых видов способствовало началу *неолитической революции* — одомашниванию животных и окультуриванию растений. Люди начали заниматься животноводством и земледелием.

Именно в это время появляется *первобытное искусство*, о чём свидетельствуют наскальные рисунки в пещерах Европы. Так, в пещерах Ласко во Франции и Альтамира в Испании насчитывают сотни подробных рисунков различных животных, выполненных растительными красками. Найдены также фигурки женщин, сделанные из кости и камня (рис. 163). В это время происходит формирование духовной жизни человека. Биологические факторы в антропогенезе уступают место социальным. Из первобытного человеческого стада формируется первобытное человеческое общество. Биологическая эволюция человека как вида замедляется и сменяется социальной эволюцией.

Дриопитеки, кениапитек, протоантроп, австралопитеки, презинджантроп, Человек умелый, олдовайская культура, архантроп, питекантроп, синантроп, гейдельбергский человек, Человек прямоходящий, ашельская культура, палеоантроп, неандерталец, Человек разумный, мустьерская культура, неоантроп, кроманьонец, шательперонская культура, неолитическая революция, первобытное искусство, ойкумена.

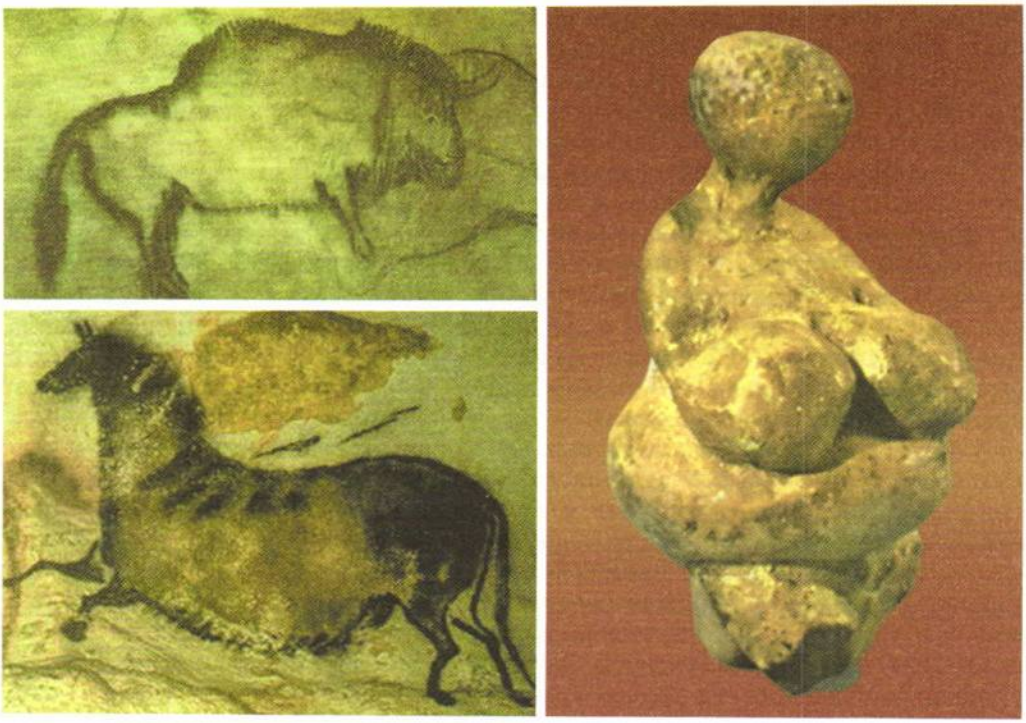


Рис. 163. Первобытное искусство: наскальные рисунки (зубр, лошадь); неолитическая Венера (фигурка из кости)

Вопросы и задания

1. Какое значение для изучения антропогенеза имеют палеонтологические находки первобытных людей? Где они обнаружены? Используйте для ответа рис. 153.
2. Какие стадии выделяют в антропогенезе? Используя текст параграфа, составьте характеристику каждой из стадий. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Основные стадии антропогенеза

Название стадии	Время существования	Места и авторы находок	Объём головного мозга	Образ жизни и орудия

3. На какой стадии антропогенеза проходит грань между понгидами и гоминидами? В чём она заключается? Ответ проиллюстрируйте примерами.
4. На какой стадии антропогенеза биологические факторы эволюции уступили место социальным? Какое значение это имело для эволюции человека?

5. Среди животных встречаются виды, имеющие головной мозг значительно бóльших размеров, чем у человека, например дельфины и слоны. Объясните, почему именно среди приматов появились предки современного человека.

Дополнительная информация

Существует гипотеза, согласно которой в некоторых высокогорных областях нашей планеты сохранились потомки боковой ветви эволюционного древа приматов — гигантских человекообразных обезьян — гигантопитеков, обитавших около 300 тыс. лет назад в Центральной Азии. Местные жители называют их поразному: в Гималаях и Тибете их зовут «йети», на Кавказе — «алмаст», в горах Сибири — «чучуна», в Северной Америке — «бигфут» и «саскватч». Европейцы часто объединяют их одним названием — «снежный человек». Убедительных научных доказательств вымирания гигантопитеков нет. Однако нет также и достоверных свидетельств существования снежного человека. Существуют отдельные фотографии следов йети: в одном из Тибетских монастырей якобы хранится забальзамированная рука и скальп снежного человека, в Калифорнии запечатлён нечёткий кадр фильма, на котором якобы виден убегающий бигфут. Вместе с тем есть и более определённые свидетельства. В 1959 г. экспедиция, занимавшаяся поисками снежного человека в Непале, возвратилась с фекалиями йети. В них учёные обнаружили неизвестные науке виды круглых червей-паразитов. Поскольку довольно часто определённый вид животных имеет свойственных только ему паразитов, можно предположить существование по меньшей мере одного биологического вида снежного человека, который неизвестен науке так же, как и его паразит.

§ 37. Эволюция современного человека



Подумайте, какие движущие силы (факторы) эволюции продолжают действовать в популяциях современного человека. К чему это приводит?

Считается, что физический тип современного человека практически не изменился за последние 35—40 тыс. лет. Это наводит на мысль о том, что биологическая эволюция человека как вида полностью завершена и уступила место эволюции социальной. Так ли это?

Естественный отбор в эволюции современного человека. С завершением последней стадии эволюции человека — неоантропа — значение биологических факторов в антропогенезе уменьшилось, но не исчезло совсем. Основной движущей силой дальнейшего развития человека стали знания, передаваемые от одного поколения другому. Теперь выживали не более развитые в физическом отношении особи, а те, кто лучше использовал приобретённый каждым предыдущим поколением опыт добычи пищи, защиты от хищников и болезней, строительства жилища и т. п. Прекратилась эволюция человека как отдельного биологического вида, но продолжилась *эволюция индивидов*.

В популяциях современного человека по-прежнему осуществляется естественный отбор, который хотя и перестал быть ведущим эволюционным фак-

тором, но имеет место на всех стадиях индивидуального развития человека, начиная с момента образования половых клеток и оплодотворения. В результате действия естественного отбора выбраковываются гаметы с изменённым хромосомным набором, возникающим из-за нарушения мейоза при созревании половых клеток. Из мужских гамет сохраняются более приспособленные к выживанию в женских половых путях, а из оплодотворённых яйцеклеток те, которые сумели имплантироваться в стенку матки. У человека примерно 25 % всех зачатий в первые недели беременности заканчиваются самопроизвольными выкидышами вследствие нежизнеспособности образующихся зигот.

Поведенческие особенности современного человека также подвержены действию естественного отбора. Например, то, что некоторые супружеские пары сознательно отказываются от рождения детей, исключает в последующих поколениях потомков со слабо выраженным родительским инстинктом.

В отдельных географических районах планеты сохраняется приобретённая в процессе естественного отбора устойчивость популяций человека к некоторым болезням. Например, в Центральной Азии среди местного населения очень редко встречаются люди с первой группой крови (0), но очень часто — люди с третьей группой (B). Причиной этому стали многочисленные в прошлом эпидемии бубонной чумы, к которой у обладателей третьей группы наблюдается повышенная сопротивляемость. Лица со второй группой крови (A) практически отсутствуют в тех районах Индии и Китая, в которых распространены заболевания натуральной оспой, поскольку они к ней более восприимчивы. Ряд эволюционных факторов в антропогенезе связан с возникновением сельского хозяйства. Так, введение в питание молока вело к отбору индивидов, способных расщеплять лактозу (молочный сахар).

Другие факторы эволюции современного человека. Для эволюции современного человека мутационный процесс по-прежнему сохраняет своё значение. Спонтанные мутации в клетках человека происходят с той же частотой, которая была характерна для них и в прошлом. В ряде районов земного шара в связи с радиационным и химическим загрязнением возрастает доля факторов-мутагенов. Следствием мутаций и комбинаций является генетическая уникальность каждого человеческого индивида. Специфичны для конкретного человека походка, речевое общение, кожные узоры на кончиках пальцев, расположение пятен на радужной оболочке глаза и др.

В малочисленных изолированных популяциях современного человека перестройка генетической структуры популяции может происходить под действием такого эволюционного фактора, как дрейф генов. Например, на севере Гренландии небольшая община эскимосов численностью около 270 человек долгое время была изолирована от других племён этого острова. В результате дрейфа генов частота встречаемости аллельного гена, ответственного за вторую группу крови (A), у членов этой общины составила всего 9 %, в то время как в более крупных популяциях эскимосов она равнялась 27—40 %.



Рис. 164. Эпидемия чумы (средневековый рисунок)

Довольно заметную роль в эволюции современного человека ещё в недавнем прошлом играли популяционные волны. В Средние века эпидемии чумы и холеры приводили к заметному сокращению численности населения тогдашней Европы и Азии (рис. 164). Ныне такие колебания отсутствуют, хотя набирающая темпы эпидемия СПИДа может привести к тому, что население нашей планеты резко сократится. Причём если не будет найдено эффективных средств лечения этой болезни, то в охваченных эпидемией популяциях человека будет происходить естественный отбор, увеличивающий долю людей, генетически не склонных к употреблению наркотиков и беспорядочным половым связям, которые являются основными путями распространения СПИДа.

Таким образом, эволюция современного человека на организменном, органоидно-клеточном и молекулярно-генетическом уровнях продолжается. Единственным эволюционным фактором, который перестал существенно влиять на эволюцию человека, является изоляция. Развитие транспорта привело к миграциям населения и ликвидировало естественные барьеры на пути свободного обмена генами. Нарушение изоляции сыграло определяющую роль в обогащении генофонда человечества новыми сочетаниями генов, что привело к резкому возрастанию его многообразия по ряду морфологических признаков — *полиморфизму*. Фенотипическое разнообразие современного человека постоянно возрастает, так как всё более частыми становятся смешанные браки между представителями различных рас и этнических групп.

Эволюция индивидов, полиморфизм.

Вопросы и задания

1. Можно ли считать биологическую эволюцию современного человека полностью завершённой? Ответ поясните на конкретных примерах.
2. Действует ли естественный отбор в популяциях современного человека в настоящее время? Приведите примеры. Каково его значение?
3. К чему приводит действие биологических факторов в эволюции современного человека? Какие из факторов являются в настоящее время ведущими?
4. Действие какого эволюционного фактора в популяциях современного человека можно считать завершённым? Каковы причины и следствия этого?
5. Соотношение биологических и социальных факторов в эволюции современного человека до конца не выяснено. Одни учёные считают, что развитие человека полностью генетически обусловлено. Другие утверждают, что все люди рождаются с одинаковыми наследственными задатками, но в дальнейшем разная социальная среда делает их непохожими друг на друга. Выскажите свою точку зрения по этому вопросу. Ответ аргументируйте.

§38. Человеческие расы



Рассмотрите рис. 165. Чем отличаются друг от друга представители больших рас современного человека? Чем обусловлены эти различия?

Расы (от итал. *razza* — род, порода, племя) — исторически сложившиеся группировки людей, характеризующиеся общностью наследственных физических особенностей (цвет кожи, глаз и волос, разрез глаз, строение век, очертания головы и т. п.). Ещё в древности люди знали о существовании расовых отличий. Например, древнегреческие философы выделяли белых и чёрных людей и объясняли это различие влиянием климата. В Библии родоначальниками белой, жёлтой и чёрной рас названы соответственно Яфет, Сим и Хам — сыновья Ноя. Первые научные исследования человеческих рас были предприняты лишь в XVII в. Так, в 1684 г. французский врач Франсуа Бернье ввёл в науку термин «раса» и разделил всё человечество на европеоидов, негроидов и монголоидов. Позднее на основании изучения белков крови учёными дополнительно были выделены ещё две расы — американская (американды) и австралоидная (австралоиды).

Основные человеческие расы. Современное человечество учёные подразделяют на три или пять основных *больших рас* (рис. 165). В первом случае это европеоидная (евразийская), негро-австралоидная (экваториальная), монголоидная (азиатско-американская) расы. Во втором — европеоидная, негроидная, австралоидная, монголоидная и американская расы. Внутри каждой большой расы выделяются *малые расы*. Так, негро-австралоидная раса включает негрскую, бушменскую и др.; европеоидная — среднеевропейскую, индо-средиземноморскую, беломорско-балтийскую и др.; монголоидная — североазиатскую, арктическую, южноазиатскую и др. Между большими расами,

состоящими из малых, существуют *переходные расы*. Например, между европеоидами и монголоидами выделяют южносибирскую и уральскую, между европеоидами и негро-австралоидами — южноиндийскую и эфиопскую расы.

Признаки рас характеризуют не одного человека, а целую общность людей, обычно проживающих на определённой территории. Расы не следует путать с понятиями нация и народ. Разные расы могут входить в состав одной нации и одного народа, и наоборот, различные народы и нации могут принадлежать к одной расе. Рассмотрим особенности, характерные для представителей трёх основных больших рас современного человека.

Европеоидная (евразийская) раса. Люди этой расы имеют светлую, реже смуглую кожу. Волосы у европеоидов, как правило, светло-русые или тёмно-русые, прямые или волнистые, глаза голубые, серо-зелёные и каре-зелёные, подбородок умеренно развит, нос узкий и сильно выступающий, губы тонкие, таз широкий. У мужчин хорошо растут борода и усы, женщин отличают груди полусферической формы и выпуклые ягодицы. Сформировалась эта раса в Европе и Передней Азии, но сейчас европеоиды живут на всех материках.

Негро-австралоидная (экваториальная) раса. Для людей этой расы характерна сильно пигментированная кожа, защищающая их от тропического солнца. Они имеют тёмные курчавые или шерстистые волосы, каре-чёрные глаза, широкий и плоский нос, толстые губы и узкий таз. У мужчин этой расы плохо растут борода и усы. Груди у женщин конической формы, ягодицы мало-



Рис. 165. Представители больших рас современного человека: *1* — европеоиды; *2* — негроиды; *3* — монголоиды; *4* — американды; *5* — австралоиды

выпуклые. Сформировалась эта раса в Африке, но сейчас негро-австралоиды живут по всему экваториальному поясу от Африки до островов Тихого океана и Северной Америки, а также и в других местах.

Монголоидная (азиатско-американская) раса. Люди этой расы имеют смуглую кожу желтоватого или красноватого оттенка. Для них характерны иссиня-чёрные прямые волосы, слегка раскосые карие глаза со складкой верхнего века (эпикантусом) во внутреннем углу, широкий и плоский нос, скуластое лицо, средние по толщине губы. У мужчин этой расы редкая растительность на лице, у женщин хорошо развита подкожная жировая клетчатка в области живота, бёдер и ягодиц. Сформировалась монголоидная раса в Азии, в настоящее время её представители проживают в Центральной и Юго-Восточной Азии, Северной и Южной Америке.

Время и место возникновения человеческих рас. Процесс возникновения и становления человеческих рас называют *расогенезом*. Он начался на стадии палеоантропа, около 92—90 тыс. лет назад, когда древние люди стали расселяться по планете. Представления о первичных очагах возникновения рас и этапах их становления отражены в двух научных гипотезах. Согласно одной из них — *полицентризму*, сформулированной в 1947 г. немецким учёным Ф. Вайденрайхом, расы возникли одновременно в четырёх очагах, каждая от своей ветви палеоантропов. В Европе от классических неандертальцев произошли европеоиды, в Африке африканские палеоантропы дали начало негроидам, в Восточной Азии от синантропов образовались монголоиды, а в Юго-Восточной Азии от яванских палеоантропов — австралоиды (рис. 166).

Согласно другой, более обоснованной гипотезе — *моноцентризму*, выдвинутой в 1949 г. отечественным учёным Я. Я. Рогинским, существовал один первичный очаг расообразования, который измеряется тысячами километров. Сначала на территории Восточного Средиземноморья и Передней Азии от примитивных палеоантропов возникли монголоиды, часть которых значительно позже — 30—25 тыс. лет назад переселилась через Берингов перешеек в Северную Америку, дав начало американской расе. Оставшийся после отделения монголоидов единый расовый ствол около 40 тыс. лет назад разделился на две расы: европеоидную и негро-австралоидную (рис. 167).

Причины и механизмы расогенеза. Человеческие расы возникли в результате действия различных эволюционных факторов. С помощью естественного отбора в популяциях людей сохранялись и распространялись адаптивные признаки, повышающие их жизнеспособность в определённых климатических условиях. Например, действие отбора по такому признаку, как цвет кожи, зависящему от количества содержащегося в ней пигмента меланина, объясняется связью между интенсивностью солнечного освещения и продукцией противорахитного витамина *D*, поддерживающего в организме кальциевый обмен. Избыток этого витамина приводит к отложению кальция в костях, отчего они становятся хрупкими; недостаток витамина вызывает размягчение костей и

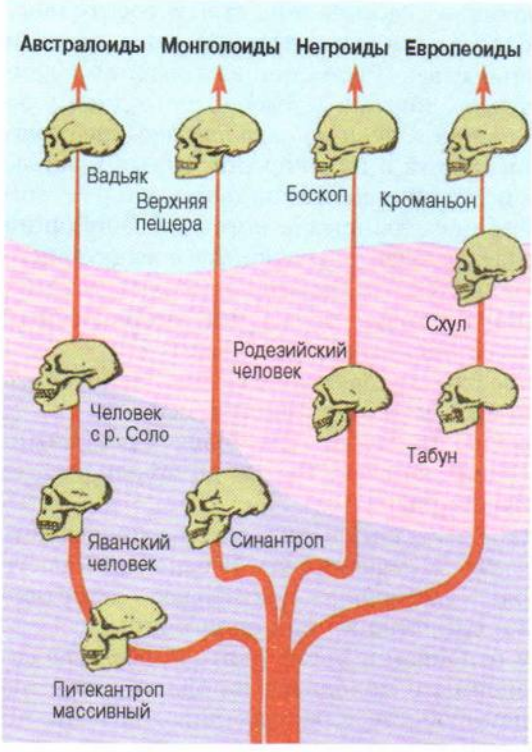


Рис. 166. Схема полицентрического возникновения рас (по Ф. Вайденрайху)

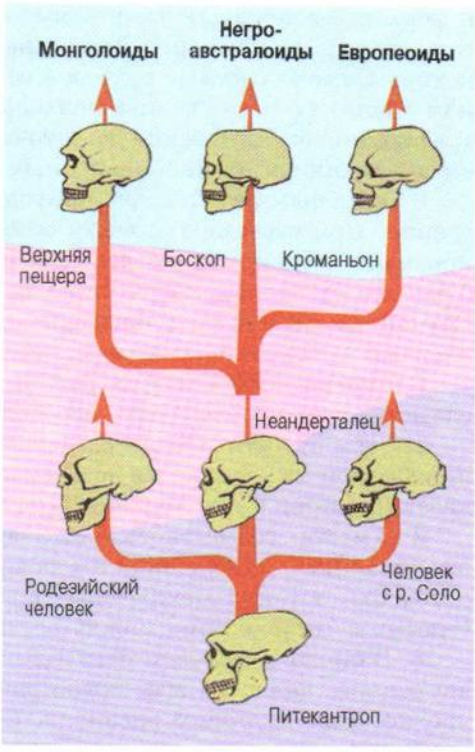


Рис. 167. Схема моноцентрического возникновения рас (по Я. Я. Рогинскому)

их искривление, т. е. рахит. Соответственно, чем светлее кожа, тем глубже в неё проникает солнечный свет, и наоборот, чем темнее кожа, тем больше препятствий в виде меланина встречают солнечные лучи. Следовательно, для выработки необходимого количества витамина *D* людям со светлой кожей следует жить дальше от экватора, где высокий уровень солнечного освещения, а темнокожим, наоборот, ближе к нему. Отклонение от этого правила при миграции людей с разным цветом кожи приводило к нарушению в их организме кальциевого обмена и к последующему вымиранию в процессе эволюции.

Однако не все расовые признаки имеют адаптивное значение. Можно назвать огромное число нейтральных признаков, которые возникли в результате действия таких эволюционных факторов, как дрейф генов и миграция. Учёными подсчитано, что дрейф генов способен изменить облик популяции человека через 50 поколений, т. е. приблизительно через 1250 лет. Он приводит к изменениям частот аллелей в малочисленных изолированных популяциях

и формирует нейтральные расовые признаки, не имеющие приспособительного значения. Например, в Дагестане встречаются высокогорные аулы, жители которых имеют светлые волосы и голубые глаза. Рецессивные признаки в данном случае не несут адаптивного значения, так как в высокогорье доля ультрафиолетового излучения достаточно высока. Очевидно, это явилось следствием изоляции таких малочисленных популяций и близкородственных браков.

К подобным результатам приводит и другой эволюционный фактор — миграция. При переселении части особей за пределы ареала исходной популяции признаки, возникшие у отдельных представителей, в результате последующего близкородственного скрещивания закрепляются и становятся преобладающими. Случайные различия, принесённые в такую новую популяцию немногими её членами — основателями расы, становятся признаками всей расы.

Единство человеческих рас. В качестве доказательства биологического единства всех человеческих рас можно привести следующие факты.

1. Всем представителям рас свойственны признаки вида Человек разумный, приобретённые им задолго до его разделения на расы. Различия между расами касаются лишь второстепенных невидовых признаков.

2. В местах совместного проживания представителей разных рас происходит их смешение — *метисация* (от фран. *metis* — смешанный). Жизнеспособность потомков от таких межрасовых браков — метисов — доказывает отсутствие генетической изоляции между расами и единство их как одного вида.

3. В биологическом и психическом отношении представители всех рас современного человека абсолютно равноценны и находятся на одном и том же уровне эволюционного развития. Существующие у разных народов и наций различия в уровне культуры объясняются не их расовой принадлежностью, а исключительно действием различных социальных факторов.

Попытка объяснить различия между расами, а также всё историческое развитие человеческого общества биологическими закономерностями, рассматривая их как следствие борьбы за существование и естественного отбора, получила в науке название *социального дарвинизма (социал-дарвинизма)*. Основоположником этого течения стал английский философ Герберт Спенсер, который в 1852 г. выдвинул в качестве главного закона общественного развития формулу «выживания наиболее приспособленных». На основе социал-дарвинизма позднее сформировался *расизм* — антинаучная концепция, утверждающая физическую и психическую неполноценность человеческих рас и обосновывающая их разделение на низшие и высшие расы.

Основные расовые теории возникли во второй половине XIX в. Французский писатель и социолог Жозеф Гобино в работе «Опыт о неравенстве человеческих рас» (1853), ставшей настоящим манифестом расизма, «убедительно» показал, что причина, основной источник разного уровня развития народов и культур состоит в расовых особенностях людей. Низшей расой Гобино считал чёрную, несколько более развитой — жёлтую. Но единственно способной

к прогрессу и созданию полноценной человеческой культуры признавалась белая раса, особенно её элита — арийцы, которые согласно древнеиндийской легенде были покровителями индусов и персов.

В последующие годы сформировались *расовая антропология* и *расовая гигиена*. Представители расовой антропологии утверждают, что история государств должна рассматриваться как история человеческих рас, конкуренция между которыми является движущей силой общественного развития. Сторонники расовой гигиены считают, что интеллект и нравственные качества каждого человека генетически предопределены и его положение в обществе полностью зависит от наследственной природы. Следовательно, никакие социальные программы не могут это положение изменить и осуществлять их бесполезно. Более того, гибель людей от голода и болезней рассматривается сторонниками расовой гигиены как благотворный фактор, выбраковывающий неполноценных человеческих особей. Социально-экономическое развитие стран в XX в. доказало научную несостоятельность идей, выдвинутых социал-дарвинистами и расистами.

Расы: большие, малые, переходные, европеоидная (евразийская), негроавстралоидная (экваториальная), монголоидная (азиатско-американская); расогенез, полицентризм, моноцентризм, метисация, социальный дарвинизм, расизм, расовая антропология, расовая гигиена.

Вопросы и задания

1. Что такое человеческие расы? Какие причины привели к возникновению внутри вида Человек разумный нескольких человеческих рас?
2. На какие большие расы разделяют современное человечество? По каким признакам они отличаются друг от друга? Докажите, что только в прошлом расовые признаки человека имели адаптивное значение.
3. Где и когда произошло разделение вида Человек разумный на человеческие расы? Каков механизм расогенеза? Приведите примеры.
4. Какие факты доказывают биологическое единство всех человеческих рас? В чём состоит научная несостоятельность социального дарвинизма и расизма?

Дополнительная информация

В пользу африканского происхождения человечества свидетельствует исследование ДНК у представителей разных человеческих рас. Проведённый в 1987 г. американским учёным Алланом Уилсоном анализ нуклеотидной последовательности митохондриальной ДНК нескольких сотен представителей европейских, азиатских, африканских и американских народностей и племён показал, что все современные люди являются потомками одной женщины, названной «митохондриальной Евой», жившей в Африке в период около 280—140 тыс. лет назад. От неё появились первые формы Человека разумного и произошла их миграция в период между 150—100 тыс. лет назад в другие районы Земли (рис. 168).

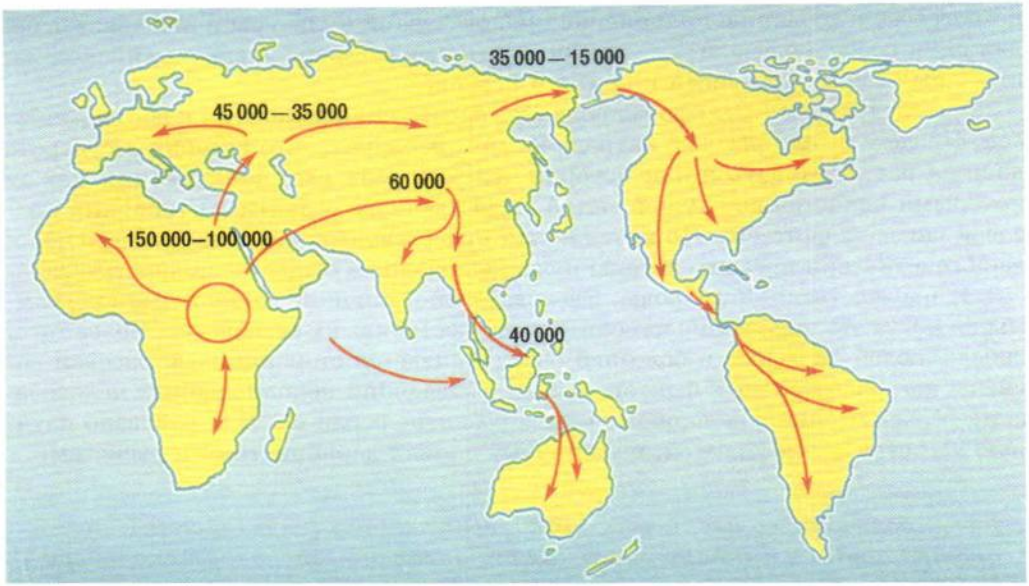


Рис. 168. Время и пути расселения Человека разумного по планете

Дополнительные данные о происхождении современных людей получил немецкий учёный Сванте Пэбо, изучавший нуклеотидные повторы длиной 2000—6000 азотистых оснований, локализованные в *Y*-хромосоме. Эта хромосома не участвует в рекомбинации генов и передаётся в поколениях только от отца к сыну, что позволяет проследить её появление по отцовской линии. Исследования показали, что дивергенция *Y*-хромосомы современного человека от *Y*-хромосомы его предка — «молекулярного Адама» — произошла в интервале 500—400 тыс. лет назад. Данные об отдельных нуклеотидных последовательностях подтверждают гипотезу о том, что современная *Y*-хромосома стала распространяться в разные районы мира после того, как её носители мигрировали из Африки.

§39. Приспособленность человека к разным условиям среды



Рассмотрите рис. 169—171. В чём выражается приспособленность человека к разным условиям среды? Объясните, как могли возникнуть в процессе эволюции такие приспособления.

Современное человечество широко расселено по земному шару. Люди освоили районы, различающиеся климатом, ландшафтом, уровнем солнечного освещения и другими особенностями. Действие этих факторов, а также влияние

гравитации, электромагнитного поля, радиации, болезнетворных организмов сопровождаются географической изменчивостью морфофизиологических признаков человека, способствуют формированию *адаптивных типов* людей в ответ на воздействие условий среды.

Влияние географической среды. К числу наиболее важных факторов, формирующих адаптивный тип людей, принадлежит влияние географической среды. Под воздействием климата у человека могут изменяться обмен веществ, терморегуляция, компоненты крови, ферменты, гормоны, пигментация кожи, строение лица, волосяной покров, соотношение массы тела и его поверхности, причём эти изменения закрепляются генетически и передаются потомству. Наиболее существенно такие влияния затронули расовые признаки.

Вместе с тем следует отметить, что в одинаковых географических условиях разные по происхождению группы людей имеют одинаковые приспособления к условиям среды, и наоборот, в пределах одной родственной группы встречаются разные адаптивные типы. Значит, адаптивный тип независим от расовой принадлежности. Приуроченность этих признаков к определённым территориям свидетельствует о географической изменчивости современного человека. Исходя из этого, учёные выделяют четыре адаптивных типа людей: арктический, высокогорный, тропический, умеренного пояса.

Адаптивные типы людей. *Арктический* тип людей представлен коренным населением Крайнего Севера (ненцы, чукчи, саамы, эскимосы, поморы и др.). В основном это представители монголоидной расы. Арктическим аборигенам присущи массивное телосложение, широкое туловище и относительно короткие ноги и руки, уменьшающие площадь поверхности тела по сравнению с его объёмом (рис. 169). У представителей арктического типа людей повышенный уровень обмена веществ в организме. Так, у эскимосов и чукчей при низких температурах скорость кровообращения примерно вдвое больше, чем у европейцев, что позволяет им сохранять тепловой баланс и оберегает тело от переохлаждения. Жирная кожа лица препятствует обморожению и, кроме того, создаёт для организма запас высококалорийного питательного вещества на неблагоприятные сезоны. Узкая глазная щель и набухшие массивные веки защищают глаза от яркого солнечного света и сильного ветра, обычных в условиях Арктики.



Рис. 169. Арктический тип людей (чукча)

Физиологические особенности организма людей арктического типа также приспособлены к условиям среды. Так, биохимические особенности ферментов у этих народов, занятых охотой на морского зверя и рыбной ловлей, сложились за тысячи лет в соответствии с пищей и всем образом жизни.



Рис. 170. Высокогорный тип людей (непалец-шерп)



Рис. 171. Тропический тип людей (масаи)

Ферменты пищеварительной системы обеспечивают переваривание сырого мяса и рыбы, функционируют при более низких температурных режимах, чем у представителей других адаптивных типов.

Высокогорный тип людей представлен коренным населением Кавказа, Памира, Тянь-Шаня, Гималаев, Тибета, Анд и др. Жители высокогорий принадлежат к разным расам и этническим группам и характеризуются увеличенной ёмкостью грудной клетки, массивными скелетом и мускулатурой (рис. 170). Для них характерен повышенный уровень в крови эритроцитов и гемоглобина, что обусловлено кислородной недостаточностью в высокогорьях. Обменные процессы в организме горцев протекают медленнее, особенно в детстве рост и развитие менее интенсивны, но и старость наступает позднее, поэтому живут они дольше и процент долгожителей среди представителей этого адаптивного типа людей достаточно велик.

Тропический тип людей представлен коренным населением Африки, Австралии, Океании, Индии и Америки, относящимся преимущественно к негро-австралоидной расе. Жители тропиков характеризуются удлинённой формой тела, т. е. площадь поверхности тела преобладает над его объёмом, что связано с увеличением его теплоотдачи (рис. 171). У представителей тропического типа людей увеличено количество потовых желёз на 1 $см^2$ кожи, что способствует интенсивному потоотделению, понижен уровень энергетического обмена в организме, сокращён синтез жиров. Кроме того, жители тропиков характеризуются повышенным уровнем белков-иммуноглобулинов в крови, что связано с приспособлением к распространённым в этих широтах болезням, у них найден особый белок-трансферин, регулирующий температурный режим тела. У людей тропического типа более низкое кровяное давление и повышенное содержание эритроцитов в крови.

Адаптивный тип людей *умеренного пояса* по морфофизиологическим признакам занимает промежуточное положение между представителями арктического и тропического типов. Они более, чем

жители остальных групп, подвержены влиянию химических свойств почвы, воды и высоты над уровнем моря. Например, минерализация их скелета зависит от содержания солей в почве и воде, выработка гормона щитовидной железы тироксина — от содержания йода, твёрдость зубной эмали и предрасположенность к кариесу — от содержания фтора и т. д.

Приспособленность человека к разным условиям среды имеет исторический характер. Учёные предполагают, что на стадии протоантропа приспособительные реакции заключались в адаптации предков человека к жаркому и сухому тропическому климату саванн Африки — прародины человечества, а у архантропов эти реакции развились в направлении формирования приспособленности к влажному тропическому и высокогорному климату Юго-Восточной Азии. Расселение палеоантропов в Европе сопровождалось формированием адаптивного типа людей умеренного пояса.

Адаптивные типы людей: арктический, высокогорный, тропический, умеренного пояса.

Вопросы и задания

1. Что такое адаптивный тип людей? Под действием каких условий среды он формируется? Приведите примеры.
2. Охарактеризуйте основные адаптивные типы людей. Можно ли их связать только с расовыми признаками? Ответ обоснуйте.
3. Докажите, что приспособленность человека к разным условиям географической среды имеет исторический характер.

§40. Человек как часть природы и общества



Вспомните, в чём состоит сходство человека и животных на уровне молекул, клеток, тканей, органов и всего организма. В чём их отличие?

Появление у человека в процессе биологической и социальной эволюции высокоразвитого сознания и речи, способствующей общению, явилось мощнейшим фактором его развития как биосоциального существа. Рассмотрим человека с позиции информационно-волновой природы материального мира, объединяющего его биологическую и социальную сущности и позволяющего говорить о нём одновременно как о части природы и общества.

Физический уровень организации человека. Человек представляет собой иерархическую систему, состоящую из нескольких взаимосвязанных уровней организации. *Физический* (от греч. *physis* — природа) уровень организации человека представлен молекулами неорганических и органических веществ. Главную роль в поддержании этих химических структур играет вода.

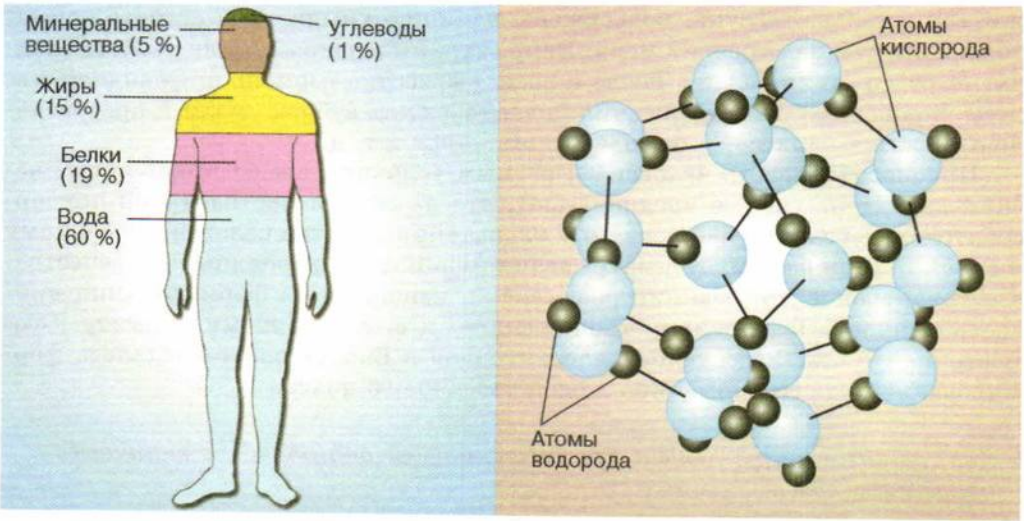


Рис. 172. Содержание воды и других веществ в теле человека. Водный кластер

Поскольку отдельная молекула воды не линейна (атом кислорода расположен в молекуле с двумя атомами водорода под углом в 104,5°), то в трёхплоскостном пространстве она образует довольно устойчивые фигуры (рис. 172), называемые *кластерами* (от англ. *cluster*, букв. — пучок, скопление). Каждая молекула воды находится в кластерах в постоянном колебании и способна к взаимодействию с молекулами других веществ.

Водные кластеры обеспечивают способность растворов, входящих в состав жидких сред организма (крови, тканевой жидкости и лимфы), оказывать на организм различные воздействия. Происходит это по причине электромагнитного излучения, производимого организмом и заставляющего огромное число молекул воды (10^{15}) колебаться в кластерах с определённой частотой. Важно, что вода не излучает и не генерирует электромагнитное поле, т. е. не является его источником, а только отражает электромагнитное поле самого организма и слабые взаимодействия, происходящие между его молекулами. Колебания распространяются в виде волн за пределы тела человека.

Витальный уровень организации человека. Органоиды, клетки, ткани и органы составляют *витальный* (от лат. *vitalis* — жизненный) уровень организации, с которым связаны все функции организма: питание, дыхание, транспорт веществ, выделение и др. Многоклеточный организм человека представляет собой «государство клеток, тканей и органов», управляемое деятельностью регуляторных систем (нервной и эндокринной), наследственной программой (генотипом) и воздействием условий окружающей среды.

Основой жизнедеятельности человека на витальном уровне служит обмен веществ и превращение энергии, т. е. метаболизм. Расщепляя вещества, полученные извне, организм синтезирует новые химические соединения, извлекает из них энергию для своей жизнедеятельности, противостоит разрушающему влиянию среды, сохраняя в результате этого своё живое состояние.

Информационные воздействия среды, которые организм испытывает в ходе онтогенеза, приводят к формированию вокруг его материального тела *морфогенетического поля* — электромагнитного контура, состоящего из элементарных частиц *лептонов* (от греч. *leptos* — лёгкий). С этими частицами, по всей видимости, связаны слабые взаимодействия между материальными телами, распространяемые в окружающем пространстве (рис. 173). Учёные полагают, что даже после гибели организма человека его морфогенетическое поле полностью не исчезает, а сохраняется в виде лептонов в информационном поле Вселенной, своеобразном «банке информации» о всех существовавших в прошлом и существующих в настоящее время на нашей планете живых существах.



Рис. 173. Свечение вокруг кисти человека, снятое с помощью специальной техники (Кирлианово свечение)

Биосоциальный уровень организации человека. Витальный уровень организации человека является основой его *биосоциального* (от греч. *bios* — жизнь и лат. *societas* — общество) уровня, который проявляется во взаимосвязях людей между собой и с окружающей природой. Каждый человек вносит в эти связи коррективы в соответствии со своими потребностями, жизненными позициями, уровнем образованности и нравственными идеалами, что определяет его поведенческие реакции. Поведение человека является средством достижения полезного приспособительного результата для организма, обеспечивающего комфортность его существования в природной и социальной среде. Эта комфортность, согласно введённой в науку американским учёным Абрахамом Маслоу (1908—1970) иерархии, складывается из *пирамиды потребностей*. В процессе развития, начиная с момента рождения, у человека в онтогенезе проявляются и сопровождают его взросление семь классов потребностей, на удовлетворение которых направлена его деятельность (рис. 174).

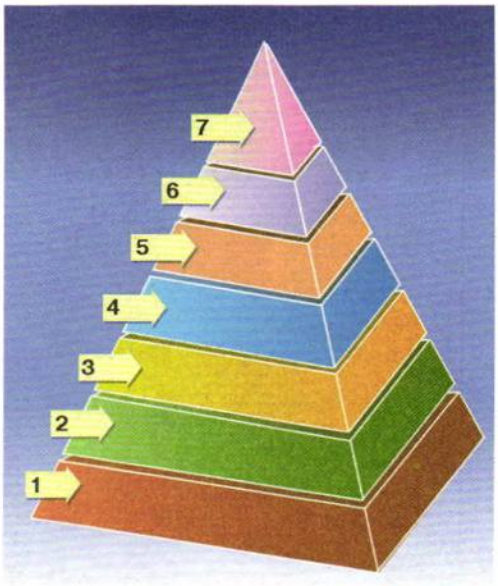


Рис. 174. Пирамида потребностей человека (по А. Маслоу): *1* — физиологические (голод, жажда); *2* — потребность в безопасности; *3* — потребность в принадлежности и любви; *4* — потребность в уважении; *5* — познавательные потребности (знать, уметь); *6* — эстетические потребности (красота, порядок, гармония); *7* — потребности в самореализации способностей, задатков

Ментальный уровень организации человека. Биосоциальные взаимосвязи создают предпосылки для существования ещё более высокого и сложного по форме уровня организации человека — *ментального* (от франц. *mentalite* — качество ума). Каждый индивид живёт и развивается в условиях и по законам общественной жизни, он неотъемлем от истории человеческих цивилизаций и культуры. *Ментальность* в этом смысле можно рассматривать как отношение человека к себе и окружающему миру, его мировоззрение — как систему взглядов, принципов и убеждений.

Ментальности разных народов малосовместимы друг с другом. В истории человечества всё время с переменным успехом борются две тенденции: экономическая (материальная) и культурная (духовная). Мировоззрение людей Запада больше связано с материальными факторами (рис. 175, *1*). Эти «нормы» уже привели к нежелательным явлениям современной действительности. Например, в некоторых западных странах популярна концепция «золотого миллиарда», согласно которой население развитых государств должно обеспечиваться ресурсами за счёт народов остальных стран мира. Жизнь людей западноевропейской цивилизации направлена прежде всего на овладение материальным миром, в основе которого лежит многовековая традиция христианской религии, дающая человеку моральное право господства над природой, обращения с нею по своему усмотрению.

Ментальность людей Востока отражает другую жизненную позицию. Главное в ней — признание единства всех существующих на Земле тел природы, в том числе и самого человека. Материальный мир, согласно восточному мировоззрению, основанному на религиозных учениях Востока, бессмысленен. Человеку эти учения предлагают спасение от своих страстей и злых умыслов в уходе от реальности, в избавлении от своих страданий через познание бытия путём длительной медитации и созерцания своего внутреннего духовного мира (рис. 175, *2*).

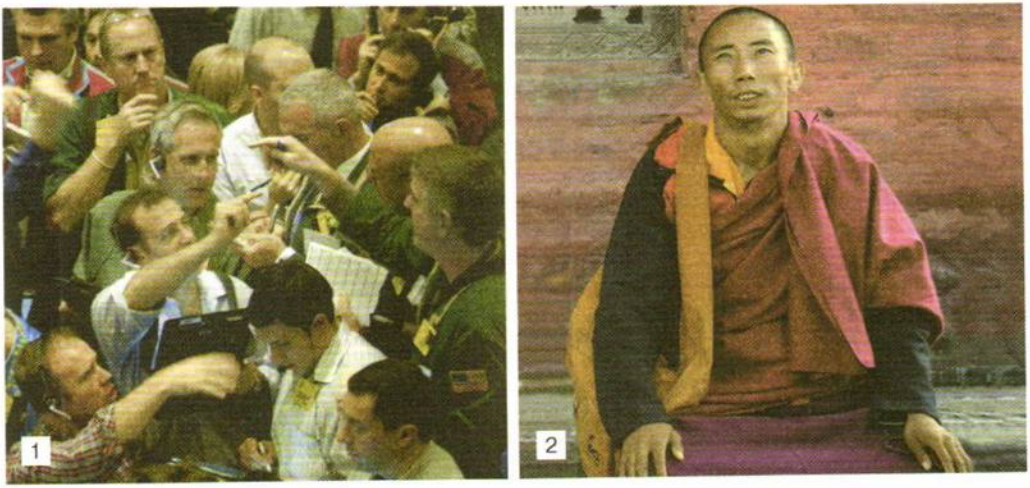


Рис. 175. Проявление ментальностей людей западной и восточной цивилизаций: *1* — брокеры на бирже; *2* — буддийский монах в состоянии медитации

Духовный уровень организации человека. Информационные контакты между людьми на ментальном уровне приводят к формированию самого высшего уровня организации человека — *духовного*. Он проявляется в развитии *культуры* (от лат. *cultura* — возделывание, воспитание), т. е. языка, морали, искусства, религии и каждой отдельной личности, обладающей совестью, ответственностью, способностями любить, сочувствовать, переживать и т. п. Культура является способом жизни современного человека, продуктом его творчества, отражением материального и духовного мира, необходимой средой его обитания. В жизни человек обычно поступает в соответствии с принятыми в обществе законами морали, культурно-историческими, национально-этническими, религиозными и другими традициями. В результате самоадаптации к среде обитания за долгую свою историю человек постепенно выработал систему ориентиров, которые дополнили заложенную в нём природой инстинктивную программу поведения. В человеческом сознании сформировалась определённая сфера, которой нет у животных, сфера символов — заместителей реальной действительности. Разгадка сущности человека во многом определяется рассмотрением его как символического существа через постижение различных проявлений культуры: мифологии, религии, искусства и т. п.

Уровни организации человека: физический, витальный, биосоциальный, ментальный, духовный; кластер морфогенетическое поле, лептоны, пирамида потребностей, ментальность, культура, сфера символов.

Вопросы и задания

1. Какие структуры образуют физический уровень организации человеческого организма? В чём проявляется информационно-волновая природа человека на уровне взаимодействующих молекул химических веществ?
2. Опишите процессы, происходящие в организме человека на витальном уровне его организации. С какими структурами они связаны?
3. Каким образом регулируется поведение человека на биосоциальном уровне его организации? Раскройте роль в этом пирамиды потребностей (см. рис. 174).
4. В чём проявляется ментальный и духовный уровни организации человека? Почему ментальности разных народов малосовместимы друг с другом?
5. Приведите примеры, доказывающие, что человек — символическое существо. Какую роль в его жизни играет сфера символов?

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 5

Антропогенез — процесс историко-эволюционного становления человека как вида, развитие его трудовой деятельности и речи. Человек относится к царству Животные. Черты отличия человека от животных: прямохождение, особое строение черепа и рук, развитие головного мозга и второй сигнальной системы, систематическое изготовление орудий труда. В антропогенезе действовали биологические и социальные факторы. Основные стадии антропогенеза: протоантроп, архантроп, палеоантроп и неоантроп. Эволюция человека как биологического вида завершена, но продолжается эволюция индивидов.

Всё современное человечество представлено расами — исторически сложившимися группировками, характеризующимися общностью наследственных особенностей. Различают три большие расы: европеоидную (евразийскую), негроавстралоидную (экваториальную), монголоидную (азиатско-американскую). Расы произошли из одного первичного очага под действием естественного отбора. Все расы в биологическом и психическом отношениях равноценны. Социальный дарвинизм, расовая антропология и расовая гигиена, утверждающие обратное, с научной точки зрения несостоятельны.

Современное человечество характеризуется полиморфизмом, представлено адаптивными типами людей (арктическим, высокогорным, тропическим, умеренного пояса), сформировавшимися в разных условиях среды.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Историческая прародина человечества.
2. Первые люди (Человек умелый).
3. Недостающее звено антропогенеза.
4. Загадки неадертальцев.
5. Искусные охотники и художники (кроманьонский человек).
6. Расы и народы (проблемы расогенеза в антропологии).

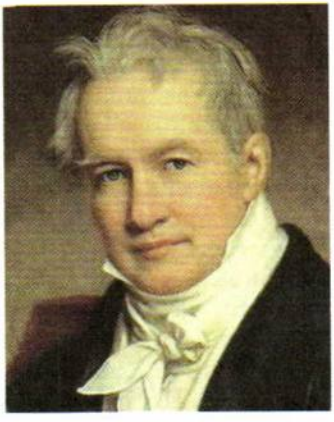
Глава 6. ЭКОЛОГИЯ — НАУКА О НАДОРГАНИЗМЕННЫХ СИСТЕМАХ

§ 41. Зарождение и развитие экологии

Подумайте, для чего человеку нужны знания о среде обитания и образе жизни окружающих его организмов. Где они используются?

История развития знаний человека о среде обитания и взаимоотношениях организмов друг с другом уходит своими корнями в глубокую древность. Ещё в период Античности древнегреческие учёные-философы рассматривали влияние отдельных компонентов окружающей среды на жизнь различных растений и животных. В эпоху Возрождения, когда в результате Великих географических открытий учёные получили разнообразные сведения о новых, ранее неизвестных видах растений и животных, интенсивно стала развиваться систематика. Она сопровождалась описанием не только внешнего и внутреннего строения организмов, но и среды их обитания, образа жизни и др.

Зарождение экологии. Детальное и глубокое изучение компонентов среды обитания организмов началось лишь в XIX—XX вв. с оформлением науки экологии. Начало изучению влияния окружающей среды на жизнь организмов положил немецкий учёный и путешественник Александр Гумбольд. В научном труде «Космос» (1843) он впервые наглядно продемонстрировал роль климатических условий в жизни растений, обосновал идею горизонтальной и вертикальной зональности растительности, заложил экологическое направление в ботанике. А. Гумбольд впервые ввёл в науку представление о том, что облик ландшафта определяется растительностью, и в одинаковых природных зонах формируется сходный тип растительности — растительная формация.

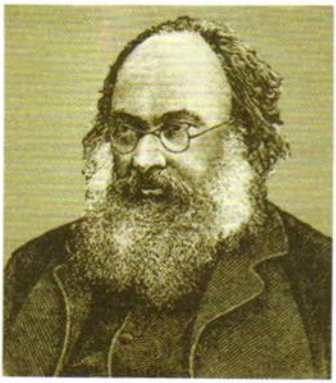


Александр Гумбольд (1769—1859)

В России зарождение экологии связано с именем отечественного учёного Карла Францевича Рулье. Развивая идеи о единстве организма и условий его существования, он стал основоположником экологического направления в зоологии. К. Ф. Рулье подчёркивал, что наряду с изучением органов нужно производить «разбор явлений жизни», т. е. рассматривать взаимоотношения между животными, отношения животных к растениям, почве, к физическим условиям среды. Кроме того, следует изучать периодические явления в жизни животных — линьку, спячку, сезонные миграции и т. п. Идеи, высказанные Рулье, получили своё раз-



Карл Францевич Рулье (1814—1858)



Николай Алексеевич Северцов (1827—1885)



Эрнст Геккель (1834—1919)

витие в работе Николая Алексеевича Северцова «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» (1855). Этот научный труд явился первым в России глубоким экологическим исследованием животного мира отдельного региона.

Сам термин «экология» ввёл в науку немецкий учёный Эрнст Геккель. В книге «Всеобщая морфология организмов» (1866) он писал: «Под экологией мы понимаем сумму знаний, относящихся к экономике природы: изучение всей совокупности взаимоотношений животного с окружающей его средой, как органической, так и неорганической, и прежде всего — его дружественных или враждебных отношений с теми животными и растениями, с которыми он прямо или косвенно вступает в контакт. Одним словом, экология — это изучение всех сложных взаимоотношений, которые Дарвин называет условиями, порождающими борьбу за существование».

Развитие экологии. В начале XX в. оформились экологические направления в ботанике, зоологии и других биологических науках. Постепенно экологический подход к исследованию живой природы стал приобретать первостепенное значение. В ряде стран были опубликованы труды, широко освещавшие проблемы экологии. В частности, американские учёные Фредерик Клементс (1874—1945) и Виктор Шелфорд (1877—1968) написали книгу «Биоэкология», в которой проанализировали возникновение и функции сообществ, различные взаимодействия между организмами и неживой природой. Очень важное значение для развития экологии имела сформулированная английским учёным А. Тенсли концепция экосистемы и выдвинутая русским учёным В. Н. Сукачёвым теория биогеоценоза.

В 30-е гг. XX в. начала развиваться популяционная экология, основоположником которой считают английского учёного Ч. Элтона. Центральной её

проблемой стало изучение внутривидовой организации живой природы и динамики численности популяций организмов.

С 70-х гг. XX в. в связи с усилившимся воздействием человека на природу экологические проблемы приобрели особо важное значение, а сам термин «экология» — более широкий смысл. Сегодня всё больше говорят об *экологизации науки* в целом, а в разных странах растут ряды сторонников общественно-политических движений, выступающих против загрязнения окружающей среды, бездумного использования её ресурсов и других отрицательных последствий научно-технического прогресса (движение «зелёных» и др.).

Разделы экологии. Современная экология представляет собой разветвлённую систему научных знаний. Приспособленность организмов к условиям существования изучает *аутэкология* (от греч. *autos* — сам). Взаимное влияние организмов, их сообществ друг на друга и на неживую природу исследует *синэкология* (от греч. *syn* — вместе). В последней выделяют *экологию популяций* и *экологию сообществ и экосистем*, которые изучают группы организмов, совместно обитающих на определённых территориях, а также закономерности круговоротов веществ и потоков энергии в биогеоценозах и в биосфере Земли.

Иногда экологию подразделяют на *общую экологию*, изучающую общие закономерности взаимоотношений организмов с окружающей средой, и частные разделы. Среди последних выделяют экологию систематических групп организмов (экология растений, экология животных, экология микроорганизмов, экология рыб, экология млекопитающих и др.) и отдельных видов (экология сокола-сапсана, экология белого медведя, экология амурского тигра и др.). Существуют также частные разделы этой науки, изучающие отдельные типы природных сообществ на нашей планете, например: экология влажного тропического леса, экология пустыни, экология болота, экология озера и т. п.

Есть в экологии и немало прикладных научных дисциплин. Так, разработкой научных основ рационального природопользования и прогнозирования изменений окружающей среды, вызванных деятельностью человека, занимается *экология ландшафтов*. Поиск безотходных технологий и создание экологически чистых производств ведёт *промышленная экология*, влияние природной среды на человека и общества на природу изучает *социальная экология*, в рамках которой обособились самостоятельные дисциплины (экология города, агроэкология, экологическая этика). Особую отрасль составляет *математическая экология*, рассматривающая закономерности численного распределения организмов на различных природных территориях нашей планеты.

Таким образом, современная *экология* (от греч. *oikos* — дом, жилище и *logos* — учение) представляет собой науку о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей их неорганической природой. Есть и другое определение этой отрасли научных знаний. Экология — это наука о структуре и функционировании надорганизменных биологических систем — популяций, сообществ, биогеоценозов и биосферы.

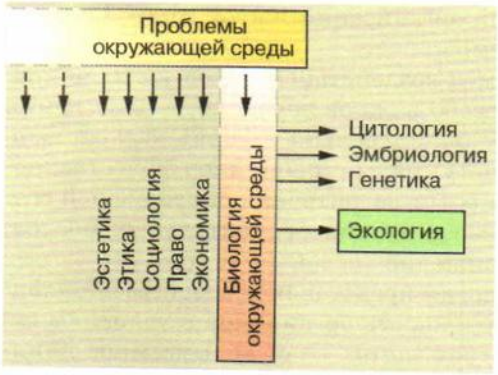


Рис. 176. Место экологии в системе наук

Связь экологии с другими науками. Современная экология — это не только биологическая наука. Она также включает различные аспекты взаимодействия человеческого общества и природы. Экологические знания становятся неотъемлемой частью мировоззрения всесторонне развитой личности, необходимой составляющей культуры современного человека.

Используя методы других наук, экология из конкретной научной биологической дисциплины о природных сообществах и среде обитания организмов превратилась в так называемую *биологию окружающей среды*, которая охватывает все стороны существования и развития жизни на Земле во всех её проявлениях (рис. 176).

Современное состояние живой оболочки нашей планеты свидетельствует о том, что всем людям жизненно необходимо о ней заботиться. Для этого нужны не просто широкие экологические знания, современному человеку требуется выработать новое отношение к природе, сформировать экологическое мировоззрение, которое должно основываться на отказе человека от стремления овладеть природой и поиске путей, открывающих возможность стабильного сосуществования природы и общества.

Экология: аутэкология, синэкология, экология популяций, экология сообществ и экосистем, общая экология, экология ландшафтов, промышленная экология, социальная экология, математическая экология; биология окружающей среды.

Вопросы и задания

1. С именами каких учёных связано зарождение экологии как науки?
2. Что изучает экология? Какое значение имеют экологические знания?
3. Какие отрасли выделяют в современной экологии? Каковы объекты их научного исследования? Приведите конкретные примеры.
4. Какое место занимает экология в системе естественных наук? Почему современную экологию всё чаще называют биологией окружающей среды?
5. Существует выражение, что экология — это не только наука, но и новый образ мышления, новый стиль жизни. Объясните его смысл.
6. На конкретных примерах покажите необходимость экологических знаний для современного человека.

§ 42. Методы экологии

Вспомните, какие научные методы учёные используют для изучения среды обитания растений, животных, грибов и микроорганизмов.

Для решения теоретических и прикладных задач разных отраслей экологии учёные используют различные научные методы исследования: полевые наблюдения, эксперименты и моделирование.

Полевые наблюдения применяют для составления характеристики природных сообществ, изучения их видового состава и взаимоотношений между организмами. Проводятся полевые наблюдения в природных условиях и подразумевают минимальное вмешательство наблюдателя в ход естественных процессов. Например, используя кольцевание, учёные следят за перемещением перелётных птиц во время сезонных миграций (рис. 177).

Материалы наблюдения обычно фиксируются в дневниковых записях, рисунках, картах, фотографиях, видео- и киносъёмках. Однако метод наблюдения имеет ограничение — он позволяет обнаружить лишь внешние проявления каких-то фактов, внутренние же процессы, происходящие в природе, часто остаются для наблюдателя недоступными. Поэтому в последнее время стали применяться комплексные наблюдения за состоянием природы, получившие название *мониторинга окружающей природной среды* (от лат. *monitor* — тот, кто напоминает, предупреждает). При таких наблюдениях оценивается состояние всех природных компонентов, составляется прогноз их изменений под влиянием хозяйственной деятельности человека (рис. 178).

По масштабу мониторинг может быть локальным, региональным и глобальным. На глобальном уровне задачи мониторинга особенно сложны. Если мониторинг локального и регионального масштаба, как правило, является задачей отдельных государств, то глобальный мониторинг — задача всего

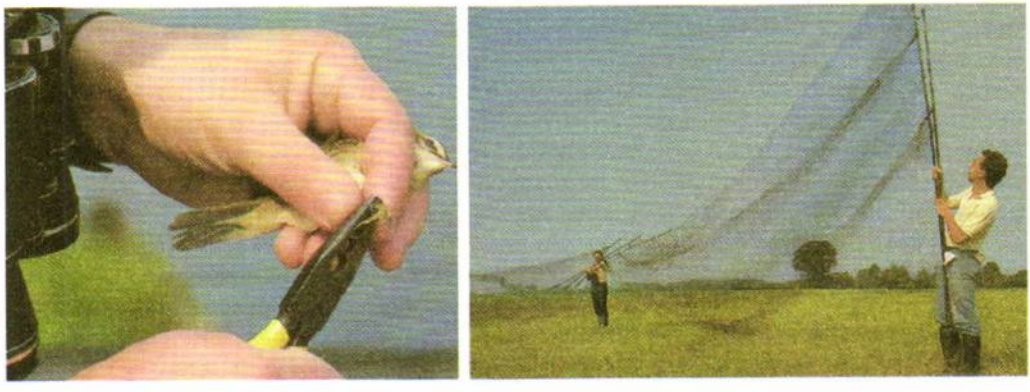


Рис. 177. Полевые наблюдения за миграциями перелётных птиц

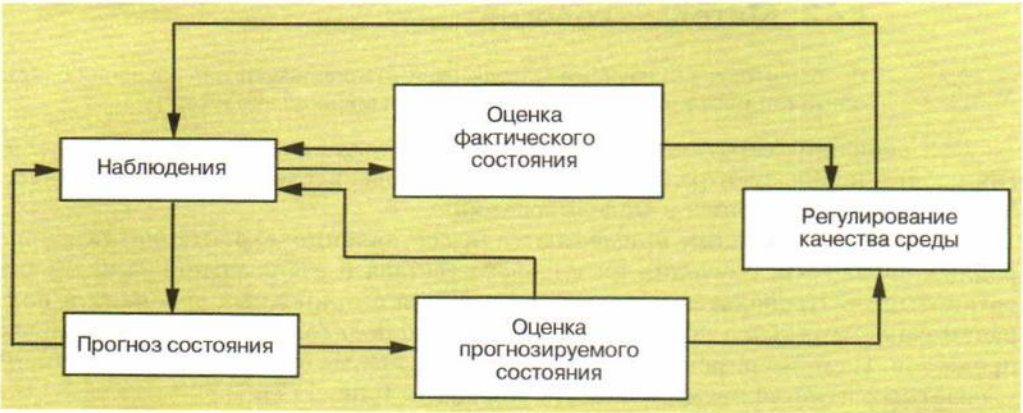


Рис. 178. Схема мониторинга окружающей природной среды

мирового сообщества. К концу XX в. сформировалась глобальная система мониторинга окружающей природной среды. Её цели определяются в ходе международных соглашений (конвенций) и деклараций. В настоящее время создана мировая сеть станций мониторинга, на которых осуществляется слежение за определёнными параметрами состояния окружающей природной среды: климатом, газовым составом атмосферы, уровнем ультрафиолетового излучения, концентрацией веществ-загрязнителей, качеством пресной воды, плодородием почв, биоразнообразием сообществ и т. п. На территории России станции мониторинга расположены в шести биосферных заповедниках и являются частью глобальных международных сетей.

Эксперименты позволяют следить за жизнью как отдельных видов организмов, так и целых природных сообществ, в которые исследователями сознательно вносятся некоторые изменения. Различают природные и лабораторные эксперименты. Природный эксперимент учёные проводят в том случае, когда хотят исследовать влияние внесённых в то или иное сообщество изменений на жизнь тех или иных его обитателей. Например, в ходе природного эксперимента выясняется, как изменится численность оленей и косуль в лесу, если отстреливать каждый год некоторое количество хищников и регулярно подкармливать животных в зимнее время (рис. 179).

Лабораторные эксперименты учёные обычно проводят над отдельными видами. Так, исследование влияния продолжительности светого дня и спектрального состава света на продуктивность культурных растений проводится в особых установках искусственного климата — климатронах (рис. 180). В ходе таких экспериментов учёные-экологи определяют оптимальный набор условий, необходимых для роста и развития культурных растений и обеспечивающих их наивысшую продуктивность — прирост зелёной массы за единицу времени.



Рис. 179. Зимняя подкормка копытных млекопитающих в лесу

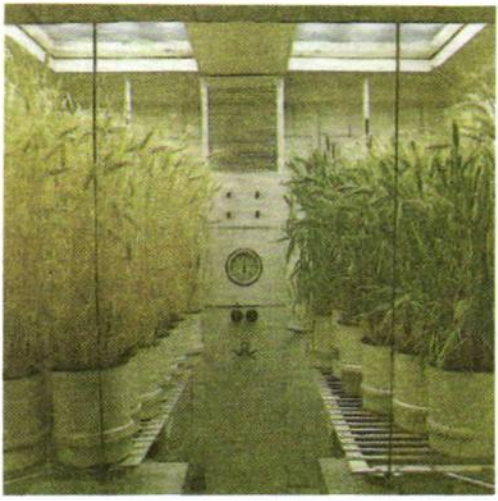


Рис. 180. Лабораторный эксперимент по выяснению продуктивности культурных растений в климатроне

Иногда объектами лабораторных экспериментов выступают целые искусственно созданные сообщества организмов. Например, в 2000 г. английские экологи вместе с архитекторами и инженерами построили биокомплекс «Эдем» (рис. 181). В нём были обеспечены условия влажного тропического леса и субтропиков. В специально подобранную почву высадили тропические и субтропические растения, затем поселили типичных для этих природных сообществ птиц, пресмыкающихся, земноводных, насекомых и др. Установка

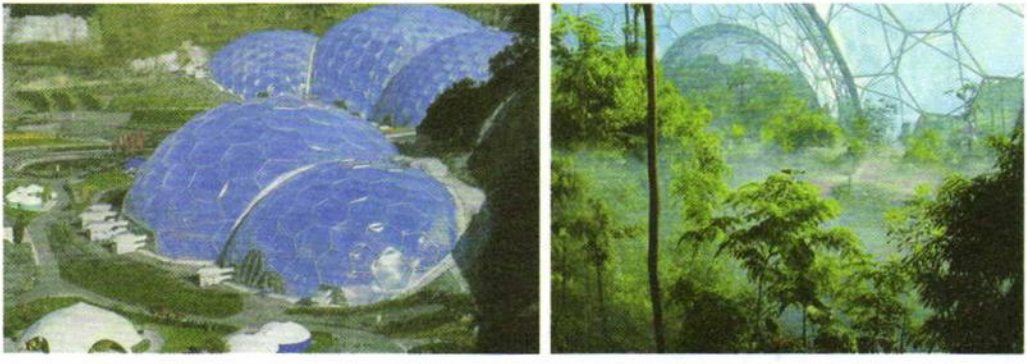


Рис. 181. Биокомплекс «Эдем», расположенный поблизости от английского городка Сент-Остел, занимает площадь в 50 гектаров

искусственного климата поддерживает в биокомплексе необходимую температуру, влажность и газовый состав воздуха.

Моделирование (от лат. *modulus* — образец) как метод экологических исследований даёт возможность создавать модели, т. е. заместители реальных биологических объектов и процессов, исследуя которые учёные получают сведения о жизнедеятельности природных сообществ и экосистем.

Модели могут быть реальными и идеальными. Например, реальной моделью экосистемы пресного водоёма является комнатный аквариум (рис. 182). В нём присутствуют все необходимые компоненты экосистемы: свет, вода, воздух, грунт, растения, животные и микроорганизмы. Изучая обитателей аквариума, выясняя существующие взаимосвязи между его компонентами (влияние света, газового и ионного состава воды на жизнь растений и животных и обратное влияние организмов на неорганическую среду аквариумной экосистемы), можно получить некоторые представления о структуре и функционировании природной экосистемы пресного водоёма, например озера или реки.

Идеальные модели могут быть вербальными и математическими. В отличие от реальных, идеальные модели представляют собой условное описание системы-оригинала с помощью слов, графических изображений или математических знаков. Например, вербальные модели экосистем представляют собой описание изучаемой экосистемы, которое включает научный текст, сопровождаемый блок-схемой экосистемы, таблицами, графиками и другим иллюстративным материалом. Для количественной оценки динамики популяций, сообществ организмов, энергетики экосистем более подходят математические модели, среди которых выделяют аналитические (дискретные, точечные) и численные, или имитационные. У математических моделей в качестве элементов выступают математические переменные, рассматриваемые на каком-то конкретном интервале времени. Эти модели дают возможность применять в

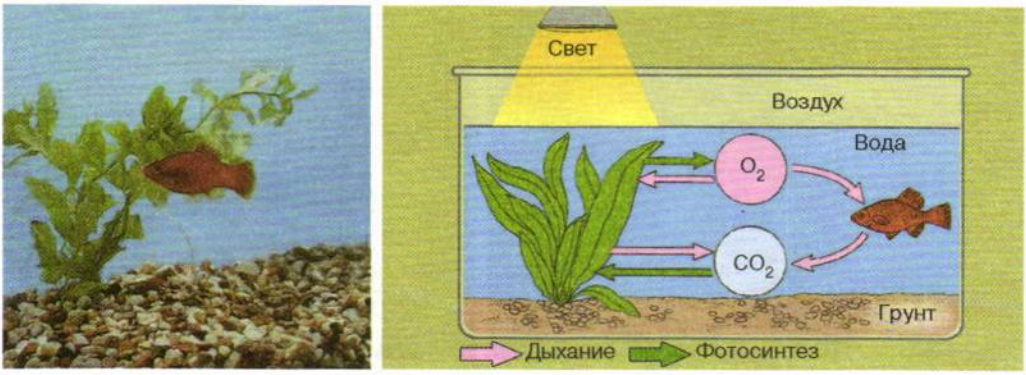


Рис. 182. Комнатный аквариум — модель экосистемы пресного водоёма

экологических исследованиях метод *прогнозирования* (от греч. *prognosis* — предвидение, предсказание) — научное предвидение вероятных состояний популяций, сообществ, экосистем, а также окружающей среды, определяемых естественными процессами и воздействием человека.

Методы экологии: полевые наблюдения, мониторинг окружающей природной среды, эксперимент, моделирование, прогнозирование.

Вопросы и задания

1. Опишите, как учёные проводят полевые наблюдения за природными сообществами. В чём ограниченность этого научного метода познания живой природы?
2. Что такое мониторинг окружающей природной среды? Каким по масштабу он бывает? Каковы цели глобального мониторинга окружающей природной среды? Какое значение он имеет для всего мирового сообщества?
3. Каково значение экспериментов в экологических исследованиях? Чем природный эксперимент отличается от лабораторного? В каких случаях проводят лабораторный эксперимент? Приведите примеры природных и лабораторных экспериментов.
4. В каких случаях применяется моделирование в экологических исследованиях? Опишите отличие реальных и идеальных моделей в экологии.
5. Проведите наблюдение за обитателями комнатного аквариума. Какое значение имеют свет, воздух, вода, грунт для растений и животных аквариума? Как используют эти компоненты микроорганизмы? Какие условия необходимо поддерживать в аквариуме? Результаты наблюдения оформите в виде проекта.

Дополнительная информация

Таблица 4

Из истории экологии

Даты	Основные события и имена учёных
384—322 гг. до н. э.	Аристотель — основоположник зоологии — описал свыше 500 видов животных, рассмотрев детально их поведение, образ жизни и способы защиты
371—280 гг. до н. э.	Теофраст — основоположник ботаники — привёл сведения о своеобразии растений, произрастающих в разных условиях, о зависимости их формы от климата и почвы
XVIII в.	В трудах С. П. Крашенникова, И. И. Лепёхина, П. С. Палласа указывается на взаимосвязь изменений климата и растительности, животного мира России
1843 г.	А. Гумбольд в книге «Космос» заложил основы экологического направления в географии растений
1814—1858 гг.	К. Ф. Рулье пропагандировал необходимость изучения взаимоотношений животных с окружающим миром
1866 г.	Э. Геккель назвал новую науку экологией

Продолжение табл. 4

Даты	Основные события и имена учёных
1877 г.	К. Мёбиус разработал учение о биоценозе — сообществе совместно обитающих организмов
1884 г.	Й. Варминг ввёл понятие жизненной формы растений
1896 г.	А. Н. Бекетов в книге «География растений» впервые сформулировал понятие биологического комплекса
1910 г.	На III Ботаническом конгрессе (Брюссель) экология растений была разделена на два направления: аутэкологию и синэкологию; позднее такое деление распространилось и на экологию животных
1925 г.	В трудах Р. Парка, Э. Берджесса, Р. Маккензи заложены основы социальной экологии
1926 г.	В. И. Вернадский в книге «Биосфера» изложил основные положения своего учения о живой оболочке Земли
1930-е гг.	В трудах Ч. Элтона оформилась популяционная экология
1933 г.	Д. Н. Кашкаров в книге «Среда и сообщество» разработал теоретические основы синэкологии
1935 г.	А. Тенсли выдвинул и обосновал понятие экосистемы
1940 г.	В. Н. Сукачёв разработал теорию биогеоценоза
1942 г.	Р. Линдеман предложил методы точного расчёта энергетического баланса экосистем
1960-е гг.	Учёными из разных стран мира в рамках Международной биологической программы подсчитана максимальная биологическая продуктивность Земли; на экологической основе возродилось учение В. И. Вернадского о биосфере
1962 г.	Р. Карсон опубликовала книгу «Безмолвная весна», в которой впервые были подняты проблемы загрязнения окружающей среды
1966 г.	Б. Коммонер в книге «Замыкающий круг» сформулировал четыре фундаментальных закона экологии, важные для будущего человечества и природной среды
1967—1972 гг.	Международная программа «Человек и биосфера» стимулировала многочисленные научные исследования в разных областях экологии
1968 г.	А. Печчеи основал Римский клуб, члены которого направили свои усилия на решение актуальных проблем современности путём разработки нового направления в экологии — глобального моделирования природных и социальных процессов
1972 г.	Д. Меддоуз по заданию Римского клуба создала первую глобальную экологическую модель «Пределы роста», основанную на динамике 225 показателей, вызвавшую бурную критику со стороны ряда политических деятелей некоторых стран мира
1972 г.	Состоялась I Международная конференция по окружающей среде (Стокгольм); организована служба глобального мониторинга за

Окончание табл. 4

Даты	Основные события и имена учёных
	состоянием окружающей природной среды, получены первые глобальные данные о состоянии воздуха, воды и т. п.
1975 г.	Ю. Одум опубликовал книгу «Основы экологии», оказавшую огромное влияние на становление экологического сознания многих учёных, работавших в разных областях естественных наук
1992 г.	Состоялась II Международная конференция по окружающей среде и развитию (Рио-де-Жанейро), на которой были намечены основные пути устойчивого развития мирового сообщества и была принята программа «Повестка дня на XXI век»
2002 г.	На Саммите «Рио+10» (Йоханнесбург) сформулированы цели тысячелетия, реализация которых будет способствовать устойчивому развитию мирового сообщества и сохранению окружающей среды

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 6

Экология — наука о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей неорганической природой, или наука о структуре и функционировании надорганизменных биологических систем: популяций, сообществ, биогеоценозов и биосферы. Оформление экологии как науки произошло во второй половине XIX в.

В настоящее время экология состоит из нескольких разделов, изучающих как общие вопросы взаимоотношений организмов и среды обитания, так и частные, прикладные аспекты, связанные с существованием отдельных видов, сообществ организмов, экосистем, в целом всей природы и человечества.

Для решения задач экологии учёные используют разные методы исследований: полевые наблюдения, эксперименты и моделирование. В последнее время в связи с обострением экологических проблем особое внимание уделяется проведению комплексных наблюдений за состоянием природы — мониторингу окружающей природной среды. Специфическим методом экологии является моделирование, основанное на создании моделей — заместителей реальных природных экосистем. Этот метод учёные используют совместно с другими методами исследований, позволяющими не только выяснить существующее состояние видов, сообществ организмов, экосистем, но составить прогноз их изменений под влиянием деятельности человека.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Краткая история экологии.
2. Экология — биология окружающей среды.
3. Методы экологических исследований.
4. Глобальный мониторинг окружающей природной среды.
5. Аквариум — искусственная экологическая система.

Глава 7. ОРГАНИЗМЫ И СРЕДА ОБИТАНИЯ

§43. Среды обитания организмов

Рассмотрите рис. 183—187. Каковы условия среды обитания изображённых организмов? Какое воздействие они оказывают на организмы?

Все организмы существуют в определённой среде обитания (среде жизни), которая оказывает на них прямое и косвенное воздействия.

Среда обитания — это совокупность условий живой и неживой природы, в которых существует данный организм, популяция или вид и с которыми они находятся в прямых или косвенных взаимоотношениях. На Земле различают четыре среды обитания организмов: водную, наземно-воздушную, почвенную и внутриорганизменную (рис. 183).

Средой, в которой возникла жизнь, была вода. В процессе исторического развития органического мира организмы освоили водную среду обитания и вышли из неё на сушу. Затем, заселив наземно-воздушную среду и создав в

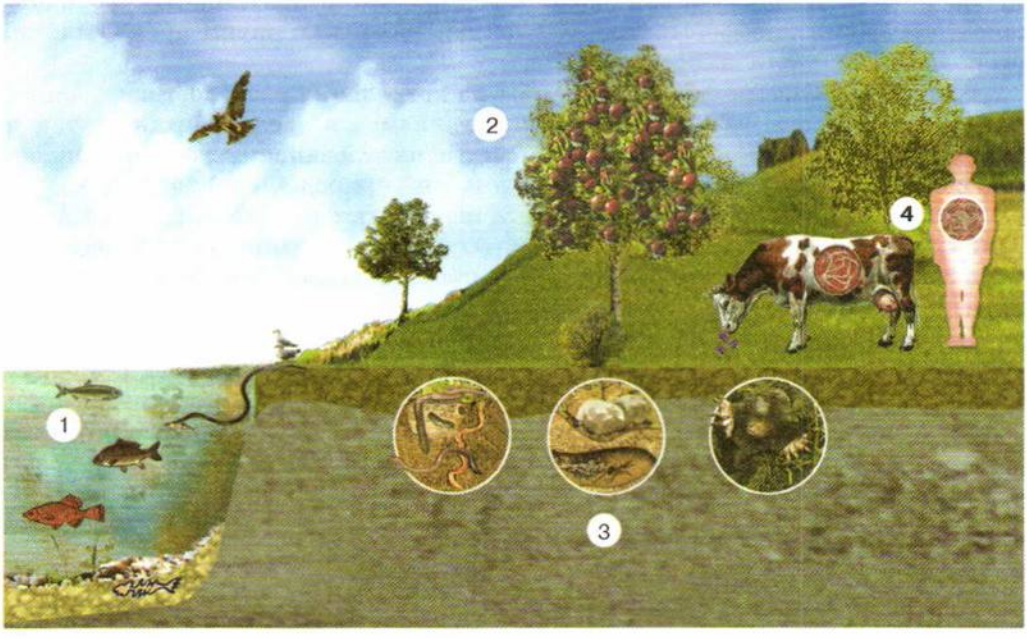


Рис. 183. Среды обитания (среды жизни): *1* — водная; *2* — наземно-воздушная; *3* — почвенная; *4* — внутриорганизменная

процессе своей жизнедеятельности почву, некоторые организмы перешли к почвенному образу жизни. Одновременно с освоением организмами водной, наземно-воздушной и почвенной сред появились организмы-паразиты, средой обитания которых стали другие живые тела природы.

Водная среда обитания. Это самая распространённая на нашей планете среда обитания. Она объединяет Мировой океан, континентальные водоёмы и подземные воды. Вода как среда имеет целый ряд специфических свойств: большую плотность, сильные перепады давления, относительно малое содержание кислорода, высокую теплопроводность и ограниченную проницаемость для света. Кроме того, вода — хороший растворитель минеральных и органических соединений, необходимых обитающим в ней организмам.

Высокая плотность водной среды (в 700 раз больше, чем воздуха) создаёт для обитающих в ней организмов возможность опоры. Так, одноклеточные водоросли, простейшие, медузы, мелкие рачки имеют разнообразные выросты на теле, увеличивающие площадь соприкосновения с водой, что обеспечивает их плавучесть. Другие водные обитатели, например рыбы, удерживают своё тело в толще воды благодаря плавательному пузырю или жировым включениям. Сопротивление воды активно плавающие водные организмы преодолевают благодаря обтекаемой форме тела и специальным органам передвижения, например таким, как плавники у рыб (рис. 184).

Убывание света по мере погружения на глубину ограничивает распространение в водной среде растений, которым свет необходим для процесса фотосинтеза. На животных недостаток света сказывается меньше. Рыбы и моллюски встречаются на глубинах в несколько тысяч метров. Недостаток кислорода в воде компенсируется у водных организмов жаберным дыханием или дыханием, осуществляемым путём диффузии через поверхность тела.

Наземно-воздушная среда обитания. Это самая различающаяся по экологическим условиям среда обитания, что обусловливает большое разнообразие населяющих её организмов. Наземно-воздушная среда характеризуется низкой плотностью и давлением, высоким содержанием кислорода и обилием света. Ей свойственны значительные суточные и сезонные температурные перепады и неравномерное распределение влаги.



Рис. 184. Организмы — обитатели водной среды

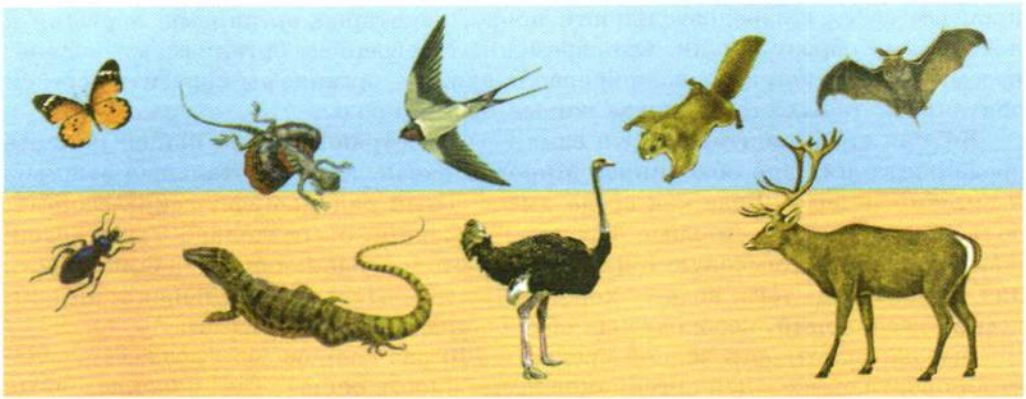


Рис. 185. Организмы — обитатели наземно-воздушной среды

Организмы — обитатели наземно-воздушной среды — имеют ряд общих черт строения. Так, у растений и животных в процессе эволюции развились опорные и проводящие системы, механизмы терморегуляции и дыхания, защитные образования, помогающие сберечь дефицитную в условиях суши влагу. Большинство обитателей наземно-воздушной среды активно передвигаются, в связи с чем у них появились рычажные конечности, соединённые суставами, а у некоторых — крылья и выросты, обеспечивающие полёт (рис. 185).

Почвенная среда обитания. Почва представляет собой рыхлый поверхностный слой суши, образованный деятельностью организмов и влиянием климата. Почва состоит из твёрдых частиц, окружённых воздухом и водой. Как среда обитания почва характеризуется большой плотностью, отсутствием света, незначительными температурными колебаниями, низким содержанием кислорода и достаточно высоким — углекислого газа.

Для организмов, живущих в почве, характерны определённые особенности. Так, почвенные животные — черви, клещи, насекомые, кроты — имеют небольшие размеры тела, прочные кожные покровы, у них, как правило, отсутствуют органы зрения (рис. 186). Накопленные в почве отмершие части растений и животных обеспечивают энергией обитающих в почве простейших, бактерии и грибы.



Рис. 186. Организмы — обитатели почвы

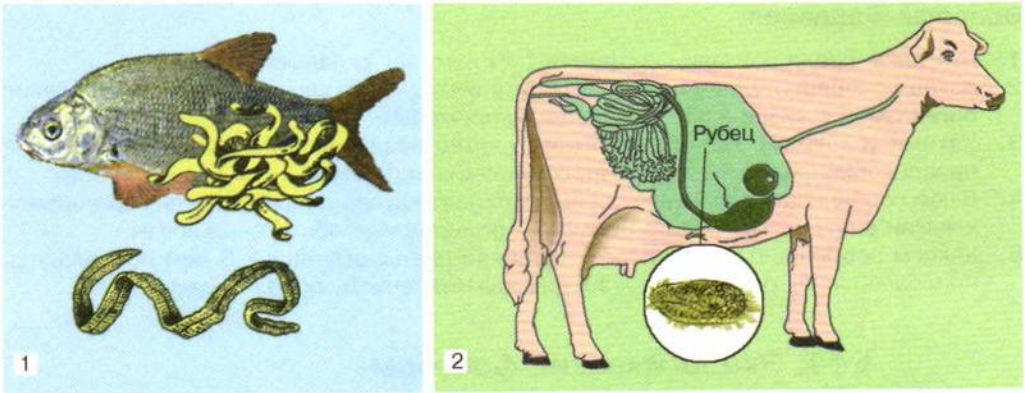


Рис. 187. Организмы — обитатели внутриорганизменной среды

Внутриорганизменная среда обитания. Эта специфическая среда обитания представлена телами самих организмов — растениями, животными, в том числе и человеком. Они используются другими организмами, главным образом паразитическими бактериями, грибами и некоторыми беспозвоночными животными, а также симбиотическими простейшими и водорослями, в качестве места для жизни и источника питательных веществ (рис. 187).

Внутриорганизменная среда имеет ряд преимуществ: стабильные температурные и газовые условия, достаточное количество воды и пищи, защищённость от неблагоприятных внешних воздействий. Вместе с тем организмы-паразиты и симбионты испытывают ряд трудностей, связанных с образом жизни. Главными из них являются ограниченность жизненного пространства, сложность распространения паразита и симбионта (от одного хозяина к другому) и ответные защитные реакции со стороны организма-хозяина.

Постоянство условий обитания привело к тому, что у многих организмов-паразитов, например ленточных червей, в процессе эволюции произошла утрата органов передвижения, чувств и пищеварения. Сложность распространения паразита от одного хозяина к другому компенсировалась колоссальной плодовитостью паразитических организмов. У многих паразитов в ответ на действие организма-хозяина вырабатываются специальные приспособления — плотные покровы тела, особые органы прикрепления, позволяющие им удерживаться в теле, противостоять защитным реакциям.

Среды обитания (жизни): водная, наземно-воздушная, почвенная, внутриорганизменная.

Вопросы и задания

1. Что такое среда обитания организма? Из чего она складывается?
2. Каковы особенности водной среды обитания? В чём проявляются приспособления организмов к жизни в воде? Приведите примеры.
3. Какими условиями характеризуется наземно-воздушная среда обитания? Какие приспособления имеются у организмов к жизни в наземно-воздушной среде?
4. В чём особенности почвенной среды обитания? Каковы приспособления организмов к жизни в почве? Приведите примеры организмов — обитателей почвы.
5. Каковы особенности внутриорганизменной среды обитания? В чём проявляются приспособления организмов к внутрипаразитическому образу жизни?

§ 44. Экологические факторы и закономерности их действия

Вспомните, в чём проявляются приспособления организмов к среде обитания. Какие условия являются определяющими в разных средах?

Среда обитания характеризуется экологическими факторами, которые составляют её живой и неживой компоненты. Все компоненты среды, в которой живёт организм, оказывают на него различное воздействие.

Экологические факторы. Отдельные физико-химические и биологические условия среды обитания, оказывающие различное воздействие на особи, популяции и природные сообщества, называют *экологическими факторами* (от лат. *factor* — делающий, производящий).

По компонентам среды обитания различают абиотические, биотические и антропогенные экологические факторы. *Абиотические факторы* (от греч. *a* — частица отрицания и *biotikos* — жизненный, живой) — все условия неживой природы: климатические (свет, температура, влажность, давление), почвенные (механическая структура почвы и её минеральный состав), орографические (рельеф местности). *Биотические факторы* — все формы взаимодействия организмов друг с другом (влияние животных на растения, растений на животных, микроорганизмов на растения и животных). *Антропогенные факторы* — виды человеческой деятельности, приводящие к изменениям природы как среды обитания других организмов и непосредственно влияющие на их жизнь (загрязнение среды обитания, охота, рыболовство, вырубка лесов, распашка степей, осушение болот, добыча полезных ископаемых и т. п.).

Действие экологических факторов на организмы. Экологические факторы влияют на организмы по-разному. Действуя как *раздражители*, они вызывают ответные реакции организмов физиологического и биохимического характера. Например, понижение температуры воздуха или воды приводит к замедлению обмена веществ у холоднокровных организмов, вызывает у них снижение уровня работы ферментов и переход к неактивному жизненному состоя-

нию. Действуя как *ограничители*, экологические факторы делают невозможным существования тех или иных организмов в конкретных условиях среды. Так, недостаток влаги ограничивает распространение растений и животных в пустынях. Действуя как *модификаторы*, экологические факторы приводят к структурно-функциональным изменениям организмов. Например, постоянно дующие сильные ветры служат причиной формирования у деревьев и кустарников флаговых крон. Действуя как *сигналы*, экологические факторы информируют организмы об изменениях других факторов. Например, убывание светового дня служит сигналом для отлёта перелётных птиц в тёплые края, подготовки млекопитающих к зимовке.

Наряду с разнообразием действия экологических факторов существуют общие закономерности ответных реакций организмов.

1. Любой экологический фактор имеет определённые пределы положительного влияния на организм (рис. 188). Зона наиболее благоприятного действия экологического фактора — *биологический оптимум* (от лат. *optimum* — наилучшее). Отклонения от биологического оптимума составляют зоны угнетения организма. Диапазон действия экологического фактора ограничен точками минимума и максимума и составляет пределы выносливости, или *толерантности* (от лат. *tolerantia* — терпение), организма, которые обусловливают его способность выдерживать отклонения фактора от оптимальных для себя значений. Организмы с широкими пределами выносливости называют *эврибионтными* (от греч. *eurys* — широкий и *biontos* — живущий). Они способны выдерживать значительные отклонения от биологического оптимума, т. е. обладают

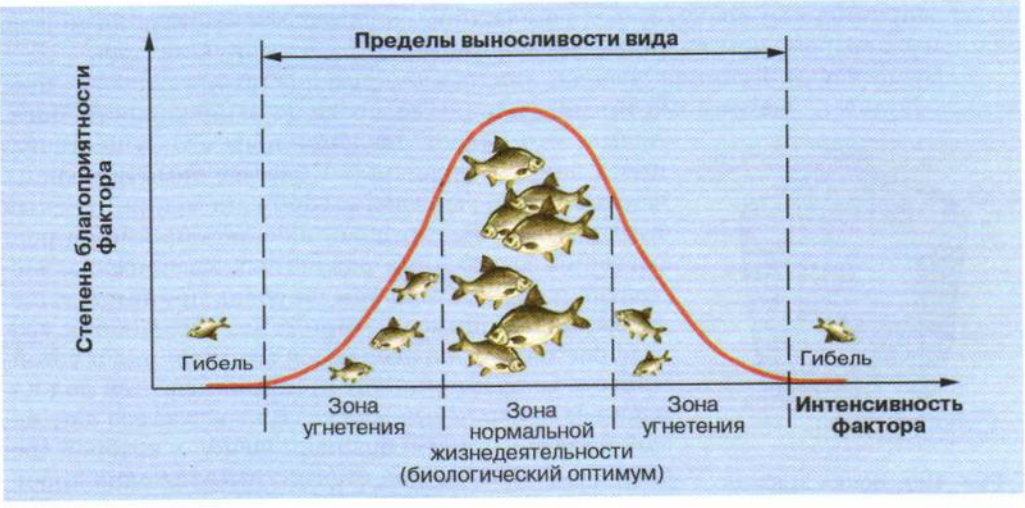


Рис. 188. Схема действия экологического фактора на организм (купол толерантности)

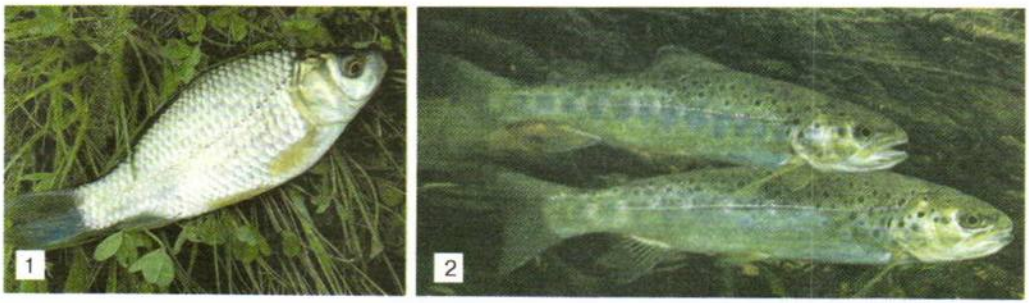


Рис. 189. Виды с широкими и узкими пределами выносливости к содержанию кислорода в воде: *1* — серебристый карась; *2* — ручьевая форель

экологической пластичностью, или *экологической валентностью*. Так, серебристый карась способен жить в различных водоёмах — прудах, озёрах — с высоким и низким содержанием кислорода в воде (рис. 189, *1*). Организмы с узкими пределами выносливости — *стенобионты* (от греч. *stenos* — узкий и *biontos* — живущий) — не выдерживают отклонения от биологического оптимума. Например, ручьевая форель обитает только в реках с быстрым течением и высоким содержанием кислорода в воде (рис. 189, *2*).

2. Различные экологические факторы действуют на организмы одновременно. Действие одного экологического фактора зависит от действия другого. Биологический оптимум и пределы выносливости в отношении одного фактора могут изменяться под воздействием другого. Например, человек легче переносит жару в сухом воздухе, чем во влажном, а замерзает быстрее на морозе с сильным ветром, чем на таком же морозе, но в безветренную погоду.

3. Существуют *ограничивающие*, или *лимитирующие* (от лат. *limes* — предел), *факторы*, значения которых выходят за пределы выносливости организма, что делает невозможным его существование в данных условиях. Понятие лимитирующих факторов впервые ввёл в 1840 г. немецкий учёный Юстус Либих, который изучал влияние на рост растений содержания различных химических элементов в почве. Он сформулировал принцип: веществом, находящимся в минимуме, управляется урожай растения и определяются его величина и устойчивость во времени. Этот принцип известен под названием *правила минимума*. В качестве его наглядной иллюстрации изображают бочку, у которой среди досок, образующих стенки, имеется одна короткая доска (рис. 190). Её длина определяет уровень, до которого бочку можно наполнить водой. Можно

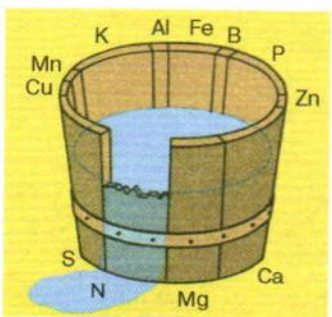


Рис. 190. Бочка Либиха (доски бочки обозначают химические элементы)

сказать, что длина этой короткой доски — лимитирующий фактор для количества воды в бочке, причём длина других досок уже не имеет значения.

В 1913 г. В. Шелфорд дополнил правило минимума представлением о лимитирующем влиянии максимума: лимитирующим фактором существования организма может быть как минимум, так и максимум экологического фактора, диапазон между которыми составляет пределы его выносливости — толерантности — к данному экологическому фактору.

Таким образом, действие ограничивающих, или лимитирующих, факторов является наиболее важным для организма и не зависит от сочетания остальных экологических факторов. Например, рост и развитие арбузов, дынь, винограда, огурцов ограничены критическими температурами. При низких температурах эти растения могут погибнуть вообще, невзирая на хорошую почву и оптимальную влажность. Распространение организмов в Арктике ограничивается недостатком тепла, а в пустынях — недостатком влаги. В умеренной зоне произрастание растений лимитируется количеством питательных веществ, содержащихся в почве. Например, при недостатке в почве азота растения развиваются слабыми и нежизнеспособными, несмотря на нормальное содержание в почве остальных химических элементов.

4. К каждому из экологических факторов организмы приспосабливаются независимым путём. Степень выносливости организма к какому-либо одному экологическому фактору не означает соответствующей выносливости к остальным факторам. Например, некоторые мелкие насекомые, например листоблошки, способны переносить временные понижения температуры воздуха и впадают при этом в состояние оцепенения, но не выдерживают резкого понижения влажности воздуха и быстро погибают.

Таким образом, экологические факторы, находясь в тесной связи и непрерывном взаимодействии друг с другом, обусловливают распространение организмов на Земле.

Экологические факторы: абиотические, биотические, антропогенные, раздражители, ограничители, модификаторы, сигналы; биологический оптимум, толерантность; экологическая пластичность (экологическая валентность); эврибионты; стенобионты; ограничивающий (лимитирующий) фактор; правило минимума.

Вопросы и задания

1. Какие факторы среды обитания называют экологическими? На какие группы их классифицируют? Что взято за основу классификации?
2. Охарактеризуйте спектр действия экологических факторов на организмы. Приведите примеры факторов-раздражителей, ограничителей, модификаторов, сигналов. Какова их роль в жизни организмов?

3. Что такое биологический оптимум? Чем ограничены пределы выносливости организма к действию экологических факторов? Приведите примеры организмов.
4. Какой фактор называют ограничивающим или лимитирующим? Используя рис. 190, опишите, в чём сущность правила минимума Либиха.
5. Угроза замерзания организма выше на морозе с сильным ветром, чем на таком же морозе, но в безветренную погоду. Объясните, с какой закономерностью действия экологических факторов это связано. Дайте физиологическое обоснование.
6. Охарактеризуйте каждый из экологических факторов. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Экологические факторы

Группа факторов	Фактор	Характеристика фактора

§45. Свет как экологический фактор

Рассмотрите рис. 192—194, 196, 197. Какие условия неживой природы действуют на изображённые на них организмы? Вспомните из курса физики, что такое свет и каков его спектральный состав.

Одним из важных экологических факторов является *свет*. Он служит источником энергии для процесса фотосинтеза, обеспечивает поддержание теплового баланса в организме, водного обмена и является необходимым условием для ориентировки в пространстве. Основной источник света на Земле — Солнце. Солнечная радиация различается интенсивностью и качеством: ультрафиолетовые лучи, видимый спектр, инфракрасные лучи (рис. 191).

Действие разных участков солнечного спектра на организмы. Различные участки солнечного спектра неравнозначны по своему биологическому действию. Коротковолновые ультрафиолетовые лучи (длина волн менее 290 нм) губительны для всего живого и задерживаются озоновым экраном — тонким слоем атмосферы, содержащим молекулы озона (O_3). Небольшое количество длинноволновых ультрафиолетовых лучей (длина волн 290—380 нм) проникает сквозь озоновый экран, достигая поверхности Земли, и оказывает сильное бактерицидное воздействие. Кроме того, незначительная часть длинноволновых ультрафиолетовых лучей используется некоторыми животными организмами и человеком в обменных процессах, в частности для выработки антирахитичного витамина *D*, влияющего на кальциевый обмен.

Видимая часть солнечного спектра (длина волн 400—750 нм) поглощается фотосинтезирующими растениями и цианобактериями, а также является условием для ориентировки многих животных в окружающей среде — в поисках пищи, партнёров и благоприятных мест обитания. В пределах этой

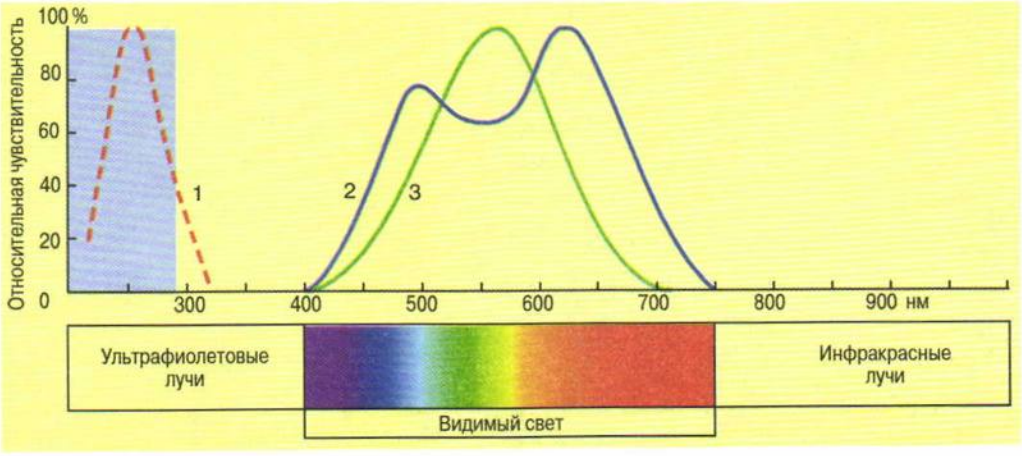


Рис. 191. Спектральный состав солнечной радиации и её биологическое действие: *1* — свёртывание белка; *2* — интенсивность фотосинтеза пшеницы; *3* — спектральная чувствительность глаза человека (затемнена область ультрафиолетового спектра, не проникающая сквозь атмосферу)

части солнечного спектра выделяют область фотосинтетически активной радиации — ФАР (длина волн 380—710 нм), поглощаемой хлорофиллом и другими пигментами и поэтому обладающей фотосинтетической активностью. По этой причине видимая часть солнечного спектра особенно важна для фототрофных организмов — основных производителей первичного органического вещества на планете. Видимый свет необходим для образования хлорофилла и формирования структуры гран хлоропластов; он регулирует работу устьичного аппарата в листьях и стеблях, влияет на газообмен и транспирацию (испарение воды), активизирует ряд ферментов, стимулирует в растительном организме биосинтез белков и нуклеиновых кислот.

Инфракрасные, или тепловые, лучи (длина волн более 750 нм) — основной источник тепловой энергии. Они вызывают нагревание тел организмов, повышают в них уровень теплообмена и увеличивают испарение через покровы тела воды и пота. Инфракрасные лучи необходимы также и растениям: они создают благоприятные условия для поглощения углекислого газа через устьица.

Классификация организмов по их отношению к свету. Количество света, необходимое для разных организмов, неодинаково. Так, растения по отношению к свету разделяют на три экологические группы (рис. 192).

1. *Светолюбивые растения*, или *гелиофиты* (от греч. *helios* — солнце), — это растения открытых мест обитания с обильным солнечным освещением. У них, как правило, имеются укороченные побеги, сильно рассечённые ли-

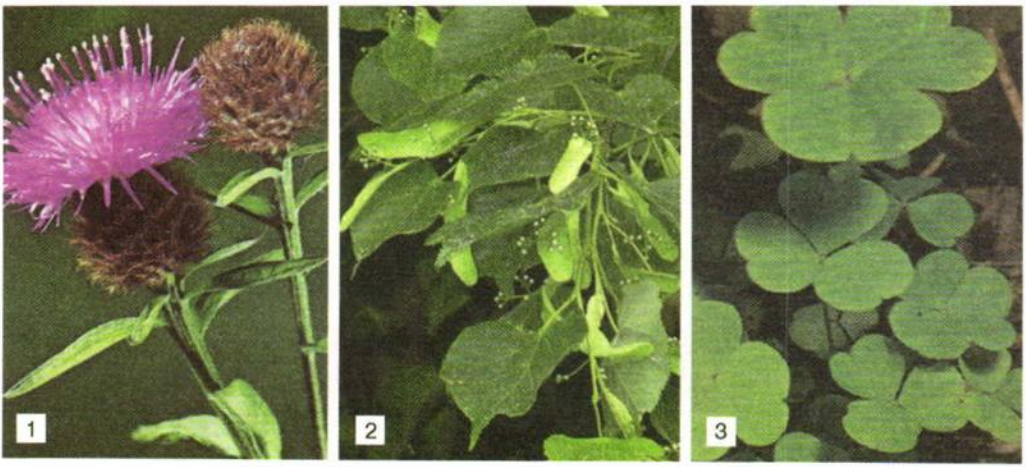


Рис. 192. Представители экологических групп растений по отношению к свету: *1* — светолюбивые (василёк луговой); *2* — теневыносливые (липа сердцелистная); *3* — тенелюбивые (кислица обыкновенная)

стья, большое число устьиц в эпидермисе, хорошо развитая механическая и запасающая ткани. К этой группе принадлежат степные и луговые растения, например василёк луговой, ковыль, полынь и др.

2. *Теневыносливые растения*, или *факультативные гелиофиты*, — это растения, которые лучше растут на свету, но способны выдерживать и его недостаток. У древесных растений и кустарников из этой группы листья по периферии кроны имеют структуру, сходную с листьями светолюбивых растений, их называют световыми, а в глубине кроны развиваются теневые листья с теневой структурой (рис. 193). К этой группе относят сирень обыкновенную, липу сердцелистную, многие травы, например землянику лесную.

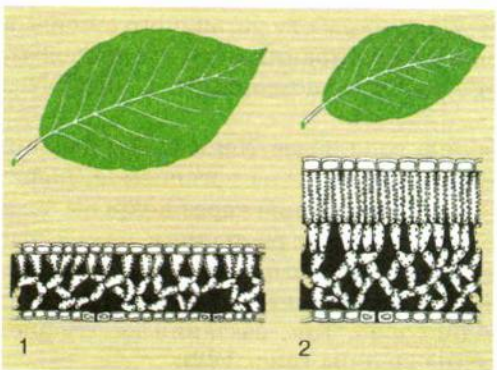


Рис. 193. Внешнее и внутреннее строение листьев сирени обыкновенной: *1* — теневого; *2* — светового

3. *Тенелюбивые растения*, или *сциофиты* (от греч. *skia* — тень), — это растения нижних ярусов тенистых лесов и глубоководных участков водоёмов. Они плохо переносят сильное освещение прямыми солнечными лучами, используя лишь 0,1—0,2 % падающего солнечного света. У тене-

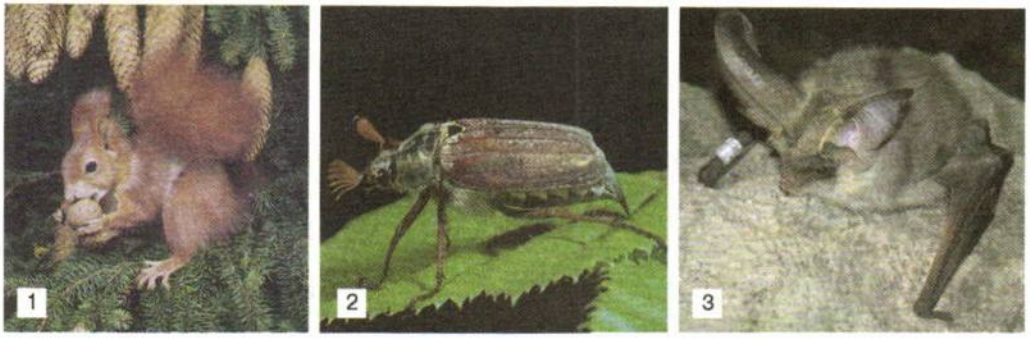


Рис. 194. Представители экологических групп животных по отношению к свету: *1* — дневные (белка европейская); *2* — сумеречные (майский жук); *3* — ночные (серый ушан)

любивых растений, как правило, вытянутые побеги; листья тёмно-зелёного цвета, крупные и тонкие, в них плохо развита механическая ткань, хлоропластов меньше, чем у светолюбивых растений, но они крупнее по размерам. К группе тенелюбивых растений принадлежат мхи, плауны, кислица обыкновенная, красные и бурые водоросли.

Для животных свет не является таким необходимым фактором, как для растений, поскольку все они гетеротрофы и существуют благодаря энергии, накопленной автотрофными организмами. Тем не менее и в жизни животных свет играет важную роль. По отношению к свету животных также разделяют на три экологические группы: *дневные, сумеречные* и *ночные* (рис. 194). Они проявляют свою активность в зависимости от разного уровня освещённости. Для дневных животных свет является сигналом к активному передвижению, поиску пищи, партнёров, а для ночных животных — сигналом к снижению активности и переходу ко сну.

Для дневных и отчасти сумеречных животных свет служит необходимым условием зрительной ориентации в пространстве. Полнота зрительного восприятия окружающей среды зависит от уровня эволюционного развития того или иного животного. Примитивные светочувствительные глазки из нескольких клеток имеет, например, ланцетник, а у одноклеточных животных, например у эвглены зелёной, светочувствительный глазок представляет собой участок цитоплазмы с повышенной чувствительностью к свету. Более сложно устроены фасеточные глаза у насекомых, камерные глаза моллюсков и позвоночных животных (рис. 195). Они позволяют воспринимать форму и размеры предметов, их цвет, определять расстояние. Предельная чувствительность высокоразвитого глаза огромна. Привыкший к темноте человек способен различить свет, интенсивность которого определяется энергией всего пяти квантов.

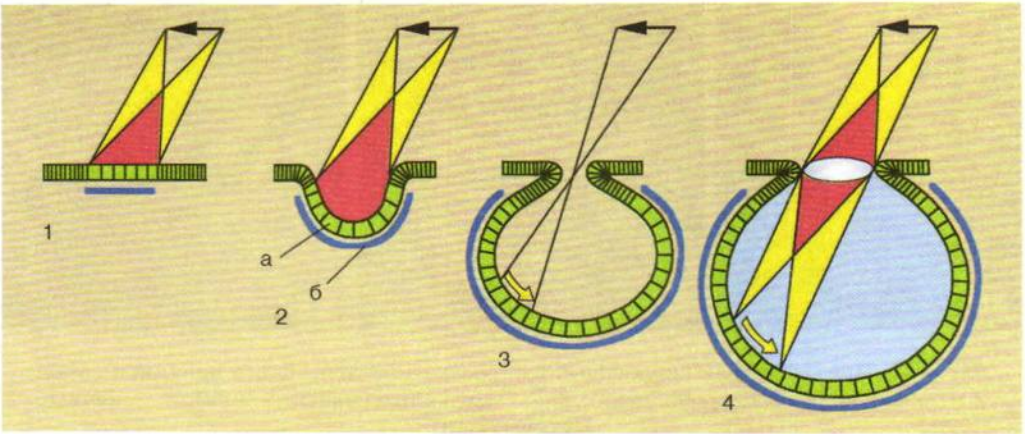


Рис. 195. Органы зрения животных: *1* — плоский глаз (ланцетник); *2* — ямкообразный глаз (гидроидная медуза); *3* — камерный глаз (моллюск наутилус); *4* — глаз с линзой (позвоночные); *а* — зрительные рецепторы, *б* — пигментный слой

Понятие видимого света условно, так как разные животные видят разные лучи солнечного спектра. Для человека область видимых лучей — от фиолетовых до красных. Глубоководные кальмары и гремучие змеи видят также инфракрасную часть спектра и ловят добычу в темноте, ориентируясь при помощи органов зрения. Для пчёл и других насекомых видимая часть спектра сдвинута в коротковолновую область: они воспринимают значительную часть ультрафиолетовых лучей, но практически не различают красные и оранжевые лучи.

Способность к восприятию света зависит от того, в какое время суток активен тот или иной вид животного. Так, хищные млекопитающие (кошки, собаки, волки, куницы и т. п.), ведущие своё происхождение от животных с ночной и сумеречной активностью, не различают цвета и видят всё в чёрно-белом изображении, т. е. обладают сумеречным зрением, осуществляемым при помощи светочувствительных клеток — палочек сетчатки. Такое же зрение характерно для ночных хищных птиц (сов, филинов). Животные, активные в светлое время суток, например приматы, попугаи, колибри и др., имеют цветовое зрение, которое осуществляется с помощью других светочувствительных клеток сетчатки глаза — колбочек.

Фотопериодизм. Сигнальная роль света как экологического фактора проявляется в фотопериодизме. *Фотопериодизм* (от греч. *photos* — свет и *periodos* — круговращение) — реакции организмов на сезонные изменения длины дня и ночи, проявляющиеся в колебании интенсивности и характера физиологических процессов (рис. 196). Например, растения реагируют на сезонные изменения длины дня и ночи началом роста и сменой фаз развития (распускание

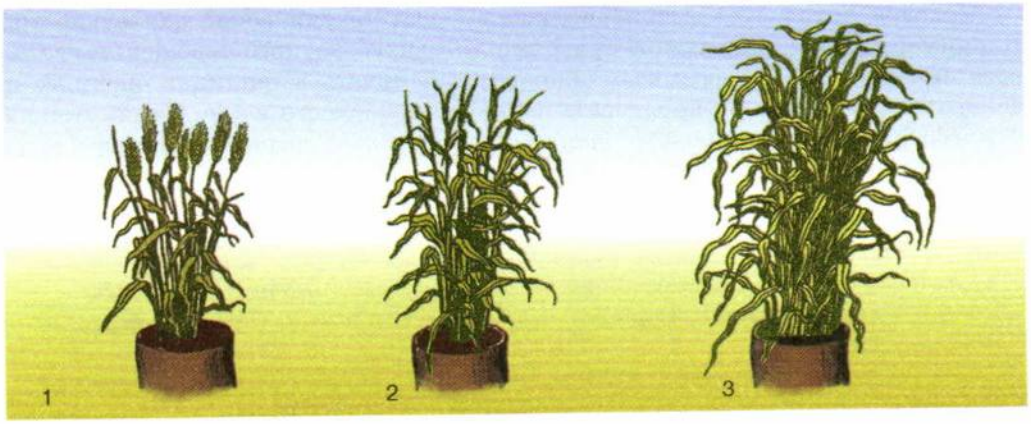


Рис. 196. Ячмень, выращенный при разной длине дня: *1* — 16-часовой день; *2* — 10-часовой день; *3* — 8-часовой день

почек, цветение, плодоношение, листопад и т. п.). *Длиннодневным растениям* (лук, морковь, овёс, пшеница, ячмень, лён и др.) для цветения и плодоношения требуется освещённость не менее 12 часов в сутки (рис. 197). *Короткодневным растениям* (хризантемы, георгины, кукуруза, хлопчатник, капуста и др.) для этого необходим тёмный период не менее 12 часов в сутки. *Нейтральные растения* (бархатцы, виноград, флоксы, гречиха, сирень и др.) физиологически заметно не реагируют на изменение длины дня и ночи.

Животные также обладают фотопериодизмом, что проявляется в чередовании различных сезонных явлений: прилётах и отлётах птиц, гнездовании, весенней и осенней линьках, впадении в спячку и т. п.



Рис. 197. Представители экологических групп растений по отношению к продолжительности дня и ночи: *1* — длиннодневные (лён); *2* — короткодневные (георгин); *3* — нейтральные (флокс)

Человек использует фотопериодизм в своей практической деятельности. Например, увеличение зимой при помощи искусственного освещения светового дня до 12—14 ч даёт возможность выращивать в теплицах овощные и декоративные растения, продлевать период яйценоскости у кур, гусей, уток на птицефабриках, регулировать размножение пушных зверей на звероферме, что обеспечивает повышение продуктивности производства.

Свет; экологические группы растений: светолюбивые, тенелюбивые, теневыносливые; экологические группы животных: дневные, сумеречные, ночные; фотопериодизм; растения: длиннодневные, короткодневные, нейтральные.

Вопросы и задания

1. Какую роль в жизни организмов играет солнечный свет?
2. Охарактеризуйте биологическое действие лучей с разной длиной волны. Какой участок солнечного спектра называют фотосинтетически активной радиацией (ФАР)? Каково значение ФАР для растений? Как можно её регулировать?
3. На какие экологические группы разделяют растения по их отношению к свету? Приведите примеры растений разных экологических групп. Какое это имеет значение для распределения растений в растительных сообществах?
4. Опишите значение света для животных. На какие экологические группы разделяют животных по их отношению к свету? Приведите примеры таких животных.
5. Что такое фотопериодизм? Каково его значение для жизни организмов?
6. Каково значение сезонного изменения продолжительности дня и ночи для растений? Какие растения относят к длиннодневным, а какие к короткодневным и нейтральным? Приведите примеры. В чём значение их совместного произрастания?
7. Обоснуйте важность изучения закономерностей фотопериодизма для сельскохозяйственной практики. Заложите опыт по изучению влияния света на растения.

§ 46. Температура как экологический фактор

Вспомните, какое влияние оказывает температура на прорастание семян растений. Как зависит активность животных от температуры?

Температура как экологический фактор оказывает огромное воздействие на организмы. Она влияет на скорость и характер протекания в организме обменных процессов. Биологические свойства тканей, клеток, а также белков и других макромолекул определяют возможность жизнедеятельности в интервале температур от 0 до +50 °С, однако температурный диапазон активной жизни на планете значительно шире (табл. 5).

Таблица 5

Температурный диапазон активной жизни на планете, °С

Часть земной поверхности	Температура		Амплитуда
	минимальная	максимальная	
Суша	−70	+55	125
Морские воды	−3,3	+35,6	38,9
Пресные воды	0	+93	93

Действие температуры на организмы. Чрезмерное повышение температуры окружающей среды вызывает гибель организмов вследствие тепловой денатурации белковых молекул, нарушения деятельности жизненно важных ферментов, резкого усиления процессов гидролиза органических веществ, их окисления и др. С другой стороны, заметное снижение температуры ниже 0 °С может вызвать гибель клеток и всего организма вследствие образования из молекул воды кристаллов льда и разрушения клеточных мембран.

Среди организмов, способных существовать при очень высоких температурах, следует назвать прежде всего бактерии и некоторые термофильные водоросли, например из рода Осциллатория, которые могут жить в горячих источниках с температурой +85...+87 °С. Успешно переносят высокие температуры (+65...+80 °С) накипные лишайники, семена и вегетативные органы пустынных растений (саксаул, верблюжья колючка, тюльпан), находящиеся в верхнем слое раскалённой почвы. Существует немало видов животных и растений, выдерживающих минусовые температуры. Полярные воды с температурой от 0 до −2 °С населены разнообразными микроскопическими водорослями, червями, моллюсками, рачками, рыбами, ластоногими млекопитающими, жизненный цикл которых происходит в таких температурных условиях.

Значительно бóльшие приспособительные возможности существуют у организмов по отношению к периодически повторяющимся сезонным изменениям — более низким температурам зимнего времени года. Многие растения и животные при соответствующей подготовке успешно переносят в состоянии глубокого покоя или *анабиоза* (от греч. *anabiosis* — оживление, возвращение к жизни) предельно низкие температуры на нашей планете до −70 °С (Якутия, Антарктида). В лабораторных экспериментах пыльца, споры растений, червиколовратки, цисты простейших, сперматозоиды после обезвоживания или помещения в растворы специальных защитных веществ — криопротекторов — выдерживают температуры, близкие к абсолютному нулю (−273,16 °С).

Пойкилотермия и гомойотермия. Жизнедеятельность многих организмов, их активность зависят главным образом от тепла, поступающего в организм извне, а температура тела — от значений температуры окружающей среды и энергетического баланса (соотношения поглощённого и отданного телом тепла). Такие организмы называют *пойкилотермными* (от греч. *poikilos* — различный, переменчивый и *terme* — тепло). Пойкилотермия, или холоднокров-

ность, свойственна микроорганизмам, растениям, беспозвоночным животным, рыбам, земноводным и пресмыкающимся (рис. 198, *1*).

У представителей высших позвоночных животных — птиц и млекопитающих — тепло, вырабатываемое как продукт биохимических реакций, служит существенным источником повышения температуры тела и поддержания её на постоянном уровне независимо от температуры окружающей среды. Такие организмы называют *гомойотермными* (от греч. *homoios* — одинаковый и *terme* — тепло). Гомойотермия, или теплокровность, даёт возможность организмам вести активную жизнь и даже размножаться при температуре ниже нуля (северный олень, белый медведь, ластоногие, пингвины). Поддержание и сохранение высокой температуры тела у теплокровных организмов осуществляется благодаря активному обмену веществ, обеспечивающему высокий уровень теплопродукции, и хорошей тепловой изоляции, создаваемой густым волосяным покровом, плотным оперением или толстым слоем подкожного жира, препятствующим теплоотдаче (рис. 198, *2*).

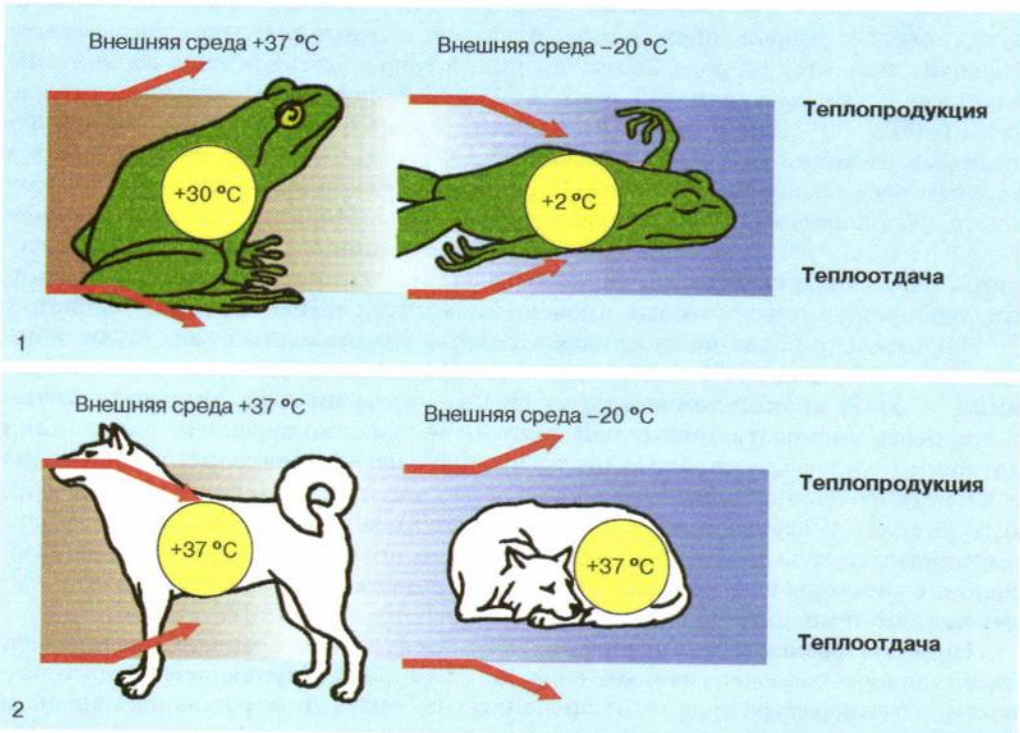


Рис. 198. Зависимость уровня теплопродукции и теплоотдачи от температуры окружающей среды: *1* — у пойкилотермных; *2* — у гомойотермных организмов

Эвритермные и стенотермные организмы. Для каждого организма характерна своя оптимальная для жизнедеятельности температура окружающей среды и свои пределы выносливости её колебаний. Выше зоны оптимальной температуры находится зона временного теплового оцепенения организма, а за ней — зона продолжительной бездеятельности или летней спячки, граничащая с зоной смертельно высокой температуры. Ниже зоны оптимальной температуры находятся зоны холодового оцепенения, зимней бездеятельности или спячки, и смертельно низкой температуры.

Эвритермные организмы (волк, сокол-сапсан, сосна, лиственница, плесневые грибы, большинство бактерий) способны переносить колебания температуры в широких пределах (рис. 199). *Стенотермные организмы* живут в условиях довольно узких пределов перепада температуры и, в свою очередь, подразделяются на теплолюбивые (львы, туканы, крокодилы, кораллы, медузы, орхидеи, чайный куст, кофе) и холодолюбивые (белый медведь, кедровый стланик, лишайник ягель) организмы (рис. 200).

Температурные приспособления растений. В природе температура редко держится на уровне, благоприятном для жизни. В ответ на это в процессе эволюции у организмов вырабатывались приспособления, которые ослабляют вредное действие колебаний температуры.

В условиях умеренного и холодного пояса *температурные приспособления* растений проявляются в зимостойкости, морозоустойчивости и состоянии покоя. *Зимостойкостью* называют устойчивость растений к действию неблагоприятных факторов зимнего периода — чередованию морозов и оттепелей, образованию ледяной корки, вымоканию и др. Зимостойкие растения осенью сбрасывают листья, а их почки защищены почечными чешуями. *Морозоустойчивость* проявляется на уровне клеток и тканей растений в их



Рис. 199. Эвритермные организмы: *1* — волк; *2* — сокол-сапсан; *3* — сосна

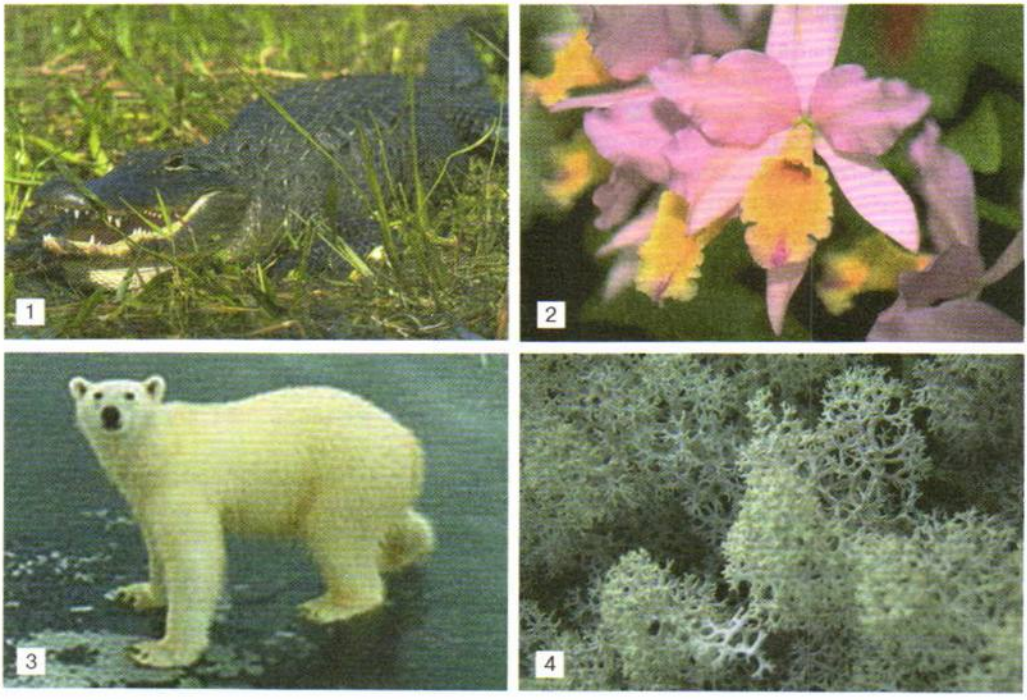


Рис. 200. Стенотермные организмы. Теплолюбивые: *1* — аллигатор, *2* — орхидея; холодолюбивые: *3* — белый медведь, *4* — лишайник ягель



Рис. 201. Подснежник галантус — морозоустойчивое растение

способности переносить действие отрицательных температур. Например, у яблони, озимых злаков и подснежников (рис. 201), благодаря накоплению в клетках углеводов, образование льда из свободной воды происходит при более низкой температуре, чем у неморозоустойчивых растений.

Состояние покоя характеризуется прекращением роста и снижением процессов жизнедеятельности растения. Однолетние растения проходят это состояние на стадии семени. У многолетних растений в клетках образуются особые вещества — ингибиторы, которые в период покоя препятствуют росту растения даже при искусственно созданных благоприятных температурных условиях или во время случайных осенних и зимних потеплений. Это имеет приспособительное значение.



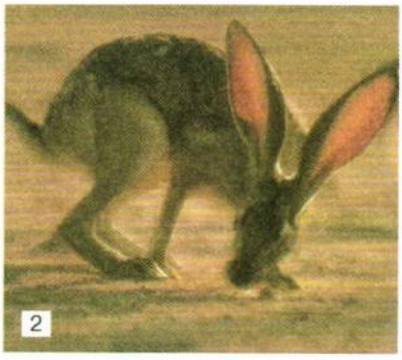


Рис. 202. Животные, обладающие приспособлениями: *1* — к низкой температуре (пингвины Адели); *2* — к высокой температуре (американский заяц)

Температурные приспособления животных не менее разнообразны, чем у растений. *Химическая терморегуляция* изменяет уровень теплопродукции в организме. Например, большой пёстрый дятел зимой переходит на питание семенами ели, которые богаты маслами, насыщенными энергией. *Физическая терморегуляция* обеспечивает изменение уровня теплоотдачи организма. Так, пингвины имеют теплозащиту в виде слоя жира и густых перьев, а американский заяц — крупные ушные раковины с густой сетью кровеносных сосудов, что способствует теплоотдаче (рис. 202). *Поведенческая терморегуляция* проявляется в способности организмов выходить из зоны действия неблагоприятного температурного фактора. Например, ящерица пустынная агама, спасаясь от нагретого песка, залезает на ветви кустарников.

Температура; анабиоз; организмы: пойкилотермные, гомойотермные, эвритермные, стенотермные (теплолюбивые, холодолюбивые); температурные приспособления растений: зимостойкость, морозоустойчивость, состояние покоя; терморегуляция: химическая, физическая, поведенческая.

Вопросы и задания

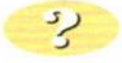
1. Какова роль температуры в жизни организмов?
2. Опишите действие высоких и низких температур на организмы. Каков температурный диапазон активной жизни на Земле? Чем обусловлены его пределы?
3. Что такое пойкилотермия и гомойотермия? Как пойкилотермные и гомойотермные организмы приспособлены к колебаниям температуры? Приведите примеры.
4. Какие организмы называют эвритермными и стенотермными? На какие группы разделяют стенотермные организмы? Приведите примеры таких организмов.
5. В чём проявляются приспособления растений умеренного и холодного пояса к действию низких температур в зимнее время года? Приведите примеры.

6. Каковы приспособления животных к действию высоких и низких температур? Приведите примеры. Какое значение это имеет для организмов?
7. Один из исследователей с несколькими друзьями и собакой без вреда для здоровья провели 45 мин в сухой камере при температуре +126 °С, в то время как кусок мяса, взятый в камеру, оказался сваренным. Объясните результаты эксперимента.

Дополнительная информация

Важное значение для поддержания температурного баланса имеет отношение поверхности тела к его объёму, так как количество выработанного тепла зависит от массы тела, а теплообмен осуществляется через кожные покровы. На связь размеров и пропорций тела организмов с температурно-климатическими условиями указывает *правило Бергмана*, согласно которому из двух близких видов теплокровных животных, отличающихся размерами, более крупный вид обитает в более холодном климате. Согласно другому правилу — *правилу Аллена* — у многих млекопитающих и птиц Северного полушария относительные размеры конечностей и других выступающих частей тела (ушных раковин, клювов, хвостов) увеличиваются в пределах ареалов их обитания к югу и уменьшаются к северу, что необходимо для снижения теплоотдачи в холодном климате.

§ 47. Влажность как экологический фактор



Вспомните, почему вода является необходимым условием существования организмов. В каких процессах жизнедеятельности она участвует?

Как экологический фактор *влажность* окружающей среды является необходимым условием существования организмов, так как их тела в среднем на $^2/_3$ состоят из воды. Для многих организмов вода служит средой обитания, однако и наземные организмы не могут существовать без неё: вода необходима для протекания реакций обмена веществ, поэтому при её недостатке жизнедеятельность организмов замедляется. Большие потери воды приводят к гибели организмов, так как биохимические реакции в клетках прекращаются.

Приспособления растений к поддержанию водного баланса. Для растений вода является обязательным компонентом процесса фотосинтеза. Вода необходима для прорастания спор и семян, оплодотворения у споровых растений, так как только при наличии воды сперматозоиды способны достичь яйцеклетки. Голосеменные и покрытосеменные растения менее зависимы от свободной воды, но и их нормальная жизнедеятельность без неё невозможна.

Растения в процессе эволюции выработали различные приспособления для поддержания водного баланса. Например, у одних растений степей и пустынь (тюльпаны, песчаная осока, маки, ковыль и др.) очень короткая, но интенсивная вегетация, которая приходится на сравнительно влажный ранневесенний период. Засушливую часть года они переносят в виде покоящихся луковиц, корневищ и семян. У других растений засушливых мест обитания развивает-

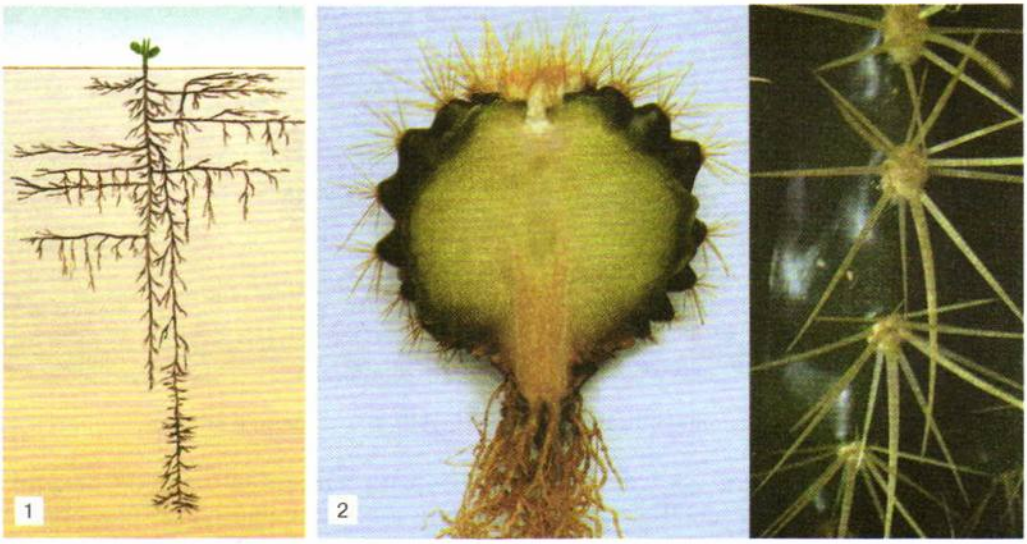


Рис. 203. Приспособления растений к поддержанию водного баланса: *1* — глубокая корневая система у верблюжьей колючки; *2* — превращение листьев в колючки и развитие стебля-суккулента с водоносной тканью у кактуса

ся мощная и глубокая корневая система (саксаул, верблюжья колючка и др.), формируются морфофункциональные особенности, способствующие лучшему водоснабжению: уменьшаются размеры клеток, возрастает концентрация клеточного сока. Кроме того, у ряда растений засушливых мест обитания имеются приспособления, способствующие экономному расходованию и запасанию воды, например, листья превращены в колючки, испаряющие меньше влаги, а стебли содержат водоносную ткань (рис. 203).

Некоторые растения получают влагу не только из почвы, но и из воздуха, используя для этого надземные органы. Парообразную влагу из воздуха поглощают эпифиты — растения, живущие на стволах и ветвях других растений (бромелии, орхидеи), мхи (рис. 204), лишайники, многие пустынные растения. Некоторые из них имеют приспособления для лучшей конденсации влаги из атмосферного воздуха (волоски), поглощения конденсата (желобки, полости), направления струек воды от листьев к корневой системе и т. п.

Классификация растений по их отношению к воде. Растения по отношению к воде разделяют на несколько экологических групп.

1. *Водные растения*, или *гидатофиты* (от греч. *hydatos* — водный), целиком или бóльшей своей частью погружены в воду (рис. 205). К этой группе относят валлиснерию, роголистник, пузырчатку и др. Если эти растения вынуть из воды, то они быстро засыхают и погибают. В эпидермисе у водных растений

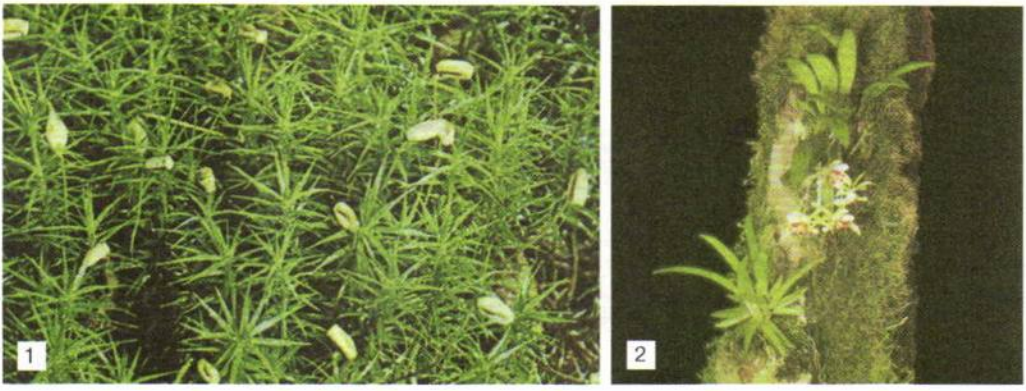


Рис. 204. Растения, поглощающие влагу из воздуха: *1* — зелёный мох; *2* — орхидеи

отсутствуют устьица, нет кутикулы, у некоторых, например у ряски, редуцирована корневая система. Листовые пластинки у водных растений, как правило, тонкие, сильно рассечённые, что способствует более полному использованию рассеянного водой света и усвоению углекислого газа. У многих водных растений хорошо развита воздухоносная ткань — аэренхима — придающая им плавучесть и обеспечивающая транспорт кислорода к тканям и клеткам.

2. *Наземно-водные растения*, или *гидрофиты* (от греч. *hydor* — вода), частично, как правило, нижней частью погружены в воду. Растения этой группы растут по берегам водоёмов, на мелководье, на болотах. К ним относят тростник, кувшинку, вахту, калужницу, рогоз и др. (рис. 206). У растений этой

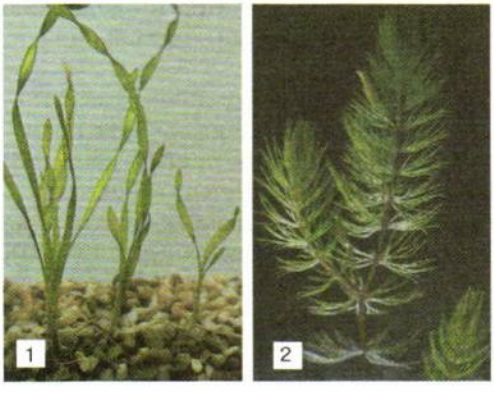


Рис. 205. Водные растения: *1* — валлиснерия; *2* — роголистник

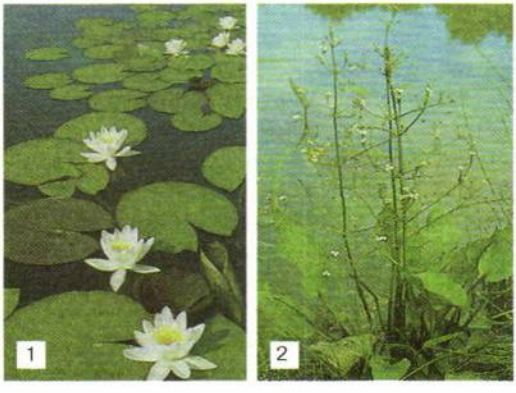


Рис. 206. Наземно-водные растения: *1* — кувшинка белая; *2* — вахта трёхлистная

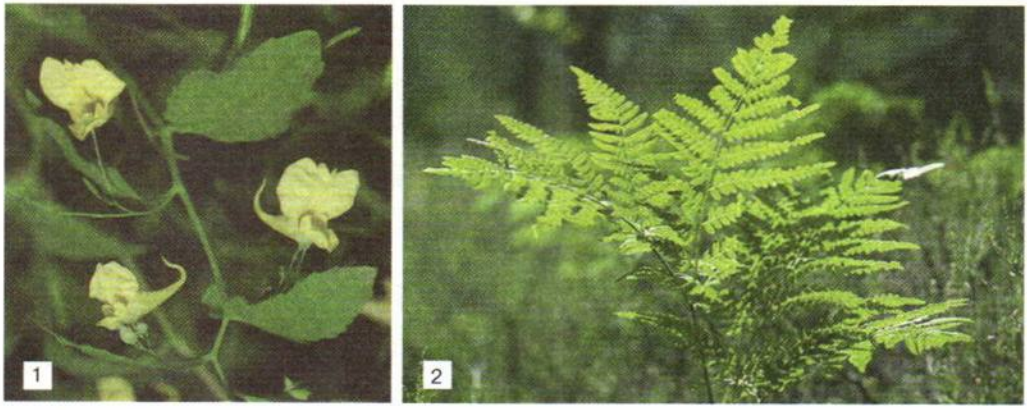


Рис. 207. Растения влажных мест суши: *1* — недотрога; *2* — папоротник орляк

группы лучше, чем у водных, развиты проводящие и механические ткани, есть эпидермис с устьицами, хорошо развита аэренхима.

3. *Растения влажных мест суши*, или *гигрофиты* (от греч. *hygros* — влажный), растут в условиях повышенной влажности воздуха. Эту группу образуют растения нижних ярусов сырых лесов, например недотрога, папоротники (рис. 207), а также открытых увлажнённых мест: бодяк огородный, рис, папирус, росянка и др. Из-за высокой влажности воздуха у этих растений затруднена транспирация, на листьях у них имеются водяные устьица — гидатоды, выделяющие капельно-жидкую влагу. Обводнённость тканей достигает у гигрофитов 80 %, поэтому при наступлении даже непродолжительной засухи растения этой экологической группы быстро завядают и могут погибнуть.

4. *Растения умеренно влажных мест суши*, или *мезофиты* (от греч. *mesos* — средний), могут выдерживать непродолжительную и несильную засуху. К мезофитам относят вечнозелёные деревья верхних ярусов тропического и субтропического леса, листопадные деревья саванн, летне-зелёные лиственные породы лесов умеренного пояса, кустарники подлеска, травянистые растения дубрав, заливных лугов, большинство сорных и культурных растений (рис. 208). Эта группа очень обширна и неоднородна, по

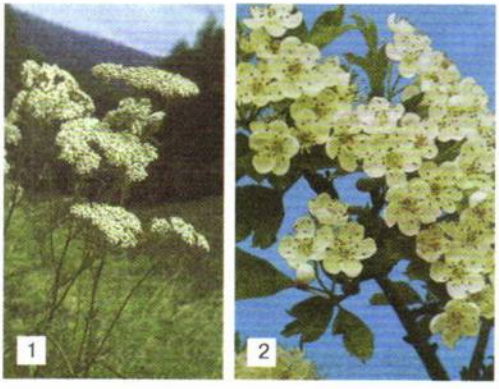


Рис. 208. Растения умеренно влажных мест суши: *1* — тысячелистник; *2* — боярышник



Рис. 209. Растения сухих мест суши: *1* — кактус цереус; *2* — ковыль; *3* — алоэ

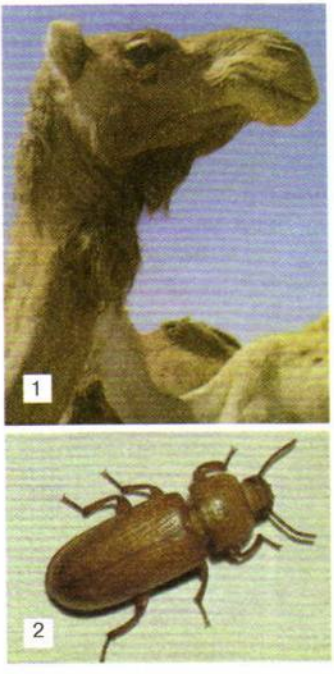


Рис. 210. Животные, приспособленные к недостатку влаги: *1* — одногорбый верблюд (дромедар); *2* — мучной хрущак

способности регуляции водного обмена одни растения приближаются к гигрофитам, другие — к засухоустойчивым формам.

5. *Растения сухих мест суши*, или *ксерофиты* (от греч. *xerox* — сухой), растут в местах с недостаточным увлажнением (степи, пустыни, высокогорья). Представители этой группы лучше других растений приспособлены к регуляции водного баланса: их листья и стебли покрыты толстой кутикулой, восковым налётом или опушены, корневые системы у многих видов приспособлены к добыванию влаги из глубоких слоёв почвы. Среди представителей этой группы различают растения *суккуленты* (от лат. *succulentus* — сочный) и *склерофиты* (от греч. *skleros* — твёрдый). Суккуленты имеют сильно развитую водозапасающую ткань (кактусы, алоэ, агава и др.), склерофиты представляют собой сухие на вид растения с узкими и мелкими листьями, иногда свёрнутыми в трубочку (полынь, типчак, ковыль, эдельвейс и др.) (рис. 209).

Приспособления животных к изменению водного режима. Для животных влажность также является важным экологическим фактором. Для одних организмов (кишечнополостных, ракообразных, рыб) вода — это среда обитания: вне вод их существование невозможно. Другие животные могут долгое время обходиться без свободной воды.

По отношению к степени влажности животных можно разделить на следующие экологические группы: *водные* (кораллы, медузы, рыбы и др.), *полуводно-наземные* (лягушки, крокодилы и др.), *наземные* (большинство членистоногих, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих).

Подобно растениям, все наземные животные для компенсации неизбежной потери воды, происходящей в результате испарения и выделения, нуждаются в её периодическом поступлении. Осуществляется водопоглощение путём питья (птицы, млекопитающие), всасывания воды через покровы тела в жидком или парообразном состоянии (земноводные, некоторые насекомые, клещи). Значительная часть животных засушливых мест (особенно пустынь) никогда не пьют и довольствуются только той водой, которая поступает с пищей (рис. 210). Встречаются животные, живущие за счёт метаболической (эндогенной) воды, образуемой в процессе окисления накапливаемых запасов жира (верблюд, мучной хрущак, платяная моль). В процессе биологического окисления из 100 г жира образуется около 107 г эндогенной воды, используемой далее в обменных процессах.

Для животных, добывающих воду с большими трудностями, характерны различные способы и средства её экономии (ночной образ жизни, плотные непроницаемые покровы тела, редкие дыхательные движения, максимально обезвоженные продукты выделения (моча и экскременты), пониженные потоотделение и отдача воды со слизистых оболочек и др.). С началом сухого и жаркого сезона года некоторые животные (степные и пустынные грызуны, черепахи, некоторые насекомые) впадают в летнюю спячку, у них временно ослабляются все жизненные процессы.

Влажность; растения: гидатофиты, гидрофиты, гигрофиты, мезофиты, ксерофиты (суккуленты, склерофиты); животные: водные, полуводно-наземные, наземные.

Вопросы и задания

1. Объясните, почему вода является необходимым условием существования всех организмов на Земле.
2. Охарактеризуйте распределение воды на поверхности земного шара. От чего зависит водный режим тех или иных территорий суши? К чему это приводит?
3. Какие приспособления, направленные на поддержание водного баланса, выработали растения в процессе эволюции? Приведите примеры таких растений.
4. На какие экологические группы разделяют растения по их отношению к воде? Какое это имеет значение для распределения растений в сообществах?
5. Какие приспособления к изменению водного режима развились у животных в процессе эволюции? Приведите примеры животных, приспособленных к существованию в условиях дефицита влаги.

§ 48. Газовый и ионный состав среды. Почва и рельеф. Погодные и климатические факторы

Вспомните, какое значение для жизнедеятельности организмов имеют кислород и углекислый газ. Каковы биологические функции минеральных веществ? Как действуют погода и климат на организмы?

Среди абиотических факторов среды обитания, кроме света, температуры и влажности, на организмы огромное влияние оказывают газовый состав воздуха, растворённые в воде минеральные вещества, а также почва, рельеф местности, состояние атмосферы в конкретный момент времени (погода) и многолетний режим погоды (климат).

Газовый состав среды. Для аэробных организмов жизненно необходимым компонентом окружающей природной среды является кислород. В бескислородной среде живут анаэробные бактерии, простейшие и паразитические черви. Кислород входит в состав многих неорганических и органических соединений и обеспечивает осуществление окислительных реакций, в ходе которых освобождается необходимая для жизнедеятельности организмов энергия. Основными продуцентами кислорода на Земле являются зелёные растения, произрастающие в воде и на суше, которые образуют его в процессе фотосинтеза. Кислород поглощается организмами из внешней среды всей поверхностью тела или с помощью специальных органов дыхания.

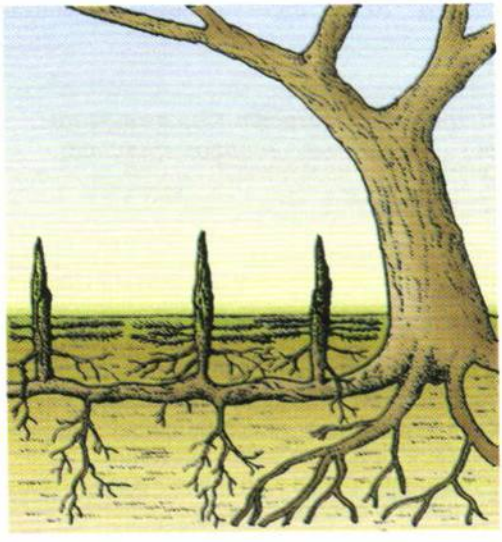


Рис. 211. Дыхательные корни у мангрового дерева авиценнии

У животных, пребывающих в условиях постоянного недостатка кислорода, выработались соответствующие приспособления: повышенная кислородная ёмкость крови, более частые и глубокие дыхательные движения, большой объём лёгких (у китов, тюленей) и т. д. У растений, живущих на бедных кислородом почвах, например на тропических болотах, образуются дыхательные корни — пневматофоры, через которые кислород поступает в ткани и клетки (рис. 211).

Существенное значение для организмов имеет также содержание в окружающей среде углекислого газа. Низкая его концентрация приводит к торможению процесса фотосинтеза, а очень высокая может вызвать отрав-

ление растений и стать токсичной для животных (в природных условиях такие концентрации встречаются крайне редко). Поскольку углекислый газ хорошо растворим в воде, он наряду с кислородом играет важную роль в процессах жизнедеятельности водных организмов.

Поступающие в воздушную среду различные техногенные примеси (угарный газ, оксиды серы и азота, сероводород и т. д.) также оказывают влияние на организмы. Например, оксид серы (IV) ядовит для растений даже в концентрациях от 1/50 000 до 1/1 000 000 части от общего объёма воздуха.

Ионный состав среды. Жизнедеятельность организмов во многом зависит от качественного и количественного содержания в окружающей среде минеральных веществ. Особенно существенное влияние *ионный состав среды* оказывает на жизнь водных животных. Поскольку концентрация солей в пресных водоёмах мала, обитающие в них животные имеют более высокое осмотическое давление внутриклеточных растворов по отношению к окружающей среде, и поэтому вода постоянно поступает в их организм. Её избыток выводится наружу через органы выделения, однако сохранению необходимых для организма ионов способствует то, что моча у таких организмов, например рыб, сильно разбавленная (рис. 212, *1*). Отделение такого слабоконцентрированного раствора от внутренних жидкостей организма требует активной химической работы специализированных клеток или органов.

Морские животные пьют и усваивают только солёную воду. Для предотвращения обезвоживания организма у них хорошо развиты механизмы осморегуляции, направленные на удержание воды внутри тела и экскрецию (выделение) избыточного количества солей. При этом одновалентные ионы солёной воды, например у рыб, выводятся наружу жабрами, а двухвалентные — почками (рис. 212, *2*). На откачку избыточной воды клетки затрачивают много энергии, поэтому при возрастании солёности и уменьшении воды в теле водные организмы обычно переходят к неактивному состоянию — *солевому анабиозу*. Это свойственно видам, обитающим в периодически пересыхающих лужах морской воды (простейшие, черви-коловратки, рачки-бокоплавы и др.). У некоторых морских обитателей осмотическое давление внутри тела такое же, как в

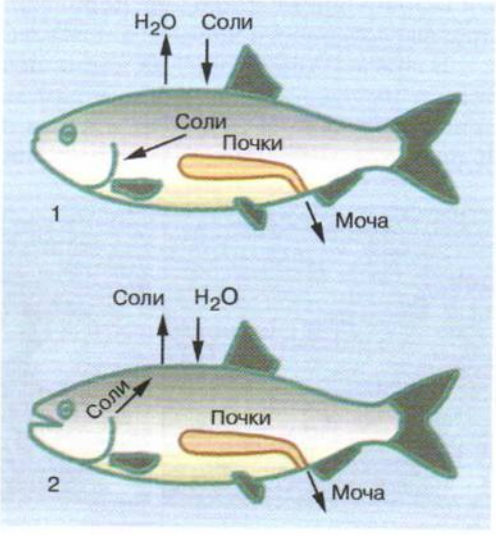


Рис. 212. Схема солевого обмена:
1 — пресноводные; *2* — морские рыбы

окружающей морской воде (акулы, скаты), и осморегуляция для них не имеет значения. Очень солёные водоёмы для обитания животных малопригодны. В них практически никто не живёт.

У растений также имеются соответствующие приспособления к обитанию в среде с высокой концентрацией солей: повышение осмотического давления клеточного сока, что облегчает поступление воды из насыщенного солями почвенного раствора; способность через специальные железы выделять излишек солей наружу, где эти соли после высыхания образуют кристаллические скопления. Растения, произрастающие на сильно засолённых почвах, встречающихся в пустынях, называют *галофитами* (от греч. *hals* — соль). К ним относят представителей семейств Маревые и Тамариксовые.

Значительное влияние на организмы оказывает кислотность (pH) среды обитания. Высокие концентрации ионов H^+ или OH^- (при pH соответственно ниже 3,0 или выше 9,0) токсичны для живых существ. В очень кислых или щелочных почвах повреждаются клетки корней растений. Кроме того, если pH почвы ниже 4,0, в ней содержится много ионов алюминия, которые вредны для растительных организмов. В щелочных почвах такие жизненно необходимые растениям химические элементы, как железо, марганец, фосфор, находятся в виде малорастворимых соединений и недоступны для поглощения.

Почва и рельеф. Рельеф земной поверхности и состав почвы оказывают заметное экологическое влияние на организмы, и в первую очередь на растения. От гидротермического режима почв, их аэрации, механического и химического составов зависят характер корневой системы (глубинная, поверхностная) и другие особенности внешнего и внутреннего строения растительного организма.

В соответствии с тем, на каких почвах преимущественно произрастают растения, их относят к определённым экологическим группам. Существуют растения, обитающие только на кислых почвах, например мох сфагнум (рис. 213). К растениям, предпочитающим почву с нейтральной реакцией, принадлежит



Рис. 213. Представители разных экологических групп растений по отношению к кислотности почвы: *1* — мох сфагнум (кислая почва); *2* — ветреница (щелочная почва); *3* — ландыш (разные почвы)

большинство культурных растений. Встречаются и растения, которые лучше всего растут на почвах, имеющих щелочную реакцию, например ветреница, и те, которые могут произрастать на почвах с разными значениями pH, т. е. на кислых, нейтральных и щелочных, например ландыш.

Химический состав почвы также имеет большое значение для развития растений: некоторые из них малотребовательны к количеству питательных веществ (сосна), другим необходимо умеренное их содержание (травянистые многолетники, ель), третьи нуждаются в большой концентрации минеральных веществ в почве (дуб). Встречаются виды, которые произрастают на определённых по механическому составу почвах: растения сыпучих песков (саксаул), каменистого грунта (можжевельник, дуб скальный).

Для животных большое значение имеют рельеф местности и характер почвы, влияющие на их передвижение. Например, копытным, страусам, которые живут на открытых пространствах и спасаются от врагов бегством, для увеличения силы отталкивания необходима плотная почва (рис. 214).

Погодные и климатические факторы. Факторы среды, составляющие погоду (влажность воздуха, облачность, осадки, сила ветра и т. д.), постоянно изменяются. Каждый из перечисленных компонентов погоды имеет определённое экологическое значение в жизни растений и животных. Например, очень многообразна роль атмосферных осадков, в частности снегового покрова. Глубокий снег образует теплоизолирующий слой на поверхности почвы, благодаря чему даже в сильные морозы температура у её поверхности близка к нуле-



Рис. 214. Для быстрого бега антилопам гну необходима плотная почва



Рис. 215. Рыжая полёвка ведёт активный образ жизни под снегом



Рис. 216. Тундровая куропатка зарывается в снег на ночёвку

вой. Снежный покров защищает почки возобновления растений и предохраняет их от вымерзания, некоторые виды даже уходят под снег, не сбрасывая листьев (земляника, копытень, живучка). Мелкие наземные животные (лемминги, полёвки и др.), прокладывая под снегом и в его толще ходы, зимой могут вести активный образ жизни и даже размножаться (рис. 215). Некоторые птицы (рябчики, тетерева, куропатки) зарываются в снег на ночёвку (рис. 216). Глубина снежного покрова может ограничивать распространение организмов. Например, северные олени не перемещаются в те районы, где зимой выпадает много снега, так как их кормовые ресурсы там ограничены (они питаются подснежной растительностью).

Многолетний режим погоды характеризует климат местности. Для большинства наземных организмов важен не столько климат всего района, сколько микроклимат их конкретного местообитания. В качестве примера можно привести различные показатели температуры, влажности воздуха, силы ветра и других факторов среды на открытом пространстве и в лесу. В последнем случае значения температуры атмосферного воздуха могут отличаться на 2—3 градуса. Особый устойчивый микроклимат возникает в норах, гнёздах, дуплах и других закрытых местах обитания организмов.

Газовый и ионный состав среды, солевой анабиоз, почва и рельеф как экологические факторы, погодные и климатические факторы.

Вопросы и задания

1. Опишите, какое влияние на организмы оказывает газовый состав окружающей среды. Приведите примеры приспособлений, которые встречаются у организмов, обитающих в среде с недостатком кислорода. Как называют такие организмы?
2. Объясните, почему в большинстве случаев пресноводные организмы не могут существовать в морской воде, а морские обитатели — в пресной.
3. Какое влияние на растения и животных оказывают очень высокие или очень низкие значения кислотности среды? Как организмы к этому приспосабливаются?
4. В чём проявляется экологическое влияние почвы и рельефа земной поверхности на жизнедеятельность растений и животных? Приведите примеры.
5. Охарактеризуйте погодные и климатические условия вашей местности с точки зрения их экологического влияния на растения, животных и другие организмы.

§ 49. Биологические ритмы. Приспособления организмов к сезонным изменениям условий среды

Рассмотрите рис. 217. Как влияет ритм солнечной активности на величину урожая культурных растений? Какова причина такого ритма?

Одно из фундаментальных свойств живой природы — цикличность большинства происходящих в ней процессов. Вся жизнь на Земле от клетки до биосферы подчинена определённым *биологическим ритмам*, или *биоритмам* (от греч. *rhytmos* — размеренность), — внешним, обусловленным циклическими изменениями в окружающей среде, и внутренним, связанным с собственной жизнедеятельностью организмов.

Внешние и внутренние ритмы. *Внешние ритмы* имеют в основном геофизическое происхождение, поскольку тесно связаны с процессами движения планеты Земля в Солнечной системе и вокруг своей оси. Эти процессы вызывают закономерное изменение главных абиотических факторов — светового режима, температуры, влажности и т. д. Воздействуют на живую природу и космические ритмы, например, солнечная активность (рис. 217).

Внутренние ритмы — это ритмы физиологических и биохимических процессов, протекающих в организмах. Так, ритмический характер носит деление клеток, биосинтез белков и нуклеиновых кислот, деятельность сердца, лёгких, почек и т. д. При этом каждая система органов имеет собственный ритм, достаточно устойчивый к внешним воздействиям, поэтому такие ритмы называют *эндогенными* (внутренними). Иногда их ещё называют биологическими часами организма, так как они помогают ориентироваться во времени и заранее готовиться к предстоящим изменениям среды. Согласованность внутренних ритмов определяет периодичность протекания процессов жизнедеятельности у организмов, с их помощью они приспосабливаются к регулярным

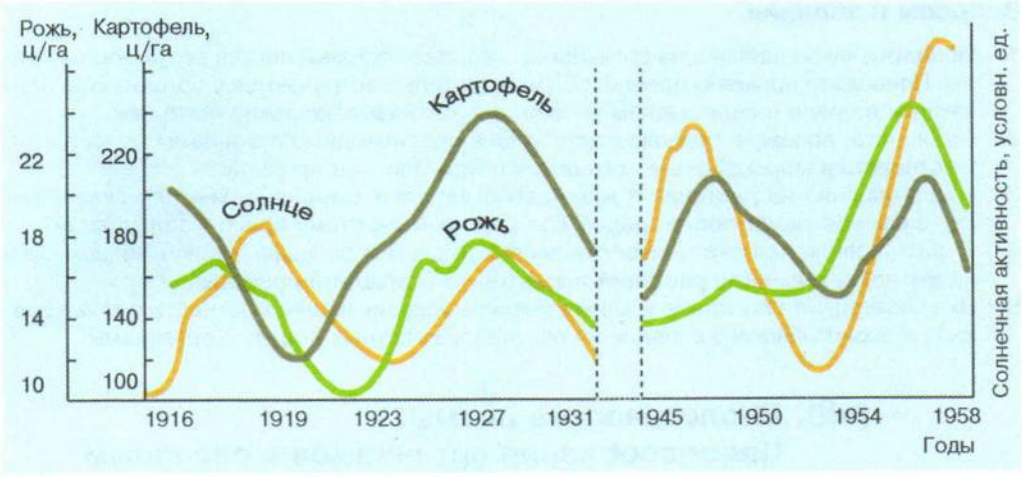


Рис. 217. Влияние ритма солнечной активности на урожай ржи и картофеля

геофизическим циклам разной продолжительности. К числу важнейших эндогенных биологических ритмов относятся суточные и годичные.

Суточные и годичные ритмы. Практически все живые существа нашей планеты, независимо от уровня их организации, подчиняются *суточным ритмам* (рис. 218). Суточная ритмичность жизнедеятельности, обусловленная сменой дня и ночи, чётко выражена у большинства растений и животных как дневных (воробьиные птицы, домашние куры, суслики, муравьи и др.), так и ночных (ежи, совы, кошачьи и др.). Она остаётся практически неизменной, даже если организм находится в изолированном помещении, где поддерживаются постоянные внешние условия (освещение, температура и т. д.). Таким образом, суточная цикличность жизнедеятельности — врождённое, генетическое

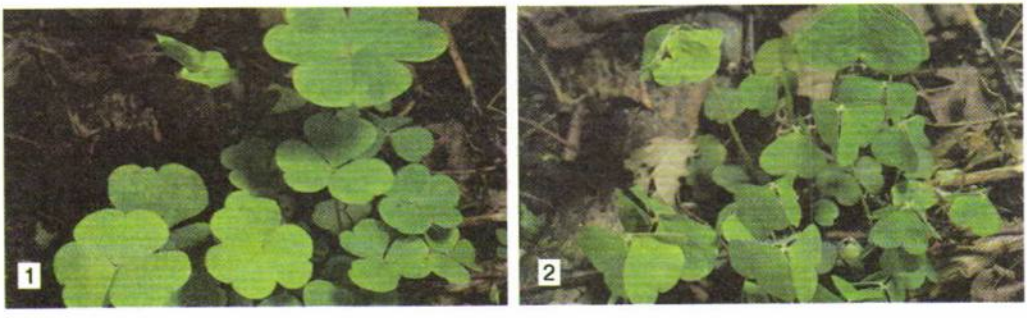


Рис. 218. Положение листьев у кислицы в зависимости от времени суток: *1* — днём; *2* — ночью

свойство вида. Эндогенные суточные ритмы называют *циркадными* (от лат. *circa* — около и *dies* — день, сутки).

Изменения интенсивности и характера биологических процессов, повторяющиеся с годичной периодичностью, называют *годичными ритмами*. Эта периодичность для организма во многом является врождённой, т. е. проявляется как внутренний годичный ритм. Например, если австралийских страусов эму поместить в зоопарк Северного полушария, период размножения у них наступит осенью, когда в Австралии весна. Годичные ритмы обеспечивают приспособление организмов к сезонной смене условий. В жизни видов периоды роста, размножения, линек, миграций, глубокого покоя закономерно чередуются и повторяются таким образом, что критическое время года организмы встречают в наиболее устойчивом состоянии. Самый же уязвимый процесс — размножение и выращивание молодняка — приходится на наиболее благоприятный сезон. Эндогенные годичные ритмы называют *цирканными* (от лат. *circa* — около и *annus* — год), их перестройка у организмов происходит с большим трудом и только через ряд поколений.

Приспособление организмов к сезонным изменениям условий жизни. Жизненный цикл большинства организмов согласован с сезонными колебаниями температурного и светового режимов (наиболее выраженных в умеренном поясе). Смена времён года сопровождается значительными изменениями абиотических факторов среды (рис. 219). Весной растения и животные умеренного пояса пробуждаются от зимнего сна: зацветают растения-первоцветы (гусиный лук, пролеска, хохлатка и др.), ветроопыляемые деревья и кустарники (ольха, берёза, лещина и др.), просыпаются зимовавшие насекомые, прилета-

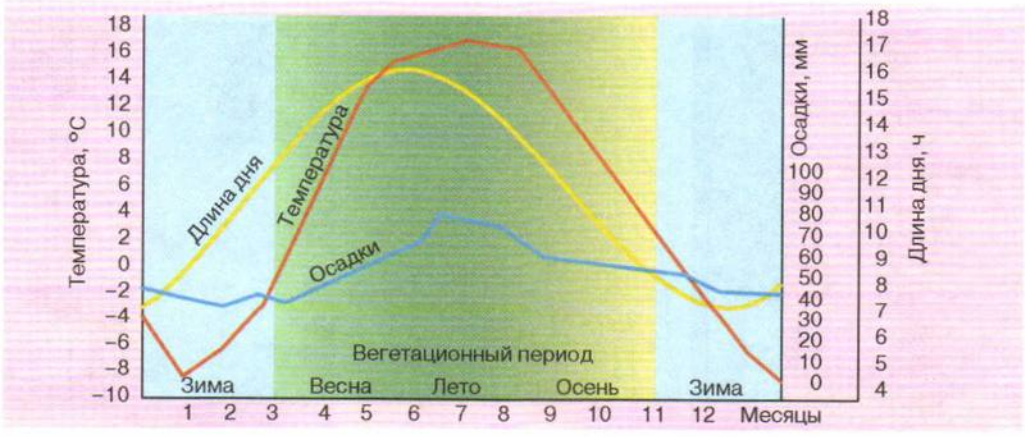


Рис. 219. Сезонные изменения длины дня, температуры и количества осадков в окрестностях Москвы

ют перелётные птицы. Весной начинается период размножения у многих видов рыб, земноводных, птиц и млекопитающих.

Летом растения интенсивно вегетируют, цветут, а затем образуют семена и плоды, т. е. вступают в период плодоношения. Со второй половины лета растения начинают накапливать запасные питательные вещества: двухлетние и многолетние травы — в корнях, клубнях, корневищах, луковицах, деревья и кустарники — в сердцевине стеблей. Животные летом интенсивно размножаются, и появляющийся молодняк расселяется на новые пригодные для жизни территории. Начиная со второй половины лета уменьшается продолжительность дня, у растений приостанавливаются процессы роста, начинают созревать плоды и семена. У некоторых оседлых и мигрирующих птиц и зверей в специальных образованиях накапливается жир.

Осенью у деревьев и кустарников начинается листопад. Ещё до его наступления в растении происходит отток питательных веществ из листьев в запасающие органы, в почки, разрушается хлорофилл и фотосинтез прекращается. В основании листа образуется пробковый отделительный слой, и лист отделяется от стебля. Листопад сопровождается накоплением в клетках веществ — криопротекторов, в основном сахаров, повышающих морозостойкость растений. У птиц и млекопитающих осенью происходит линька: летний перьевой и шёрстный покров сменяются зимним, который содержит более густой подшёрсток — у млекопитающих (рис. 220), а у птиц — пух. Подшёрсток и пух плохо проводят тепло и предохраняют тело от переохлаждения зимой.

Зима — самое неблагоприятное время года для организмов умеренного пояса. Некоторые из них приспособились его переживать в состоянии анабиоза, когда жизненные процессы почти полностью прекращаются. Например, у ряда



Рис. 220. Шёрстный покров горностая: *1* — летом; *2* — зимой

беспозвоночных (простейших, мелких рачков) анабиоз наступает при высыхании луж, в которых они обитали весной и летом. У некоторых млекопитающих (бурундуки, летучие мыши, ежи) снижение интенсивности обмена веществ достигается переходом к *спячке*. При этом у них уменьшается терморегуляция, температура тела падает почти до температуры внешней среды, замедляются функции организма (например, частота сердечных сокращений). Основными причинами наступления зимней спячки у животных служат понижение температуры среды и отсутствие пищи. Такие млекопитающие, как медведи, барсуки, погружаются в *зимний сон*, при котором также значительно снижается уровень обмена веществ, но не падает температура тела.

Некоторым растениям и насекомым охлаждение и зимние стадии покоя необходимы для завершения жизненного цикла. В это время в их организме протекают определённые физиологические процессы, подготавливающие к последующей активной жизнедеятельности.

Биологические ритмы: внешние, внутренние (эндогенные), суточные (циркадные), годичные (цирканные); спячка; зимний сон.

Вопросы и задания

1. Что такое биологические ритмы? Какими причинами они обусловлены? Какие из ритмов относят к внешним, а какие — к внутренним (эндогенным)?
2. Охарактеризуйте суточные (циркадные) биологические ритмы на примере конкретных видов растений и животных, встречающихся в вашей местности. Какое значение они имеют для жизнедеятельности этих организмов?
3. Опишите, как в соответствии с годичным (цирканным) биологическим ритмом происходит чередование периодов жизнедеятельности организмов, распространённых в вашей местности. Какие приспособления к смене времён года выработали в процессе эволюции эти организмы? Каково значение этих приспособлений?
4. Проведите наблюдения за проявлениями биологических ритмов у растений и животных, встречающихся в вашей местности. Зафиксируйте результаты наблюдений в виде записей, рисунков и фотографий.

§ 50. Жизненные формы организмов

Рассмотрите рис. 222—229. В каких условиях обитают изображённые на них организмы? Какие особенности строения указывают на их образ жизни?

Среди приспособлений организмов к среде обитания немаловажную роль играют морфологические, т. е. особенности внешнего строения. Морфологический тип приспособления организма к основным факторам среды обитания и определённому образу жизни называют *жизненной формой организма*. Термин «жизненная форма» ввёл в науку в 1884 г. датский учёный Йоханнес Варминг.

Жизненные формы растений. В пределах каждой экологической группы растений, выделенной на основании их отношения к свету, температуре, влажности, газовому и ионному составу среды, можно различить разные жизненные формы. Существует много научных классификаций жизненных форм растений, но наиболее простой является классификация, основанная на характере их роста и длительности жизни вегетативных органов. В соответствии с ней выделяют следующие жизненные формы растений (рис. 221).

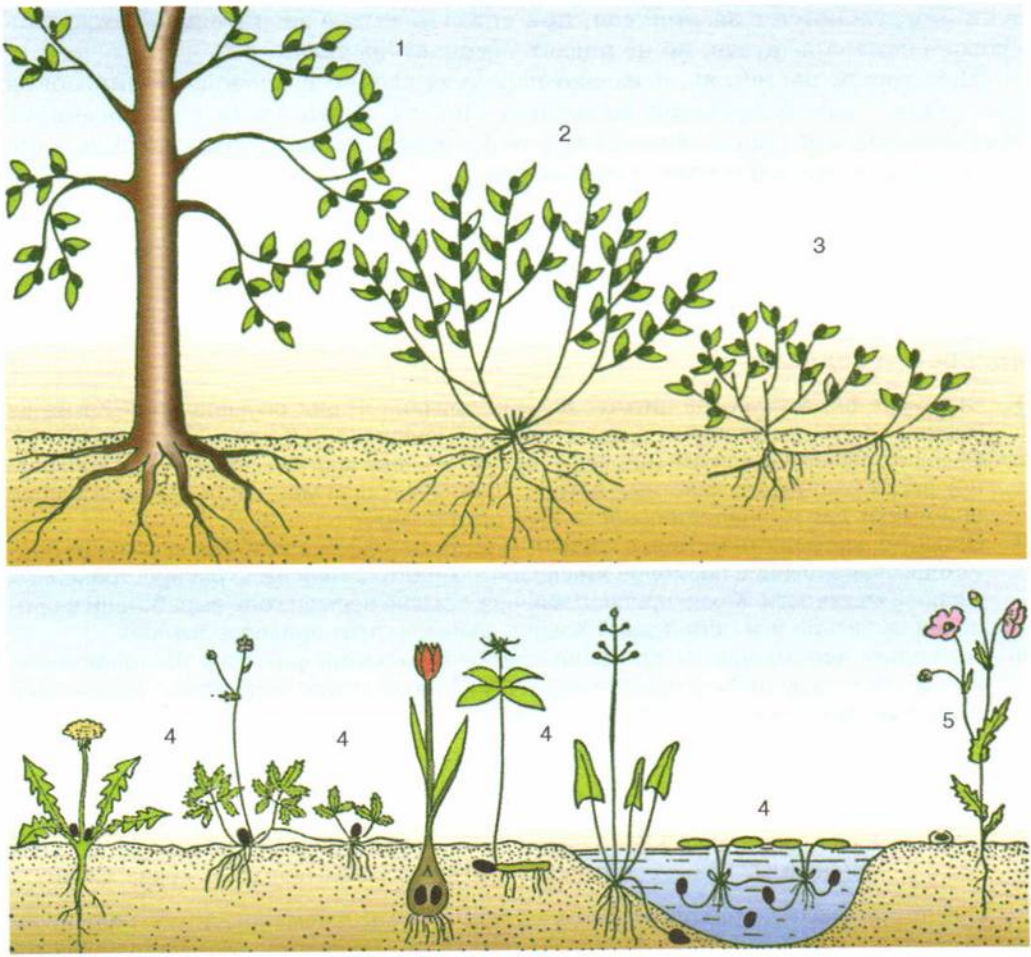


Рис. 221. Жизненные формы растений: *1* — деревья; *2* — кустарники; *3* — кустарнички; *4* — многолетние травы; *5* — однолетние травы (чёрные точки — места расположения почек вегетативного возобновления)

1. *Деревья* имеют многолетние одревесневающий ствол и крону, образованную ветвями (рис. 221, *1*). Основная форма ствола — прямостоячая, что обеспечивает формирование из крон деревьев сомкнутого полога леса, рассеивающего солнечный свет. Деревья образуют леса, которые в зависимости от преобладающих пород могут быть тёмнохвойными, состоящими из ели (рис. 222) или пихты, светлохвойными (сосна, лиственница), смешанными, широколиственными (дуб, клён, липа и др.), мелколиственными (берёза, осина, ольха) и др. Продолжительность жизни деревьев исчисляется десятками и сотнями лет.



Рис. 222. Ель обыкновенная — дерево умеренной зоны

2. *Кустарники* отличаются от деревьев тем, что в течение жизни у них формируется не один ствол, а несколько многолетних одревесневших стволиков (см. рис. 221, *2*). Первый стволик с небольшой кроной (похожей на деревце) даёт из спящих почек ряд дочерних стволиков, нередко обгоняющих первоначальный в росте. В лесах кустарники чаще всего входят в состав подлеска (рис. 223). Чистые кустарниковые заросли образуются на границах лесов при недостатке тепла или влаги (кустарниковая тундра, пояс рододендронов на Кавказе и др.). Общая продолжительность жизни кустарников в среднем достигает 20—40 лет, хотя встречаются виды, живущие сотни лет (например, шиповник).



Рис. 223. Лещина обыкновенная (орешник) — кустарник подлеска

3. *Кустарнички* — миниатюрные кустарники высотой в среднем 10—30 см, но не более 50 см (см. рис. 221, *3*). Нередко они имеют длинные подземные корневища (например, черника, брусника). Верхняя часть стеблей кустарничков, в отличие от нижней части, не одревесневает и каждый год отмирает вместе с листьями. Длительность жизни нижней одревесневшей части

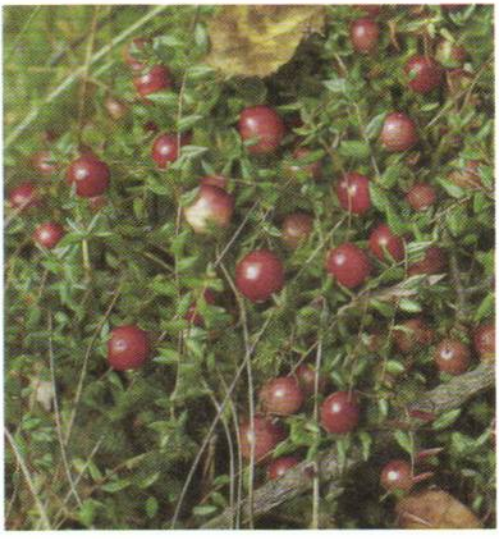


Рис. 224. Клюква обыкновенная — кустарничек торфяных болот

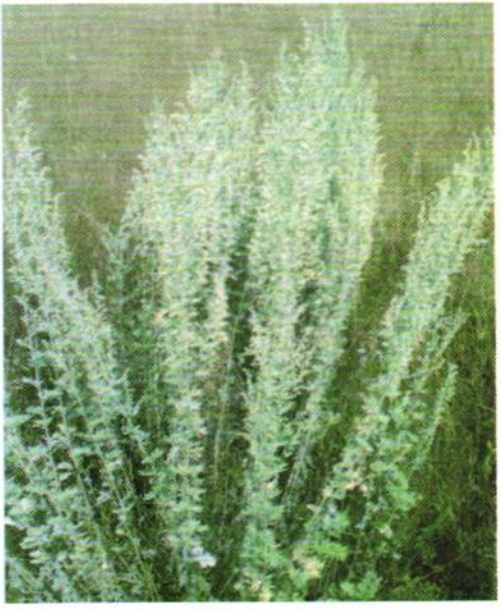


Рис. 225. Полынь горькая — стержнекорневая многолетняя трава

составляет в среднем 5—10 лет, хотя общая плодолжительность жизни кустарничков может быть такой же, как и у кустарников. В лесах кустарнички, иногда вместе с травами, образуют кустарничковый ярус (ельники-черничники, сосняки-брусничники и др.). Самостоятельные сообщества они образуют в тундрах и высокогорьях (например, вересковые пустоши). Много среди кустарничков растений торфяных болот: клюква, багульник, подбел, голубика и др. (рис. 224).

4. *Многолетние травы* представлены травянистыми растениями, которые имеют отмирающие каждый год надземные части, различающиеся по высоте и направлению роста в пространстве (см. рис. 221, *4*). Среди многолетних трав выделяют следующие группы: стержнекорневые (полынь, донник, клевер и др.), кистекорневые (лютик, купальница, сивец и др.), короткокорневищные (гравилат, манжетка, купена и др.), длиннокорневищные (майник, грушанка, пырей и др.), дерновинные (овсяница, осока, мятлик и др.), клубнеобразующие (хохлатка, ятрышник, борец и др.), луковичные (тюльпан, шафран, пролеска и др.), ползучие (земляника, костяника, живучка и др.). Длительность прироста различных органов колеблется от одного сезона до нескольких десятков лет. Общая продолжительность жизни превышает эти сроки, так как большинство многолетних трав хорошо размножается вегетативно. Разные группы этих растений приспособлены к разным местообитаниям. Для лесных сообществ характерны длинно-, короткокорневищные и ползучие травы, а

для степных — дерновинные и стержнекорневые (рис. 225).

5. *Однолетние травы* не имеют органов вегетативного возобновления и отмирают после цветения и плодоношения целиком, вместе с корневой системой, оставляя только семена (см. рис. 221, *5*). Однолетники (пастушья сумка, фиалка полевая, редька дикая и др.) входят в состав луговых сообществ, но особенно много растений из этой группы произрастает на полях и огородах как сорняки (рис. 226).



Рис. 226. Редька дикая — однолетний огородный сорняк

Жизненные формы животных. На морфологии животных в наибольшей степени сказывается характер их передвижения в среде обитания. В качестве примеров рассмотрим жизненные формы, встречающиеся среди животных — обитателей водной, почвенной и наземно-воздушной сред.

Обитатели морей и океанов — *гидробионты* (от греч. *hydor* — вода и *biontos* — живущий) — обладают торпедовидной формой тела (рис. 227). В связи со сходным образом жизни, связанным с быстрым передвижением в воде и хищным питанием, у них возникли похожие приспособления: обтекаемая форма тела, хвостовой плавник, органы захвата добычи (щупальца, челюсти, клюв) и др. Это сходство конвергентное, так как перечисленные органы имеют разное происхождение. Например, хвостовой плавник может быть образован

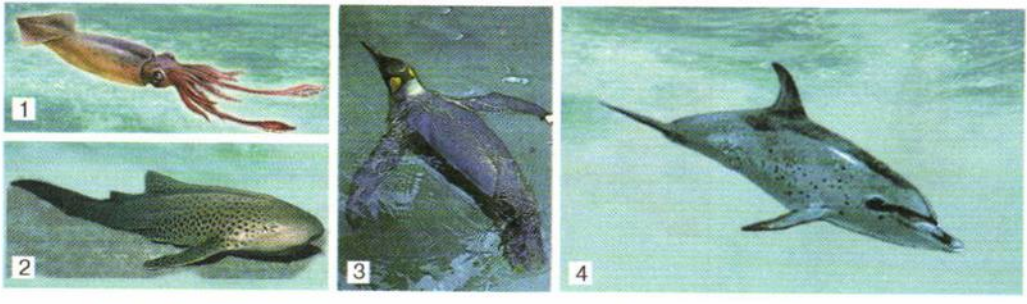


Рис. 227. Гидробионты: *1* — кальмар; *2* — зебровая акула; *3* — пингвин; *4* — дельфин

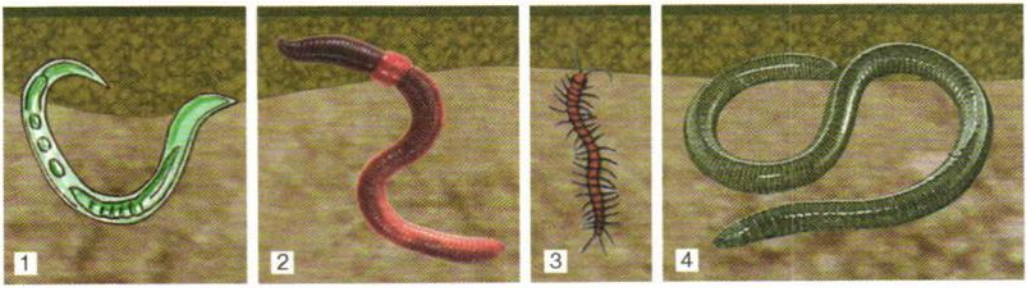


Рис. 228. Геобионты: *1* — червь-нематода; *2* — дождевой червь; *3* — многоножка костянка; *4* — червяга (земноводное)

кожными складками (у кальмаров, дельфинов), хвостовым отделом тела с позвоночником (у рыб) или задними конечностями (у пингвинов).

Среди обитателей почвы — *геобионтов* (от греч. *ge* — земля и *biontos* — живущий) — встречаются животные с червеобразной формой тела (рис. 228). Они способны прокладывать ходы, в которых находят убежище и пищу. Геобионты имеют сходные приспособления к роющему образу жизни. Так, у них, как правило, длинное тело с сильно развитой мускулатурой, обеспечивающей червеобразное передвижение в почве. У некоторых из них на теле имеются наружные кольца, обеспечивающие гибкость и опорные приспособления различного происхождения. Например, у дождевого червя на каждом кольце тела имеются парные щетинки, а у многоножки костянки — членистые конечности — органы передвижения.



Рис. 229. Аэробионты: *1* — бабочка; *2* — птица; *3* — летучая мышь

Летающие крылатые животные — *аэробионты* (от греч. *aer* — воздух и *biontos* — живущий) — обитатели наземно-воздушной среды, также обладают внешним сходством, связанным с приспособленностью к активному полёту (рис. 229). Наиболее характерная черта их внешнего строения — крылья. Однако эти органы могут иметь разное происхождение. У бабочки крылья — выросты кожных покровов, у птицы — видоизменённые передние конечности, а у летучей мыши — складки кожи между удлинёнными костями пальцев кисти, боковыми сторонами тела, задними конечностями и хвостом.

Жизненная форма организма; жизненные формы растений: деревья, кустарники, кустарнички, многолетние травы, однолетние травы; жизненные формы животных: гидробионты, геобионты, аэробионты.

Вопросы и задания

1. Что такое жизненная форма организма? На основании чего среди растений и животных выделяют разные жизненные формы?
2. Перечислите жизненные формы растений, выделенные на основе характера их роста и длительности жизни вегетативных органов. Кратко охарактеризуйте каждую из форм с экологической точки зрения. Приведите примеры таких растений.
3. Какие жизненные формы можно выделить среди животных? Что необходимо взять за основу классификации? Ответ обоснуйте.
4. Опишите животных-гидробионтов с торпедовидной формой тела, способных к активному передвижению в воде. Приведите примеры таких животных.
5. Каким образом передвигаются в почве животные-геобионты? Какие преимущества для этого даёт червеобразная форма тела? Приведите примеры таких животных.
6. Охарактеризуйте с экологической точки зрения приспособления животных — обитателей наземно-воздушной среды — к активному полёту. Приведите примеры таких животных. Чем образованы крылья у животных-аэробионтов?

§ 51. Биотические взаимодействия. Конкуренция. Хищничество. Паразитизм

Рассмотрите рис. 230—232. Найдите на них взаимовредные и выгодные только для одной стороны формы взаимодействий между организмами.

Биотические взаимодействия (факторы) — это все формы взаимоотношений организмов, складывающиеся в среде их обитания. Действие биотических факторов бывает прямым и косвенным. При прямом действии организмы непосредственно контактируют друг с другом и оказывают взаимное положительное или отрицательное влияние. Главные из таких взаимодействий связаны с питанием организмов. Каждый вид, размножаясь, не только обеспечивает своё существование, но и служит источником пищи и энергии для других организмов. Одни виды потребляют живую пищу, другие — остатки растений, или мёртвых животных, или помёт, или растворы органических веществ. При косвенном действии один организм влияет на другой, не вступая непосредственно с ним в контакт, а лишь изменяя среду его обитания. Рассмотрим основные формы биотических взаимодействий.

Конкуренция (от лат. *concurro* — сталкиваюсь) — это взаимоотношения между особями одного (внутривидовая конкуренция) или разных (межвидовая конкуренция) видов, которые выражаются в соперничестве организмов за

право обладания одинаковыми ресурсами среды. Эти отношения отрицательно сказываются на обеих вступивших во взаимодействие сторонах.

Конкуренция возникает, например, между плотнокустовыми и рыхлокустовыми растениями луга за место в пространстве и использование почвенных ресурсов; щукой и окунем, обитающими в одном и том же пресном водоёме и питающимися одними и теми же рыбами; волком и лисицей, охотящимися на зайцев и других животных; хищными птицами леса, кормящимися грызунами; птицами-дуплогнёздниками за имеющиеся в лесу дупла.

Внутривидовая конкуренция носит более острый характер, чем межвидовая, так как у особей, принадлежащих к одному виду, экологические потребности всегда одинаковы (рис. 230, *1*). В результате такой конкуренции особи в популяции ослабляют друг друга, что ведёт к гибели менее приспособленных, т. е. к естественному отбору. Межвидовая конкуренция происходит в том случае, когда разные виды обитают на одной территории и используют одни и те же ресурсы среды. Это приводит к постепенному вытеснению одного вида другим, имеющим какие-либо преимущества в использовании ресурсов (рис. 230, *2*).

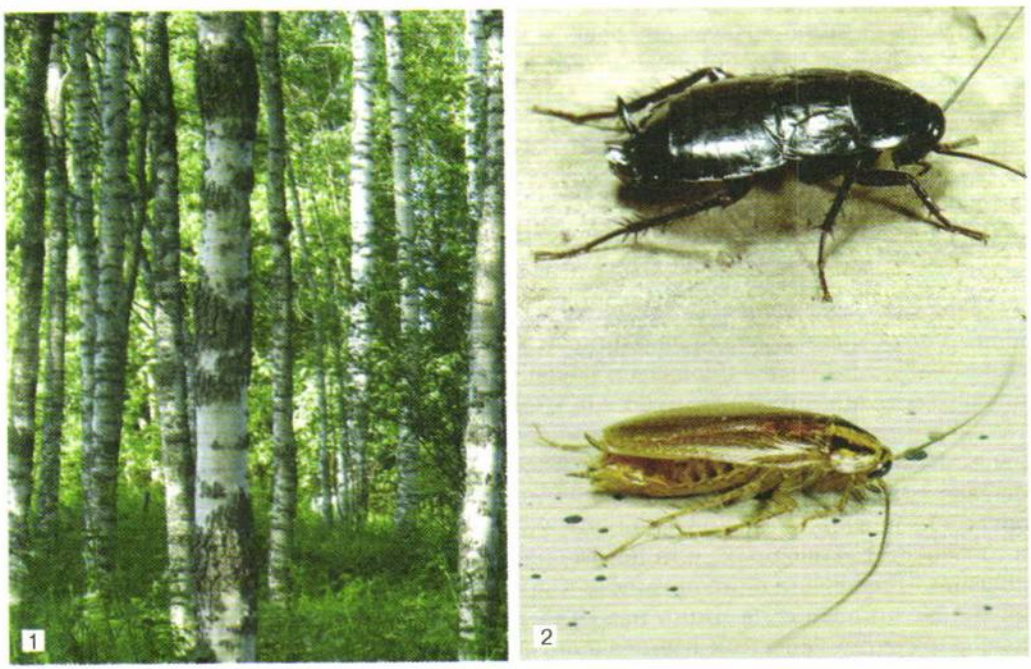


Рис. 230. Конкуренция: *1* — внутривидовая у берёз за свет, влагу и минеральные вещества почвы; *2* — межвидовая у чёрного (вверху) и рыжего (внизу) тараканов за одинаковые местообитания — жилища человека

Конкуренция между видами в естественных условиях не обязательно приводит к гибели одного из них. Нередко в процессе эволюции они приспосабливаются к совместному существованию. Например, зимой в наших лесах оседлые виды насекомоядных птиц избегают конкуренции друг с другом благодаря разной стратегии поиска пищи. Большие синицы собирают корм на деревьях, кустарниках, на пнях, а часто и на снегу; синицы-гаички обследуют преимущественно крупные ветви; длиннохвостые синицы ищут корм на концах ветвей; мелкие королькн кормятся на верхних частях крон деревьев.

Таким образом, конкуренция, возникающая между близкими видами, может иметь два следствия — либо вытеснение одного из них из мест обитания, либо расхождение обоих видов по их экологической специализации, дающее им возможность для совместного существования.

Хищничество — это способ добывания пищи и питания, при котором одни организмы (хищники) ловят, умерщвляют и поедают других (жертвы). Оно встречается практически среди всех групп животных — от простейших до хордовых, а также среди грибов и насекомоядных растений. Иногда под хищничеством понимают все формы взаимоотношений организмов, при которых одни организмы используют в пищу другие. Слово «хищник»в данном случае означает «поедатель», даже если это относится и к растительноядным организмам. Различают истинное, собирательное и пастбищное хищничество.

В случае *истинного хищничества* численность жертв, как правило, невысока и хищники (волки, львы, тигры, акулы, мухи-ктыри и др.) вынуждены проявлять охотничье поведение, т. е. выслеживать или догонять добычу. В основном, говоря о хищничестве, подразумевают именно эту форму биотических взаимодействий между организмами (рис. 231, *1*).

При *собирательном хищничестве* численность жертв высока, а их размеры сравнительно малы, поэтому хищник просто ищет и собирает добычу. Такое хищничество характерно для большинства насекомоядных птиц — синиц, зябликов, мухоловок и т. п. (рис. 231, *2*).

Пастбищное хищничество (пастьба) состоит в поедании растительного корма, поиски которого не требуют больших затрат времени и усилий благодаря его изобилию и доступности. Такой тип взаимодействия свойственен копытным млекопитающим, поедающим луговую растительность, листогрызущим насекомым, например гусеницам бабочек (рис. 231, *3*).

С экологической точки зрения хищничество благоприятно для хищника и неблагоприятно для его жертвы. Однако благодаря хищничеству происходит взаимная регуляция численности хищников и жертв, гибнут прежде всего ослабленные и больные особи, происходит оздоровление популяций в целом и обеспечивается их стабильное существование.

Паразитизм (от греч. *parasitos* — нахлебник) — это форма биотических взаимодействий, когда один организм (паразит) использует другой организм (хозяина) в качестве среды обитания и источника пищи. Паразиты обычно намного

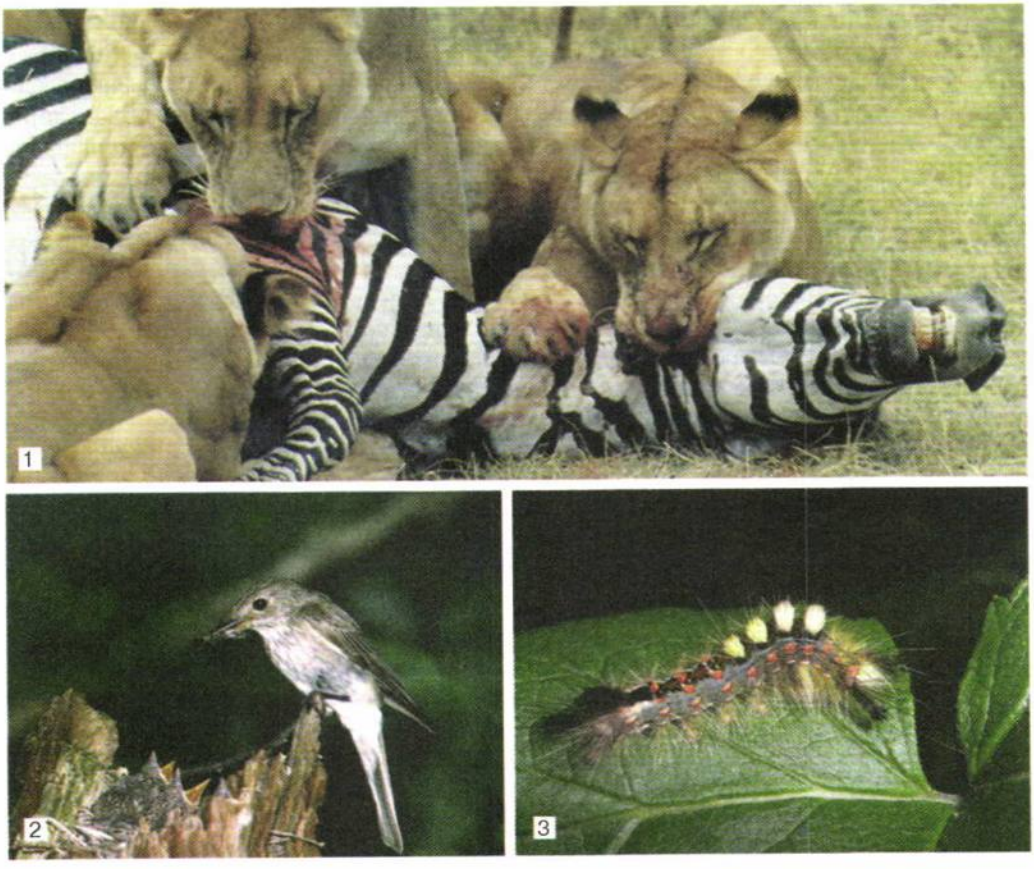


Рис. 231. Хищничество: *1* — истинное (львы); *2* — собирательное (мухоловка); *3* — пастбищное (гусеница бабочки-волнянки)

мельче своего хозяина. В процессе эволюции они приспособились к паразитическому образу жизни: приобрели органы прикрепления (присоски, крючки, коготки), высокую плодовитость, сложные циклы развития и др. Некоторые паразиты в ходе специализации утратили ряд органов.

Различают несколько форм паразитизма: облигатный, факультативный, временный, постоянный, внутренний и наружный.

При *облигатном*, или *обязательном*, *паразитизме* паразит не может существовать вне организма хозяина, например, свиной цепень обитает в тонком кишечнике человека, где питается полупереваренной пищей, всасывая её через всю поверхность своего тела. Вне организма человека живут только личинки и находятся яйца этого паразитического ленточного червя (рис. 232, *1*).

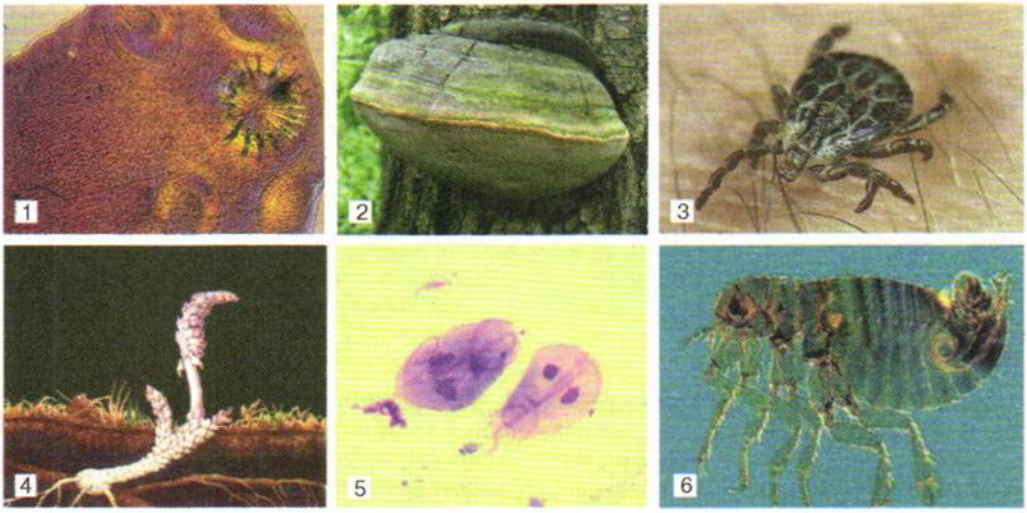


Рис. 232. Паразитизм: *1* — облигатный (свиной цепень); *2* — факультативный (гриб-трутовик); *3* — временный (иксодовый клещ); *4* — постоянный (Петров крест); *5* — внутренний (лямблии); *6* — наружный (блоха)

Факультативный, или *необязательный, паразитизм* характерен для таких взаимодействий, при которых паразит поселяется в организме хозяина, приводит его к гибели и продолжает своё существование в мёртвом теле. Например, грибы-трутовики с помощью спор, разносимых ветром, через повреждения на коре поселяются в живых деревьях. Разрастаясь своей грибницей внутри древесины, трутовик постепенно губит дерево-хозяина, после чего продолжает некоторое время жить на упавшем стволе (рис. 232, *2*).

В зависимости от длительности контакта паразита с организмом хозяина различают временный и постоянный (стационарный) паразитизм. При *временном паразитизме* контакт с организмом хозяина происходит на отдельных стадиях жизненного цикла паразита или в определённый промежуток времени. Так, самки иксодовых клещей нападают весной и летом на различных млекопитающих, в том числе и человека, и сосут у них кровь, которая им необходима для откладывания яиц (рис. 232, *3*).

Постоянный, или *стационарный, паразитизм* наблюдается у растения Петров крест, которое не имеет хлорофилла и развивается на корнях деревьев и кустарников, питаясь их органическими веществами (рис. 232, *4*).

Различают *эндопаразитов* (малярийный плазмодий, дизентерийная амёба, лямблии, черви-аскариды и др.), которые живут в теле своего хозяина и питаются его тканями или содержимым пищеварительного тракта. Такую форму биотических взаимодействий называют *внутренним паразитизмом* (рис. 232, *5*).

Эктопаразиты (блохи, вши, клещи и др.) живут преимущественно на коже организмов-хозяев и обладают достаточной подвижностью, чтобы переходить от одного хозяина к другому. Такую форму биотических взаимодействий называют *наружным паразитизмом* (рис. 232, *б*).

Биотические взаимодействия (факторы): конкуренция, хищничество: истинное, собирательное, пастбищное; паразитизм: облигатный, факультативный, временный, постоянный, наружный, внутренний; эндопаразиты; эктопаразиты.

Вопросы и задания

1. Что такое биотические взаимодействия (факторы)? Приведите примеры.
2. В чём сущность конкуренции? Каким образом организмы со сходными экологическими потребностями избегают конкуренции? Приведите примеры.
3. Какие взаимоотношения между организмами называют хищничеством? Опишите разные формы хищничества. Приведите соответствующие примеры.
4. Какие приспособления приобретают хищники и жертвы в процессе совместной эволюции? В чём значение хищничества для популяций хищников и популяций жертв? Ответ обоснуйте. Могут ли хищники съесть всех жертв?
5. При массовом отстреле хищных птиц (филинов, ястребов и др.) численность куропаток и тетеревов уменьшается; при уничтожении волков снижается численность оленей; в результате уничтожения воробьёв падает урожай зерновых культур. Чем объяснить приведённые факты? О чём они свидетельствуют?
6. Охарактеризуйте различные формы паразитизма. Каким образом паразиты наносят вред организму-хозяину? Приведите примеры организмов-паразитов.
7. В чём состоит экологическая роль отношений типа «паразит — хозяин»? Каково значение такой формы биотических взаимодействий для эволюции?

Дополнительная информация

В 40-х гг. XX в. отечественный учёный Георгий Францевич Гаузе сформулировал одно из наиболее общих экологических правил, которое называется *принципом конкурентного исключения* или *принципом Гаузе*. Он проводил опыты с культурами двух различных видов инфузорий-туфелек, характеризующихся сходными потребностями в пище. Если представителей каждого из видов помещали в отдельные пробирки с сенным настоем, на котором развивались бактерии — пища инфузорий, они успешно размножались, достигая определённого уровня численности. Если же оба вида помещали вместе, то первое время наблюдался рост численности каждого из них, но затем количество представителей одного из видов сокращалось или они полностью исчезали, а число особей другого вида оставалось постоянным (рис. 233). Таким образом, принцип конкурентного исключения гласит: два вида не могут устойчиво сосуществовать в замкнутом пространстве, если рост численности обоих ограничен одним жизненно важным ресурсом, количество или доступность которого недостаточны.

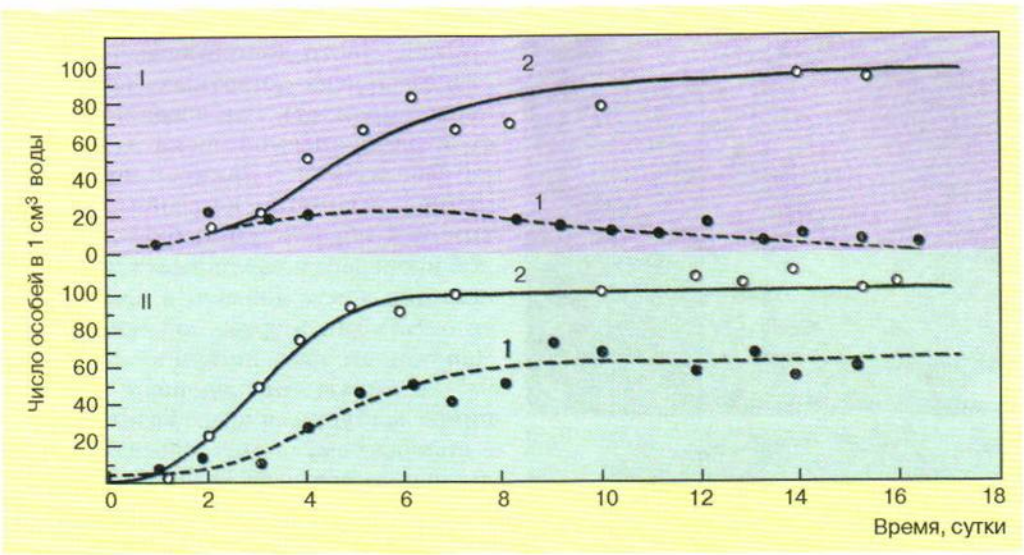


Рис. 233. Рост численности инфузорий-туфелек: *1* — *Paramecium caudatum* и *2* — *Paramecium aurelia* в смешанной культуре (I) и в раздельных культурах (II)

§ 52. Мутуализм. Комменсализм. Аменсализм. Нейтрализм

Рассмотрите рис. 234—236. Найдите примеры разных форм взаимодействий между организмами: взаимовыгодных; выгодных для одной стороны и безразличных для другой стороны; безразличных для обеих сторон.

В природе между организмами могут складываться взаимовыгодные, выгодные или вредные для одной и безразличные для другой стороны, а также безразличные для обеих из сторон взаимоотношения.

Мутуализм (от лат. *mutuus* — взаимный) — это взаимовыгодное сожительство двух или более организмов, построенное на пищевых связях. Такие связи образуются на основе предшествующего паразитизма или других форм взаимоотношений. Этот тип взаимодействия организмов прямо противоположен конкуренции. Степень взаимовыгодного сожительства бывает различной — от временных контактов (кооперации) до такого состояния, когда присутствие партнёра становится обязательным условием жизни каждого из них (симбиоз).

Кооперация (от лат. *cooperatio* — сотрудничество) — это форма взаимовыгодного сожительства, построенная на пищевых связях между организмами двух или более видов. Примером кооперации являются взаимоотноше-

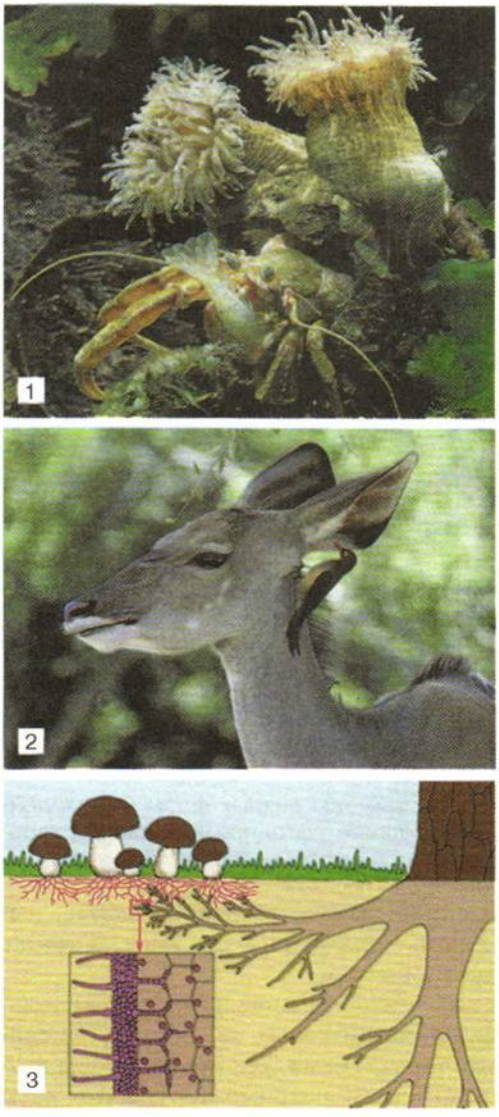


Рис. 234. Мутуализм: *1* — кооперация рака-отшельника, актиний и червей-полихет; *2* — кооперация между антилопой и воловьими птицами; *3* — симбиоз между корнями растения и грибницей гриба (микориза)

ния между раком-отшельником и актинией, часто дополняемые присутствием других животных (например, червей-полихет). Рак поселяется в пустой раковине моллюска и носит её на себе вместе с прикреплённой актинией. Актиния, ведущая малоподвижный образ жизни, благодаря такой кооперации увеличивает пространство для ловли добычи, а рак питается остатками жертв, пойманных ею. Черви-полихеты, живущие в раковине, подбирают несъеденные кусочки пищи, оставшиеся после трапезы рака, и приносят ему пользу, очищая его жилище и поверхность тела от паразитов. Данная связь не является жизненно необходимой, но польза от неё для всех трёх организмов очевидна (рис. 234, *1*).

Кооперацией можно считать и связь между копытными млекопитающими африканских саванн, например антилопами, на теле которых много паразитов (клещей и др.), и воловьими птицами, выбирающими этих паразитов, которые служат им пищей (рис. 234, *2*).

Симбиоз (от греч. *symbiosis* — совместная жизнь) — это форма совместного взаимовыгодного существования организмов разных видов, построенная, как правило, на пищевых отношениях. Например, многие лесные породы деревьев не могут нормально расти без мицелия шляпочных грибов, оплетающего их корни, т. е. без *микоризы* (от греч. *mykes* — гриб и *rhiza* — корень). Микоризу, или грибокорень, можно назвать мутуалистическим симбиозом, от которого выгоду получает и гриб, и растение. Грибы улучшают снабжение деревьев водой и минераль-

ными веществами, а также разлагают некоторые недоступные растениям органические соединения почвы, способствуя усвоению фосфатов и соединений азота. Кроме того, грибы вырабатывают некоторые витамины и ростовые вещества, необходимые деревьям, получая взамен органические соединения, которые те образовали в процессе фотосинтеза (рис. 234, *3*).

Другой пример — симбиоз растений семейства Бобовые с клубеньковыми азотфиксирующими бактериями рода Ризобиум. Растения (клевер, люпин, соя, чечевица и др.) предоставляют бактериям пространство для жизни в тканях своих корневых систем, а бактерии взамен снабжают растения-симбионты соединениями азота, необходимыми им для роста.

Комменсализм (от лат. *com* — вместе и *mensa* — стол, трапеза) — форма биотических взаимодействий, когда один организм (комменсал) односторонне использует другой (хозяина) без нанесения ему вреда. Комменсализм, основанный на потреблении остатков пищи хозяев, — *нахлебничество*, а комменсализм, основанный на предоставлении комменсалам убежища, — *квартирантство*. Такие взаимоотношения содействуют совместному существованию организмов разных видов в пространстве и способствуют более полному использованию этими видами ресурсов среды обитания (рис. 235).

Комменсалы имеются у морских животных. Например, комменсалами крупных акул являются сопровождающие их рыбы-прилипалы, довольствующиеся остатками пищи, которую не доедают акулы (рис. 235, *1*). Квартирантство характерно для растений-эпифитов, например бромелий (рис. 235, *2*), которые используют стволы и ветви деревьев в качестве опоры.

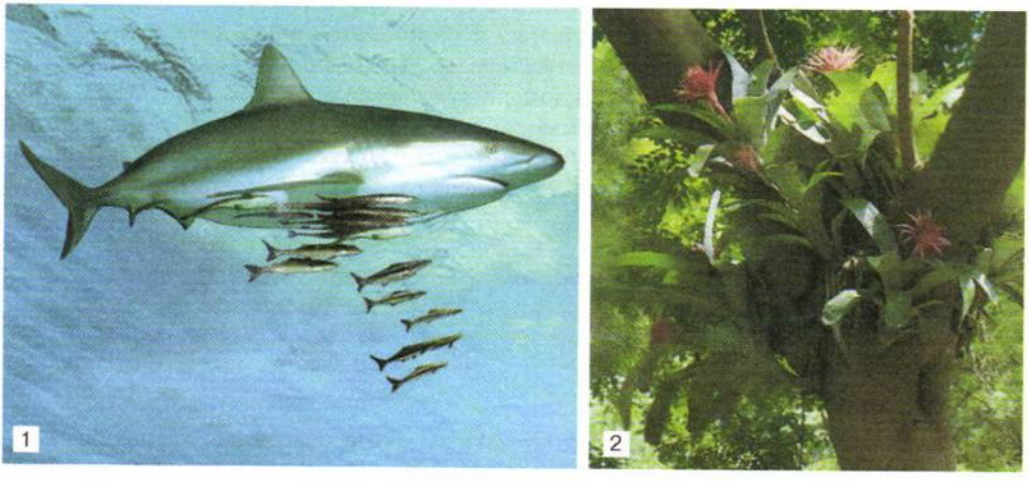


Рис. 235. Комменсализм: *1* — нахлебничество рыб-прилипал у акул; *2* — квартирантство бромелии на стволе дерева

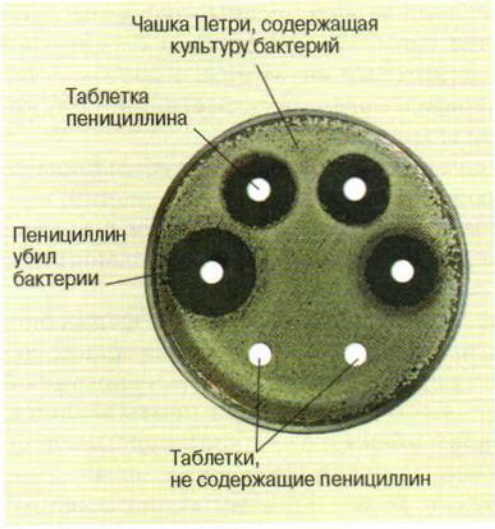


Рис. 236. Аменсализм: вырабатываемый грибом-пенициллом антибиотик вызывает гибель бактерий

Аменсализм (от лат. *amens* — безрассудный) — это форма биотических взаимодействий, при которой деятельность одного организма приводит к угнетению другого, причём угнетающий организм не получает от этого ни пользы, ни вреда. Часто аменсализм встречается среди растений. Например, светолюбивые травы, растущие в густом еловом лесу, из-за сильного затенения кронами деревьев испытывают значительное угнетение, тогда как на ели такое соседство не влияет. К аменсализму можно отнести также взаимоотношения между плесневым грибом-пенициллом, выделяющим во внешнюю среду антибиотики, и колониями бактерий, жизнедеятельность которых при этом существенно ограничивается или совсем подавляется (рис. 236).

Нейтрализм (от лат. *neythralis* — не принадлежащий ни тому, ни другому) — это отсутствие взаимного влияния организмов, живущих в одном природном сообществе. При нейтрализме виды не связаны друг с другом непосредственно, но зависят от общего состояния среды обитания. Так, белки и лоси, живущие в смешанном лесу, практически не контактируют друг с другом, но вместе зависят от состояния растительности. Длительная засуха, задерживающая её рост, сказывается на каждом из этих видов.

Таким образом, все формы взаимодействий — взаимовыгодные, выгодные для одной и невыгодные или безразличные для другой стороны, взаимовредные и другие — составляют биотические факторы среды обитания.

Мутуализм: кооперация (сотрудничество), симбиоз; комменсализм: нахлебничество, квартирантство; аменсализм, нейтрализм.

Вопросы и задания

1. Какие взаимоотношения называют мутуализмом? На основе каких предшествующих связей между организмами возникает мутуализм? Приведите примеры.
2. Опишите, чем кооперация (сотрудничество) отличается от симбиоза. Приведите примеры кооперации. Что извлекают из такого взаимодействия виды организмов?

3. Между какими группами организмов возможен симбиоз? Приведите примеры симбиоза. Какую пользу получают обе стороны от симбиоза?
4. Что такое комменсализм? Чем нахлебничество отличается от квартирантства? Приведите примеры организмов-комменсалов.
5. Какие биотические взаимодействия называют аменсализмом? Приведите примеры таких взаимоотношений. Каково их значение для организмов?
6. Охарактеризуйте нейтральные отношения между организмами? Ответ проиллюстрируйте примерами. Какова их роль в природе?

Дополнительная информация

Биотические взаимодействия влияют на ход эволюции. Истинные хищники тратят много сил на то, чтобы выследить добычу, догнать её и поймать. В живых остаются те жертвы, которые смогли убежать, сопротивлялись, сумели спрятаться, т. е. те, кто имеет более зоркое зрение, чуткий слух, развитую нервную систему и т. п. Таким образом, хищник ведёт естественный отбор на совершенствование жертв, уничтожая больных и слабых. В свою очередь, и среди хищников идёт отбор на силу, ловкость, выносливость. Эволюционное следствие этих отношений — прогрессивное развитие обоих видов: и хищника, и жертвы.

Если же хищники питаются малоактивными, не способными сопротивляться видами, это приводит к другому эволюционному результату. Выживают в этом случае менее заметные или чем-то неудобные для захвата жертвы. Так осуществляется естественный отбор, направленный на развитие у организмов покровительственной окраски, твёрдых раковин, защитных шипов и т. п.

Отношения между паразитом и хозяином также играют заметную роль в эволюции. Паразиты принимают участие в регуляции численности популяций хозяев, обеспечивая тем самым отбраковывающее действие естественного отбора. Негативные отношения в процессе эволюции постепенно могут перейти в нейтральные. Преимущество среди паразитов получают те виды, которые способны длительно использовать организм своего хозяина, не приводя его к гибели. В свою очередь, в ходе естественного отбора растёт сопротивляемость организма-хозяина паразитам, в результате чего приносимый ими вред становится для хозяина менее ощутимым. Например, в крови различных видов африканских антилоп обитают паразитические простейшие — трипаносомы, которых переносит кровососущая муха цеце. Трипаносомы, попавшие при укусе мухи в кровь домашнего скота и человека, вызывают у них смертельно опасную «сонную болезнь», которой не болеют антилопы — природные резервуары трипаносом.

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 7

Организм существует в определённых условиях внешней среды. Непосредственное природное окружение организма, оказывающее на него прямое и косвенное воздействие, называют средой обитания. Различают водную, наземно-воздушную, почвенную и внутриорганизменную среды обитания. Особенности каждой среды обусловливают своеобразие населяющих её организмов.

Совокупность факторов среды обитания, действующих на организмы, называют экологическими факторами. В зависимости от природы и специфики действия среди экологических факторов различают абиотические, биотические и антропогенные. Абиотическими факторами являются свет, температура, влажность, газовый и ионный состав среды, почва, рельеф, погода и климат. К биотическим факторам относят различные взаимодействия между организмами: конкуренцию, хищничество, паразитизм, мутуализм, комменсализм, аменсализм и нейтрализм. Факторы среды действуют циклически, что обусловливает биологические ритмы организмов. Под действием экологических факторов в процессе эволюции организмы приобретают приспособления к среде обитания, образуют морфологические типы — жизненные формы.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Организмы и среда их обитания.
2. Формы взаимоотношений между организмами.
3. Биологические часы: синхроноз и десинхроноз.
4. Сезонные явления в живой природе (фенологические наблюдения).

Глава 8. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДА И ПОПУЛЯЦИИ

§53. Экологическая ниша вида



Вспомните, что означает экологический критерий вида. Чем отличаются местообитания разных видов организмов?

Любому виду организма необходима определённая совокупность условий среды обитания: абиотических и биотических факторов. Воздействие этих факторов на особей вида обеспечивает его существование в пределах этих условий — в рамках экологической ниши.

Понятие об экологической нише. В сложной системе взаимоотношений с экологическими факторами среды каждый вид занимает строго определённое место — экологическую нишу. Согласно современным представлениям *экологическая ниша* — совокупность всех абиотических и биотических факторов, в пределах которых возможно существование вида. Экологическую нишу не следует путать с местообитанием вида. По образному выражению американского учёного Юджина Одума, экологическую нишу можно представить как «профессию» вида, тогда как местообитание — «адрес» его местожительства.

Например, в саваннах Африки встречается несколько видов травоядных копытных млекопитающих. Местообитание у них общее, но они по-разному используют имеющиеся кормовые ресурсы (рис. 237). Жирафы объедают ли-

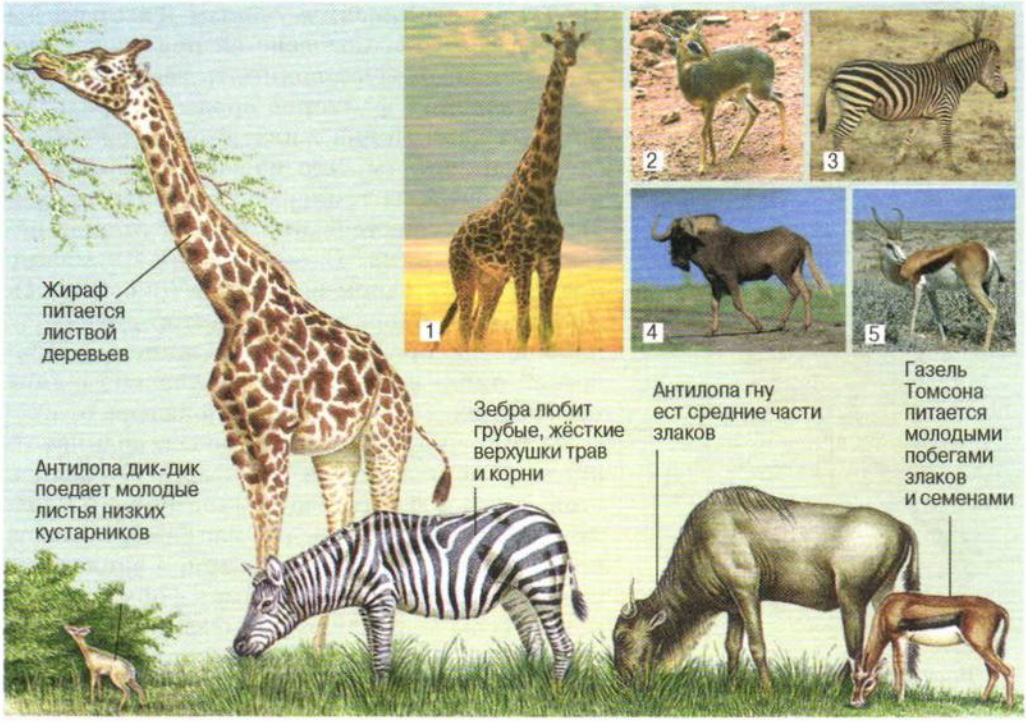


Рис. 237. Травоядные копытные млекопитающие саванн Африки: *1* — жираф; *2* — антилопа дик-дик; *3* — зебра; *4* — антилопа гну; *5* — газель Томсона

ству деревьев на высоте 5—6 м, зебры обрывают верхушки высоких трав, антилопы гну питаются средней частью злаков и их семенами, газели выщипывают самые низкие растения, а антилопы дик-дики едят молодую листву с небольших кустарников. Таким образом, в одном местообитании разные виды копытных млекопитающих специализируются на питании растениями, произрастающими в разных ярусах, т. е. занимают разные экологические ниши.

Другой пример — в разных сообществах одну и ту же «профессию» могут иметь разные виды. Так, экологическую нишу крупных растительноядных млекопитающих в саваннах Африки занимают антилопы, в Австралии — кенгуру, а в Евразии — лоси, благородные олени и косули.

Многомерная модель экологической ниши. Экологическая ниша может быть охарактеризована по множеству параметров (температура, влажность, солёность, кислотность и т. п.), определяющих возможность существования того или иного вида в конкретных условиях среды. Более полное представление об экологической нише даёт её *многомерная модель*, разработанная в

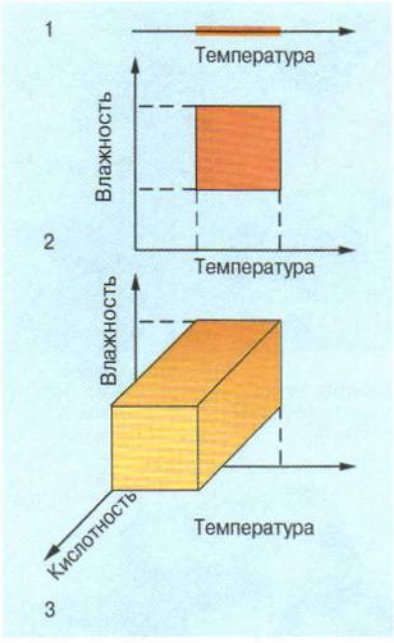


Рис. 238. Схематическое изображение экологической ниши одного вида: *1* — в одном измерении; *2* — в двух измерениях; *3* — в трёх измерениях

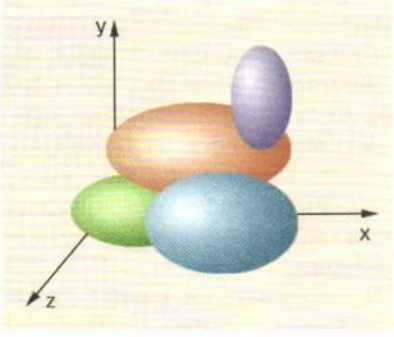


Рис. 239. Схематическое изображение экологических ниш четырёх видов

1957 г. американским учёным Джорджем Хатчинсоном. Согласно ей под экологической нишей следует понимать весь диапазон экологических факторов среды, в пределах которых данный вид живёт и размножается.

Предположим, что известны верхние и нижние пределы температуры среды, приемлемые для существования какого-то вида наземного растения. Схематически их можно представить в одном измерении (рис. 238, *1*). Дополним температурный фактор другим — влажностью среды, тогда описание экологической ниши вида будет представлено в двух измерениях — по оси абцисс показывают пределы температуры среды, а по оси ординат — пределы её влажности (рис. 238, *2*). Если к этой схеме добавить ещё какой-нибудь параметр абиотической среды, например кислотность почвы, то осей станет три, а экологическая ниша на графике примет форму объёмной фигуры — параллелепипеда (рис. 238, *3*).

С помощью такой многомерной модели можно сравнивать экологические ниши разных видов. Однако такая схема упрощена, так как ни один организм не выдержит предельные значения сразу нескольких факторов среды обитания. Поэтому реальные экологические ниши видов представляют графически не в виде параллелепипедов, а как объёмные фигуры со сглаженными углами, напоминающими по форме продолговатые дыни (рис. 239). Добавив к этой схеме другие показатели, например освещённость и содержание макроэлементов в почве, можно получить более сложную многомерную модель. Однако чаще ограничиваются тремя параметрами. Например, для описания экологической ниши животных используют оси, показывающие: 1) пространственную нишу, т. е. место, где вид живёт; 2) пищевую нишу, т. е. то, чем вид питается; 3) временну́ю нишу, отражающую суточную или сезонную активность вида.

Размеры экологической ниши. Существуют виды с широкими и узкими экологическими нишами. Например, сумчатое млекопитающее коала питается только листьями пяти видов эвкалиптов, произрастающих в Австралии. О таком виде говорят, что он имеет пищевую специализацию, т. е. узкую пищевую нишу. Другой вид, серая крыса, наоборот, всеядна, питается разнообразными кормами как растительного, так и животного происхождения. Экологическая пластичность крыс в питании, т. е. их пищевая ниша, проявляется и в запасании корма. Там, где он находится в достатке, запасов не делается, но при малейших «перебоях в снабжении» крысы запасают корм впрок. В их норах находили до 6 ведёр картофеля, до 25 кг моркови, до 38 куриных яиц и даже около 3 кг пельменей.

Следует подчеркнуть, что вид, имеющий широкую экологическую нишу, и вид, широко распространённый на нашей планете — не одно и то же. Например, бактерия кишечная палочка (*Escherichia coli*) встречается на всех континентах, во всех климатических зонах, населённых людьми. Однако этот микроорганизм имеет узкую экологическую нишу, определяемую условиями существования в кишечнике человека.

Смена экологической ниши. Согласно принципу конкурентного исключения (принципу Гаузе) организмы двух видов не могут занимать абсолютно одинаковые экологические ниши, так как в этом случае они вступают в конкурентные взаимоотношения, приводящие к вытеснению одного вида другим, более приспособленным, или к приобретению им другой экологической ниши (см. § 51). Однако неправильно думать, что экологическая ниша — это какое-то пустое пространство в природе, которое вид может занять или освободить. Экологическая ниша возникает в процессе эволюции вместе с приобретением конкретным видом приспособлений к совокупности абиотических и биотических факторов среды. С исчезновением вида исчезает и его экологическая

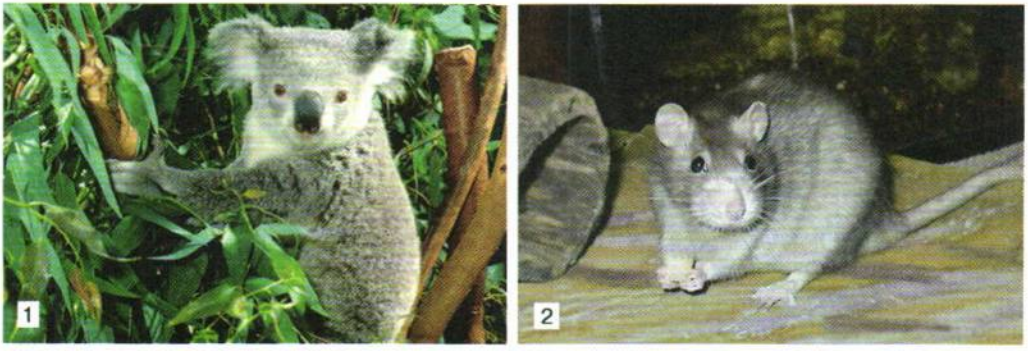


Рис. 240. Виды с разной пищевой нишей: *1* — узкой (коала); *2* — широкой (серая крыса)




Рис. 241. Тасманийский сумчатый волк (тилацин) (*1*); дикая собака динго (*2*)

ниша. Примером тому может служить следующий факт. В 30-х годах XX в. из фауны Австралии исчез крупный хищник — сумчатый волк, или тилацин, полностью истреблённый в результате охоты (рис. 241, *1*). Вместе с его исчезновением исчезла и образованная им экологическая ниша: ночной образ жизни и одиночная охота на более мелких по размеру животных. Сейчас возникла новая экологическая ниша, похожая на прежнюю, но образованная другим видом — дикой собакой динго, предки которой проникли в Австралию вместе с первыми поселенцами и впоследствии одичали (рис. 241, *2*). Динго — стайные животные, ведут в основном дневной образ жизни и охотятся сообща на различных млекопитающих, в том числе и на более превосходящих их по размерам кенгуру и домашних овец.

Таким образом, расхождение экологических ниш разных видов происходит вследствие приуроченности к разным местообитаниям, разной пище и разному времени использования ресурсов среды.

Экологическая ниша, многомерная модель экологической ниши.

Вопросы и задания

1. Что такое экологическая ниша вида? В чём её отличие от местообитания? Приведите примеры экологических ниш разных видов.
2. Охарактеризуйте многомерную модель экологической ниши. Какие параметры в ней учитываются? Постройте такую модель для конкретного вида.
3. С чем связаны различия в размерах экологической ниши у разных видов? Какие виды имеют преимущества в эволюции — с широкой или узкой экологической нишей? Ответ обоснуйте и проиллюстрируйте примерами.
4. Предположите, что произойдёт с видами, если их экологические ниши совпадут. Почему реально в природе такое совпадение происходит крайне редко?
5. Опишите, что может произойти с экологической нишей вида, если он исчезнет по естественным причинам в процессе эволюции.

§ 54. Экологические характеристики популяции

Вспомните, что такое популяция и ареал. Почему особи одного вида распределены в природе неравномерно? От чего это зависит?

Любой вид в природе представлен популяциями. С точки зрения экологии *популяция* — это группа особей одного вида, совместно населяющих одну *территорию* (от лат. *terra* — земля и *torium* — пространство) или *акваторию* (от лат. *aqua* — вода, *torium* — пространство) в пределах ареала вида и взаимодействующих друг с другом (см. рис. 37).

Популяция как биологическая система. Популяция — форма существования вида в природе. Виды-космополиты имеют широкий ареал и встречаются повсеместно, например, разные виды усатых китов населяют воды Мирового океана. У видов-эндемиков и видов-реликтов ареал ограничен, и они могут состоять из нескольких популяций или даже из одной. Так, журавль-стерх как вид представлен двумя популяциями: особи одной из них гнездятся в низовьях реки Оби, другой — на севере Якутии. Такой подвид, как амурский тигр, состоит всего из одной популяции, особи которой обитают в России на юге Дальнего Востока и на сопредельной территории Китая.

Внешние различия между особями разных популяций отражают их приспособленность к условиям среды: климату, растительности, характеру пищи и т. п. Наиболее ярко межпопуляционные различия проявляются у видов с обширными ареалами, например у обыкновенной лисицы. Так, северные лисы имеют густой и длинный мех, южные — более редкий и короткий. Самые яркоокрашенные лисы встречаются на севере Дальнего Востока и в Якутии. В лесостепной и степной зонах окраска лис не такая интенсивная: здесь много светло-рыжих и даже песочно-жёлтых особей (рис. 242).

Обязательным признаком популяции считают её способность к самостоятельному существованию в течение длительного времени, т. е. на протяжении нескольких поколений, благодаря размножению образующих популяцию особей, а не притоку их извне. Временные поселения особей одного вида, например серых жаб весной в небольших лужах и канавах с водой, являются не популяциями, а внутрипопуляционными группировками. Следовательно, популяция — это относительно устойчивая биологическая система, способная противостоять абиотическим и биотическим факторам среды обитания и обладающая следующими свойствами:

1) генетической общностью, т. е. генофондом, благодаря постоянно происходящему между особями популяции обмену генами при скрещивании;

2) относительной изолированностью от других популяций, что связано с набором подходящих условий среды обитания для её существования, возможностью расселения особей и наличием преград;

3) значительной численностью (обычно от несколько сотен до нескольких десятков тысяч особей), что обусловлено размножением;

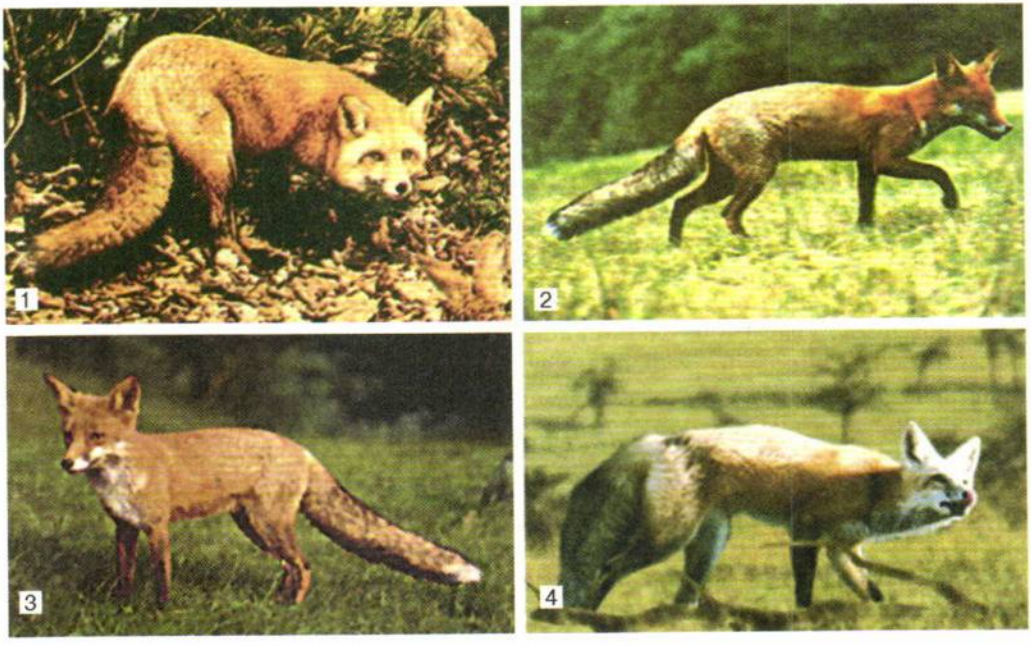


Рис. 242. Межпопуляционные различия у обыкновенной лисицы: *1* — северная; *2* — лесостепная; *3* — степная; *4* — караганка

4) наличием связанных друг с другом, но различающихся группировок (самок, самцов, молодых, взрослых, стареющих особей и т. п.);

5) временно́й изменчивостью, возникающей под действием факторов эволюции, приводящих к появлению в популяции новых сочетаний генов, к исчезновениям отдельных аллелей (дрейф генов), мутациям и т. д.;

6) уникальностью, связанной с неповторимостью каждой популяции, обусловленной набором генотипов составляющих её особей.

Основные показатели популяции. К основным показателям популяции как целостной биологической системы относят рождаемость, смертность, прирост, темп роста, численность, плотность, состав и структуру.

Рождаемость — это количество новых особей, появившихся в популяции в результате размножения за единицу времени. Различают потенциальную рождаемость, т. е. теоретически возможную скорость нарастания численности популяции благодаря появлению на свет новых особей при отсутствии каких-либо лимитирующих факторов, и реализованную рождаемость, наблюдаемую в естественных природных условиях. Последняя свидетельствует о состоянии популяции и зависит от условий окружающей среды. Например, если птицами одной популяции было отложено 510 яиц, а выжило и опери-



Рис. 243. Некоторые виды чаек размножаются только при высокой плотности популяции

лось только 255 птенцов, то в этом случае говорят, что реализованная рождаемость составила лишь 50 % от потенциальной рождаемости.

Смертность отражает естественную и случайную гибель особей в популяции за единицу времени. Показатель гибели особей в данных конкретных условиях среды называют реализованной смертностью. Эта величина, как и рождаемость, непостоянна и может изменяться.

Разницу между рождаемостью и смертностью называют *приростом* популяции, он может быть как положительным, так и отрицательным. Средний прирост за единицу времени отражает *темп роста* популяции.

Главный показатель популяции — это её *численность*. Она свидетельствует о том, хорошо или плохо чувствует себя вид. Однако не всегда легко определить численность, так как для этого надо пересчитать всех особей популяции. Поэтому чаще используют другой показатель — *плотность популяции*. Плотность — это число особей, приходящихся на единицу пространства, которую выбирают для учёта. Например, число растений клевера лугового на 1 м^2 луга или число рачков-дафний в 1 л воды из пруда. Для успешного размножения многих видов необходимо, чтобы плотность популяции достигала определённой, иногда весьма значительной величины (рис. 243).

Биотический потенциал популяции. Для каждой популяции характерен свой *биотический потенциал* (от лат. *potentia* — сила), т. е. скорость, с ка-

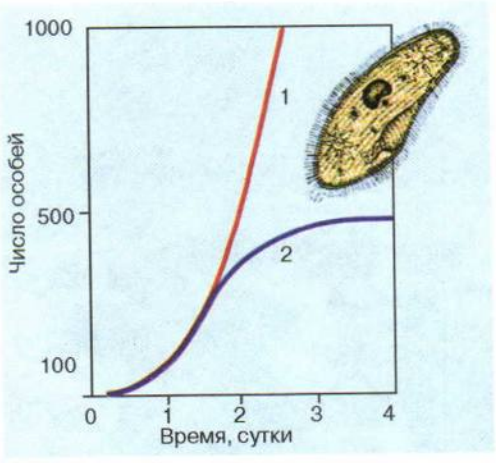


Рис. 244. Кривые роста численности популяции инфузории-туфельки: *1* — теоретическая, или экспоненциальная; *2* — реальная, или логистическая

кой могла бы расти её численность при наличии неограниченного пространства, пищи, отсутствии хищников, паразитов и конкуренции со стороны других видов. Понятие биотического потенциала ввёл в науку в 1928 г. Р. Чепмен. Этот показатель отражает теоретический максимум потомков от одной пары (или одной особи) за единицу времени, например за год или за весь жизненный цикл.

Теоретически рост популяции идёт в геометрической прогрессии и описывается экспоненциальной кривой (рис. 244). Однако такой рост бывает и в реальности. Численность популяции растёт экспоненциально, т. е. происходит *вспышка размножения*, если её особи располагают в избытке всеми необходимыми ресурсами. Экспоненциальный рост наблюдается при освоении популяцией новой территории, или акватории, например при переселении части её особей в другие географические районы. Так, водный гиацинт заполонил тропические реки Юго-Восточной Азии и Африки (рис. 245). Родина этого растения — Южная Америка, где его размножение сдерживается местными видами насекомых. В XIX в. из-за красивых цветков человек стал разводить водный гиацинт в прудах. Попав затем в естественные водоёмы и не встретив там преград, он быстро размножился и вытеснил многие местные виды растений. Сейчас для борьбы с водным гиацинтом в водоёмы, которые он занял, из Южной Америки переселили естественного врага этого растения — жука, объедающего его корни.



Рис. 245. Водный гиацинт

Биотический потенциал у популяций одного и того же вида может быть разным, что связано с различиями условий их обитания. Так, популяция серой полёвки, живущая в лесу, имеет более низкий биотический потенциал, чем популяция этого же вида, обитающая на

пшеничном поле. Самки лесной популяции приносят в помёте 5—7 детёнышей, а полевой — 7—9. Причина различий в более высокой смертности особей в популяции на поле, так как применяемые человеком средства защиты растений и нарушенный круговорот веществ снижают её шансы на увеличение численности.

Зная биотический потенциал популяции, можно теоретически рассчитать, с какой скоростью вся поверхность Земли могла бы быть заселена тем или иным видом растения, животного или микроорганизма (табл. 6).

Таблица 6

Скорость заселения поверхности Земли разными организмами

Организмы	Скорость заселения Земли
Бактерии	До 1,8 суток
Насекомые (азиатская саранча)	203—366 суток
Цветковые растения (клевер ползучий)	Более 11 лет
Птицы (сизый голубь)	18 лет
Млекопитающие (серая крыса, африканский слон)	8 лет Более 1000 лет

Однако ни один организм не способен в действительности заселить всю поверхность земного шара. Экспоненциальный рост неизбежно ведёт к истощению ресурсов среды, снижению численности популяции и в некоторых случаях даже к её гибели. Сказываются на численности популяции также и процессы иммиграции (вселения) и эмиграции (выселения) особей.

Популяция; основные показатели популяции: рождаемость, смертность, прирост, темп роста, численность, плотность; биотический потенциал популяции; вспышка размножения.

Вопросы и задания

1. Что такое популяция с экологической точки зрения? Что является обязательным признаком популяции? Ответ проиллюстрируйте примерами.
2. Опишите основные свойства популяции как биологической системы.
3. Как определяется рождаемость в популяции? От каких экологических факторов она зависит? Что такое потенциальная и реализованная рождаемости?
4. Какие экологические факторы влияют на смертность особей в популяции?
5. Чем определяются прирост популяции и темп роста популяции?
6. Охарактеризуйте понятия численности и плотности популяции.
7. Что такое биотический потенциал популяции? Может ли в природе происходить экспоненциальный рост численности популяции? Если может, то в каких случаях?
8. Известно, что бактерия кишечной палочки размножается лишь один раз в жизни и производит только двух потомков. Другой вид — дуб черешчатый — образует огромное количество плодов — желудей. В то же время популяция кишечной палочки может увеличиться быстрее, чем популяция дуба черешчатого. С чем это связано?

§ 55. Экологическая структура популяции

Рассмотрите рис. 246—250. Каким бывает распределение особей одного вида в популяциях? С чем это связано и какое имеет значение?

Популяция включает много разных особей, принадлежащих к одному виду. Входя в её состав, они обусловливают *экологическую структуру популяции*. Чем она сложнее, тем выше возможности приспособления популяции к условиям среды. Различают пространственную, возрастную, половую и этологическую (поведенческую) структуры популяции.

Пространственная структура. Популяциям свойственна территориальная организация — *пространственная структура*. От того, как особи размещаются в пространстве, зависит степень использования популяцией имеющихся ресурсов среды обитания. Размещение особей в пространстве может быть случайным, равномерным и групповым (рис. 246).

Случайное размещение наблюдается, когда среда очень однородна, а особи не стремятся объединиться в группы. Такое размещение свойственно видам, населяющим водоёмы. Например, особи популяции прудовой лягушки расселяются в пруду случайным образом. *Равномерное размещение* особей в популяции встречается в том случае, если между особями в популяции сильны конкурентные взаимоотношения. Так, в густом ельнике стволы соседних елей удалены друг от друга на расстояние, примерно равное сумме размеров двух крон. *Групповое размещение* связано с неоднородностью среды, особи скапливаются на определённых участках, между которыми остаются неиспользованные пространства. При таком размещении (например, колонии грачей в парках) особями популяции используется лишь часть ресурсов среды обитания, остальное пространство остаётся как бы в резерве.

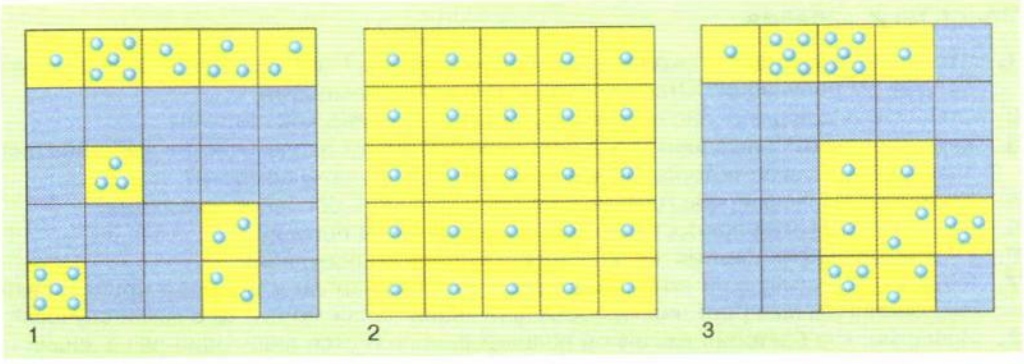


Рис. 246. Пространственное размещение особей (обозначены кружочками) в популяции: *1* — случайное; *2* — равномерное; *3* — групповое

Возрастная структура. Важной отличительной чертой популяции является соотношение в ней особей различных возрастных групп, а также его изменение в разные периоды времени (например, в зависимости от сезона года). Наличие в популяции разновозрастных особей существенно увеличивает её разнообразие и повышает приспособительные возможности по использованию ресурсов среды обитания. Это связано с тем, что особи, находящиеся на различных стадиях жизненного цикла, характеризуются неодинаковой устойчивостью к определённым внешним воздействиям.

Простая возрастная структура наблюдается в популяциях однолетних травянистых растений, например ромашки лекарственной (рис. 247, *1*). В первой половине мая на полях, пустырях, по обочинам дорог можно найти только молодые растущие растения (ювенильная группа), в конце мая — начале июня начинается их цветение, а с середины лета до осени — созревание семян (генеративная группа). В октябре отцветшие и сбросившие семена растения стареют и погибают (старческая группа).

Сложная возрастная структура характерна для организмов с многократным размножением и относительно большой продолжительностью жизни. В таких популяциях представлены особи разных поколений. Например, у травяной лягушки весной и в начале лета популяция состоит из личинок — головастиков — и половозрелых особей разного возраста. В середине лета, когда заканчивается метаморфоз головастиков, популяция состоит из особей нового и предыдущих поколений (рис. 247, *2*).

В регулярно размножающейся популяции по возрастной структуре можно установить, сокращается или увеличивается её численность. Для этого используют *возрастные пирамиды* (рис. 248). Если основание пирамиды широкое, т. е. в популяции преобладают молодые особи, то рождаемость



Рис. 247. Возрастные структуры популяций: *1* — простая (ромашка лекарственная); *2* — сложная (травяная лягушка)

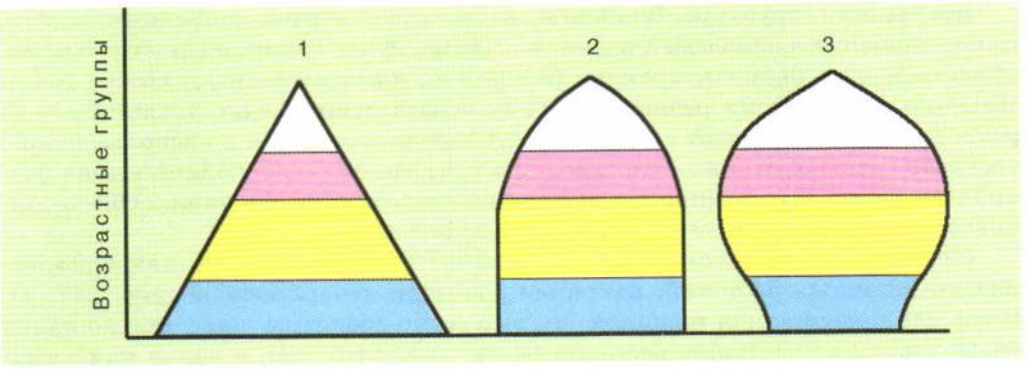


Рис. 248. Возрастные пирамиды: *1* — растущая; *2* — стабильная; *3* — стареющая популяция животных (цветом обозначены особи разных возрастных групп)

превышает смертность и численность популяции растёт. Если же особей младших возрастных групп становится меньше, чем более старых (основание пирамиды узкое), то численность популяции сокращается. Такой анализ применяется на практике, например, в рыболовстве на его основе регулируют добычу рыбы. Если в уловах трески или сельди исчезают взрослые рыбы и возрастной состав сдвигается в сторону молодых неполовозрелых особей, это свидетельствует о перелове. Такой популяции дают некоторое время отдохнуть, чтобы молодь смогла подрасти и благодаря размножению пополнить популяцию взрослыми рыбами.

Половая структура. Соотношение в популяциях особей по полу, т. е. пропорция встречающихся в популяции самцов и самок, служит важной её характеристикой. В большинстве популяций пропорция по полу в момент рождения соответствует 1 : 1. Однако в результате гибели особей того или другого пола эта пропорция может изменяться. Так, у пингвинов из яиц вылупляется приблизительно поровну птенцов мужского и женского пола, но к десятилетнему возрасту самок становится в несколько раз меньше, чем самцов. У отдельных видов летучих мышей доля самок в популяции после зимней спячки уменьшается иногда до 20%. Такие виды, как фазаны, утки-кряквы, синицы, напротив, отличаются более высокой смертностью самцов.

Соотношение полов в популяции у некоторых видов определяется не только генетически, но и влиянием условий среды. Например, у рыжих лесных муравьёв из яиц, отложенных при температуре ниже +20 °С, развиваются самцы, а при более высокой температуре — самки. Весной и в начале лета популяции тлей на побегах растений в основном состоят из самок, которые размножаются партеногенезом (рис. 249).

Этологическая (поведенческая) структура. Закономерности поведения организмов изучает *этология* (от греч. *etos* — характер и *logos* — учение), поэ-

тому систему взаимоотношений, складывающихся между особями популяции, называют этологической или поведенческой структурой. Такая структура характерна только для популяций животных.

При *одиночном образе жизни* особи популяции обособлены и независимы друг от друга. Например, такой образ жизни характерен для песцов (рис. 250, *1*). Однако постоянно вести одиночное существование такие животные не могут, поскольку затрудняется встреча самцов с самками, а следовательно, и размножение.

При *семейном образе жизни* усиливаются связи и взаимоотношения между родителями и потомством. Например, такой образ характерен для африканских львов (рис. 250, *2*). Семья львов (прайд) состоит из взрослого самца, нескольких самок и их детёнышей. Взрослые члены прайда сообща охотятся, защищают и воспитывают потомство. При семейном образе жизни проявляется территориальное поведение животных. Владение семейным участком обеспечивается его маркировкой при помощи звуковых сигналов и пахучих меток, демонстрацией поз угрозы, а также прямым нападением на чужака при его вторжении на занимаемый участок.



Рис. 249. Популяция тлей, размножающихся партеногенезом

Некоторые животные, например волки и гиеновые собаки, объединяются в *стаи* (рис. 250, *3*). В стаях сильно развиты подражательные реакции и существует строгий порядок подчинения. Все действия членов стаи согласованы звуковой, зрительной или химической сигнализациями. На период размножения стая может распадаться на отдельные пары, которые рождают и воспитывают потомство. После выведения потомства стая образуется снова.

Более длительное и постоянное, чем стая, объединение животных называют *стадом* (рис. 250, *4*). В стадах есть вожак, которым становится наиболее сильная особь. Вожак берёт на себя руководство всей деятельностью стада и поддерживает строгую иерархию его членов путём специальных сигналов, угроз или прямым нападением. В таких стадах у всех особей есть определённый ранг (от

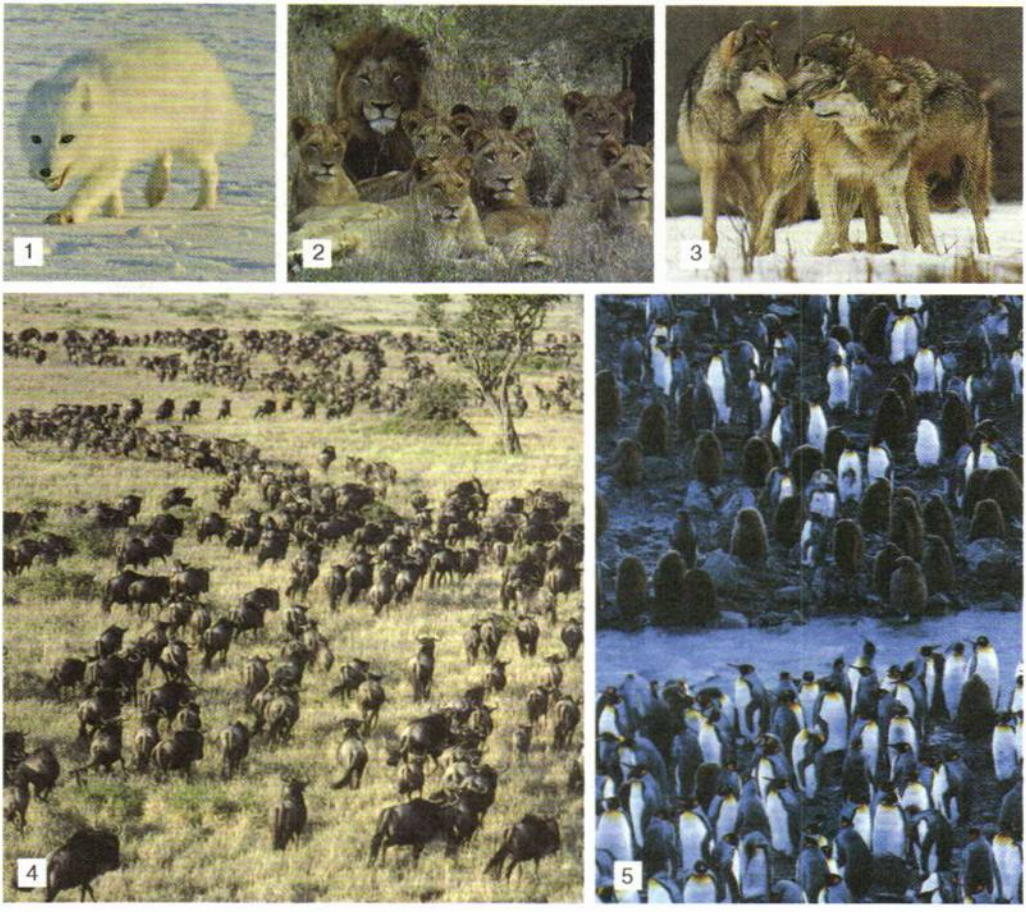


Рис. 250. Этологическая структура популяций: *1* — одиночный образ жизни (песец); *2* — семья, или прайд (львы); *3* — стая (волки); *4* — стадо (антилопы); *5* — колония (пингвины)

высшего до низшего), предполагающий, например, преимущественное право потребления пищи, подхода к водопою, обладания самкой и т. п.

Групповое поселение оседлых животных, длительно существующее или возникающее на период размножения, называют *колонией* (рис. 250, *5*). Сложность взаимосвязей в колониях может варьировать — от простых территориальных скоплений одиночных форм (устрицы, мидии и др.) и поселений, в которых некоторые жизненные функции животных (например, защита от врагов) выполняются сообща (чайки, ласточки, грачи, пингвины), до очень сложных обра-

зований, в которых отдельные члены колонии функционируют как определённые органы целого организма (большинство общественных насекомых — термиты, муравьи, пчёлы, осы и др.).

Таким образом, экологическая структура популяции позволяет составляющим её особям полноценнее использовать ресурсы среды обитания, лучше приспосабливаться к совместному существованию.

Экологическая структура популяций: пространственная, возрастная, половая, этологическая (поведенческая); пространственное размещение особей: случайное, равномерное, групповое; возрастная структура популяции: простая, сложная; возрастные пирамиды; этология; одиночный образ жизни; семейный образ жизни; стая; стадо; колония.

Вопросы и задания

1. Расскажите об основных закономерностях распределения особей в популяции на занимаемой ею территории или акватории. Приведите примеры видов, для которых характерны различные типы пространственной структуры популяции.
2. Что показывает возрастная структура популяции? Чем грозит изъятие значительной части молодых и половозрелых особей из популяции с низкой воспроизводящей способностью? Ответ обоснуйте и проиллюстрируйте примерами.
3. Для каких целей могут быть использованы сведения о возрастной структуре популяций? Приведите примеры практического применения таких знаний.
4. Охарактеризуйте этологическую (поведенческую) структуру популяций. Приведите примеры животных, ведущих одиночный, семейный, стайный, стадный и колониальный образ жизни. Отметьте различия между ними.

Дополнительная информация

У видов, для которых характерен стадный или колониальный образ жизни, часто наблюдается так называемый *эффект группы*. Он проявляется как психофизиологическая реакция отдельной особи на присутствие других особей своего вида. При совместном существовании у особей ускоряются темпы роста, повышается плодовитость, быстрее вырабатываются условные рефлексы, повышается жизнеспособность и увеличивается средняя продолжительность жизни. Даже простое скопление на зимовку особей (например, лягушек, моллюсков, насекомых, ящериц, змей) сокращает у них газообмен на 50 %, что ведёт к экономии энергетических ресурсов. У одиночно зимующих летучих мышей обмен веществ происходит значительно интенсивнее, чем у особей, зимующих в составе колонии. Поэтому мыши-одиночки тратят больше энергии, что приводит к их истощению и даже гибели. У многих видов вне группы не реализуется плодовитость. Так, голуби некоторых пород не откладывают яйца, если не видят других птиц. Достаточно поставить перед самкой зеркало, чтобы она приступила к кладке.

§56. Динамика популяции и её регуляция

Вспомните, что такое популяционные волны, или «волны жизни». Какие причины могут вызывать изменения численности популяции?

Любая популяция характеризуется изменениями во времени: происходят колебания её численности, плотности, соотношения самцов и самок, молодых и взрослых особей и т. п. Размах таких колебаний может быть очень большим. Всю совокупность таких изменений называют *динамикой популяции*.

Типы динамики популяций. На динамику популяций влияют различные абиотические и биотические факторы, включая и внутрипопуляционные. В зависимости от характера колебаний выделяют следующие типы динамики популяций: стабильный, изменчивый и взрывной (рис. 251). *Стабильный тип* характерен для видов со значительной продолжительностью жизни, низкой плодовитостью и выживанием большинства потомков, например для пингвина Адели. Резких колебаний численности и других показателей в таких популяциях не наблюдается: численность изменяется всего в несколько раз. *Изменчивый тип* динамики свойственен популяциям, чис-

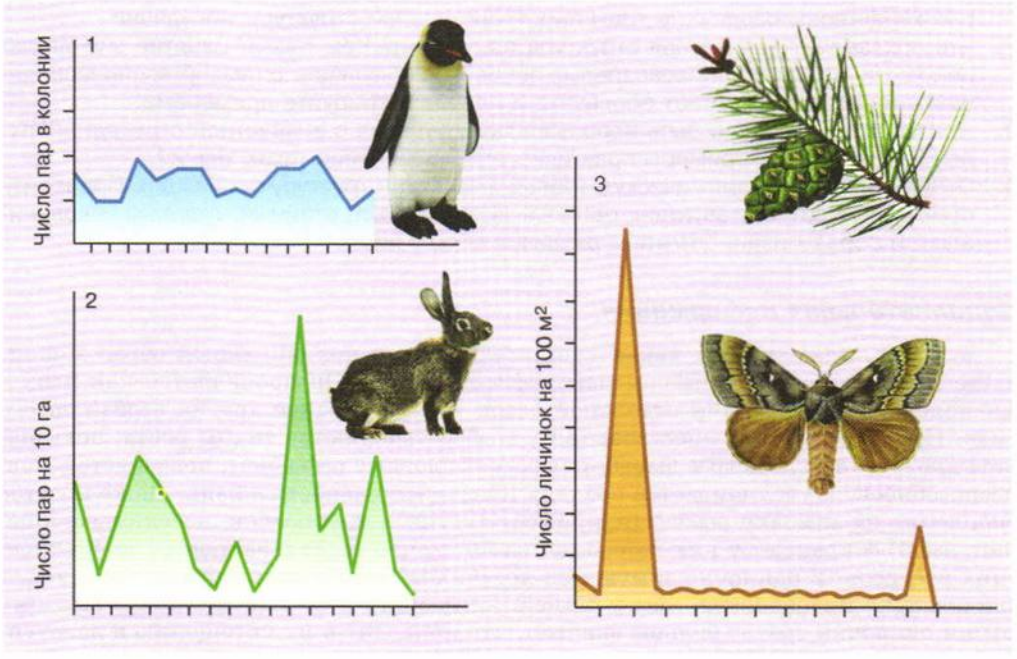


Рис. 251. Типы динамики популяций: *1* — стабильный (пингвин Адели); *2* — изменчивый (дикий европейский кролик); *3* — взрывной (коконопряд сосновый)

ленность которых изменяется в десятки раз. Например, в популяциях дикого европейского кролика в отдельные годы в зависимости от давления хищников — орлов и лисиц — численность колеблется в достаточно широких пределах. *Взрывной тип* динамики встречается в популяциях, численность которых изменяется в сотни и тысячи раз. Как отмечалось ранее, при таких колебаниях происходит вспышка размножения, приводящая к резким увеличениям численности популяции. Взрывной тип динамики характерен для некоторых насекомых, например бабочки коконопряда соснового — вредителя хвойных пород тайги.

Оценка численности популяции. Оценить численность той или иной популяции вида в определённом местообитании и в конкретное время (n) можно, используя следующую формулу:

$$N_n = N_{n-1} + B - D + C - E,$$

где N_n — количество особей в момент времени n; N_{n-1} — количество особей в предыдущий момент времени; B — показатель рождаемости популяции (число родившихся особей); D — показатель смертности популяции (число умерших особей); C — показатель иммиграции (число вселившихся в популяцию особей); E — показатель эмиграции (число покинувших популяцию особей).

Из приведённой формулы видно, что важнейшими показателями, определяющими численность популяции, являются рождаемость и смертность. Они зависят от многих факторов, действующих на популяцию извне, а также от её свойств. Объективный показатель способности организмов увеличивать свою численность — скорость прироста популяции. Данный параметр обратно пропорционален размерам и продолжительности жизни организмов. Небольшие организмы, живущие недолго, имеют более высокую скорость прироста популяции по сравнению с крупными организмами, отличающимися значительной продолжительностью жизни. Крупные организмы надёжнее защищены от хищников, что обеспечивает лучшую их выживаемость.

Кривые выживания. Способность популяции к увеличению численности зависит от её возрастного состава. Продолжительность жизни особей в популяции можно оценить, используя *кривые выживания*. Для каждого вида характерен определённый тип кривой выживания, форма которой зависит от смертности неполовозрелых особей в популяции на протяжении всего времени её существования (рис. 252).

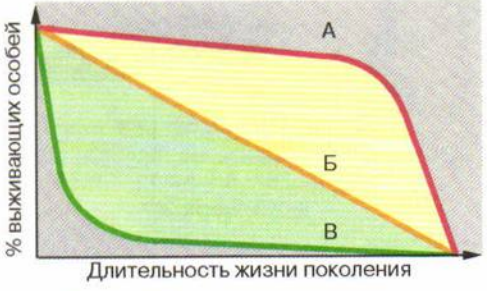


Рис. 252. Кривые выживания

Первый тип (кривая А) соответствует ситуации, когда большинство особей имеет одинаковую продолжительность жизни и умирает в течение очень

короткого времени (млекопитающие, некоторые насекомые, например дрозофила и др.). Такие же кривые выживания свойственны и человеку, причём кривая выживания для мужчин по сравнению с аналогичной кривой для женщин менее выпуклая. Второй тип (кривая Б) характерен для видов с постоянным показателем смертности на протяжении всей их жизни (50 % за определённую единицу времени), поэтому кривая выживания приобретает вид прямой. Это бывает тогда, когда главным фактором, определяющим смертность, становится случай, причём особи гибнут до начала старения (гидра, многолетние растения и др.). Третий тип (кривая В) отражает высокую смертность особей в раннем возрасте (многие беспозвоночные, рыбы и птицы).

Вычерчивая кривые выживания для различных видов, учёные определяют смертность для особей разного возраста в популяциях и выясняют, в каком возрасте данный вид наиболее уязвим к действию абиотических и биотических факторов среды обитания. Установив причины смертности, можно понять, как регулируется численность популяции.

Регуляция численности популяции. Сопротивление среды обитания биотическому потенциалу популяции является основой для включения механизмов регуляции её численности — давления хищников, паразитов, внутривидовой конкуренции, которые называют *факторами смертности*.

Главный сигнал приближающегося переполнения популяции особями — увеличение её плотности. Рост численности популяции при этом замедляется, так как условия для размножения особей становятся менее благоприятными. Предельная плотность, которая может быть достигнута той или иной популяцией, определяется *ёмкостью среды*. Для разных популяций одного вида ёмкость среды может различаться. Например, для популяции лося мелколиственный лес из осин и берёз с хорошо выраженным подлеском и травянистым покровом обладает значительно большей ёмкостью, чем хвойный лес, в котором меньше его основной пищи — травы, веток и коры лиственных деревьев.

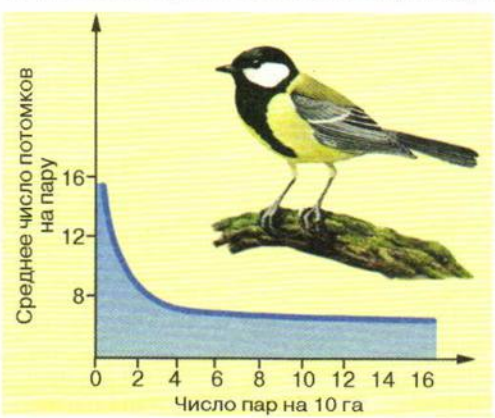


Рис. 253. Зависимость рождаемости от плотности в природной популяции большой синицы

Некоторые факторы смертности, регулирующие численность популяции, зависят от её плотности, а другие — нет. К первым относят биотические факторы, которые вызывают бóльшую гибель особей при высокой плотности популяции, чем при низкой. В условиях скученности отдельные организмы оказываются физически слабее, что снижает их сопротивляемость хищникам и болезням (рис. 253).

У подвижных животных при возрастании плотности популяций часть особей мигрирует на новые территории. Например, это характерно для леммингов (рис. 254). В арктической тундре один раз в 3—6 лет самки леммингов с середины зимы начинают приносить по шесть помётов, в каждом из которых бывает до 13 детёнышей. Через 20 дней выросшие лемминги достигают половой зрелости и сами начинают размножаться. Количество грызунов в результате этого стремительно растёт, пищи не хватает и значительная часть особей мигрирует в поисках корма. При этом огромное количество леммингов погибает от врагов (полярных сов, ласок, горностаев) и неблагоприятных климатических условий. В оставшейся популяции леммингов, продолжающей размножаться, усиливается внутривидовая конкуренция. Зверьки начинают драться из-за пищи, среди них распространяются инфекционные болезни, рождаемость снижается, а смертность возрастает. В результате численность грызунов сокращается и затем в течение нескольких лет колеблется приблизительно на одном уровне, определяемом ёмкостью среды (см. рис. 254).

Естественным отбором в ходе эволюции поставлены разнообразные заслоны на пути катастрофического увеличения численности популяций, создано множество механизмов регуляции их численности. Например, при обычных колебаниях численности растительноядного насекомого, когда темп роста попу-

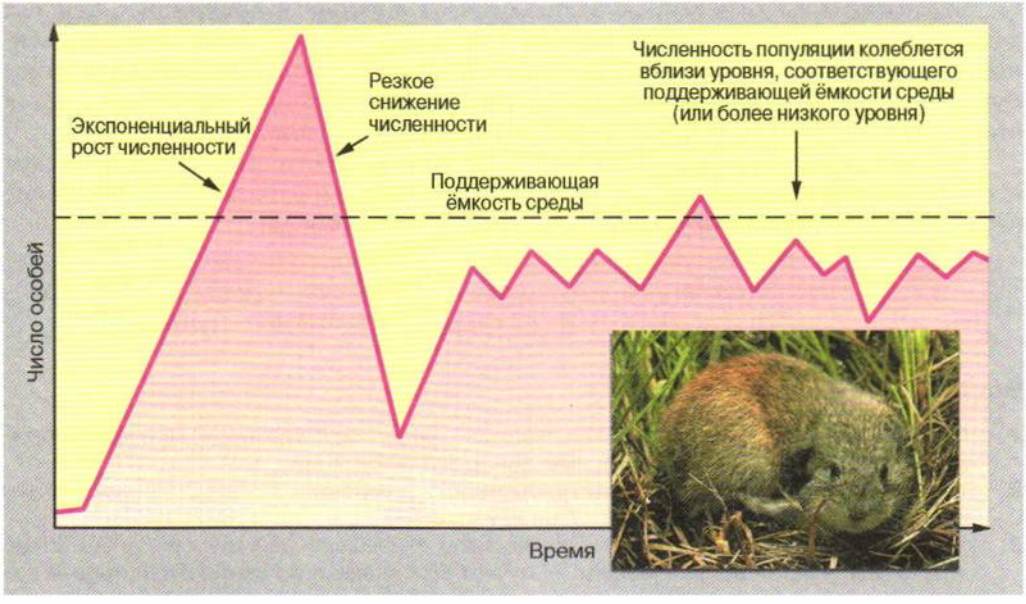


Рис. 254. Изменение численности популяции леммингов, наблюдаемое при вспышке размножения и включении факторов смертности



Рис. 255. Пороги и зоны действия механизмов регуляции численности растительноядных насекомых

ляции невелик, сдерживающим фактором служат многоядные хищники, у которых данный вид составляет лишь часть рациона питания. При более быстром увеличении численности насекомых хищники, не успевая выедать весь прирост, теряют регулирующую роль. Однако высокая плотность популяции благоприятна для деятельности специализированных хищников и паразитов, которым становится легче находить хозяев. При ещё более быстром темпе роста популяции паразиты также теряют регулирующую роль, но повышается вероятность вспышки инфекционных заболеваний, так как возбудители болезней быстро распространяются при частых контактах особей. Наряду с этим начинают действовать внутрипопуляционные факторы регуляции численности, в частности конкуренция за ресурсы среды (рис. 255).

К факторам смертности, не зависящим от плотности популяции, относят все абиотические воздействия среды. Так, дождливое лето снижает численность насекомых и приводит к массовой гибели птенцов насекомоядных птиц. Суровая зима с высоким снежным покровом может стать причиной уменьшения численности зверей и оседлых птиц, кормящихся на земле.

Множественность механизмов регуляции численности популяции приводит к тому, что в природе редко происходит её катастрофический рост, истощение ресурсов среды обитания и гибель большого числа особей.

Динамика популяции; типы динамики: стабильный, изменчивый, взрывной; кривые выживания; факторы смертности; ёмкость среды.

Вопросы и задания

1. Что такое динамика популяции? Каковы типы динамики популяций? Приведите примеры организмов с разными типами динамики популяций.
2. По каким показателям оценивают численность популяции в определённом местообитании и в конкретный промежуток времени?
3. Какое влияние на выживаемость организмов оказывают размеры их тела? Какие организмы — крупные или мелкие — имеют более высокую скорость прироста популяции? Объясните почему.
4. Охарактеризуйте кривые выживания разных организмов (см. рис. 252). Приведите примеры организмов, для которых характерны разные кривые выживания.

5. Перечислите факторы смертности, регулирующие численность популяции. Какие из них зависят, а какие не зависят от плотности популяции?
6. В чём проявляется множественность механизмов регуляции численности популяции? Каковы пороги и зоны действия этих механизмов? Приведите примеры.
7. Почему в искусственных сообществах, созданных человеком (поля, огороды, сады и т. п.), вспышки размножения насекомых-вредителей происходят чаще, чем в природных сообществах? Ответ проиллюстрируйте примерами.

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 8

Виду необходима определённая совокупность условий среды, обеспечивающих его существование в рамках экологической ниши. Организмы двух разных видов не могут занимать абсолютно одинаковые экологические ниши, так как в этом случае они вступают в конкурентные взаимоотношения, приводящие к вытеснению одного вида другим, более приспособленным, или к приобретению одним из видов другой экологической ниши.

Вид представлен системой популяций, т. е. совокупностью особей, совместно населяющих одну территорию или акваторию и взаимодействующих между собой. Основными признаками, характеризующими популяцию, являются рождаемость, смертность, плотность, темп роста, прирост, структура (пространственная, возрастная, половая, этологическая). Для каждой популяции характерны определённый тип динамики и регуляция численности, определяемая факторами смертности. Множественность механизмов регуляции численности популяции приводит к тому, что в природе редко происходит её катастрофический рост, истощение ресурсов и гибель большого числа особей.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Популяция — форма существования вида в природе.
2. Факторы регуляции численности популяции.
3. Половозрастные пирамиды организмов.

Глава 9. СООБЩЕСТВА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

§ 57. Сообщества организмов: структуры и связи



Рассмотрите рис. 256. Чем различаются между собой сообщества (биоценозы) разного масштаба?

В природе организмы связаны между собой и с абиотической средой. Существование на однородной территории определённых видов обусловлено сходством их потребностей в условиях среды. Совместно проживающие и взаимодействующие друг с другом популяции растений, животных, микроорганизмов и грибов образуют надорганизменную биологическую систему — биоценоз.



Карл Август Мёбиус (1825—1908)

Биоценоз — сообщество организмов. *Биоценоз* (от греч. *bios* — жизнь и *koinos* — общий), или *сообщество организмов*, — исторически сложившаяся совокупность обитающих на определённой территории взаимосвязанных популяций растений, животных, грибов и микроорганизмов. Термин «биоценоз» ввёл в науку в 1877 г. немецкий учёный Карл Мёбиус, который изучал сообщества беспозвочных и позвоночных животных на отмелях Северного моря. Он обратил внимание на то, что совместно с устрицами обитают представители одних и тех же видов рыб, ракообразных, червей, кишечнополостных и др.

Биоценоз складывается из готовых частей — популяций видов. Части биоценоза взаимозаменяемы, т. е. один вид может занять место другого вида со сходной экологической нишей. Виды в биоценозе существуют за счёт уравновешивания противоположно действующих сил (хищники и жертвы, паразиты и хозяева и т. п.) и количественной регуляции численности одних видов другими. Размеры конкретного биоценоза определяются условиями его абиотической среды, или *биотопом* (от греч. *bios* — жизнь и *topos* — место), — однородным участком суши или водоёма, на котором он существует достаточно длительное время.

Помимо абиотической среды для жизни биоценоза важной является и *биотическая среда*, т. е. совокупность условий, созданных деятельностью образующих сообщество растений, животных, микроорганизмов и грибов. Рассмотрим основные компоненты биотической среды биоценоза.

Фитоценоз (от греч. *phyton* — растение и *koinos* — общий), т. е. вся совокупность растений, образующих сообщество, является средообразователем. Деревья и кустарники создают особый микроклимат: уменьшают силу ветра, образуют тень, снижают суточные перепады температуры атмосферного воздуха и влажности в биоценозе. Велика роль растений и как источника пищи для растительноядных насекомых, птиц и зверей. Кроме того, растения выделяют кислород, необходимый для дыхания всем организмам биоценоза, а также образуют листовой опад, который разлагается грибами и микроорганизмами, что приводит к накоплению в почве минеральных веществ.

Зооценоз (от греч. *zoon* — животное и *koinos* — общий), т. е. вся совокупность животных, составляющих сообщество, оказывает существенное влияние на растения. Растительноядные насекомые и их личинки, травоядные млекопитающие, зерноядные птицы поедают части растений, регулируя их рост. Насекомые-опылители переносят пыльцу, а некоторые птицы и млекопитающие распространяют семена и плоды растений. Помёт животных служит удобрением для почвы, оказывает влияние на рост растений и грибов.

Микробоценоз (от греч. *mikros* — маленький и *koinos* — общий), т. е. вся совокупность микроорганизмов сообщества, связанных как с растениями, так и с животными. Паразитические бактерии, живущие на поверхности и внутри тел организмов, вызывают заболевания, которые часто приводят к их гибели. Бактерии-симбионты положительно влияют на организмы, помогая, например, растительноядным млекопитающим переваривать грубую растительную пищу. Бактерии-сапротрофы и плесневые грибы разлагают тела погибших организмов, обеспечивая тем самым круговорот веществ в биоценозе.

Биоценозы бывают разными по масштабу и занимаемым площадям. Живое население трухлявого пня, упавшего дерева, лесной поляны, осокового болота, смешанного леса, пресного водоёма — всё это биоценозы. Принципиальных отличий между биоценозами разного масштаба нет. Более мелкие сообщества входят в состав более крупных. Так, все обитатели мохового покрова на стволе дерева входят в состав более масштабного биоценоза, включающего организмы, живущие под корой дерева, в его древесине, на ветвях, на листьях и т. п.; биоценоз дерева, в свою очередь, входит в состав биоценоза леса (рис. 256).

Структуры биоценоза. Принято различать видовую, пространственную, трофическую (пищевую) и экологическую структуры биоценоза.

Видовая структура биоценоза — это его видовое разнообразие, соотношение видов по численности и плотности популяций. Существуют сообщества богатые и бедные видами. В областях земного шара, где условия среды оптимальны для организмов, биоценозы характеризуются большим видовым разнообразием. Так, биоценозы влажного тропического леса и кораллового рифа насчитывают тысячи видов. В неблагоприятных условиях, а также в областях, загрязнённых отходами, видовой состав сообществ беднее. Например, в полярной тундре встречается чуть более одного десятка видов организмов.



Рис. 256. Сообщества (биоценозы) разного масштаба: *1* — моховой покров на стволе дерева; *2* — отдельное дерево в лесу; *3* — хвойный лес

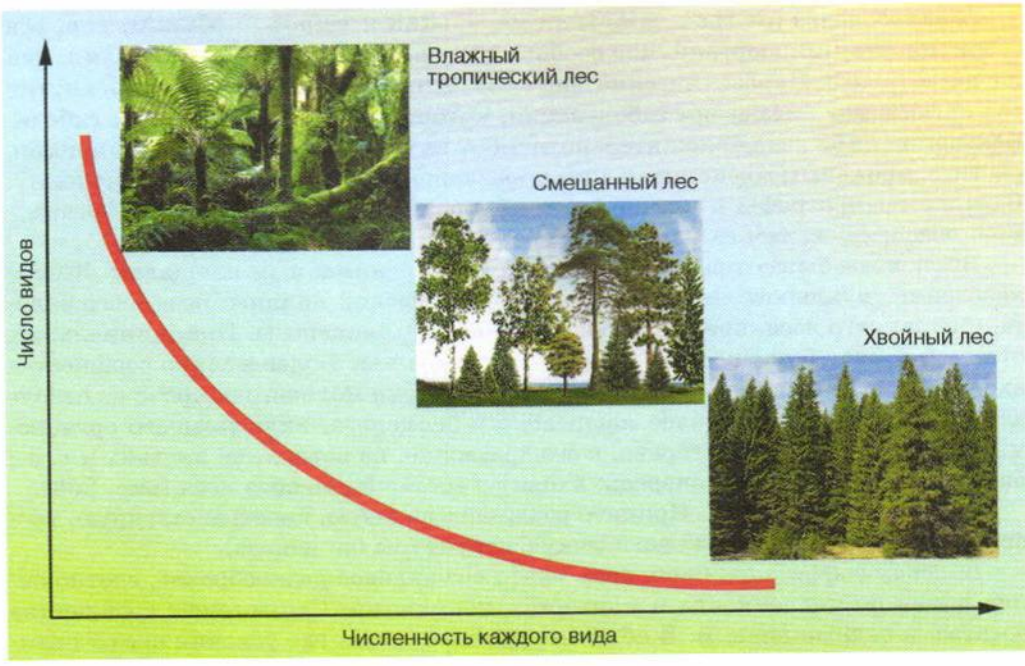


Рис. 257. Кривая соотношения числа видов и их численности в биоценозах

Виды, преобладающие по численности в сообществе, называют *эдификаторами* (от лат. *aedificator* — строитель). Они создают среду обитания для других организмов. Например, в ельнике-кисличнике эдификаторами являются ель и кислица, а в осоковом болоте — различные виды осок, камыш и тростник. Редкие и малочисленные виды увеличивают разнообразие связей в биоценозе и служат резервом для замещения видов-эдификаторов. Чем специфичней условия среды, тем беднее видовой состав сообщества и выше численность отдельных видов. И наоборот, в богатых видами биоценозах все виды малочисленны (рис. 257). Так, в густом ельнике на площади в один гектар произрастает в среднем около ста деревьев, относящихся к одному виду — ель обыкновенная. Во влажном тропическом лесу на такой же территории можно встретить сотню деревьев, но уже относящихся к ста разным видам.

Пространственная структура биоценоза — это распределение организмов по надземным и подземным ярусам сообщества. Ярусы образуют надземные вегетативные органы растений и их корневые системы. *Ярусность* связана с приспособлением организмов к наиболее полному использованию ресурсов среды. Помимо ярусности (рис. 258) существует горизонтальное распределение организмов в сообществе — *мозаичность*. Она обусловлена

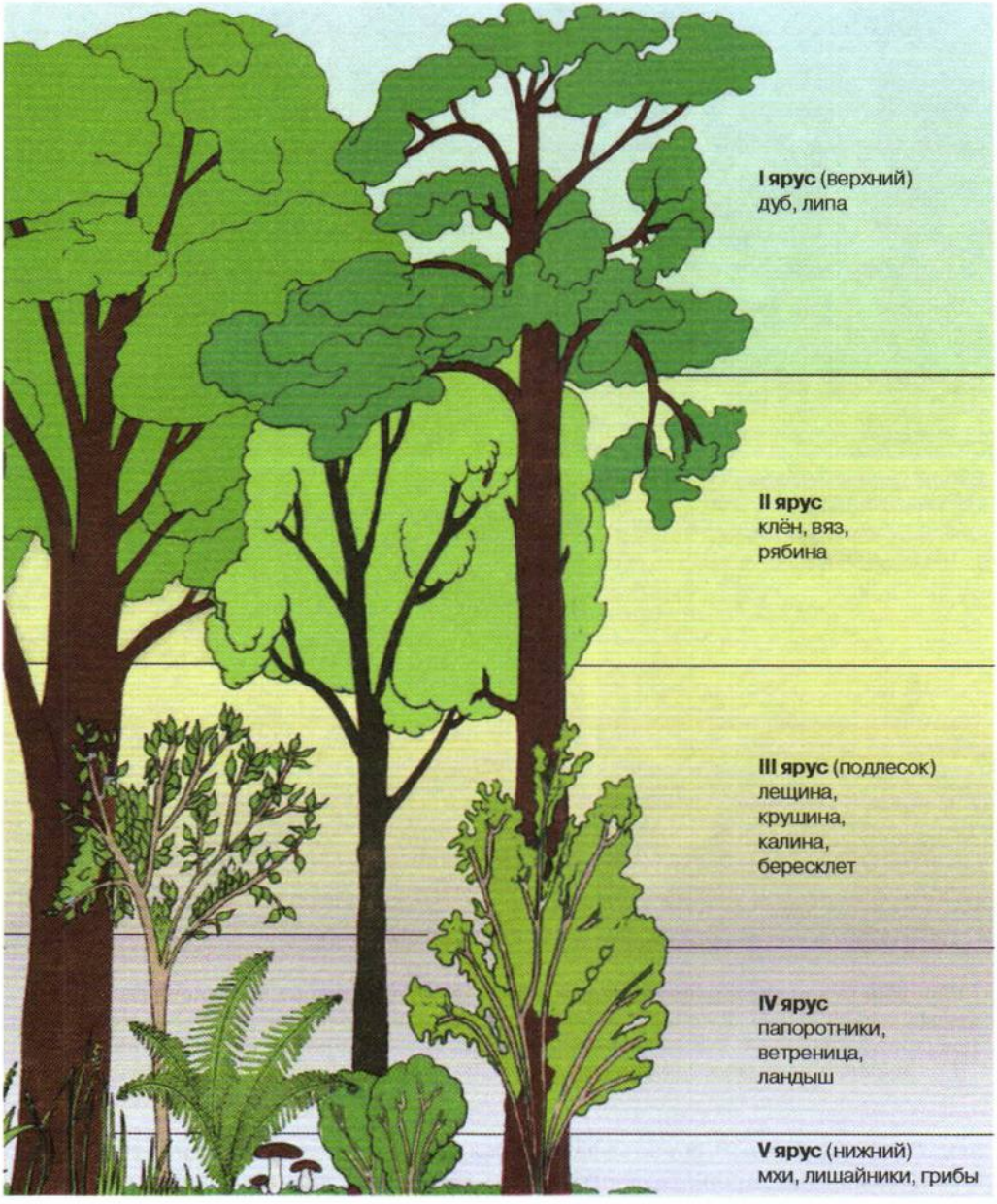


Рис. 258. Ярусность в широколиственном лесу

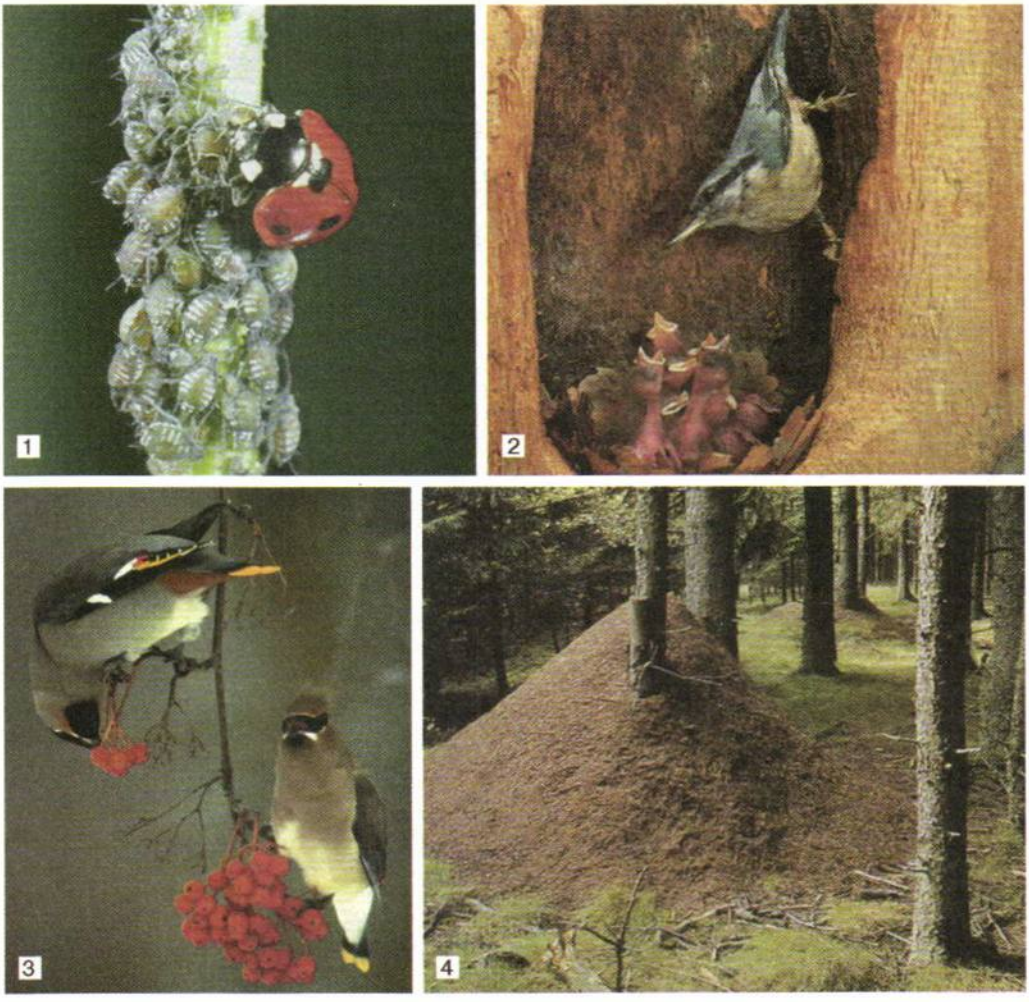


Рис. 259. Связи между организмами в биоценозе: *1* — божья коровка поедает тлей (трофическая связь); *2* — поползень использует дупла деревьев для выведения птенцов (топическая связь); *3* — свиристели разносят семена рябины (форическая связь); *4* — муравьи сооружают купол муравейника из опавшей хвои (фабрическая связь)

неоднородностью микрорельефа, деятельностью растений, животных и человека (выбросы почвы, вытаптывание травостоя, вырубка деревьев и др.).

Трофическая (от греч. *trophe* — пища, питание), или *пищевая*, *структура* биоценоза — это пищевые цепи, состоящие из организмов, находящихся в

трофических связях друг с другом. Пищевые цепи образуют сложные переплетения — трофические (пищевые) сети, которые рассмотрим ниже.

Экологическая структура биоценоза — это соотношение экологических групп организмов, составляющих сообщество. Разнообразие и обилие представителей той или иной экологической группы зависит от условий среды. В пустынях преобладают растения и животные, приспособленные к жизни в засушливых условиях, а в водных сообществах — водные растения и животные.

Связи между организмами в биоценозе. Основу существования биоценоза составляют взаимные связи между его организмами (рис. 259).

Трофические, или *пищевые, связи* являются основными в биоценозе, поскольку благодаря им обеспечивается поток энергии и круговорот веществ. Трофические связи проявляются в питании одних организмов другими либо в питании мёртвыми остатками и продуктами жизнедеятельности (рис. 259, *1*). Например, жуки божьи коровки питаются тлями, а бабочки и пчёлы кормятся нектаром цветков. Жуки-могильщики уничтожают трупы мелких зверей и птиц, а жуки-навозники — помёт животных.

Топические (от греч. *topos* — место) *связи* возникают в том случае, когда одни организмы создают среду обитания для других. Например, лишайник золотянка поселяется на коре осин и берёз, а дятлы и поползни используют для гнездования и выведения птенцов дупла деревьев (рис. 259, *2*).

Форические (от лат. *foras* — наружу) *связи* устанавливаются тогда, когда одни организмы биоценоза участвуют в распространении и расселении других. Так, дрозды и свиристели распространяют семена рябины и калины; некоторые звери на своей шерсти разносят корзинки лопуха, имеющие для прикрепления специальные прицепки (рис. 259, *3*).

Фабрические (от лат. *fabrica* — мастерская) *связи* проявляются в использовании одними организмами продуктов выделения либо мёртвых остатков других организмов для сооружения своих гнёзд и жилищ. Например, сойка для строительства гнезда собирает шерсть зверей, сухую траву и опавшие листья, а рыжие лесные муравьи сооружают купол надземной части своего жилища — муравейника — из опавшей хвои (рис. 259, *4*).

Различные связи между организмами формируют структуры биоценоза, обусловливают соотношение и численность популяций входящих в него видов растений, животных, грибов, бактерий, удерживают их друг возле друга, объединяя в устойчивые сообщества разного масштаба.

Биоценоз (сообщество); биотоп; биотическая среда: фитоценоз, зооценоз, микробоценоз; структуры биоценоза: видовая, пространственная, трофическая (пищевая), экологическая; экологические двойники; связи между организмами в биоценозе: трофические (пищевые), топические, форические, фабрические; эдификаторы; ярусность; мозаичность.

Вопросы и задания

1. Что такое биоценоз? Приведите примеры биоценозов разного масштаба.
2. Перечислите основные компоненты биоценоза. Что такое биотоп?
3. Что представляет собой видовая структура биоценоза? Приведите примеры сообществ, богатых и бедных видами организмов. Какие виды называют эдификаторами? Какова их роль в сообществе?
4. Охарактеризуйте пространственную структуру биоценоза, используя рис. 258.
5. Из чего складывается трофическая (пищевая) структура биоценоза? Объясните, почему трофические (пищевые) связи самые важные в сообществе.
6. Охарактеризуйте экологическую структуру биоценоза. От чего она зависит?
7. Какие связи существуют между организмами в биоценозе? Приведите примеры.

Дополнительная информация



Рис. 260. Граница между сообществом леса и луга — экотон

Любой биоценоз имеет свои границы. Однако иногда их нелегко определить, так как один из биоценозов постепенно переходит в другой и между ними возникает пограничная зона в виде широкой полосы — *экотон* (рис. 260). Её населяют виды, характерные как для одного биоценоза, так и для другого. Есть организмы, которые обитают только в пограничной зоне. Например, на границе леса и луга широко распространены берёза и травянистое растение золотая розга, которые в таком изобилии не встречаются ни в лесу, ни на лугу. Связано это с тем, что по освещённости, температуре, влажности и другим условиям пограничная зона занимает промежуточное положение между лесом и лугом, что благоприятствует произрастанию в ней видов, характерных для обоих сообществ. Обилие растительной пищи и возможность найти убежище привлекают в пограничную зону животных (зайцев, барсуков, тетеревов и др.). Некоторые из них предпочитают держаться исключительно в экотоне. Увеличение разнообразия и плотности организмов на границах сообществ называют *пограничным (краевым) эффектом* или *эффектом опушки*.

§ 58. Экосистемы. Круговорот веществ и поток энергии

Рассмотрите рис. 261. Из каких структурных компонентов состоит биогеоценоз? Каковы связи между компонентами биогеоценоза?

Сообщество организмов входит в состав более масштабной надорганизменной структуры — экологической системы. Она состоит из живого и неживого (косного) компонентов и компонента биокосного происхождения. Существование

экологической системы поддерживается круговоротом веществ и передачей энергии между образующими её компонентами.

Экосистема и биогеоценоз. *Экологическая система (экосистема)* — любая совокупность совместно обитающих организмов и неорганических компонентов, при взаимодействии которых осуществляется круговорот веществ и передача энергии. Термин «экосистема» был предложен в 1935 г. английским учёным Артуром Тенсли. Позднее, в 1940 г., русский учёный Владимир Николаевич Сукачёв ввёл в науку похожее понятие — *биогеоценоз* (от лат. *bio* — жизнь, *ge* — земля и *koinos* — общий).



Артур Джордж Тенсли (1871—1955)



Владимир Николаевич Сукачёв (1880—1967)

Экосистема и биогеоценоз — понятия сходные, но не тождественные. Понятие «экосистема» более широкое. Существуют экосистемы различного масштаба: микроэкосистемы (трухлявый пень, лужа с дождевой водой, аквариум и др.); мезоэкосистемы (яблоневый сад, поле, лес, пруд, река и др.); макроэкосистемы (океан, степь, тайга и др.); глобальная экосистема (биосфера). Следовательно, экосистемы не имеют определённого объёма, охватывают пространства разной величины и могут создаваться человеком для хозяйственного использования. Биогеоценоз (ельник, дубрава, сфагновое болото, суходольный луг и др.) — это природная экосистема, границы которой определены фитоценозом, т. е. сообществом растений.

Структурные компоненты экосистемы. Экосистема в границах биогеоценоза состоит из абиотической среды и биоценоза (рис. 261). *Абиотическую среду (экотоп)* экосистемы образует неживой (косный) компонент — *климатоп* (свет, температура, влага, воздух, ионный состав среды и т. п.) и компонент живого (биокосного) происхождения — *эдафотоп* (почва, грунт). *Биоценоз* экосистемы складывается из организмов трёх функциональных групп: продуцентов, консументов и редуцентов (рис. 262).

Продуценты (от лат. *producens* — создающий) — производители органических веществ — автотрофные организмы, способные синтезировать эти вещества из неорганических соединений. К данной функциональной группе относят зелёные растения, фотосинтезирующие и хемосинтезирующие бактерии.

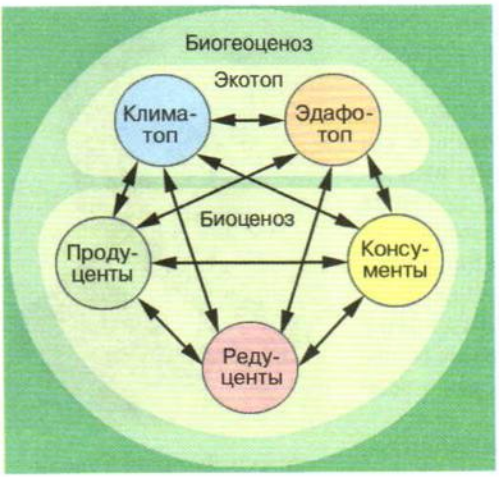


Рис. 261. Основные структурные компоненты биогеоценоза

Консументы (от лат. *consumo* — потребляю) — потребители органических веществ — гетеротрофные организмы, питающиеся продуцентами (консументы первого порядка — травоядные животные) и консументами (консументы второго, третьего и т. д. порядков — хищные животные). Растительноядные животные — например саранча, жуки-листоеды, клесты, свиристели, полёвки, зайцы, олени — потребители первого порядка; плотоядные животные — лягушки, жабы, ящерицы, змеи, насекомоядные птицы, хищные птицы и звери — потребители второго порядка, а хищные животные, кормящиеся консументами второго порядка, — потребители третьего порядка. Всеядные животные, например кабаны, могут быть консументами первого и второго порядков, а хищные, например волки, — второго и третьего порядков.

Редуценты (от лат. *reducens* — возвращающий), или *деструкторы*, — разрушители органических веществ — сапротрофные бактерии и грибы. Они потребляют мёртвые органические остатки и подвергают их минерализации (де-

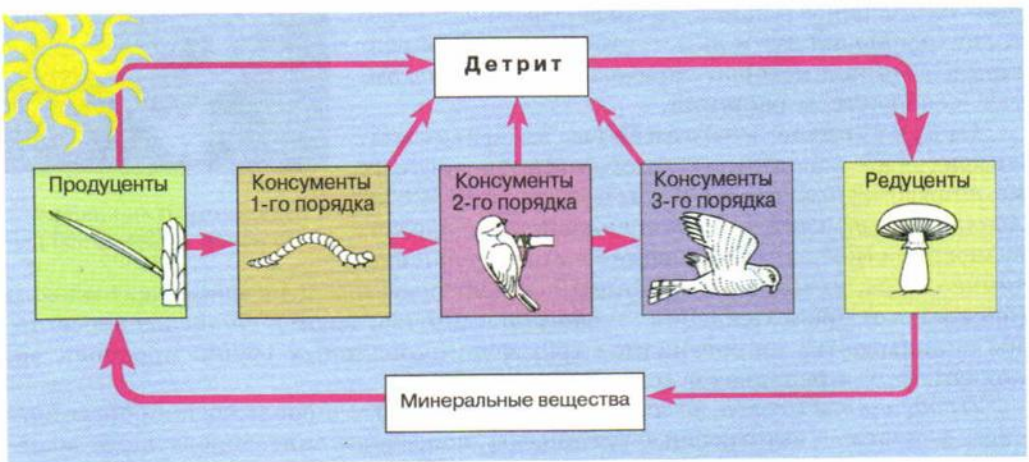


Рис. 262. Функциональные группы организмов экосистемы

струкции) до неорганических соединений. При этом одни из редуцентов, питаясь органическими веществами мёртвых растений, животных и микроорганизмов, вызывают их разложение и гниение. Другие редуценты минерализуют органические остатки до образования неорганических веществ — воды, углекислого газа, аммиака и минеральных солей, которые затем могут использоваться продуцентами.

Таким образом, экосистема состоит из продуцентов, консументов и редуцентов. Отдельное существование организмов каждой из этих функциональных групп невозможно. Если бы на Земле жили только продуценты, то в конце концов все минеральные вещества оказались бы связанными в этих организмах (или в их мёртвых остатках) и отсутствие свободных веществ привело бы к голоду продуцентов и их последующему исчезновению. Без продуцентов не смогли бы существовать консументы, так как в этом случае не происходило бы образование первичного органического вещества.

Трофические уровни. Основу существования экосистемы составляют происходящие в ней круговорот веществ и поток энергии, осуществляемые по *трофическим уровням* — группам организмов одного типа питания.

Первый трофический уровень составляют автотрофные организмы (в основном фотосинтезирующие растения — продуценты), создающие органические вещества из неорганических за счёт солнечной энергии. Второй трофический уровень образован травоядными животными, т. е. консументами первого порядка (гусеницы бабочек, мыши, полёвки, зайцы и т. п.), потребляющими органические вещества, созданные продуцентами. Третий трофический уровень занимают плотоядные животные — консументы второго порядка (хищные насекомые, насекомоядные птицы и т. п.), потребляющие травоядных животных. Четвёртый трофический уровень образуют плотоядные животные, т. е. консументы третьего порядка (хищные птицы и звери).

При поедании одних организмов другими органические вещества пищи и заключённая в них энергия переходят с одного трофического уровня на другой. При этом значительная часть пищи организмами не усваивается. Органические вещества усвоенной части пищи расходуются на дыхание, а освобождаемая при этом энергия затрачивается на другие процессы жизнедеятельности. Бóльшая часть этой энергии рассеивается в виде тепла. В среднем с одного трофического уровня на другой от растений к растительноядным животным в экосистеме передаётся около 10 % органических веществ и заключённой в них энергии, а от животных к животным — около 20 %. Такие различия связаны с тем, что растительноядные животные в целом менее эффективно усваивают пищу, чем плотоядные, ибо растительная пища содержит большое количество трудно перевариваемой клетчатки.

Трофические (пищевые) цепи и сети. Круговорот веществ и передача энергии в экосистеме осуществляются по *трофическим (пищевым) цепям* — рядам организмов, связанных друг с другом пищевыми связями. Различают два типа

трофических цепей: *пастбищные*, или *цепи выедания*, и *детритные* (от лат. *detritus* — истёртый), или *цепи разложения* (рис. 263).

Мощность энергетических потоков через цепи выедания и цепи разложения неодинакова. В водных экосистемах значительная часть энергии поступает через пастбищные цепи, где органическое вещество создают одноклеточные зелёные водоросли и цианобактерии. На суше соотношение обратное: 90 % всей энергии поступает в детритные цепи через растительный опад, который образуют деревья и кустарники. Детрит затем потребляют животные-детритофаги.

Трофические цепи образуют в экосистеме трофическую (пищевую) сеть — сложное переплетение нескольких пищевых цепей, где организмы — звенья одной цепи — являются составными частями другой цепи. Выпадение одного звена не приводит к гибели экосистемы, его заменяет организм с похожими экологическими характеристиками. Например, если в экосистеме луга произошла гибель большого числа полёвок — основной пищи лисиц, то последние могут перейти на питание насекомыми, моллюсками и земноводными, также являющимися в трофической сети луга консументами второго порядка.

Число трофических уровней в экосистемах ограниченно, что связано с потерей энергии на каждом из них. Энергия, накопленная продуцентами, к последнему трофическому уровню практически иссякает, поэтому круговорота энергии в экосистеме, в отличие от круговорота веществ, не происходит. Существует лишь однонаправленный поток энергии, связанный с её превращением и расходованием организмами на каждом трофическом уровне.

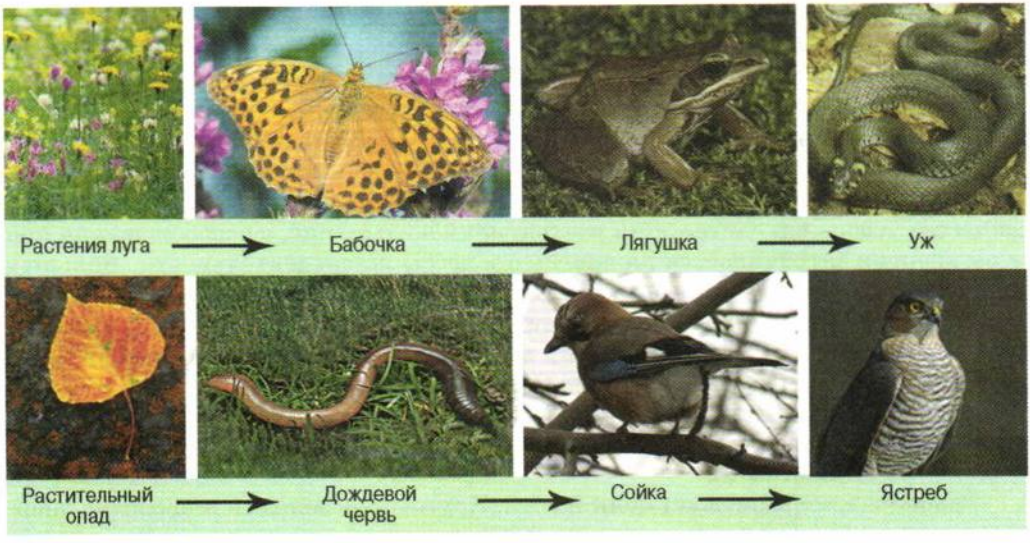


Рис. 263. Трофические цепи экосистем: пастбищная (вверху); детритная (внизу)

Экологическая система (экосистема); биогеоценоз; экотоп; климатоп, эдафотоп; функциональные группы организмов: продуценты, консументы, редуценты (деструкторы); трофические уровни; трофические (пищевые) цепи: пастбищные (выедания), детритные (разложения); трофическая сеть.

Вопросы и задания

1. Что такое экосистема и биогеоценоз? В чём сходство и различие этих понятий?
2. Из каких структурных компонентов состоит экосистема? Каково их значение?
3. Какие функциональные группы организмов различают в экосистеме? Охарактеризуйте роль организмов разных функциональных групп в поддержании экосистемы.
4. Опишите круговорот веществ и поток энергии в экосистеме. Объясните, почему неправильно говорить о круговороте энергии в экосистеме.
5. Что такое трофический уровень экосистемы? Какие организмы входят в состав разных трофических уровней экосистем? Объясните, с чем связано ограничение числа трофических уровней в экосистемах (используйте рис. 262).
6. Что такое трофические (пищевые) цепи экосистемы? Приведите примеры пастбищных и детритных цепей. В чём их различие?
7. Чем образована трофическая (пищевая) сеть экосистемы? Объясните, что произойдёт, если в широколиственном лесу исчезнут: а) все крупные растительноядные копытные звери: олени, лоси, кабаны; б) растительноядные насекомые.

Дополнительная информация

По пищевым цепям в экосистемах вместе с веществом и энергией могут передаваться и стойкие ядовитые соединения. Например, в 50-е гг. XX в. Всемирная организация здравоохранения (ВОЗ) пыталась бороться с малярией на острове Калимантан в Индонезии, опрыскивая местность пестицидом ДДТ. Кроме комаров — переносчиков малярии, ДДТ съели также и тараканы. Они были крупнее по размеру и оказались более устойчивыми к ДДТ. Тараканы не погибли, но стали более медлительными, и ящерицы поедали их в значительных количествах. Концентрируясь в организмах ящериц, ДДТ стал причиной развития у них нарушений работы нервной системы, проявившихся в ослаблении защитных рефлексов, и они стали чаще оказываться жертвами домашних кошек. Снижение численности ящериц привело к массовому размножению гусениц, которые выедают тростниковые крыши хижин местных жителей, отчего те стали проваливаться. Кроме того, вскоре началась массовая гибель домашних кошек в результате отравления ДДТ. Тогда посёлки наводнили крысы, принёсшие с собой блох, заражённых чумными бактериями. Люди вместо малярии получили гораздо более страшную болезнь — чуму. ВОЗ срочно прекратила опрыскивание ДДТ и вынуждена была сбросить на парашютах в джунгли большую партию домашних кошек. Этот дорогостоящий эксперимент убедительно показал, как важно представлять себе всю пищевую сеть экосистемы, прежде чем влиять на её отдельные компоненты.

§ 59. Основные показатели экосистем

Рассмотрите рис. 264. Какая часть энергии расходуется организмами на дыхание, а какая идёт на рост и развитие?

Для характеристики экосистем чаще всего используют показатели, количественно отображающие поток энергии в пищевых цепях на разных трофических уровнях. Главными из таких показателей являются *биомасса* и *продукция* (прирост биомассы) экосистемы.

Биомасса — суммарная масса всех организмов экосистемы или её отдельных трофических уровней. Она выражается в единицах массы живого вещества на единицу площади или объёма экосистемы (кг/га, кг/м^3 и др.). Для выявления связи с потоком энергии биомассу выражают в единицах энергии, приходящейся на единицу поверхности (Дж/м^2, кал/м^3 и др.). Биомасса всех организмов нашей планеты составляет $2{,}4 \cdot 10^{12}$ т сухого вещества, в котором заключено $30 \cdot 10^{21}$ Дж энергии. Причём 90 % от этого количества составляет биомасса наземных растений. Водные экосистемы имеют меньшую биомассу: $0{,}3 \cdot 10^9$ т — водные растения, $6 \cdot 10^9$ т — водные животные.

В экосистемах суши по биомассе преобладают многолетние древесные растения, которые живут достаточно долго и могут достигать гигантских размеров. Среди гетеротрофных организмов наибольшей биомассой обладают почвенные микроорганизмы. Значительна биомасса почвенных беспозвоночных животных, главным образом дождевых червей, которая в зависимости от местообитания составляет от 200 до 1500 кг/га. Средняя суммарная биомасса позвоночных животных различных экосистем гораздо меньше — от 1 до 15 кг/га. Хотя биомасса перелётных птиц во время зимовки на ограниченных площадях может достигать значительной величины.

Среди водных экосистем наименьшей биомассой обладают глубокие участки Мирового океана и пещерные водоёмы. В них отсутствуют крупные растения и животные, а преобладают мелкие организмы, в основном детритофаги, питающиеся органическими остатками.

Продукция — прирост биомассы, созданный организмами экосистемы в течение конкретного времени. Этот показатель служит мерой биологической продуктивности экосистемы. Его выражают в единицах массы вещества на единицу площади или объёма, произведённого организмами за определённый промежуток времени (г/м^2 в год, Дж/м^3 в год и др.).

Общая годовая продукция сухого органического вещества на Земле составляет 150—200 млрд т. Причём 2/3 из этого количества дают наземные, а 1/3 — водные экосистемы. Объясняется это тем, что биомасса продуцентов водных экосистем — водорослей — в 10 тыс. раз меньше, чем биомасса всех растений суши. Водоросли по сравнению с растениями суши живут недолго (биомасса деревьев накапливается десятки и сотни лет), и весь прирост био-

массы (продукция) водорослей потребляется животными водных экосистем. Наиболее продуктивными экосистемами Земли являются влажный тропический лес, коралловый риф, полярные области Мирового океана, наименее продуктивными — тундра, пустыни, высокогорья (второй форзац учебника).

Биологическая продуктивность экосистем связана с передачей энергии от организмов одного трофического уровня к организмам другого уровня.

Энергетические затраты организма на поддержание всех процессов метаболизма условно называют *тратой на дыхание*, так как общие их масштабы можно оценить, учитывая выделение углекислого газа. Меньшая часть усвоенной пищи трансформируется в ткани самого организма, т. е. идёт на рост, откладывание запасных питательных веществ, увеличение массы тела. Эти отношения выражаются следующей формулой:

$$Р = П + Д + Н,$$

где $Р$ — рацион питания организма, т. е. количество пищи, поглощаемой за определённый период времени; $П$ — продукция, т. е. траты на рост; $Д$ — траты на дыхание, т. е. на поддержание обмена веществ за тот же период; $Н$ — энергия неусвоенной пищи, содержащаяся в продуктах выделения.

Различают следующие основные показатели биологической продуктивности экосистем: валовую первичную продукцию, чистую первичную продукцию, вторичную продукцию (рис. 264). Рассмотрим их подробнее.

Валовая первичная продукция ($П_в$) — органическое вещество, созданное зелёными растениями за единицу времени. Часть этой продукции идёт на поддержание жизнедеятельности самих растений (траты на дыхание), остальное количество вещества вовлекается в пищевые цепи.

Чистая первичная продукция ($П_ч$) — органическое вещество, накопленное растениями, т. е. величина прироста их биомассы за определённый промежуток времени. Чистая первичная продукция — это пища для консументов и редуцентов, которые через пастбищные и детритные цепи питания используют её для своей жизнедеятельности.

Вторичная продукция ($П_2$, $П_3$) — органическое вещество, синтезируемое на уровне консументов, т. е. прирост биомассы травоядных и плотоядных животных за единицу времени. Эту величину вычисляют отдельно для каждого трофического уровня, так как прирост биомассы на каждом из них происходит за счёт энергии, поступившей с предыдущего уровня.

Всем экосистемам свойственны определённые количественные соотношения, выраженные в биомассе, созданной организмами каждого трофического уровня за единицу времени. Каждому следующему звену, начиная с продуцентов, достаётся значительно меньшее количество энергии. Например, для того чтобы масса тела травоядных животных увеличилась на 100 кг, им надо съесть 1000 кг растительной массы, а благодаря съеденным 100 кг мясной пищи хищники могут увеличить массу своего тела на 10—20 кг. Значит, на

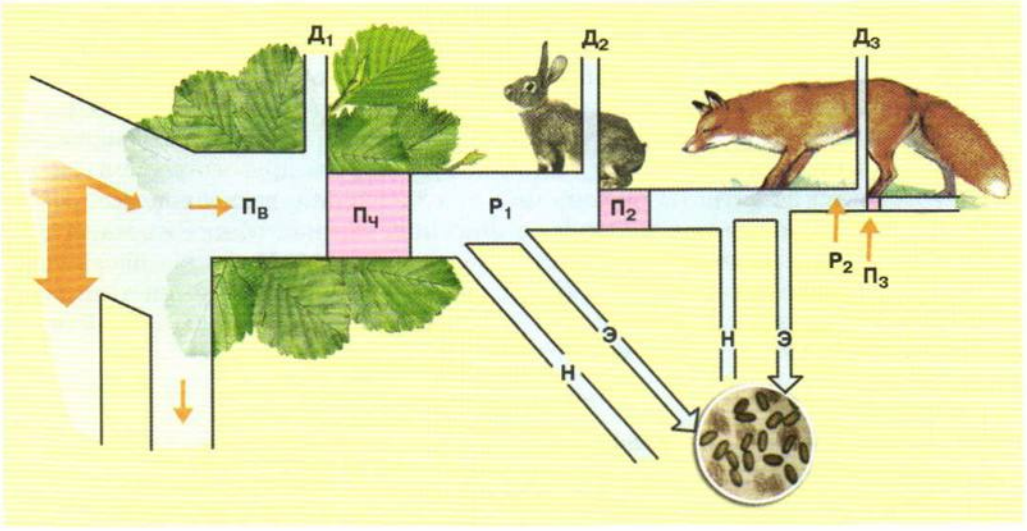


Рис. 264. Поток энергии в экосистеме через три трофических уровня пищевой цепи: $П_в$ — валовая первичная продукция; $П_ч$ — чистая первичная продукция; $П_2$, $П_3$ — вторичная продукция консументов; $Р_1$, $Р_2$ — рацион питания консументов; $Д_1$, $Д_2$, $Д_3$ — траты на дыхание; $Н$ — неиспользованная энергия; $Э$ — экскременты

создание 1 кг массы своего тела растительноядные животные затрачивают в 10 раз больше солнечной энергии, чем растения, а плотоядные животные — в 100 раз больше. Если в соответствующем масштабе графически изобразить эти величины по каждому трофическому уровню экосистемы и разместить их в порядке зависимости, то получатся экологические пирамиды.

Экологические пирамиды. Различают три типа *экологических пирамид* — чисел, биомассы и энергии. Основанием пирамид служит первый трофический уровень, а последующие уровни образуют этажи и вершину.

Пирамида чисел отражает число особей на каждом трофическом уровне экосистемы. Согласно правилу пирамиды чисел общее число особей, участвующих в пищевых цепях, с каждым звеном уменьшается (рис. 265, I). Это связано с тем, что хищники крупнее объектов своего питания и для поддержания жизни одного хищника нужно несколько жертв. Из этого правила есть исключения — те случаи, когда более мелкие хищники, например волки, живут за счёт групповой охоты на более крупных животных, например лосей. В экосистемах лесов умеренного пояса, в которых продуцентами являются деревья, а консументами первого порядка — растительноядные насекомые, численность последних выше, чем продуцентов. Пирамида чисел такой экосистемы оказывается перевёрнутой вершиной вниз (рис. 265, II).

Пирамида биомассы показывает количественные соотношения биомасс организмов каждого трофического уровня экосистем. Согласно правилу пирамиды биомассы суммарная масса растений оказывается больше, чем масса всех растительноядных животных, а масса тех, в свою очередь, превышает массу хищников. Если организмы не слишком сильно различаются по размеру, то, обозначив на трофических уровнях общую массу особей, можно получить типичную пирамиду. Однако если организмы низших уровней мельче по размерам организмов высших уровней, то получается перевёрнутая пирамида биомассы (рис. 265, III). Например, в водных экосистемах открытых и глубоких водоёмов продуценты — одноклеточные водоросли — невелики по размеру и имеют короткий жизненный цикл, поэтому их биомасса всегда меньше биомассы консументов первого порядка. Весь прирост биомассы водорослей, т. е. продукция экосистемы, служит пищей растительноядным водным животным — ракообразным, моллюскам, рыбам и др., которых хищники поедают медленнее, поэтому их биомасса в экосистеме накапливается.

Пирамида энергии отражает количество энергии, содержащейся в пище на каждом трофическом уровне. Из трёх типов экологических пирамид пирамида энергии даёт наиболее полное представление о функциональной организации экосистемы, так как число и биомасса организмов, которые слагают какой-либо уровень в тех или иных условиях, зависят не от количества фиксированной энергии, а от скорости прироста биомассы, т. е. от продукции экосистемы (рис. 265, IV, V). В противоположность пирамидам чисел и биомассы, отражающим статику экосистемы (количество организмов в данный момент и их массу), пирамида энергии показывает динамику прохождения энергии через пищевую цепь. На форму этой пирамиды не влияют размеры и интенсивность метабо-

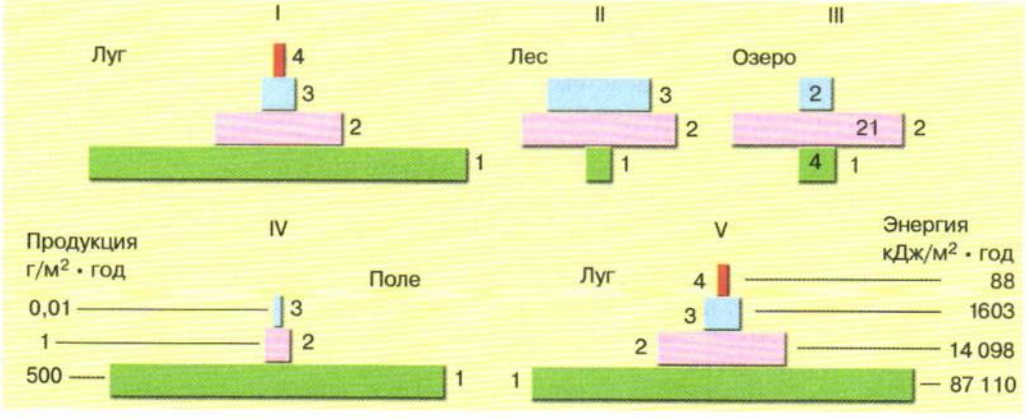


Рис. 265. Экологические пирамиды: I, II — чисел; III — биомассы; IV, V — энергии для различных экосистем (разным цветом обозначены трофические уровни)

лизма особей, и если учтены все источники энергии, пирамида будет иметь типичный вид. Согласно правилу пирамиды энергии, сформулированному в 1941 г. американским учёным Раймондом Линдеманом, с более низкого трофического уровня на более высокий переходит около 10 % потока энергии, а общее число самих уровней не может превышать шести.

Все три экологические пирамиды — чисел, биомассы и энергии — выражают в конечном итоге энергетические отношения в экосистемах, и если первые две проявляются в сообществах с определённой трофической структурой, то последняя (пирамида энергии) имеет универсальный характер. Знание законов биологической продуктивности экосистем, возможность количественного учёта потока энергии имеют практическое значение для использования человеком природных и искусственных экосистем — основного источника запасов пищевых и иных ресурсов на нашей планете. Необходимо хорошо представлять допустимые пределы изъятия растительной и животной биомассы, чтобы не подорвать продуктивность этих экосистем.

Показатели экосистем: биомасса, продукция (прирост биомассы); биологическая продуктивность экосистем: валовая первичная продукция, чистая первичная продукция, вторичная продукция; траты на дыхание; экологические пирамиды: чисел, биомассы, энергии.

Вопросы и задания

1. Что показывают биомасса и продукция экосистем? Чем объясняются различия биомассы и продукции экосистем суши и Мирового океана?
2. Охарактеризуйте основные показатели биологической продуктивности экосистем. Чем различаются между собой валовая первичная продукция, чистая первичная продукция и вторичная продукция? С деятельностью каких организмов связана биологическая продуктивность экосистем?
3. Продуктивность зелёных растений различна в разных экосистемах. На 1 м^2 в год во влажном тропическом лесу она составляет 2200 г сухого вещества, в тундре — 140 г, в океане — 125 г, в пустыне — 3 г. Объясните это явление.
4. По карте на втором форзаце учебника выясните величину первичной продукции экосистем суши и Мирового океана. Объясните, от чего она зависит.
5. Что отражают экологические пирамиды чисел, биомассы и энергии? Перечислите основные правила этих пирамид, используя для ответа рис. 265. Какое практическое значение имеют правила пирамид для человека?
6. Почему некоторые из экологических пирамид имеют перевёрнутый вид? Какая из экологических пирамид универсальна и не зависит от трофической структуры экосистемы? Приведите примеры типичных и перевёрнутых экологических пирамид.
7. В каких областях человеческой деятельности необходимы знания законов биологической продуктивности экосистем? Ответ проиллюстрируйте примерами.

§ 60. Свойства биогеоценозов и динамика сообществ

Вспомните, что такое биогеоценоз. Из каких компонентов он состоит? Какую роль в существовании биогеоценоза играют его компоненты?

Биогеоценозы существуют на определённой территории земной поверхности и способны выдерживать изменения, вносимые их компонентами. Сложившиеся биогеоценозы отличает целостность, самовоспроизводство, устойчивость, саморегуляция, а также способность сообщества организмов биогеоценоза к циклическим и поступательным изменениям.

Свойства биогеоценозов. Любой биогеоценоз обладает *целостностью*, достигаемой круговоротом веществ и поступлением энергии. Солнечная энергия, вода и минеральные вещества, аккумулируемые продуцентами, используются для жизнедеятельности живого компонента биогеоценоза. Пища, не усвоенная консументами и удалённая во внешнюю среду, органические остатки животного и растительного происхождения минерализуются редуцентами и снова вовлекаются в круговорот веществ. Углекислый газ выделяется во внешнюю среду при дыхании всех организмов биогеоценоза, а также используется продуцентами для фотосинтеза. Атмосферный кислород, потребляемый аэробами при дыхании, восполняется во внешней среде благодаря процессу фотосинтеза.

Биогеоценозы способны к *самовоспроизводству*. В основе этого свойства лежит способность организмов к размножению. Существуют благоприятные для размножения сезоны, когда численность особей разных видов в биогеоценозе возрастает, и неблагоприятные, связанные с уменьшением их численности.

Биогеоценозы обладают *устойчивостью*, т. е. способностью выдерживать изменения, вызванные разными воздействиями. Биогеоценоз считают устойчивым, если уменьшение биомассы организмов каждого трофического уровня, вызванное изменением абиотической среды, равно примерно половине биомассы организмов предыдущего трофического уровня. Например, при уменьшении количества осадков на 50 % масса продуцентов снижается в пределах 25 %, травоядных консументов — 12,5 %, хищных консументов — 6,2 % и т. д.

Для биогеоценозов характерна *саморегуляция*, т. е. способность восстанавливать существовавшее ранее равновесие и связи между основными его компонентами после природного или антропогенного воздействия. Например, высокий урожай семян ели в лесу вызывает рост численности белок, что является причиной увеличения численности их врагов — куниц. Таким образом, хищники регулируют численность своих жертв, деятельность травоядных животных влияет на численность растений и т. д.

Биогеоценозы способны к *саморазвитию* — циклическим и поступательным изменениям, вызванным действием различных факторов, в первую очередь живого компонента — биоценоза (сообщества организмов). Рассмотрим эти изменения биогеоценозов более подробно.

Циклические изменения в биогеоценозах. К *циклическим*, или регулярно повторяющимся, *изменениям* в биогеоценозах относят суточные, сезонные и многолетние. Суточные изменения связаны с закономерными периодическими сменами дня и ночи, а сезонные — со сменой времён года (биоритмы). В течение суток у растений по-разному проходят процессы фотосинтеза и испарения воды (транспирации); у животных меняется поведение: одни из них более активны днём, другие — в сумерки, а третьи — ночью.

Сезонные изменения проявляются в осеннем листопаде у многих деревьев, отлёте и прилёте перелётных птиц. С наступлением осени отмирают однолетние травы, а многолетние переходят в состояние глубокого покоя. Холоднокровные животные подвергаются холодовому оцепенению, а некоторые теплокровные животные мигрируют на юг, перекочёвывают в более благоприятные местообитания, впадают в спячку или в зимний сон.

С приходом весны видовой, а затем и численный состав организмов биогеоценоза восстанавливается. Так, в широколиственном лесу зацветают первоцветы — ветреницы, хохлатки, гусиный лук (рис. 266).

Поступательные изменения сообществ — сукцессии. Закономерный процесс превращения одних сообществ организмов биогеоценозов в другие в направлении повышения их устойчивости называют *сукцессией* (от лат. *successio* — преемственность). Термин «сукцессия» был предложен Г. Каулсоном в 1898 г. для обозначения смены фитоценозов — сообществ растений. Основная причина сукцессий — несбалансированность круговорота веществ в сообществе организмов. Различают сукцессии первичные и вторичные.

Первичные сукцессии начинаются на участках, лишённых почвы и растительности. Например, на голых скалах острова, образовавшегося в результате вулканического извержения, вначале поселяются наземные водоросли и лишайники, которые образуют *пионерные сообщества*. В результате разрушения материнской породы (замерзания и оттаивания воды, скапливающейся в расщелинах; действия кислот, выделяемых лишайниками) происходит образование почвенного слоя. Отмирающие лишайники обогащают образующуюся почву органическими остатками. Впоследствии на этом месте появляются мхи. Одновременно с лишайниками и мхами территорию заселяют мелкие насекомые, пауки и другие беспозвоночные животные. Далее становится возможным прорастание занесённых ветром семян мелких укореняющихся растений (однолет-

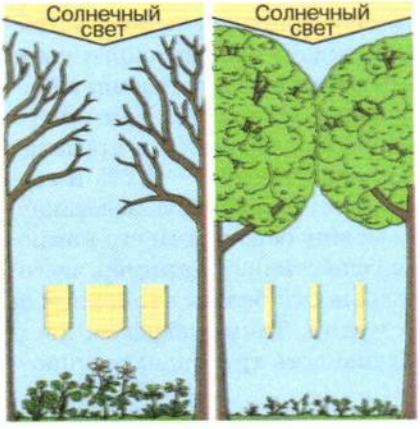


Рис. 266. Сезонные изменения в широколиственном лесу: весна (слева), лето (справа)

них и многолетних трав), увеличение видового состава и численности почвенных беспозвоночных животных, растительноядных насекомых, моллюсков и др. С накоплением в почве перегноя и повышением её влажности постепенно формируются луга и степи, заселяемые различными позвоночными животными, птицами и млекопитающими.

Вторичные сукцессии происходят на месте существовавших ранее сообществ после их нарушения (лесного пожара, вырубки леса, выпаса скота и т. д.). Такие сукцессии протекают быстрее, чем первичные, так как в нарушенных сообществах сохраняют семена, споры, подземные органы растений, покоящиеся стадии насекомых и др. Большинство вторичных сукцессий вызваны деятельностью человека, поэтому их называют *антропогенными сукцессиями*.

Рассмотрим конкретный пример антропогенной сукцессии (рис. 267). После вырубки елового леса условия среды изменяются настолько, что ели не могут вновь заселить свободную площадь. Связано это с тем, что на открытых участках всходы ели плохо переносят весенние заморозки, чрезмерный солнечный нагрев и не могут конкурировать с буйно растущими светолюбивыми растениями. Первые годы на гарях и вырубках господствуют иван-чай, вейник и другие травы. Затем на таких участках появляются всходы деревьев — берёзы, осины, а иногда и сосны. Их семена легко распространяются ветром. Подрастая, молодые деревца вытесняют светолюбивые травы, на месте которых постепенно формируется мелколиственный или сосновый лес, а также создаются условия, благоприятные для восстановления елового леса. Ель — теневыносливое дерево; хорошо растёт в окружении берёз, осин и сосен, конкурируя с ними за влагу и минеральные вещества почвы. Достигнув верхнего яруса, ели в конечном итоге полностью вытесняют светолюбивые деревья, и на месте смешанного леса возникает тёмнохвойный — еловый лес.

При отсутствии нарушений сукцессия завершается образованием зрелого сообщества, которое американский учёный Фредерик Клементс в 1916 г. предложил называть *климаксным* (от греч. *klimax* — лестница). Еловый лес — климаксное сообщество. Круговорот веществ и поток энергии в нём сбалансированы, одни организмы используют продукты жизнедеятельности других. Климаксные сообщества способны к длительному самоподдержанию в соответствующем диапазоне существующих условий среды.

Таким образом, в результате сукцессий возникает всё биологическое разнообразие природных сообществ на нашей планете: незрелых, находящихся на различных стадиях развития, и зрелых — климаксных.

Свойства биогеоценозов: целостность, самовоспроизводство, устойчивость, саморегуляция, саморазвитие; изменения биогеоценозов: циклические, поступательные; сукцессии: первичные, вторичные (антропогенные); сообщества: пионерные, климаксные.

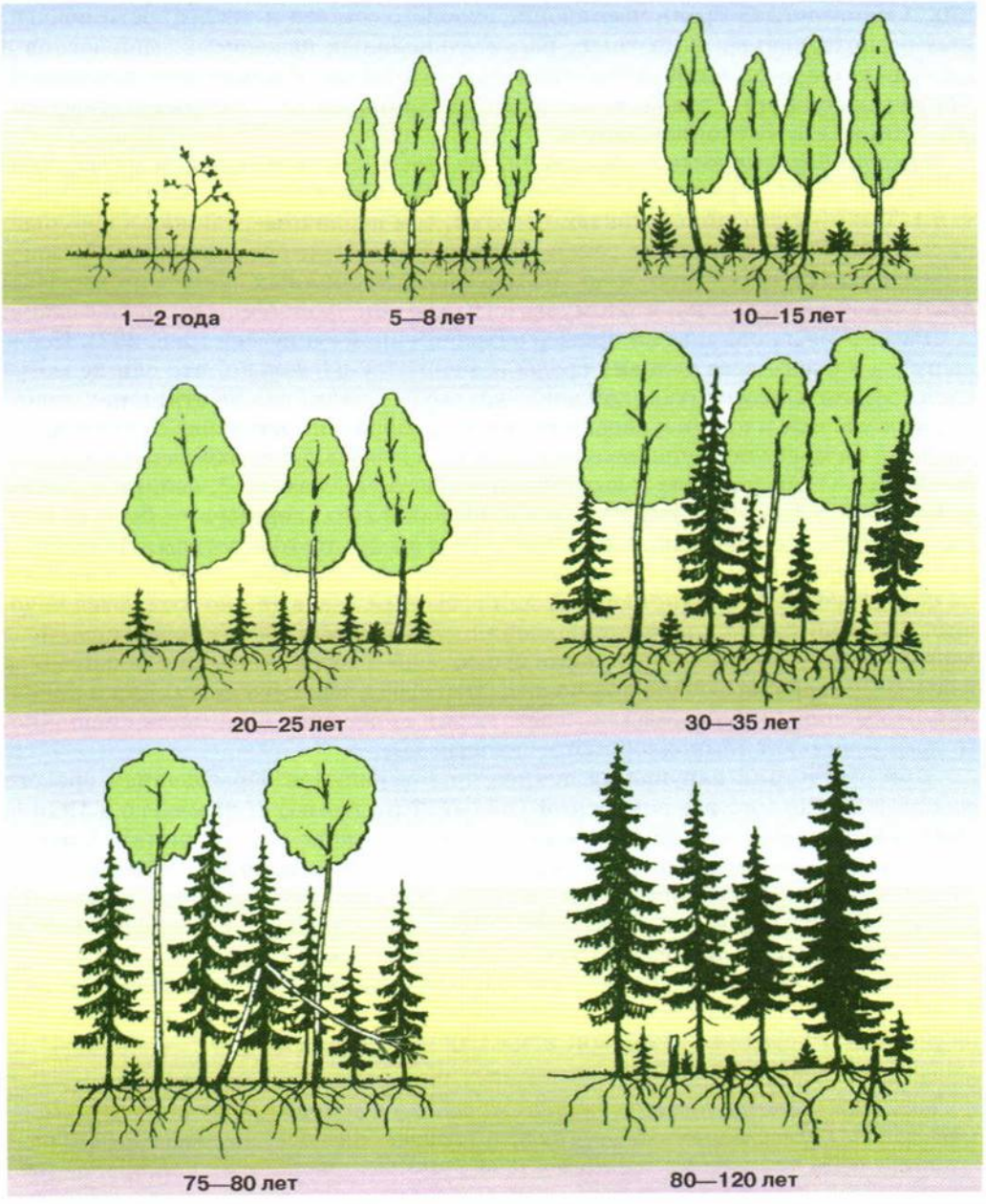


Рис. 267. Антропогенная сукцессия — восстановление ельника после вырубки

Вопросы и задания

1. Охарактеризуйте основные свойства биогеоценозов. Какие процессы в природе обусловлены проявлением этих свойств? Приведите примеры.
2. В чём состоят циклические изменения в биогеоценозах? Приведите примеры суточных, сезонных и многолетних изменений. Каковы их причины?
3. Что такое сукцессия? Чем первичные сукцессии отличаются от вторичных? Приведите примеры первичных и вторичных сукцессий.
4. Опишите конкретную антропогенную сукцессию. Деятельность каких организмов приводит к смене одного сообщества другим? Чем завершается сукцессия?
5. Чем зрелое (климаксное) сообщество отличается от незрелого? Используя дополнительную литературу и Интернет, выясните, какие зрелые сообщества характерны для вашей местности. Результаты работы оформите в виде проекта.

§61. Природные экосистемы

Рассмотрите рис. 268, 270. Из каких компонентов состоят изображённые на рисунках природные экосистемы? Какие организмы являются в них продуцентами, консументами и редуцентами?

Всё разнообразие природных сообществ на нашей планете образовано водными и наземными экосистемами. Водные сообщества называют *гидроценозами* (от греч. *hydor* — вода и *koinos* — общий), они являются составной частью различных *водных экосистем*. Наземные сообщества организмов образуют *экосистемы суши*, которые в границах определённого растительного сообщества — фитоценоза — ещё называют биогеоценозами.

Экосистема озера. Водные экосистемы входят в состав Мирового океана, занимающего вместе с морями и их бассейнами около 71 % поверхности земного шара. Водные экосистемы характеризуются большим разнообразием. Различают экосистемы открытых вод и побережий, рек, озёр, прудов, болот, пещерных водоёмов и др. Рассмотрим в качестве примера *экосистему озера* как одну из самых распространённых в умеренном поясе (рис. 268).

Абиотическая среда озера представлена водой, растворёнными в ней минеральными веществами, кислородом и углекислым газом. К этой среде также можно отнести температуру, свет, давление, которые оказывают существенное влияние на жизнь водных обитателей. Гидроценоз озера составляют разнообразные организмы, живущие как в толще воды, так и на её поверхности и у дна. Производным живого и неживого компонента экосистемы озера является грунт, в состав которого, помимо неорганических соединений, входят органические остатки отмерших растений и погибших животных.

Основной источник энергии для экосистемы озера — солнечный свет. Он проникает сквозь толщу воды и используется главными продуцентами озера — одноклеточными водорослями и цианобактериями, составляющими *фито-*

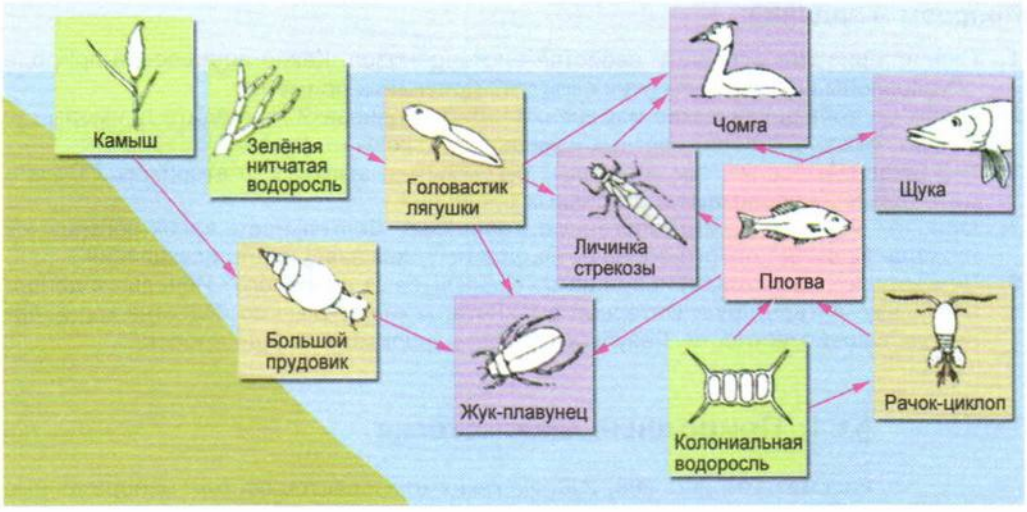


Рис. 268. Трофическая сеть экосистемы озера

планктон (от греч. *phyton* — растение и *planktos* — блуждающий). Биомасса фитопланктона невелика — всего несколько миллиграмм на 1 м^3 воды, но он обладает высокой продуктивностью. Фитопланктон обеспечивает существование в озере консументов первого порядка — простейших, мелких рачков (дафний, циклопов), образующих *зоопланктон* (от греч. *zoon* — животное и *planktos* — блуждающий). Зоопланктоном питаются более крупные животные — черви-планарии, водные членистоногие и мальки рыб — консументы второго порядка, служащие пищей для взрослых рыб — консументов третьего порядка, которых поедают рыбоядные хищники (хищная птица скопа), образующие четвёртый трофический уровень экосистемы озера.

На мелководных участках озера произрастают укореняющиеся в грунте водные растения: кувшинки, кубышки, камыши, рогоз и тростник. Среди них находят убежище и пищу моллюски, водные насекомые и их личинки, рыбы, земноводные и другие водные животные. На открытой поверхности озера встречаются свободно плавающие растения, например насекомоядная пузырчатка, живут клопы-водомерки и жуки-вертячки, а также водоплавающие птицы (утки, гуси, лебеди) и полуводные звери (ондатра, выхухоль).

На дне озера, где меньше кислорода и недостаточно света для фотосинтеза, главным источником энергии служат отмершие растения и погибшие животные, т. е. детрит. В состав организмов — обитателей дна, называемых *бентосом* (от греч. *benthos* — глубина), входят животные, питающиеся детритом — речные раки, черви-трубочники, бактерии-сапротрофы, — выполняющие в экосистеме озера роль редуцентов.

Значительное влияние на жизнь экосистемы озера оказывает температура воды. Благодаря тому что при +4 °С вода имеет наибольшую плотность, в озере в разное время года наблюдается её расслоение по вертикали (рис. 269). Так, вода с температурой ниже +4 °С обладает более низкой плотностью, поэтому зимой поднимается вверх и замерзает, покрывая озеро слоем льда, что предотвращает полное промерзание. Весной солнце растапливает лёд и нагревает поверхностные слои воды, которые с приближением их температуры к +4 °С погружаются вниз, заставляя лежащую под ними более холодную воду подниматься вверх. Этому способствуют ветер и волны. Осенью происходит обратное явление: первыми охлаждаются поверхностные слои, которые перемещаются вниз и вытесняют наверх более тёплую воду. Такое весеннее и осеннее перемешивание воды обеспечивает вынос к поверхности озера питательных веществ, богатых донными отложениями, и обитающий у поверхности зоопланктон может свободно использовать их в пищу. В свою очередь вода, перемещающаяся из поверхностных слоёв в придонные, приносит организмам-редуцентам и другим обитателям дна озера необходимый для дыхания кислород.



Рис. 269. Распределение температуры воды в озере в разное время года

Экосистема смешанного леса. Среди наземных природных экосистем условно выделяют древесные и травянистые экосистемы. Рассмотрим в качестве примера *экосистему смешанного леса* как одну из самых распространённых в умеренном поясе (рис. 270).

Важнейшая роль в экосистеме смешанного леса принадлежит древесным растениям. Они создают особый световой и температурный режим, формируют лесную подстилку, служат прибежищем и пищей для многих животных, грибов и микроорганизмов.

По биомассе в смешанном лесу преобладают различные виды деревьев: ель, сосна, берёза, осина, дуб, рябина, клён. Используя солнечный свет в процессе фотосинтеза, они создают первичное органическое вещество, т. е. являются продуцентами экосистемы. Их листвой, хвоей, древесиной, семенами и плодами питаются консументы первого порядка — различные насекомые (гусеницы бабочек, жуки-листоеды и короеды, личинки жуков усачей), растительноядные птицы (глухарь, рябчик, тетерев) и некоторые звери (белка, лесная

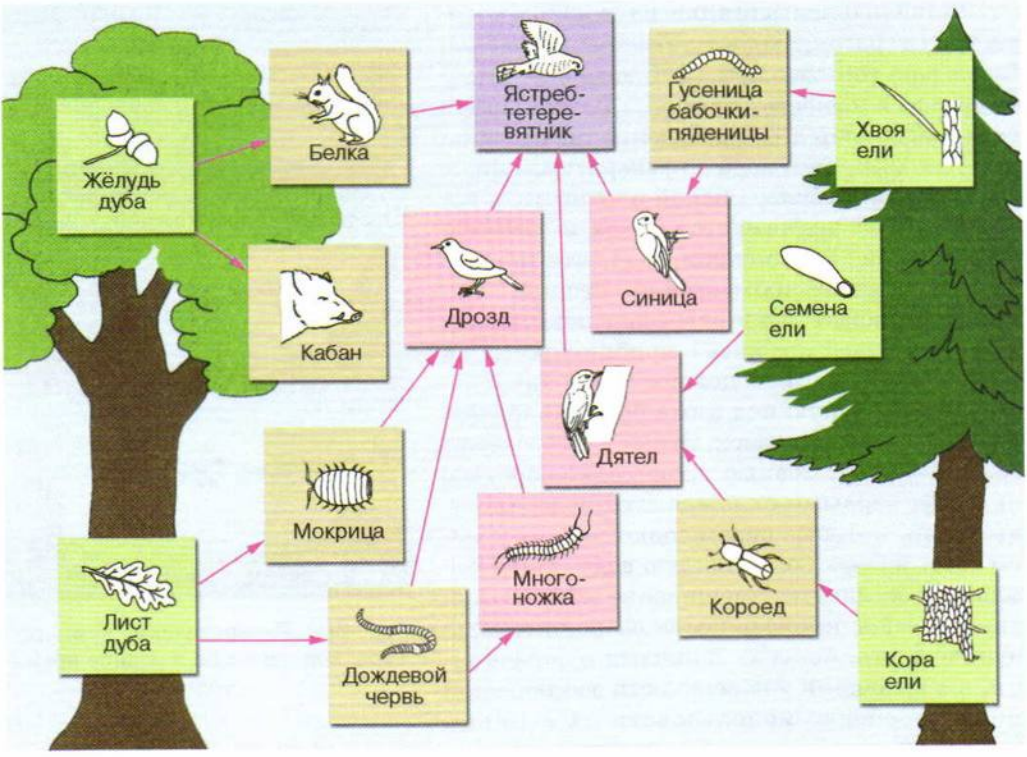


Рис. 270. Трофическая сеть экосистемы смешанного леса

мышь, кабан, лось). Насекомых и их личинок поедают встречающиеся в смешанном лесу земноводные (бурая лягушка, серая жаба), насекомоядные птицы (дрозд, дятел, кукушка, синица) и звери (землеройка, ёж), являющиеся консументами второго порядка. Ими, в свою очередь, питаются хищники: ястреб-тетеревятник и куница — консументы третьего порядка.

Особое место в экосистеме смешанного леса занимает лесная подстилка. В ней постоянно или временно обитают различные животные-детритофаги (дождевые черви, многоножки, клещи, мокрицы, личинки жуков-жужелиц и др.), поедающие органические остатки, а также плесневые грибы и гнилостные бактерии, выполняющие роль редуцентов (рис. 271). Население лесной подстилки особенно многочисленно в тех местах, где почва богата *гумусом* (от лат. *humus* — земля, почва) — перегноем, состоящим из тёмноокрашенных частиц, содержащих органические вещества.

Поскольку растительный опад образуется осенью, когда температура воздуха и почвы понижается, то его разложение замедляется и он формирует на-

почвенную подстилку из листьев, которая служит защитой для впадающих в зимнюю спячку животных, например ежей, личинок насекомых, лягушек, ящериц и змей. Весной с повышением температуры воздуха и почвы численность почвенных организмов увеличивается и они начинают активно перерабатывать растительный опад, превращая его в доступные для растений минеральные вещества.

Природные сообщества: водные (гидроценозы), наземные (биогеоценозы); экосистема озера, фитопланктон; зоопланктон; бентос; экосистема смешанного леса; гумус.



Рис. 271. Обитатели лесной подстилки экосистемы смешанного леса

Вопросы и задания

1. Из каких компонентов состоит экосистема озера? Почему биомасса продуцентов в ней меньше, чем биомасса консументов? Ответ поясните.
2. Какой фактор абиотической среды в наибольшей степени влияет на жизнь экосистемы озера? Каково его значение для жизни экосистемы?
3. Перечислите организмы, входящие в состав фитопланктона, зоопланктона и бентоса экосистемы озера. Какова их роль в жизни экосистемы озера?
4. Используя рис. 268, составьте из организмов экосистемы озера две-три пастбищные и детритные цепи.
5. Какие факторы среды определяют жизнь экосистемы смешанного леса?
6. Какие организмы преобладают по биомассе в экосистеме смешанного леса? К какой функциональной группе они принадлежат? Каково их значение?
7. Какова роль лесной подстилки для жизни экосистемы смешанного леса? Перечислите виды организмов, обитающих в лесной подстилке. Каково их значение?
8. Используя рис. 270, составьте из организмов экосистемы смешанного леса две-три пастбищные и детритные цепи.

§ 62. Антропогенные экосистемы

Рассмотрите рис. 272—275. Из каких компонентов состоят изображённые на рисунках антропогенные экосистемы? Какие организмы являются в них продуцентами, консументами и редуцентами?

В процессе исторического развития человек постепенно преобразовывал природу для своих нужд. Интенсивная хозяйственная деятельность привела к частичной замене природных экосистем *антропогенными* — агроэкосистемами и урбоэкосистемами, структура которых создаётся, поддерживается и контролируется человеком в своих интересах.

Агроэкосистемы. Примерно 10 % площади поверхности суши на Земле занимают *агроэкосистемы* (от греч. *agros* — поле), состоящие из абиотической среды и *агробиоценозов* — сообществ организмов, обитающих на землях сельскохозяйственного, а также лесного пользования, занятых посевами культурных растений либо посадками древесных насаждений (рис. 272).

Растительный покров в агроэкосистемах представлен каким-то одним преобладающим (в садах) или единственным (на поле) видом либо даже сортом культивируемого растения. Дикорастущие растения в агроэкосистемах становятся сорняками, и с ними человек ведёт постоянную борьбу. Многие сорняки приспособлены к жизни рядом с определёнными культурными растениями. Так,

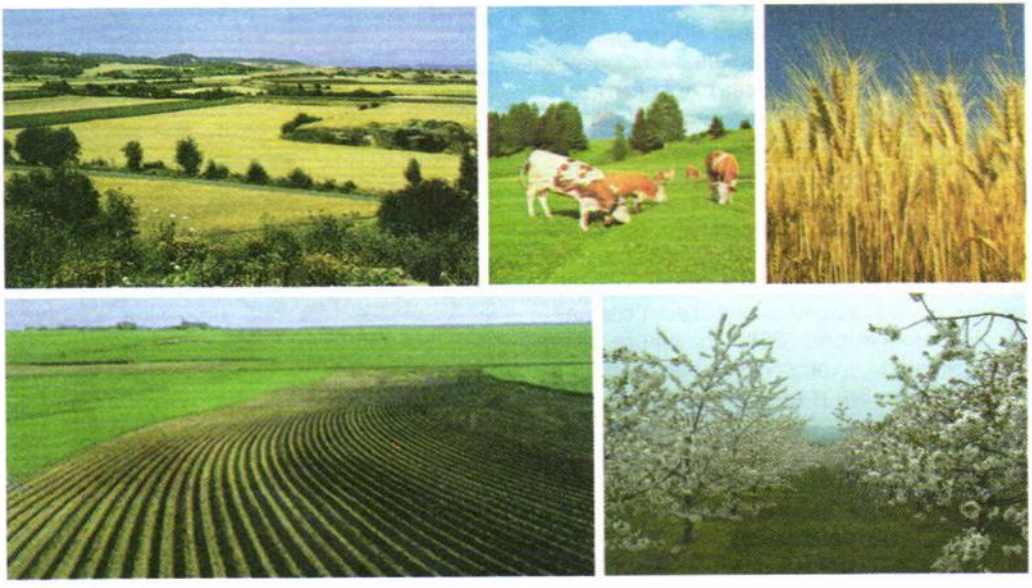


Рис. 272. Агроэкосистемы: поля, пастбища, сады

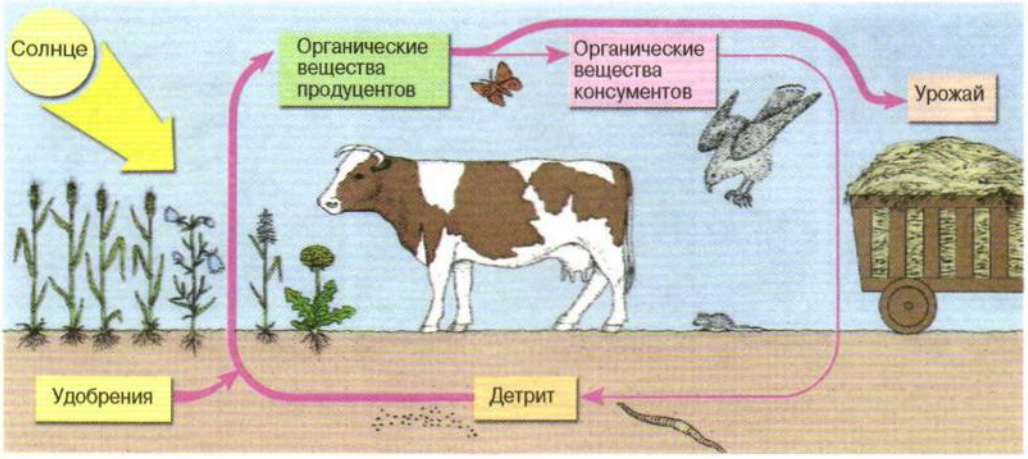


Рис. 273. Круговорот веществ и поток энергии в агроэкосистеме

на пшеничных полях встречаются василёк, пырей, осот, хвощ. Выращиваемые растения и сопутствующие им сорняки в агроэкосистемах являются производителями органического вещества — продуцентами. Синтезируемые ими органические соединения и аккумулированная энергия вовлекаются в круговорот веществ и энергетический поток (рис. 273).

Растительноядные животные (первичные консументы), перешедшие к питанию выращиваемыми человеком культурами, находят в агроэкосистемах благоприятные условия, размножаются в больших количествах и могут сильно повреждать культивируемые растения. Так, на пшеничных полях сельскохозяйственным растениям значительный вред наносят хлебные жуки, гусеницы бабочек-совок, перепела, полёвки, полевые мыши, суслики, хомяки; на картофельных полях — колорадские жуки, жуки-щелкуны; на капустных полях — тли, гусеницы бабочек-белянок. Имеются в агроэкосистемах и грибы-паразиты, например головня поражает пшеницу и кукурузу; мучнистая роса — крыжовник, смородину; фитофтора — картофель и томаты.

В агробиоценозе, как и в природном сообществе, комплексы организмов, входящие в его состав, характеризуются различными взаимоотношениями, в том числе трофическими связями, образующими пастбищные и детритные пищевые цепи. Однако видовое разнообразие организмов в агробиоценозах беднее, чем в природных сообществах, поэтому пищевые цепи агроэкосистем состоят из небольшого числа видов (рис. 274).

Агроэкосистемы создаются человеком и служат для получения растительной или животноводческой продукции. От природных экосистем (биогеоценозов) они отличаются следующими особенностями.

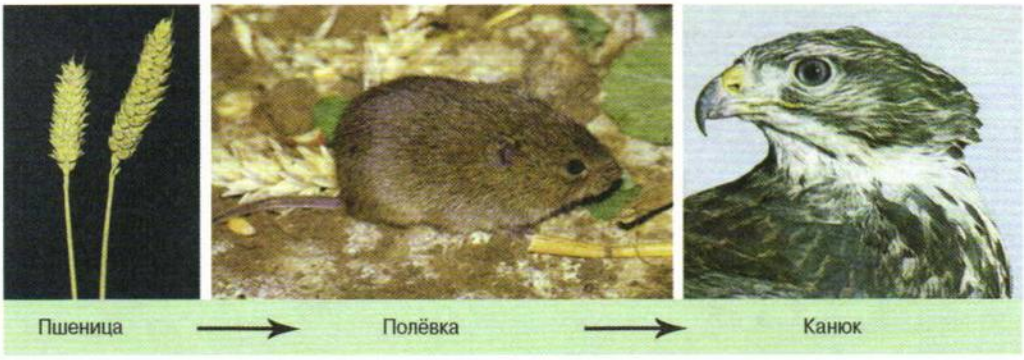


Рис. 274. Пастбищная пищевая цепь агробиоценоза

1. Растительный покров в агроэкосистемах формируется не в процессе эволюции, а создаётся человеком и представлен обычно одним видом или даже одним сортом культивируемого растения, т. е. *монокультурой* (поле пшеницы, картофеля и т. д.), а также сопутствующими ему сорняками.

2. Комплексы организмов в агроэкосистемах (кроме культивируемых) образуются в процессе естественного отбора, в действие которого вмешивается человек. Он создаёт оптимальные условия для выращиваемых культурных растений, а виды организмов, не способные ими питаться, вымирают.

3. Наряду с солнечной энергией в агроэкосистемах используется дополнительный источник энергии, вносимый человеком (минеральные и органические удобрения, химические средства защиты растений и т. п.).

4. В агроэкосистемах не происходит полного круговорота веществ, нарушен баланс питательных элементов, так как основная их часть выносится вместе с урожаем. Для возмещения потерь человек вносит в почву в виде удобрений необходимое количество питательных элементов.

5. Устойчивость агроэкосистем зависит от частоты и степени изменений. Наиболее устойчивы посадки многолетних растений, наименее — однолетних культур. Среди комплексов организмов наиболее устойчивы обитатели почвы и насекомые, питающиеся культурными растениями.

6. Агроэкосистемы регулируются и поддерживаются человеком (полив, внесение удобрений, борьба с сорняками и вредителями). В случае отсутствия поддержки агроэкосистема разрушается и превращается в биогеоценоз (в умеренном климате — в лес, в засушливом — в степь).

Урбоэкосистемы. В настоящее время половина населения земного шара живёт в городах, и по прогнозу учёных в ближайшие десять лет число горожан увеличится до 75 %. Это неизбежно ведёт к расширению площадей *городских экосистем*, или *урбоэкосистем* (от лат. *urbs* — город), в составе которых, помимо природных компонентов (воздуха, воды, почвы, растений, животных,

грибов, микроорганизмов), входит созданная человеком особая среда — техносфера, представленная промышленными предприятиями, архитектурно-строительными объектами, транспортом, жилыми зданиями и т. д.

Техносфера оказывает существенное влияние на абиотическую и биотическую среды городских экосистем. Так, воздух многих крупных городов из-за выбросов промышленных предприятий и автотранспорта содержит значительное количество пыли, углекислого и угарного газов, токсических аэрозолей, что является причиной уменьшения видового разнообразия растений и животных. Вода в городских водоёмах сильно загрязнена промышленными и бытовыми стоками, имеет повышенное содержание органических веществ, высокую кислотность и низкую концентрацию кислорода, что делает её малопригодной для жизни водных обитателей. Серьёзное влияние на городскую среду оказывает электромагнитное и шумовое загрязнение, вызванное работой передающих антенн, линий электропередач, строительных механизмов и др. Они отпугивают диких животных и оказывают отрицательное воздействие на здоровье человека.

Среди живого компонента урбоэкосистем самым заметным является *городская флора* (рис. 275, *1*). Зелёные насаждения, в составе которых есть виды, устойчивые к недостатку влаги в почве и повышенному содержанию солей

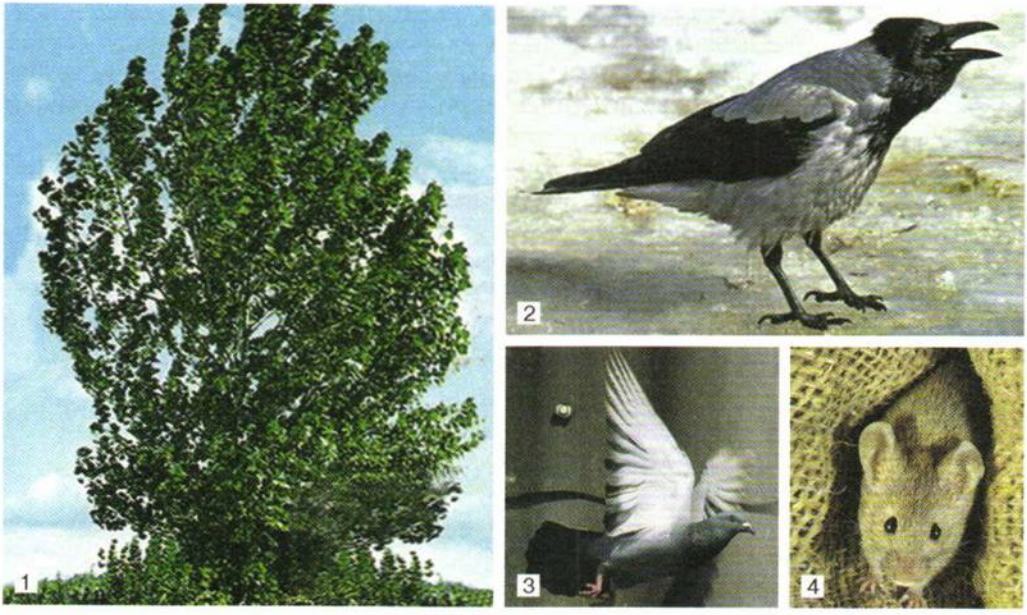


Рис. 275. Представители городской флоры и фауны: *1* — тополь бальзамический; *2* — ворона серая; *3* — голубь сизый; *4* — мышь домовая

(тополь бальзамический, каштан конский, клён американский), поглощают из городского воздуха углекислый газ, выделяют кислород и летучие вещества — фитонциды, убивающие болезнетворных бактерий. Городская растительность способствует ионизации воздуха, что благотворно влияет на здоровье человека. Например, в городских парках содержание полезных аэроионов в воздухе в два раза выше, чем в дворах-колодцах, лишённых растительности. Растения города поглощают шум и выполняют роль живого фильтра, задерживающего пыль и различные химические соединения. В ряде стран на городских газонах осуществляется посев видов трав, очищающих почву от загрязнения тяжёлыми металлами. Растения оказывают и эстетическое воздействие на человека, благотворно влияют на его психику и эмоциональное состояние.

Особенностью городской фауны является её *синантропизация* (от греч. *syn* — вместе и *anthropos* — человек), т. е. присутствие видов, способных существовать рядом с человеком: ворон, галок, голубей, воробьёв, чаек, ласточек, мышевидных грызунов и насекомых (рис. 275, *2*, *3*, *4*). Вертикальные стены домов с выступами, различными укрытиями, нагретые солнцем и теплосетями, во многом напоминают скалы и используются городскими птицами для отдыха и гнездования. Обилие пищи в различных местах города создаёт надёжную кормовую базу для многих животных, которые стали оседлыми и выполняют в урбоэкосистеме роль санитаров природы.

Ряд видов городской фауны, живущих в квартирах, подвалах домов и подземных коммуникациях (крыса серая, мышь домовая, комар-пискун, таракан рыжий, муравей фараонов), портят запасы продовольствия, переносят возбудителей заболеваний. Вред, причиняемый этими животными, велик, и люди вынуждены вести с ними постоянную борьбу.

Особенностью городской фауны является её мозаичное распределение. Многие виды животных, главным образом насекомые, паукообразные, моллюски и мелкие млекопитающие, образуют в городе островные популяции, изолированные друг от друга автомагистралями. Даже обычная дорожка в городском парке может представлять непреодолимый барьер на пути расселения мелких животных, что делает невозможным их свободное скрещивание и создаёт угрозу для существования популяций (рис. 276).



Рис. 276. Особая конструкция дорожек в парках позволяет спасти мелких беспозвоночных животных (по К. Н. Благосклонову)

Антропогенные экосистемы: агроэкосистема, городская экосистема (урбоэкосистема); агробиоценоз; монокультура; техносфера; городская флора и фауна; синантропизация фауны.

Вопросы и задания

1. С какой целью человек создаёт агробиоценозы и агроэкосистемы?
2. Перечислите основные отличия агроэкосистем от биогеоценозов.
3. В агробиоценозах часто происходят вспышки размножения насекомых-вредителей. Объясните, каковы преимущества использования биологических и механических методов сокращения их численности по сравнению с химическими методами.
4. Чем урбоэкосистема отличается от биогеоценоза?
5. Каковы особенности городской флоры и фауны? Назовите основных её представителей. Какие особенности образа жизни позволяют этим организмам существовать в городских условиях? Как могли появиться такие приспособления?
6. Каково значение зелёных насаждений и синантропных животных для городской среды? Приведите примеры положительного и отрицательного значения.
7. Оцените состояние зелёных насаждений на территории вашей школы. Какие виды деревьев и кустарников имеют минимальную и максимальную степень угнетения? В чём причины? Предложите рекомендации по озеленению пришкольной территории.
8. Проведите наблюдения за встречающимися в окрестностях вашей школы птицами (воронами, галками, воробьями и голубями). Каковы особенности их жизни в городских условиях? Каково значение городских птиц?

§ 63. Биоразнообразие — основа устойчивости сообществ

Вспомните, с чем связано биоразнообразие органического мира на нашей планете. От чего зависит устойчивость сообществ?

Разнообразие жизни всегда поражало исследователей. В природе нет абсолютно одинаковых особей, популяций, видов, сообществ. Их исчезновение обедняет генофонд планеты, ведёт к необратимым изменениям. Усиление этих процессов по вине человека (разрушение мест обитания видов, замена природных экосистем антропогенными и др.) породило вопрос: какова связь между устойчивостью и *биологическим разнообразием (биоразнообразием)* сообществ? Ответ на него был найден при изучении видовой структуры сообществ, а также изменений в экосистемах, связанных с исчезновением видов.

Современные представления о биоразнообразии как основе устойчивости сообществ базируются на следующих принципах.

Принцип дополнительности. В любых сообществах уживаются вместе только те виды, которые обладают разными экологическими нишами и, следова-

тельно, дополняют друг друга в использовании ресурсов среды. Вы уже знаете, что в наземных сообществах имеется пространственная структура, связанная с ярусным распределением организмов. Особенно хорошо это заметно в лесах, где может быть до 5—6 ярусов (см. рис. 258). Так, в широколиственных лесах дуб и липа, образующие верхний (первый) ярус, перехватывают 70—80 % поступающего солнечного света. Во втором ярусе растут менее светолюбивые деревья, например клён остролистный, липа мелколистная, которым достаточно уже 10—20 % светового потока. Растениям третьего яруса (орешнику (лещине), жимолости, бересклету, крушине), образующим подлесок, достаётся менее 10 % солнечного света. Многолетние травянистые растения (хохлатка, ветреница, гусиный лук, медуница, ландыш майский, зеленчук зелёный, копытень европейский, вороний глаз), образующие четвёртый ярус, а также мхи и лишайники, произрастающие в нижнем (пятом) ярусе широколиственного леса, способны осуществлять фотосинтез всего при 1—2 сотых долях от общей освещённости. Таким образом, растения широлиственного леса, дополняя друг друга в ярусах, оптимально используют весь поток солнечной энергии.

С ярусами в широколиственном лесу связано и распределение животных (рис. 277). Так, в кронах деревьев первого и второго ярусов живут листогрызущие насекомые, насекомоядные птицы (зяблики, славки, иволги), мелкие зверьки (белки, сони). Пищей им служат листья, плоды и семена. Особенно разнообразно население животных нижнего яруса. Здесь обитают зайцы, кабаны, ежи, лесные мыши и другие животные, которые кормятся травянистыми растениями, грибами, упавшими плодами, семенами, червями, личинками насекомых — обитателями лесной подстилки. Распределение животных по ярусам снижает конкуренцию между ними в питании. Дополняют друг друга в широколиственном лесу и разные виды грибов. Например, шляпочные грибы — трутовики, опята, вёшенки — специализируются на разрушении живой и мёртвой древесины, а плесневые грибы — свежеопавших листьев, семян и плодов. Существует специализация и у микроорганизмов-редуцентов: одни из них расщепляют белки и аминокислоты, другие — целлюлозу и хитин.

Принцип взаимозаменяемости. Виды организмов в том или ином сообществе могут быть заменены другими, не нарушая общего хода круговорота веществ и потока энергии в экосистеме, если у них такие же экологические потребности. Например, в тёмнохвойных лесах встречаются разные виды елей и пихт, выполняющие в сообществах одинаковые экологические роли; на суходольных лугах обитают разные виды насекомых-опылителей: медоносная пчела, бабочка-крапивница, жук-бронзовка, муха-журчалка и др. Однако полностью похожих друг на друга видов в природе нет, всегда имеются отличия, иногда проявляющиеся в мельчайших деталях.

Так как экологические ниши разных видов могут частично перекрываться, исчезновение одного из них для сообществ с большим биоразнообразием не опасно. Его функции берёт на себя другой вид с похожими экологическими по-

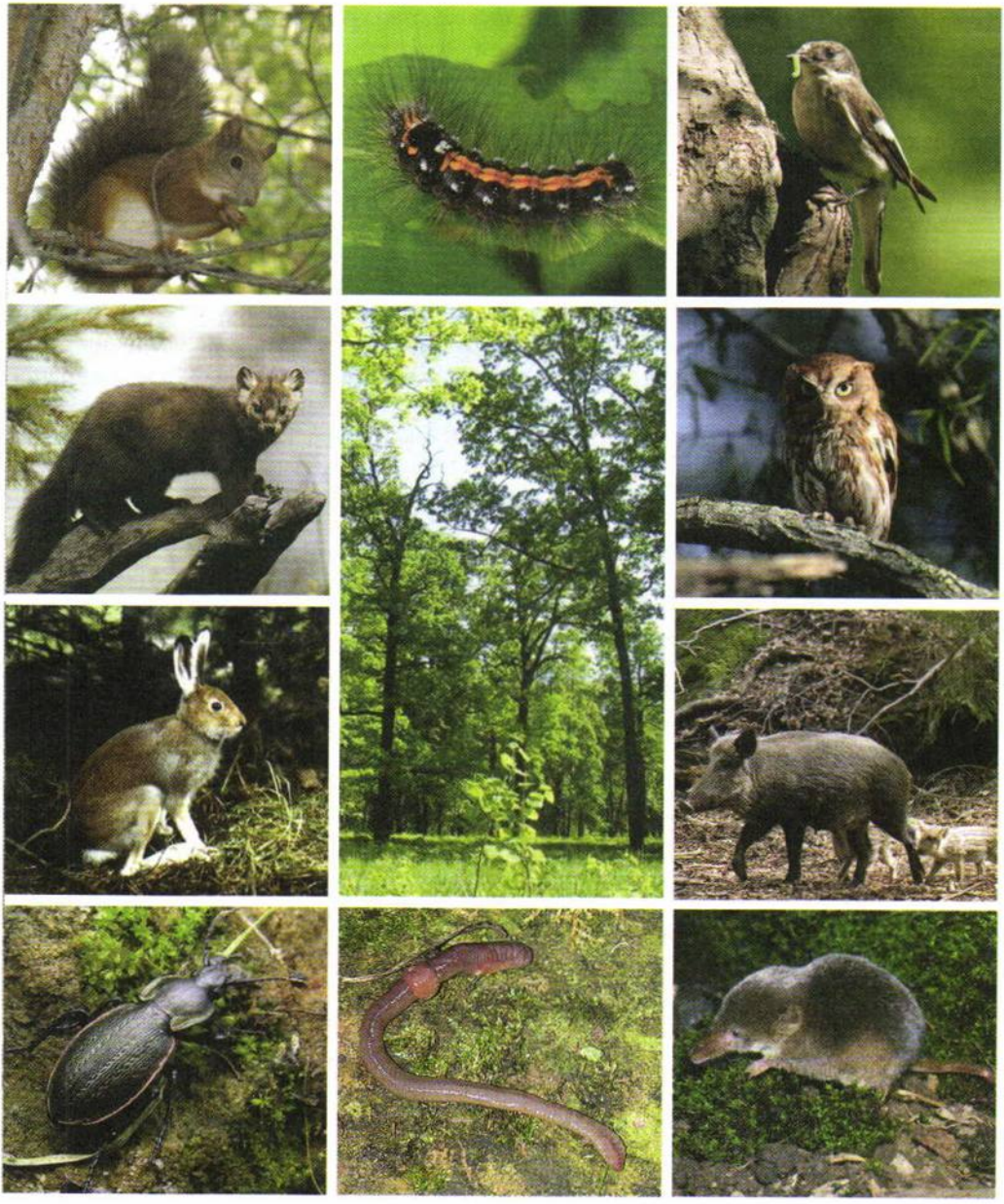


Рис. 277. Ярусное распределение животных в широколиственном лесу

требностями. Такие виды называют *викарирующими* (от лат. *vicarius* — замещающий). Например, в пустынях Евразии викарирующими являются два вида тушканчиков — мохноногий и малый. Первый предпочитает селиться на песчаных участках, а второй — на глинистых. Экологические роли у этих двух видов тушканчиков одинаковые: и тот и другой ведут одиночный образ жизни, проводя светлое время суток в глубоких норах, активны ночью и в сумерки, питаются растениями и мелкими насекомыми.

Принцип взаиморегуляции. Для поддержания устойчивости сообществ важны биотические взаимодействия и связи между популяциями разных видов. Это обеспечивает взаиморегуляцию плотности популяций: хищники регулируют численность своих жертв, паразиты — хозяев, конкурирующие виды — друг друга и т. п. В свою очередь, на сообщество оказывают влияние экологические факторы абиотической среды, которые могут усиливать биотические взаимодействия. Так, мягкие зимы в течение ряда лет в средней полосе России привели к вспышкам размножения короеда-типографа, с которым уже не могут справиться его естественные враги, например большой пёстрый дятел (рис. 278, *1*, *2*).

Большое влияние на биоразнообразие сообществ оказывают связи между организмами, занимающими соседние звенья в пищевых цепях. Например, встречаются растительноядные насекомые, которые питаются исключительно одним видом растения, так называемые *монофаги* (от греч. *monos* — один,

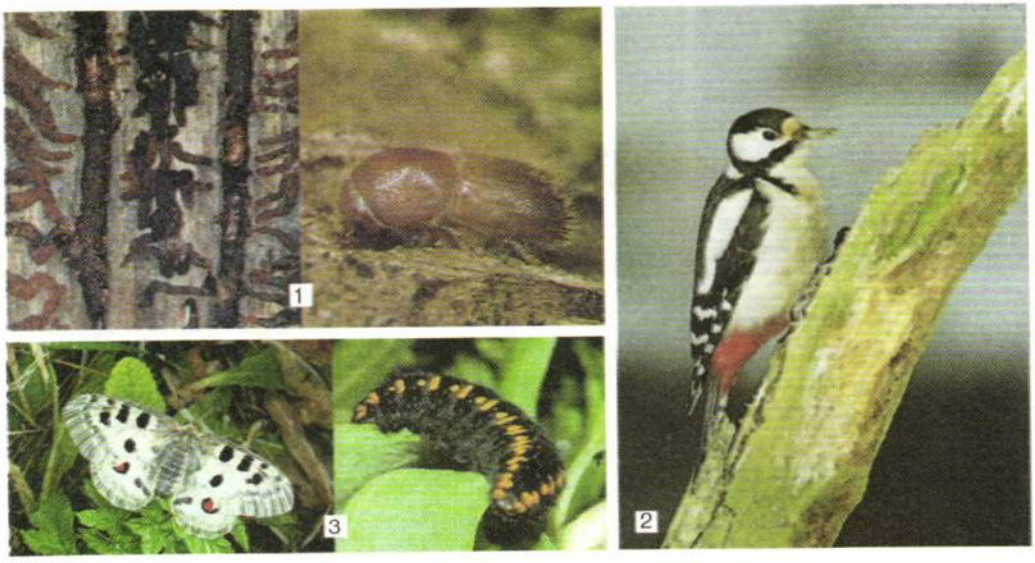


Рис. 278. Виды, находящиеся во взаимной регуляции: *1* — короед-типограф — вредитель хвойных пород; *2* — большой пёстрый дятел, питающийся личинками короеда; *3* — парусник Аполлон и его гусеница на очитке

единственный и *phagos* — пожиратель). Жизнь монофагов зависит от кормового растения: с его исчезновением они тоже могут исчезнуть из сообщества. Так произошло с популяцией бабочки парусник Аполлон, обитавшей до 70-х гг. XX в. в районе Приокско-Террасного заповедника под Москвой (рис. 278, *3*). Её гусеницы питались листьями одного вида очитка, который произрастал на лугах. Сенокос в течение нескольких лет подряд привёл к полному исчезновению вначале кормового растения этого насекомого, а затем — и популяции самой бабочки. Следовательно, жёсткие связи при резком воздействии на сообщество могут привести к исчезновению отдельных видов. Именно поэтому для поддержания биоразнообразия сообществ важна определённая гибкость биотических взаимодействий между видами.

Принцип дублирования функций. Наиболее богатые видами сообщества более устойчивы. Чем больше видов растений, животных, грибов и микроорганизмов в сообществе, тем сложнее и многообразнее связи между ними. Большое биоразнообразие обеспечивает дублирование пищевых цепей на уровне видов. Например, многие виды растений используются в пищу не одним, а сразу несколькими видами растительноядных животных; от них пищевые цепи тянутся к хищникам, которые представлены несколькими видами.

Знания о закономерностях биоразнообразия сообществ имеют не только теоретическое, но и прикладное значение. Они нужны для проведения *экологической реставрации* нарушенных собществ, их возврата к начальному состоянию. Это необходимо в тех случаях, когда сообщество не может само пройти все стадии сукцесии. Человек помогает такому сообществу: очищает почву от веществ-загрязнителей, восстанавливает гидрологический режим абиотической среды, высевает семена типичных для данного сообщества видов трав, высаживает средообразующие породы деревьев и кустарников, расселяет виды насекомых, земноводных, пресмыкающихся, птиц, зверей и т. п. И сообщество, поддержанное человеком, возрождается.

Биологическое разнообразие (биоразнообразие); принципы: дополнительности, взаимозаменяемости, взаиморегуляции, дублирования функций; викарирующие виды; монофаги; экологическая реставрация.

Вопросы и задания

1. Каково значение биоразнообразия для существования природных сообществ?
2. Охарактеризуйте принцип дополнительности применительно к видам организмов сообщества. Как это сказывается на устойчивости сообществ?
3. Разные виды птиц славок, обитающие в одних и тех же местах смешанного леса, собирают насекомых на разных частях кроны деревьев. Одни — на верхней части, другие — на средней части, третьи — на нижней. Какое значение имеет такая специализация видов для устойчивости сообщества? Ответ поясните.

4. Какие виды называют викарирующими? В чём состоит их значение для устойчивости сообществ? Приведите примеры викарирующих видов.
5. Охарактеризуйте принцип взаиморегуляции видов в сообществах. В чём ограниченность жёстких связей между видами, занимающими соседние звенья в пищевых цепях? К чему это может привести?
6. Какое значение для устойчивости сообществ имеет принцип дублирования функций? Приведите примеры видов, дублирующих функции в сообществах.
7. Используя дополнительную литературу и Интернет, найдите примеры экологической реставрации нарушенных сообществ. Что необходимо учитывать при проведении таких работ? Свой ответ проиллюстрируйте фотографиями.

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 9

Организмы, обитающие совместно и обладающие сходными потребностями к условиям среды, образуют сообщество (биоценоз). В биоценозе различают видовую, пространственную, трофическую и экологическую структуры; между организмами устанавливаются трофические (пищевые), топические, форические и фабрические связи.

Совокупность совместно обитающих организмов и неорганических компонентов, в пределах которых осуществляется круговорот веществ и поток энергии, называют экосистемой. Различают природные и антропогенные экосистемы, последние создаются, поддерживаются и регулируются человеком.

Экосистема в границах фитоценоза — биогеоценоз — включает следующие компоненты: климатоп, эдафотоп, продуценты, консументы и редуценты.

Ряд организмов, в котором прослеживается путь расходования конкретной порции энергии, называют трофической (пищевой) цепью, а каждое звено цепи — трофическим уровнем. Соотношение трофических уровней изображают в виде экологических пирамид чисел, биомассы и энергии. Основные показатели экосистем — биомасса и продукция (прирост биомассы).

Свойства биогеоценозов — их целостность, самовоспроизводство, устойчивость, саморегуляция и саморазвитие. Изменения в биогеоценозах бывают циклическими и поступательными, последние называют сукцессиями, они происходят в направлении повышения устойчивости сообществ. Основой устойчивости сообществ является их биологическое разнообразие.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. Природные сообщества и экосистемы.
2. Взаимосвязи между организмами в сообществах.
3. Круговорот веществ и поток энергии в экосистемах.
4. Трофические цепи и сети экосистем.
5. Типичные биогеоценозы нашей местности.
6. Пути повышения биологической продуктивности агроэкосистем.
7. Городские экосистемы и их значение для человека.
8. Антропогенные сукцессии (фотосессия живой природы).

Глава 10. БИОСФЕРА — ГЛОБАЛЬНАЯ ЭКОСИСТЕМА

§64. Биосфера — живая оболочка Земли

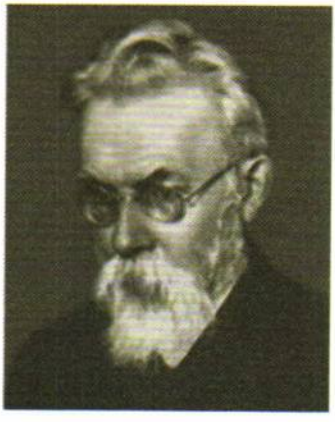
Рассмотрите рис. 279. Из каких компонентов состоит биосфера? Чем определяются границы распространения в биосфере живого вещества?

Возникновение и развитие жизни на Земле привело к образованию *биосферы* (от греч. *bios* — жизнь и *sphaire* — шар) — оболочки, состав, структура и энергетика которой определены деятельностью организмов. С экологической точки зрения биосфера представляет собой глобальную экосистему, которая объединяет все гидроценозы и биогеоценозы нашей планеты и в которой постоянно происходит круговорот веществ и передача энергии.



Эдуард Зюсс (1831—1914)

Развитие представлений о биосфере. Первое представление о биосфере как «области жизни» связано с именем Ж. Б. Ламарка. Сам термин «биосфера» ввёл в науку в 1875 г. австрийский учёный Э. Зюсс, обозначив её как тонкую плёнку жизни на земной поверхности, которая в значительной мере определяет «лик Земли». Однако ни Ламарк, ни Зюсс не развили представлений о биосфере и не дали её научного толкования. Только в 1911 г. в лекциях студентам Сорбонны отечественный учёный В. И. Вернадский впервые дал определение этого научного понятия. С именем Вернадского связано и создание учения о биосфере. Согласно ему биосфера включает совокупность всех живых тел природы и их остатков, а также части атмосферы, гидросферы и литосферы, населённые организмами или несущие следы их жизнедеятельности. Позднее в труде «Биосфера» (1926) В. И. Вернадский дал уточнённое определение живой оболочки Земли, согласно которому она «...представляет собой определённую геологическую оболочку, резко отличную от всех других оболочек нашей планеты... Живое вещество проникает всю биосферу и её в значительной мере создаёт». Основываясь на работах К. А. Тимирязева о роли растений в преобразовании солнечной энергии, В. И. Вернадский создал



Владимир Иванович Вернадский (1863—1945)

учение о том, что живое вещество, трансформируя солнечную энергию, вовлекает неорганическую материю в круговорот.

Области биосферы и её состав. Области биосферы определяются распространением организмов в геологических оболочках Земли (рис. 279). В атмосфере в основном заселён её нижний слой — тропосфера. Здесь встречаются организмы, живущие на поверхности почвы и поднимающиеся над ней.

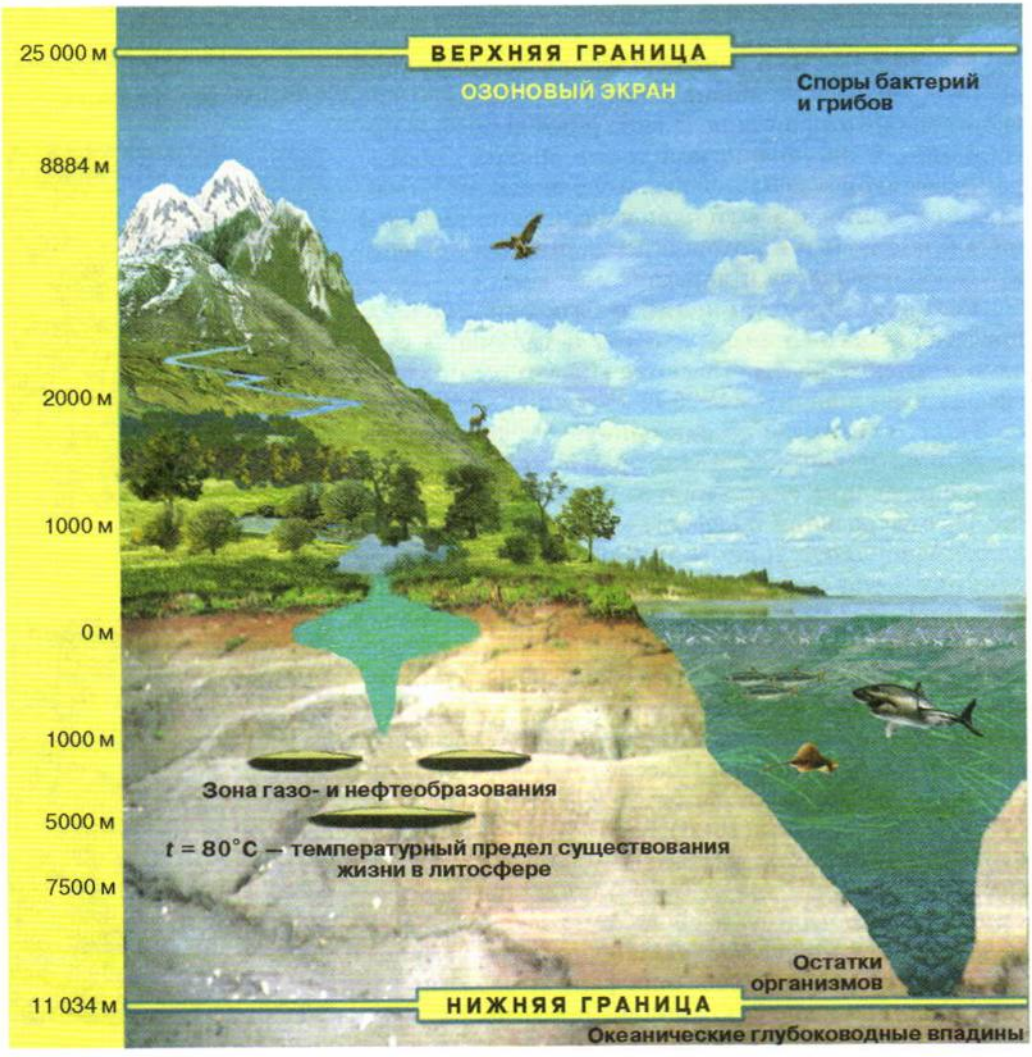


Рис. 279. Области биосферы

Объём тропосферы, в которой распространена жизнь, составляет 7,5 млн км^3. В литосфере организмы населяют главным образом почву. В ней обитают бактерии, простейшие, черви, клещи, насекомые, роющие млекопитающие и др. Объём почвенного слоя, в котором обнаруживается жизнь, составляет 100 тыс. км^3. Гидросфера образована морями, океанами, озёрами, реками и пещерными водными объектами, где организмы встречаются практически повсеместно, заселяя около 1,4 млрд км^3.

В составе биосферы выделяют живое, биогенное, косное, биокосное, радиоактивное, космогенное вещества и рассеянные атомы элементов.

Живое вещество представлено совокупностью всех организмов, существующих в данный момент на нашей планете. Организмы прошлых геологических эпох составляют палеобиосферы, которые представлены в современной нам биосфере в виде биогенного и биокосного вещества. *Биогенное вещество* образовано соединениями и полезными ископаемыми (известняк, нефть, газ, уголь, торф), созданными организмами палеобиосфер, а *косное вещество* (горные породы, минералы) — процессами, в которых живые тела природы не участвовали. Сложное происхождение в биосфере имеет *биокосное вещество* (почва, грунт водоёмов), образованное одновременно организмами и абиогенными процессами. *Радиоактивное вещество* биосферы составляют радиоактивные руды и конечные продукты их распада. *Космогенное вещество* представлено метеоритами и космической пылью, непрерывно выпадающими на Землю из космоса. Кроме того, в биосфере есть *рассеянные атомы элементов* (C, H, O, N, P, S, Fe, Mg, Mn, Cu, Zn, Ca, Na, K и др.).

Живое вещество биосферы и его функции. Самым активным компонентом биосферы является её живое вещество. Его биомасса для современного нам геологического периода (антропогена) представляет постоянную величину, составляющую в сухом весе $2{,}4 \cdot 10^{12}$ т. Если живое вещество распределить по поверхности нашей планеты равномерно, то оно покроет её слоем толщиной в 2 см. На самом деле живое вещество распределено в биосфере Земли крайне неравномерно — наибольшая его концентрация наблюдается в так называемых «плёнках жизни»: в почве и на её поверхности, в верхних слоях Мирового океана, приземном слое воздуха и т. п.

Живое вещество выполняет в биосфере ряд важнейших функций.

Энергетическая функция живого вещества состоит в осуществлении связи биосферных процессов с космическими, главным из которых является вовлечение организмами в энергетические потоки солнечного излучения. Накопленная фотосинтезирующими организмами энергия в виде химических связей синтезированных первичных органических веществ затем перераспределяется между остальными компонентами биосферы (рис. 280).

Газовая функция живого вещества проявляется в том, что, потребляя и выделяя газообразные соединения, организмы поддерживают постоянство газового состава атмосферы. Так, кислород является побочным продуктом фото-

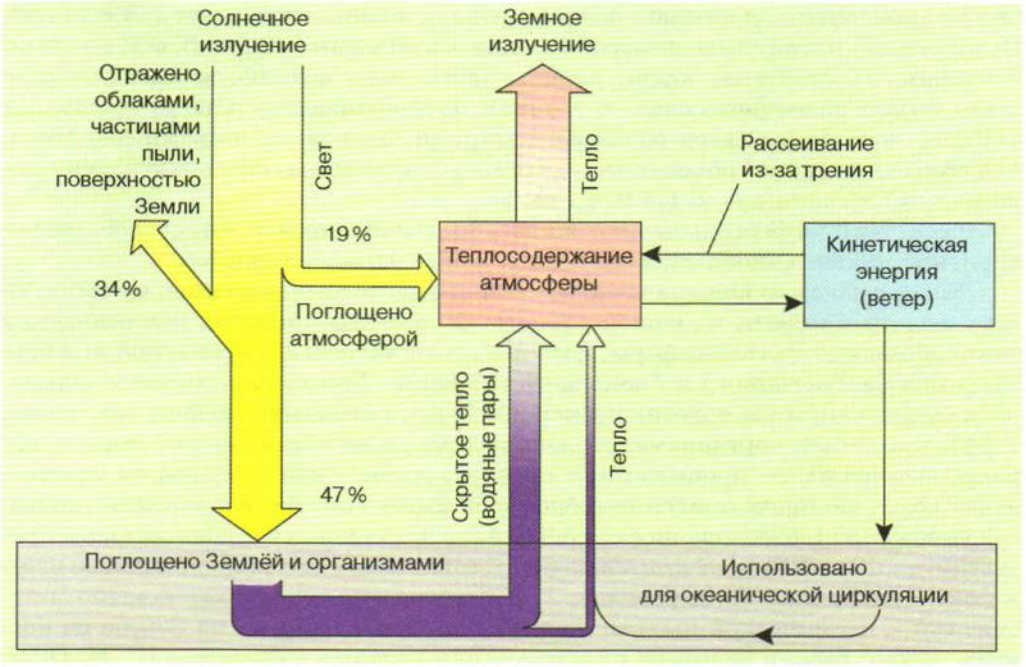


Рис. 280. Поток энергии в биосфере

синтеза, а углекислый газ — продуктом дыхания организмов. Подземный горючий газ метан образуется при разложении органических веществ и связан с деятельностью метанообразующих бактерий.

Концентрационная функция живого вещества обусловлена накоплением в телах организмов ряда химических элементов (углерода, водорода, кислорода, кремния, фосфора и др.) и их соединений. Благодаря концентрационной функции живого вещества биосферы произошло образование ряда полезных ископаемых: горючих сланцев, известняков, природного газа, торфа, каменного угля и нефти. Фактически они являются концентратом углеродсодержащих и кальциевых соединений, образовавшихся в прошлые геологические эпохи благодаря деятельности организмов палеобиосфер.

Окислительно-восстановительная функция живого вещества связана с окислением и восстановлением в процессе жизнедеятельности организмов ряда химических соединений. Так, при фотосинтезе углекислый газ восстанавливается до углеводов, а при дыхании углеводы окисляются до углекислого газа и воды. В результате жизнедеятельности хемосинтезирующих железобактерий изменяется степень окисления атомов железа.

Транспортная функция живого вещества связана с ростом, размножением и перемещением в пространстве организмов. Эти процессы приводят к биогенной миграции атомов, круговороту веществ в природе и распространению живого вещества по планете. Так, благодаря использованию наземными организмами, в том числе и человеком, живых существ, обитающих в воде, часть органического вещества перемещается из воды на сушу. Вынос реками ила и грунта, содержащих остатки наземных растений и животных, обеспечивает возврат части органического вещества в воду.

Деструктивная функция живого вещества проявляется в процессах, связанных с разложением тел организмов после их смерти. В результате выполнения организмами этой функции органические остатки минерализуются и превращаются в неорганические соединения, образуя косное, биогенное и биокосное вещество биосферы.

Средообразующая функция живого вещества состоит в изменении физико-химических параметров среды в результате жизнедеятельности организмов (рис. 281). Например, бактерии гниения и грибы-сапротрофы, разлагающие в лесной подстилке растительный опад, выделяют небольшое количество тепла, обеспечивающее осенью мягкие температурные перепады, что помогает растениям подготовиться к зиме. Дождевые черви, питаясь опавшими листьями,

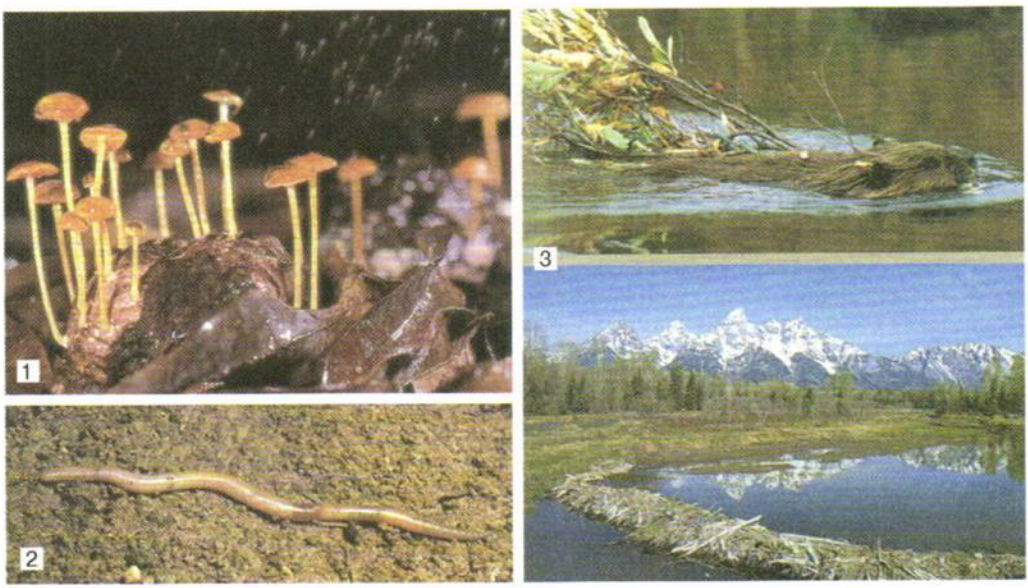


Рис. 281. Средообразующая функция некоторых организмов: *1* — грибы-сапротрофы, разлагая опавшую листву, осенью смягчают погоду; *2* — дождевые черви повышают плодородие почвы; *3* — бобры регулируют водный режим экосистем

насыщают почву органическими веществами и повышают её плодородие, что положительно влияет на рост растений. Бобры, сооружая на реках плотины, создают небольшие водохранилища, регулирующие водный режим экосистем и предохраняющие реки от промерзания и высыхания.

По масштабности воздействия на живую и неживую природу среди функций живого вещества в биосфере особо выделяют *биогеохимическую деятельность человека*. Она проявляется в использовании всё возрастающего количества вещества земной коры для нужд промышленности, транспорта, сельского хозяйства. Благодаря биогеохимической деятельности человека в биосфере создан антропогенный круговорот. В нём миграция атомов достигает планетарного масштаба, по объёму более чем в два раза превышающего перемещение атомов элементов при естественных процессах.

Биосфера; вещество: живое, биогенное, косное, биокосное, радиоактивное, космогенное; рассеянные атомы элементов; функции живого вещества: энергетическая, газовая, концентрационная, окислительно-восстановительная, транспортная, деструктивная, средообразующая; биогеохимическая деятельность человека.

Вопросы и задания

1. Что такое биосфера? С именами каких учёных связано развитие представлений о биосфере? Какой вклад они внесли в учение о биосфере?
2. Из каких компонентов состоит биосфера? Как компоненты биосферы взаимосвязаны между собой? Ответ проиллюстрируйте примерами.
3. Назовите области распространения живого вещества в геологических оболочках Земли. Где наблюдается наибольшая концентрация живого вещества? Объясните почему. Какое значение это имеет для биосферы?
4. Каковы функции живого вещества в биосфере? Почему среди функций живого вещества биосферы отдельно выделена биогеохимическая деятельность человека? В чём она проявляется? Каково её значение для биосферы?
5. Биомасса живого вещества Мирового океана, при его огромной площади почти в тысячу раз меньше, чем на суше. Причём основную часть её составляют животные (93,7 %), на растения приходится всего 6,3 %. Объясните эти факты.
6. Перечислите функции живого вещества биосферы. С какими организмами они связаны и в чём проявляются? Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Живое вещество биосферы и его функции

Функции живого вещества	Организмы	Проявление функции

§65. Закономерности существования биосферы

Рассмотрите рис. 283—284. Какую роль в круговоротах углерода и азота играют организмы? В чём проявляются функции живого вещества?

Биосфера — иерархически построенная глобальная экосистема, состоящая из нескольких взаимосвязанных между собой уровней организации живой материи, в которой постоянно осуществляются круговороты веществ, идут энергетические и информационные потоки. Существование различных компонентов биосферы подчиняется влиянию космических и планетарных сил, оказывающих на неё различные воздействия.

Особенности биосферы как глобальной экосистемы. Как *глобальная экосистема* биосфера характеризуется рядом особенностей.

Во-первых, она является открытой биологической системой, в которой на входе имеется солнечная энергия, вода, минеральные вещества, а на выходе — вещества, образовавшиеся в процессе жизнедеятельности организмов и вынесенные из глобального биогеохимического круговорота.

Во-вторых, биосфера находится в состоянии *динамического равновесия*, которое проявляется в том, что изменение любого компонента вызывает дисбаланс, влекущий изменение других её элементов. Эти изменения действуют по принципу отрицательной или положительной *обратной связи* (рис. 282). В случае *отрицательной* обратной связи изменённые компоненты стремятся вернуть биосферу в исходное состояние, при *положительной* связи — стимулируют дальнейшее изменение в прежнем направлении.

Примером отрицательной обратной связи служат неоднократно происходившие в биосфере энергетические всплески, приводившие к расцвету различных групп автотрофных организмов. Они связывали избыток энергии в виде синтезированных органических соединений, что возвращало систему в исходное энергетическое состояние. Положительная обратная связь проявляется, например, при появлении в биосфере новых групп высокоорганизованных организмов, вступивших на путь биологического прогресса. Так, появление на определённом этапе эволюционного развития высших гоминид и современного человека повлекло за собой изменение многих компонентов биосферы — растительного и животного мира, почвы, рек, озёр, морей, полезных ископаемых, что существенно преобразовало живую оболочку нашей планеты, сделало человечество глобальной силой.

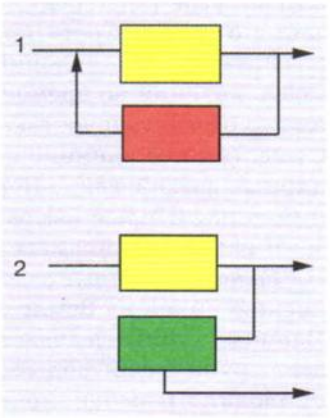


Рис. 282. Схемы действия обратной связи: *1* — отрицательной; *2* — положительной

Круговороты веществ и биогеохимические циклы. Все составляющие биосферу компоненты тесно взаимосвязаны. Стабильность биосферы поддерживается постоянно происходящим в ней круговоротом веществ. Круговороты разнообразны по масштабам и качеству явлений. Ещё до появления организмов на Земле существовал *геологический*, или *большой*, *круговорот*. Наиболее чётко он проявляется, например, в круговороте воды в природе. Для каждого вещества характерна своя скорость миграции в круговоротах. Например, вся вода на планете проходит через круговорот за 2 млн лет, весь кислород атмосферы — за 2 тыс. лет, а весь углекислый газ — за 300—500 лет.

С появлением живого вещества геологический круговорот дополнился *биологическим*, или *малым*, *круговоротом*, в котором ведущую роль стали играть организмы. В противоположность геологическому круговороту в биологическом перемещается незначительная часть веществ и ничтожное количество солнечной энергии. Однако энергия, вовлечённая живым веществом биосферы в биологический круговорот, благодаря автотрофным организмам преобразуется в продукцию первичного органического вещества, используемого в дальнейшем гетеротрофными организмами биосферы.

С появлением на Земле организмов химические элементы, входящие в их состав, стали непрерывно циркулировать в биосфере, переходя из внешней среды в состав живых тел и обратно во внешнюю среду. Такую циркуляцию называют *биогеохимическими циклами элементов* (биогеохимический цикл углерода, азота, фосфора и др.). Учёные предполагают, что за последние 570 млн лет (начиная с кембрия) характер основных биогеохимических циклов на нашей планете существенно не изменился: происходит накопление в атмосфере кислорода, связывание растениями углекислого газа, минерализация отмерших остатков, осаждение карбонатов и др. (рис. 283, 284).

Ритмичность явлений. Для биосферы характерна определённая повторяемость явлений во времени, что связано с тектоническими процессами, вулканической деятельностью и изменениями геомагнитного поля нашей планеты. Существенное влияние на организмы оказывают гравитационные и корпускулярные воздействия. Первые связаны с изменениями орбит вращения Земли и Солнца. Вторые вызваны элементарными частицами, излучаемыми звёздами и распространяемыми в космическом пространстве.

Гравитационные воздействия являются причинами климатических циклов, сменяющихся на Земле с чёткой периодичностью в 0,4; 1,2; 2,5; 3,7 млн лет. Например, 400-тысячелетний цикл, называемый «биосферными часами», вызывает крупномасштабные изменения климата на нашей планете. В прошлом это приводило к неоднократному вымиранию или эволюционному расцвету отдельных групп организмов (рис. 285). Учёными было установлено, что около 350 млн лет назад в результате вулканической деятельности содержание углекислого газа в атмосфере девона и карбона увеличилось; это привело к бурному расцвету на планете лесов из плаунов, хвощей и папоротников, которые затем

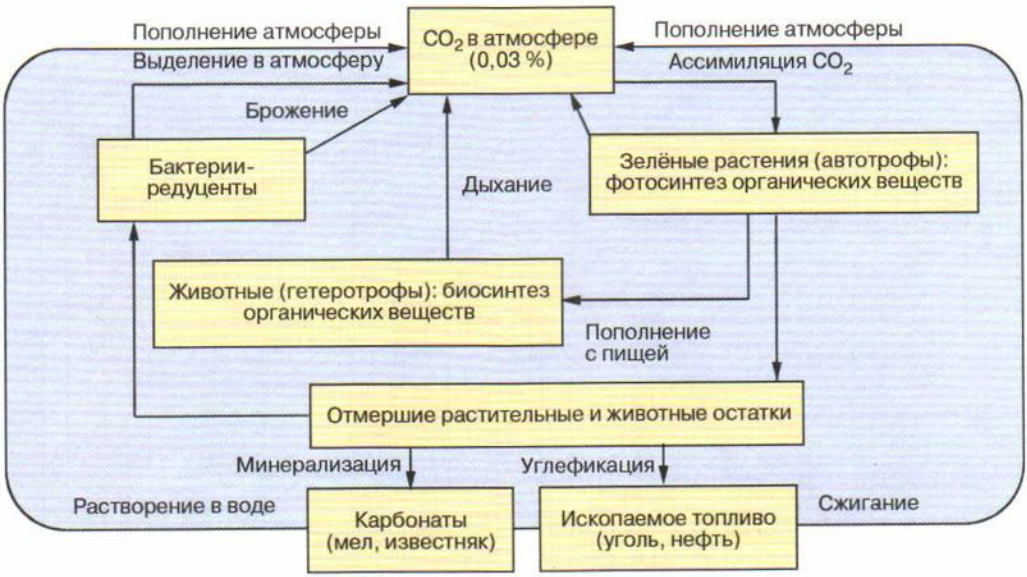


Рис. 283. Биогеохимический цикл углерода

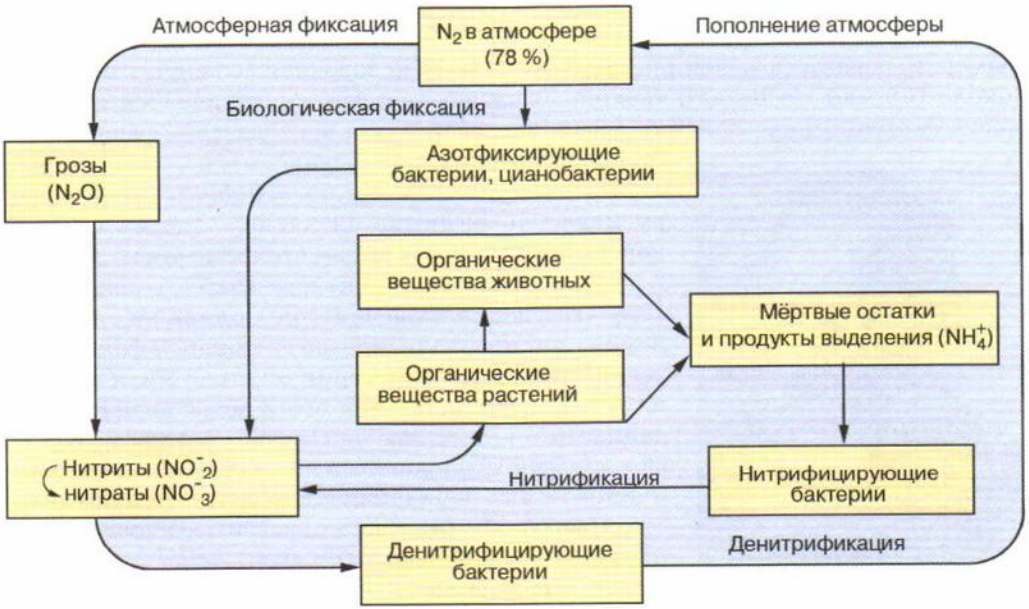


Рис. 284. Биогеохимический цикл азота

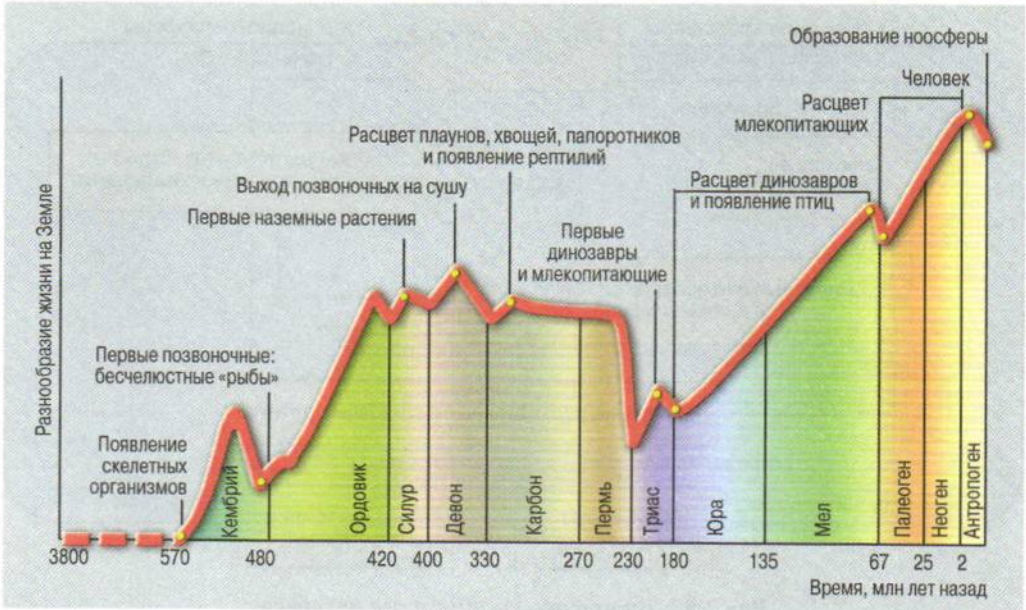
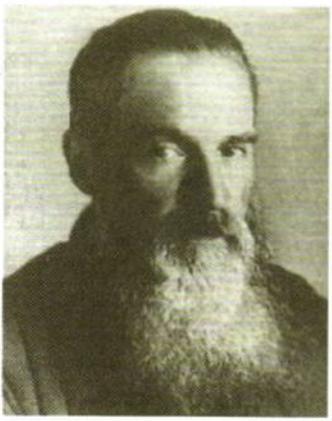


Рис. 285. Расцвет и вымирание систематических групп организмов в прошлом

вымерли, образовав залежи каменного угля. «Кислородная вспышка» в мезозое (около 130 млн лет назад), явившаяся следствием фотосинтетической деятельности растений палеозойских лесов, способствовала впоследствии расцвету на Земле гигантских пресмыкающихся — динозавров.



Александр Леонидович Чижевский (1897—1964)

Из *корпускулярных воздействий* на биосферу известно влияние 11-летнего ритма солнечной активности, открытое отечественным учёным А. Л. Чижевским. В октябре 1915 г. в докладе на тему «Периодическое влияние Солнца на биосферу Земли» он, проанализировав громадный фактологический материал из истории 80 стран мира за двадцать веков и сопоставив его с астрофизическими данными о вспышках на Солнце, сделал вывод об обусловленности процессов жизнедеятельности организмов Земли периодичностью солнечной активности. Идеи А. Л. Чижевского, развитые впоследствии наукой *гелиобиологией* (от греч. *gelios* — солнце, *bios* — жизнь и *logos* — учение), ознаменовали начало новой вехи в понимании влияния космических факторов на процессы, происходящие в биосфере.

Представление о Солнце как источнике энергии, настраивающем на определённый ритм все земные процессы, в том числе и общественно-исторические, вероятно, позволит человечеству в будущем обеспечить их взаимную координацию. Так, если бы удалось согласовать космические циклы с проводимыми в разных странах социально-экономическими реформами, человечество получило бы в своё распоряжение мощный ускоритель их полезных эффектов и гаситель негативных.

Глобальная экосистема; динамическое равновесие; обратная связь: отрицательная, положительная; круговороты: большой (геологический), малый (биологический); биогеохимические циклы элементов; воздействия на биосферу: гравитационные, корпускулярные.

Вопросы и задания

1. Докажите, что биосфера является глобальной экосистемой. Какими особенностями как глобальная экосистема она характеризуется?
2. Как поддерживается в биосфере динамическое равновесие между её компонентами? Какова роль в поддержании динамического равновесия процессов, действующих по принципу обратной связи? Приведите примеры.
3. Какие круговороты называют большим и малым? В чём их сходство и различие?
4. По рис. 283 опишите биогеохимический цикл углерода. Где может накапливаться углерод в биосфере? Какое это имеет значение для живого вещества?
5. По рис. 284 опишите биогеохимический цикл азота. В каких формах азот могут использовать растения, животные и микроорганизмы?
6. В чём проявляется ритмичность явлений в биосфере? Проиллюстрируйте ответ примерами гравитационных и корпускулярных воздействий на биосферу. К чему это приводит? Какое значение это имеет для жизни на Земле?

§ 66. Основные биомы Земли

Рассмотрите рис. 286—296. В чём причина зональности биосферы? Чем отличаются друг от друга организмы разных природных зон Земли?

Одна из наиболее существенных черт организации биосферы связана с её *зональностью*, проявляющейся в распределении на поверхности Земли тепла, влаги, почвы, растений, животных, грибов, микроорганизмов и др.

Биомы суши. Зональность биосферы проявляется в существовании на нашей планете ландшафтно-географических зон, в пределах каждой из которых формируется свой *биом* (от греч. *bios* — жизнь и лат. *-oma* — окончание, означающее целостность) — совокупность организмов и факторов абиотической среды, характерных для зоны. Рассмотрим основные биомы Земли (рис. 286).

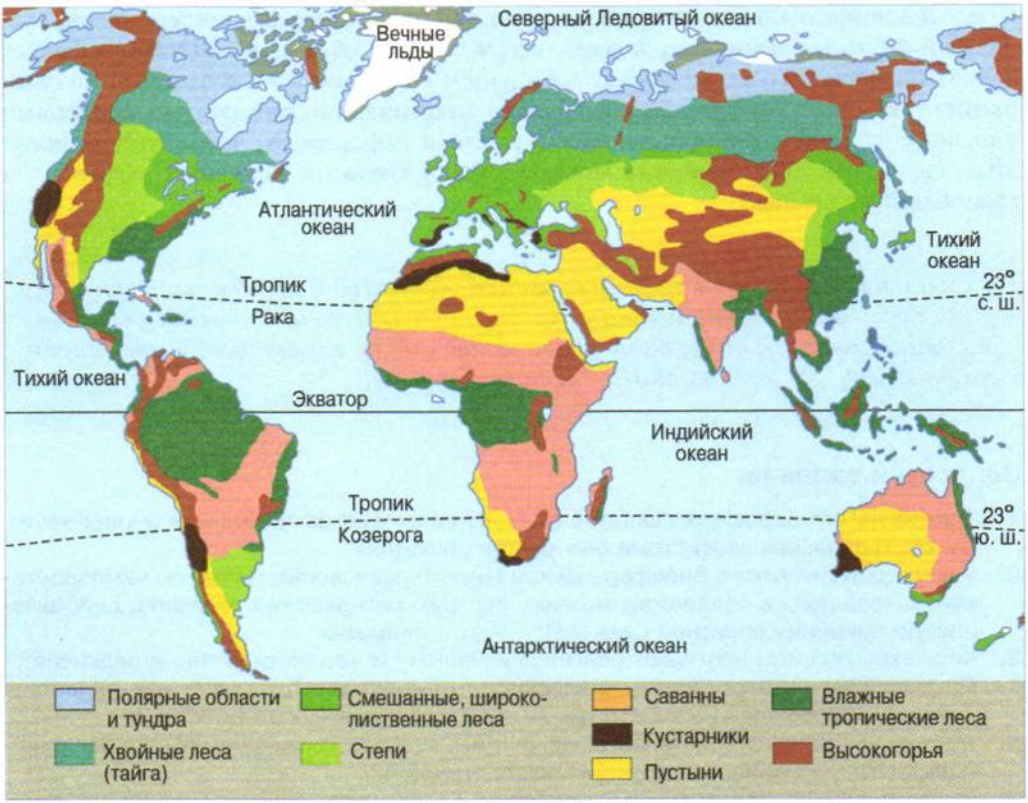


Рис. 286. Основные биомы поверхности суши Земли

Для *полярных областей* и *тундры* характерен холодный и влажный климат (рис. 287). Значительная территория этой зоны покрыта снегом и льдом. Низкие температуры и сильные ветры ограничивают распространение организмов. В малоплодородной почве есть слой вечной мерзлоты. У растений, произрастающих в полярных областях и тундре, короткий вегетационный период, поэтому здесь встречаются низкорослые карликовые ива и берёза, полярный мак, зелёные и торфяные мхи, напочвенные лишайники и др. Из животных распространены лемминги, заяц-беляк, песец, северный олень, овцебык, белый медведь, полярные куропатка и сова.

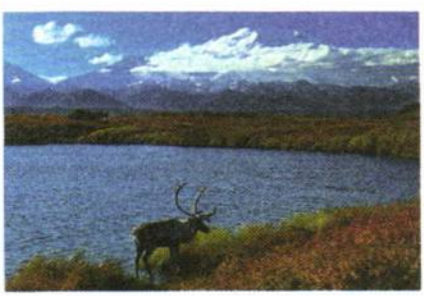


Рис. 287. Полярная тундра

В зоне *хвойных лесов*, или *тайги* (рис. 288), климат холодный и имеет резко выраженную смену сезонов года. Зимой здесь выпадает большое количество осадков в виде снега, бывают довольно низкие температуры, а летом воздух может прогреваться до +30 °С. Почвы этой зоны малоплодородные, зимой часто промерзают, поэтому растения приспособлены к недостатку влаги. Летом бывает переувлажнение почвы, что приводит к образованию болот. Из растений в зоне хвойных лесов распространены ель, сосна, пихта, лиственница, осоки, черника, брусника, зелёные и сфагновые мхи. Из животных встречаются белка, бурундук, рысь, бурый медведь, лось, глухарь, клесты, жуки-короеды и усачи, комары, слепни и др.



Рис. 288. Хвойный лес (тайга)

Зона *смешанных* и *широколиственных лесов* характеризуется умеренным климатом (рис. 289). В зимнее и летнее время здесь выпадает достаточное количество осадков. Почвы в этой зоне плодородные, с хорошим дренажом. Для листопадных лесов характерна чётко выраженная ярусность, мозаичность и особый световой режим по сезонам года. Наибольшая освещённость наблюдается весной до распускания почек на деревьях. Из растений для этой зоны наиболее характерны берёза, осина, дуб, клён, ясень, бук, вяз, липа, рябина, черёмуха, лещина, бересклет, калина, медуница, купальница. Из животных встречаются кабан, барсук, благородный олень, косуля, лисица, крот, землеройка, мелкие птицы, бабочки непарный шелкопряд и переливница, дождевые черви, многоножки и др.



Рис. 289. Широколиственный лес

В зоне *степей* климат тёплый (рис. 290). Хорошо выражен засушливый летний и относительно увлажнённый зимний периоды. В сухие годы бывают пожары. Часты сильные ветры и смерчи. Почвы степей плодородны и используются человеком для веде-

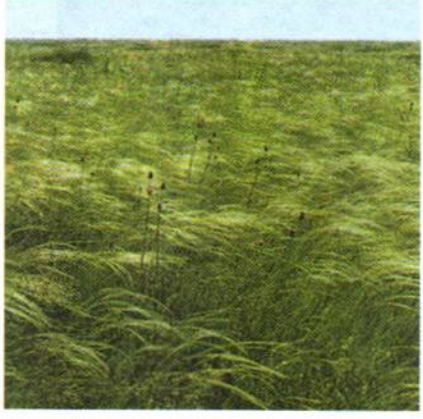


Рис. 290. Степь



Рис. 291. Саванна



Рис. 292. Кустарники

ния сельского хозяйства. Распаханные почвы пересыхают и уносятся ветром во время пыльных бурь. Из растений в этой зоне преобладают многолетние травы: ковыль, типчак, люпин, шалфей, ирис, маки и др. Встречаются кустарники акации. Из животных распространены кулан, сайгак, суслики, хомяки, шакал, дрофа, степной орёл, ящерицы, змеи и насекомые.

Для зоны *саванн* характерен жаркий и сухой климат (рис. 291). Осадки выпадают за один, максимум за два периода дождей. В сухой период бывают сильные ветры и пожары, практически полностью уничтожающие всю травянистую растительность. В период дождей могут образовываться небольшие водоёмы. В саванне круговорот веществ происходит быстро, так как в основном он связан с многолетними травами и травоядными копытными млекопитающими. Из растений распространены акации, баобаб, молочаи и злаки. Из животных встречаются слоны, носороги, антилопы, зебры, жирафы, газели, львы, гиены, гепарды, павианы, страусы, грифы, ящерицы, змеи и насекомые.

Зона *кустарников* имеет климат с жарким и сухим летом, теплой и влажной зимой (рис. 292). Почва малоплодородная, летом иссушается, что ограничивает произрастание в этой зоне деревьев. Зима характеризуется достаточным количеством осадков, обеспечивающих вегетацию жестколистных кустарников и однолетних трав. Из растений преобладают ракитник, веерная пальма, лаванда, вереск, полыни. Из животных встречаются земляные белки, кенгуровые крысы, черепахи, ящерицы и змеи.

В зоне *пустынь* климат жаркий и засушливый, с высокими летними температурами в дневные часы (рис. 293). В азиатских пустынях бывают холодные зимы. Дожди выпадают редко. Почвы пустынь бедные, поэтому растительный покров здесь редкий. Организмы, живущие в пустынях, приспособлены к добыванию или экономии влаги. Растения имеют глубокие корневые системы и жёсткие листья-колючки, уменьшающие испарение воды. У некоторых растений пустынь короткий вегетационный период, совпадающий с месяцами выпадения осадков. Животные пустынь в основном ведут ночной образ жизни и экономят

влагу, выделяя концентрированную мочу и регулируя температуру собственного тела. Из растений встречаются кактусы, агавы, юкки, полыни, саксаул. Из животных распространены верблюды, тушканчики, песчанки, фенек, пустынные зайцы и ежи, золотистый дятел, ящерицы, змеи, скорпионы, пауки и муравьи.

Зона *влажных тропических лесов* — самый богатый видами биом Земли (рис. 294). Климат в этой зоне постоянно тёплый с большим количеством осадков, что способствует буйному развитию растительности и разнообразию животных. В тропических лесах хорошо выражена ярусность. Почвы малоплодородны, так как весь растительный опад перерабатывается организмами-сапротрофами и вновь используется растениями. Встречается много растений эпифитов. Деревья живут недолго, и после их гибели освободившееся пространство быстро заполняется видами, борющимися за свет. Из растений распространены араукарии, сейбы, тик, розовое дерево, мускатный орех, филодендроны, бромелии, орхидеи, папоротники, лишайники и мхи. Из животных встречаются тапир, ягуар, ленивцы, мартышки, человекообразные обезьяны, муравьеды, крыланы, орёл-гарпия, колибри, райские птицы, ящерицы, змеи-удавы, лягушки-древолазы, бабочки-птицекрылки и др.

На разных географических широтах встречаются биомы *высокогорья* (рис. 295). Для них характерен климат с частой сменой погоды и сильными перепадами температур. Из-за высотности и разной ориентации горных склонов климатические условия высокогорий резко отличаются друг от друга. Разреженный горный воздух обладает низкой теплопроводностью, поэтому плохо прогревается. Часто дуют сильные ветры, усиливающиеся по мере возрастания высоты. Почвы высокогорий бедные и на голых скалах отсутствуют. Растения высокогорий напоминают тундровую растительность.



Рис. 293. Пустыня



Рис. 294. Влажный тропический лес



Рис. 295. Высокогорья



Рис. 296. Широтная и высотная зональности биосферы

Они приспособлены к сохранению тепла (имеют волоски) и обладают коротким вегетационным периодом. В высокогорьях встречаются альпийский мак, эдельвейс, горечавки, водосборы, очитки, лапчатки, рододендроны. Из животных распространены снежные козы, бараны, ламы, пумы, снежный барс, шиншилла, кондор, горные куропатки, орёл-ягнятник.

Широтную зональность биосферы, проявляющуюся в существовании биомов, нарушают вулканизм, складчатость земной коры и другие процессы. Их следствием становится формирование высотных поясов, в основном повторяющих широтную зональность. Так, температура, от которой зависит характер растительности, понижается по мере продвижения вверх по горному склону или по мере удаления от экватора. При наличии обильных осадков растительность в широтной и высотной зональности биосферы сходна (рис. 296).

Полярная асимметрия биосферы проявляется в различиях, имеющихся между живой природой Северного и Южного полушарий. Так, в Северном полушарии огромные пространства умеренного пояса занимают хвойные леса, называемые тайгой, которая в Евразии простирается более чем на 7 тыс. км, в Северной Америке — на 5 тыс. км. В Южном полушарии эта ландшафтно-географическая зона аналога не имеет, так как суша на этой широте отсутствует. В Южном полушарии в Австралийской биогеографической области встречаются примитивные млекопитающие из отрядов Однопроходные и Сумчатые, а в Северном полушарии таких животных нет.

Биомы: полярные области и тундра, хвойные леса (тайга), смешанные и широколиственные леса, степи, саванны, пустыни, кустарники, влажные тропические леса, высокогорья; широтная и высотная зональности; полярная асимметрия.

Вопросы и задания

1. В чём проявляется зональность биосферы? Каковы основные причины зональности? Ответ проиллюстрируйте примерами.
2. Что такое биом? Какие абиотические факторы среды формируют растительный и животный мир биомов Земли? Приведите примеры таких факторов.
3. Охарактеризуйте основные биомы поверхности суши Земли. Перечертите в тетрадь и заполните таблицу.

Биомы поверхности суши Земли

Название биома	Климат, почвы	Растительный мир	Животный мир

4. В чём проявляется полярная асимметрия биосферы? Каковы основные её причины? Ответ проиллюстрируйте примерами.

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 10

Вся совокупность организмов, а также части атмосферы, гидросферы и литосферы, населённые и видоизменяемые деятельностью этих организмов, составляют биосферу Земли. Ведущую роль в поддержании стабильности и преобразовании биосферы играет её живое вещество, осуществляющее биогеохимические функции: энергетическую, газовую, концентрационную, окислительно-восстановительную, транспортную, деструктивную, средообразующую.

Биосфера является глобальной экосистемой Земли, для которой характерны открытость и динамическое равновесие между компонентами.

Основу существования биосферы обеспечивают круговороты веществ, биогеохимические циклы элементов, поток энергии и ритмические явления, связанные с тектоническими процессами, вулканической деятельностью, гравитационными и корпускулярными воздействиями.

Организмы распределены в биосфере по ландшафтно-географическим зонам. В пределах каждой ландшафтно-географической зоны формируется характерный биом — совокупность организмов и факторов абиотической среды. Основные биомы суши Земли: полярные области и тундра, хвойные леса (тайга), смешанные и широколиственные леса, степи, саванны, пустыни, кустарники, влажные тропические леса и высокогорья.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. В. И. Вернадский — создатель учения о биосфере.
2. Биосфера — живая оболочка планеты Земля.
3. Живое вещество биосферы и его функции.
4. Палеобиосферы Земли: из глубины веков.
5. Основные биомы суши и Мирового океана.

Глава 11. ЧЕЛОВЕК И ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА

§67. Человечество в биосфере Земли

Вспомните, из каких этапов складывается история хозяйственной деятельности человечества. Как это повлияло на живую природу?

С самого начала своего возникновения биосфера представляла собой биологическую систему, в которой происходящие круговороты веществ и потоки энергии поддерживали существование и развитие жизни от низших форм к высшим. На определённом этапе эволюции в биосфере появился человек, который стал играть в ней важнейшую биогеохимическую роль.

Биосферная роль человека. Одни учёные рассматривают появление человека в биосфере как резко отрицательное явление, способное привести к её гибели. Другие учёные полагают, что на раннем этапе эволюционного развития у человека, вероятно, была какая-то своя функция в биосфере (иначе он не появился бы), но затем она была им утрачена. Существует также мнение, что у человека есть своя эволюционно обусловленная *биосферная роль* — поддержание упорядоченности и устойчивости живой оболочки нашей планеты.

Наиболее существенно влияние человека в современной биосфере сказалось на круговоротах веществ и потоках энергии. Так, биогеохимический цикл углерода был дополнен двумя потоками: при истощении гумуса почв в результате земледелия и при использовании древесины, угля, торфа, растительной и животной пищи. Потребляя углеродсодержащие соединения, человек, с одной стороны, уменьшал запас устойчивости биосферы, заключённый в биомассе её живого вещества, а с другой — включал новый антропогенный механизм поддержания устойчивости её функционирования, непрерывно поставляя в атмосферу углекислый газ. Таким образом, человек не просто изымает углерод из естественного биогеохимического круговорота, а включает его в новый искусственный *антропогенный круговорот*.

Негативные последствия, сопровождающие деятельность человека на этапе присваивающего хозяйства, имели незначительный масштаб. С появлением и развитием социального способа производства пищи, одежды, орудий, т. е. производящего хозяйства, отрицательные последствия человеческой деятель-

ности вышли на первый план. Главный вопрос в настоящее время состоит в следующем: способна ли биосфера сохранить саму себя при постоянно из года в год возрастающих *антропогенных воздействиях* или функцию сохранения биосферы необходимо взять на себя человеку?

Эволюционные изменения в биосфере происходят гораздо медленнее антропогенных, поэтому самосохранение биосферы на основе естественных механизмов регуляции представляется маловероятным. Об этом свидетельствуют многочисленные факты антропогенного воздействия на воздух, почву, воду, растения, животных, климат и др. (табл. 7).

Таблица 7

Изменения в биосфере

Параметры	Темп изменения, в % / год
Рост энергопотребления	2,0
Рост населения Земли	1,74
Изменение климата	0,6 °С (за последние 100 лет)
Истощение озонового слоя	1,0—2,0
Уменьшение биоразнообразия	0,65
Увеличение площади пустынь	0,3—0,5
Разрушение почвы	0,4
Сокращение площади лесов	0,9

В современную эпоху существенную роль играют не только отрицательные последствия антропогенного влияния, но и ослабление естественной реакции биосферы на эти воздействия. Пока биосфера оставалась природной системой, в которой отсутствовал человек, её реакция на изменения носила характер отрицательной обратной связи, компенсирующей эти изменения. Начиная с XIX в. ситуация коренным образом изменилась: человек стал активно сжигать ископаемое топливо — уголь и нефть. Накопленное в земной коре биогенное вещество, которое ранее не вовлекалось в круговорот элементов и в поток энергии, было искусственно введено в них человеком. В результате изменилась и сама система, т. е. биосфера перестала быть только природной экосистемой, а превратилась, по существу, в *антропобиосферу*.

Не исключено, что продолжающееся исчезновение видов организмов и разрушение природных экосистем отчасти объясняется тем, что большое биоразнообразие, т. е. количество видов растений, животных, сообществ и экосистем, современной биосфере не нужно. Избыточный углерод, согласно закону отрицательной обратной связи, должен выводиться из неё, что и достигается через уменьшение биомассы живого вещества.

Переход биосферы в ноосферу. Понятие *ноосфера* (от лат. *noos* — разум и *sphaire* — шар) ввели в науку в 1927 г. французские учёные Эдуард Леруа и Пьер Тейяр де Шарден, которые дали ей идеалистическое толкование как особого надбиосферного «мыслящего пласта», окутывающего планету.

В. И. Вернадский, оценивая роль человека в биосфере, развил представление о ноосфере с материалистических позиций. В 1938 г. он писал: «Мы присутствуем и жизненно участвуем в создании нового геологического фактора, небывалого по мощности... Научной мыслью и... ею направляемой техникой, своей жизнью человек создаёт в биосфере новую биогенную силу... Создание ноосферы из биосферы есть природное явление, более глубокое и мощное в своей основе, чем человеческая история...» Таким образом, ноосферу следует рассматривать как высшую стадию эволюции биосферы, связанную с возникновением и развитием в ней человеческого общества, коллективного разума, которые благодаря научно-техничекому прогрессу становятся ключевыми факторами её развития.

Несмотря на то что человечество составляет незначительную часть биомассы Земли, антропогенные воздействия стали мощнейшей природной силой, превосходящей по масштабам все известные геологические процессы. В эволюции живой природы происходит постепенный переход от биологических факторов, управляющих её развитием (биогенеза), к эволюции, управляемой человеческим сознанием (ноогенезу). Человек всё сильнее воздействует на живую и неживую природу, в десятки раз ускоряет миграцию химических элементов по сравнению с естественными биогеохимическими циклами, усиливает давление на растительный и животный мир и др.

В становлении ноосферы — *ноосферогенезе* — выделяют два этапа. Первый этап характеризовался использованием людьми солнечной энергии, аккумулированной в современной им биосфере (при собирательстве, охоте, земледелии). На втором этапе человечество стало активно использовать энергию, накопленную не только современной, но и прошлыми палеобиосферами (при сжигании угля, потреблении нефти, газа и т. п.). Таким образом, непрерывный рост энергопотребления является особенностью ноосферогенеза.

Переход биосферы в ноосферу ускоряется по мере объединения усилий человечества, направленных на преодоление негативных антропогенных воздействий на природу. Современному переходному состоянию биосферы — антропобиосфере — присущи следующие особенности.

1. Непрерывное расширение в пространстве. Антропобиосфера охватывает не только поверхность земного шара, но и околоземное пространство космоса. Из земного явления она превратилась в явление космическое.

2. Структурная неоднородность, которая выражается в географическом распределении очагов культуры и различной степени использования природы. Высокая и низкая плотность населения, а также общественные законы, национальные традиции и верования обеспечивают неодинаковое потребление ресурсов в разных участках земного шара.

3. Воздействие на все земные оболочки, целью которого является всё более полное удовлетворение потребностей людей в материальных ресурсах, а следствием — негативные явления, приводящие к нарушению состояния природной окружающей среды (табл. 8).

Таблица 8

Потребление ресурсов и отходы, в среднем производимые в течение жизни одним человеком

Ресурсы	Отходы
Пища — 50 т Вода — 98 280 000 л Железо и сталь — 52 т Бумага — 0,6 т Удобрения — 5 т	Бутылки — 27 000 шт. Изношенная одежда и обувь — 0,2 т Бытовой мусор — 126 т Использованные автомобили — 2 шт. Продукты выделения — 2,8 т

Познание закономерностей существования антропобиосферы, разумное регулирование её процессов позволят предотвратить *глобальный экологический кризис* (от греч. *krisis* — поворотный пункт, исход) — такое состояние природной окружающей среды, при котором она становится непригодной для существования различных форм жизни.

Биосферная роль человека, антропогенный круговорот, антропогенные воздействия, антропобиосфера, ноосфера, ноосферогенез, глобальный экологический кризис.

Вопросы и задания

1. В чём заключается биосферная роль человека?
2. Что такое антропогенный круговорот? Докажите, что наибольшее антропогенное воздействие в биосфере сказывается на биогеохимическом цикле углерода. Каковы его последствия для живой и неживой природы?
3. Как биосфера компенсирует негативные антропогенные воздействия? В чём смысл действия отрицательной обратной связи в биосфере?
4. С чем связано снижение биоразнообразия видов организмов, сообществ и экосистем в современной антропобиосфере? Ответ проиллюстрируйте примерами.
5. Что такое ноосфера? Охарактеризуйте два этапа ноосферогенеза.

Дополнительная информация

Особую роль при переходе биосферы в ноосферу играет *прогресс человека*. Эволюция человека есть эволюция разума. На этапе ноосферогенеза разум должен указать людям пути преодоления экологического кризиса, развивающегося по объективным законам действительности. Разум для того и возник, чтобы познать законы развития и с помощью этических норм исключить стихийность их реализации. Вопрос сейчас стоит так: что для человечества важнее — бездумный рост потребления и резкое ухудшение качества жизни потомков или отказ от социального эгоизма и переход к гармоничному сосуществованию природы и общества, способного обеспечить оптимальное будущее?

§ 68. Загрязнение воздушной среды. Охрана воздуха

Рассмотрите рис. 297—298. С какими антропогенными воздействиями связано загрязнение воздушной среды? Каковы его последствия?

Развитие промышленности, энергетики, транспорта, сельского хозяйства, сжигание топлива и др. сопровождаются выбросами в воздух *веществ-загрязнителей*, влияющих на состав газовой оболочки нашей планеты — *атмосферы* (от греч. *atmos* — пар и *sphaire* — шар).

Загрязнение атмосферы. Состав атмосферы является результатом длительного природного процесса, связанного с образованием и эволюцией Земли. Антропогенное воздействие на атмосферу началось ещё в глубокой древности, когда человек научился пользоваться огнём, применять его для приготовления пищи, выплавки железа и других нужд. В результате этих процессов в атмосферу стали поступать пары воды, углекислый газ и другие продукты сгорания. В настоящее время основные источники загрязнения атмосферы — это чёрная и цветная металлургия, ТЭС, автотранспорт, а также предприятия нефтедобывающей и нефтеперерабатывающей, химической и других отраслей промышленности. Немалый вклад в загрязнение атмосферы вносят также лесные пожары и извержения вулканов (рис. 297).

Выбросы промышленных предприятий в атмосферу содержат различные вещества — органические и неорганические, газообразные и твёрдые. Наиболее опасными в экологическом отношении являются оксиды азота, серы и углерода, углеводороды и их галогенопроизводные. Самая многочисленная группа веществ, загрязняющих атмосферу городов, — это *углеводороды*. В выхлопных газах автомобилей их обнаружены сотни. В мире ежегодно в атмосферу поступает более 90 т углеводородов, причём примерно 20 % от их общего числа приходится на долю ароматических — бензола, толуола, ксилола. Отравления этими соединениями вызывают нарушения состава крови у животных и человека.

Помимо углеводородов токсичным соединением, попадающим в атмосферу, является угарный газ (CO) — продукт неполного сгорания угля и любого углеводородного топлива. Основными источниками выбросов этого газа служат чёрная и цветная металлургия, где кокс и угарный газ используют в качестве восстановителей, а также автотранспорт. При дыхании угарный газ проникает в кровь и препятствует взаимодействию кислорода с гемоглобином, образуя карбоксигемоглобин. В результате происходит нарушение кислородного снабжения организма, что приводит к сердечно-сосудистым заболеваниям, а при более тяжёлых случаях — к смерти.

Опасными загрязнителями атмосферы являются соединения серы — *сероводород* и *оксиды*. Сероводород (H_2S) содержится в выбросах предприятий нефтедобывающей, нефтеперерабатывающей, коксохимической промышленности.

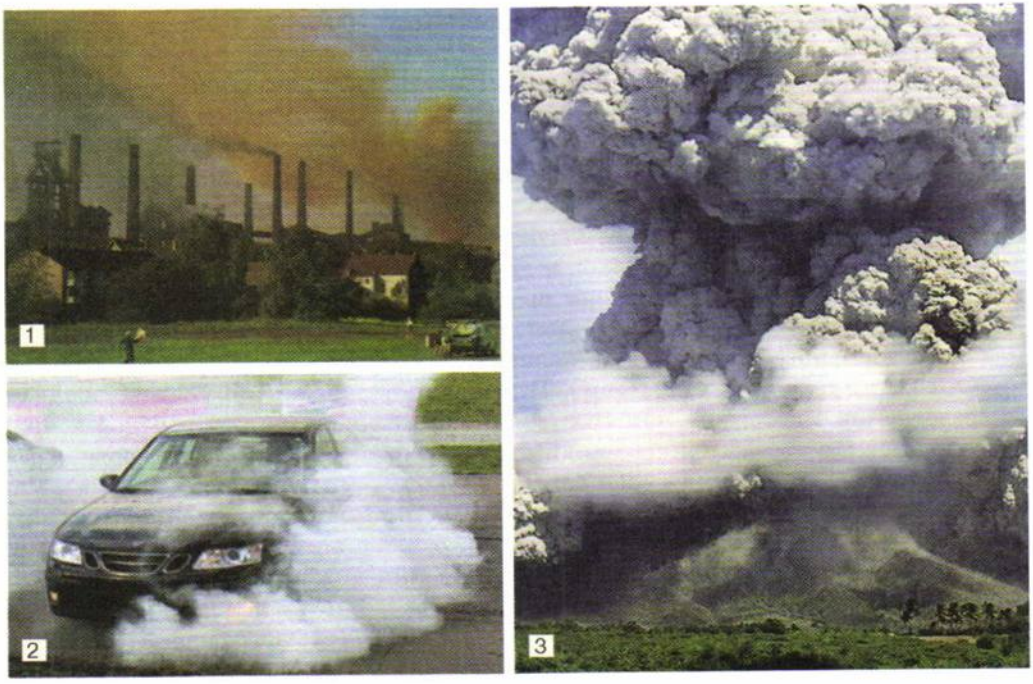


Рис. 297. Источники загрязнения атмосферы: *1* — выбросы промышленности; *2* — выхлопы автотранспорта; *3* — извержения вулканов

В больших концентрациях сероводород — сильный яд нервно-паралитического действия. При концентрации H_2S в воздухе выше 1 г/м^3 у человека наблюдаются судороги, остановка дыхания, паралич сердца. Актуальной экологической проблемой является насыщение атмосферы оксидами серы (SO_2 и SO_3), которые, соединяясь с парами воды, выпадают на Землю в виде кислотных осадков. Основные источники загрязнения этими веществами — сжигание угля, очистка нефти, производство цветных металлов из сульфидных руд.

Существенный вред природе наносит использование *хлорфторуглеводородов*, или *фреонов* ($CFCl_3$, CF_2Cl_2), применяемых в качестве хладоагентов в холодильных установках, лаках и красках бытовой химии. Эти вещества, попадая в атмосферу, способствуют разрушению озонового слоя Земли, что может привести к катастрофическим последствиям для всей биосферы: гибели организмов, изменениям климата и т. д.

Серьёзную опасность представляет процесс *металлизации атмосферы* в результате попадания в неё металлической пыли. Один из основных источников металлизации — металлургические производства. Так, при выплавке

чугуна вместе с доменными газами в атмосферу уносятся частицы железа, а также металлические и неметаллические примеси — медь, свинец, мышьяк. Второй важнейший источник попадания металлов в атмосферу — сжигание минерального топлива, в котором присутствуют незначительные примеси металлов. Токсичные соединения свинца попадают в атмосферу вследствие использования тетраэтилсвинца в качестве присадки (антидетонатора) к бензину для более плавной работы двигателей внутреннего сгорания. В конце XX в. ежегодно с выхлопными газами автомобилей в атмосферу выбрасывалось до 10 000 т свинца (в составе оксидов и других соединений). Соединения свинца губительны для всего живого, они вызывают, например, необратимые изменения в организме человека, нарушая синтез гемоглобина, угнетают функции печени и головного мозга, накапливаются в тканях органов.

Фотохимический туман (смог). При недостаточной циркуляции воздуха (в безветренную погоду) в нижних слоях атмосферы крупных городов и промышленных центров возникает видимое глазом загрязнение атмосферы — *фотохимический туман*, или *смог* (от англ. *smoke* — дым и *fog* — туман). Это результат накопления дымов от котельных, промышленных предприятий, выхлопных газов автомобилей. Впервые это явление наблюдалось в 1952 г. в Лондоне, когда от острого бронхита, вызванного смогом, скончалось около 4 тыс. человек (главным образом пожилые люди и младенцы). Тогда же учёными было установлено, что густой лондонский туман содержит примеси твёрдых частиц сажи и молекулы сернистого газа. Другой тип смога — Лос-Анджелесский — возникает при более низких концентрациях загрязнителей и более сухом, чем в Лондоне, воздухе (при влажности 70 %).

Основные компоненты смога — *фотооксиданты*: озон, оксиды азота, нитриты, нитраты, углеводороды, фенолы и др. Первой стадией в его образовании может стать, например, разложение молекул NO_2 под действием ультрафиолетового солнечного излучения:

$$NO_2 \xrightarrow{h\nu} NO + O\cdot_{\text{радикал}}$$

Кислородный радикал взаимодействует с молекулой кислорода, образуя молекулу озона:

$$O\cdot_{\text{радикал}} + O_2 \rightarrow O_3$$

Озон в данном случае — вторичный загрязнитель нижних слоёв атмосферы Земли. Он вступает в реакции с непредельными углеводородами, образуя органические радикалы, которые, в свою очередь, взаимодействуют с оксидами азота, содержащимися в атмосферном воздухе. Это приводит к образованию экологически более опасных сложных органических молекул (альдегидов, перекисных и нитросоединений и т. д.). Эти вещества вместе с твёрдыми частицами пыли и являются основой смога (рис. 298).

Смог снижает видимость на дорогах, создаёт агрессивную среду для металлических конструкций и архитектурных сооружений, вызывая их коррозию и разрушение, а также негативно влияет на всё живое.



Рис. 298. Фотохимический туман (смог) над городом

Охрана воздуха. В 1991 г., по оценкам Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ), 70 % городских жителей Земли дышали воздухом, который вреден для здоровья из-за высокого уровня содержания оксидов серы, углерода, азота и других веществ-загрязнителей. Сейчас объёмы и скорость выбросов этих веществ превосходят возможности природы для их разбавления и нейтрализации, поэтому необходимы специальные меры по устранению опасного загрязнения атмосферы.

Основные усилия направлены на *предупреждение вредных выбросов* в атмосферу. На металлургических заводах, предприятиях нефтеперерабатывающей и нефтехимической промышленности, ТЭС и т. п. устанавливают пылеулавливающее и газоочистное оборудование; хлорфторуглеводороды в аэрозольных баллончиках и холодильных установках заменены на менее опасные химические соединения. Другие меры охраны атмосферы связаны с созданием и внедрением на производствах замкнутых циклов, полностью исключающих вредные выбросы в атмосферу. Предпринимаются меры, снижающие загрязнение от автотранспорта: на двигателях устанавливают фильтры и дожигающие устройства, исключают использование тетраэтилсвинца в качестве добавки к топливу. Разрабатываются также двигатели на электрической и газовой тяге, водонагревательные устройства для домов на солнечных батареях и др.

Важную роль в борьбе с загрязнением атмосферы играет *озеленение городов*. Растения городских экосистем обогащают воздух кислородом, ионизируют его, задерживают до 70 % пылевых частиц, поглощают значительные количества углекислого газа и выделяют фитонциды.

Атмосфера; вещества-загрязнители: углеводороды, сероводород, оксиды, фреоны; металлизация атмосферы; фотохимический туман (смог); фотооксиданты; предупреждение вредных выбросов; озеленение городов.

Вопросы и задания

1. Каковы основные источники атмосферных загрязнений? Объясните, почему естественное загрязнение атмосферы не нарушает происходящих в ней процессов.
2. Опишите техногенные вещества, оказывающие отрицательное воздействие на состояние воздушной среды. Каким образом это происходит?

3. Охарактеризуйте проблемы, связанные с загрязнением автотранспортом в крупных городах атмосферного воздуха. Каковы меры борьбы с этим явлением?
4. В чём опасность загрязнения воздушной среды выбросами промышленных предприятий? Приведите примеры веществ-загрязнителей.
5. Перечислите меры, предпринимаемые для охраны атмосферы. В чём преимущество внедрения в производство замкнутых циклов перед созданием пылеулавливающего и газоочистного оборудования?

Дополнительная информация

Самое опасное загрязнение атмосферы и всей окружающей среды — радиоактивное. Оно связано с ядерными испытаниями, захоронением отходов атомной промышленности и авариями на АЭС. Самой страшной в истории человечества была авария на 4-м энергоблоке Чернобыльской АЭС в г. Припяти (Украина), которая произошла 26 апреля 1986 г. В результате взрыва и разрушения реактора в атмосферу попало около 50 т ядерного топлива (масса радиоактивных веществ атомной бомбы, сброшенной на Хиросиму, составляла 4,5 т). Радиоактивные вещества поднялись на высоту до 11 км и были разнесены ветром на большое расстояние от места аварии. Радиоактивное загрязнение охватило значительные территории Украины, Белоруссии и центральных областей России.

Влияние радиации на организм очень серьёзное. Липиды мембран клеток, подвергаясь воздействию ионизирующей радиации, в присутствии кислорода образуют пероксиды и продукты их распада. Эти изменения приводят к нарушению проницаемости мембран, работы ферментов, гормонов, подавлению энергетических функций митохондрий, синтеза ДНК и РНК и др. Одной из особенностей лучевого поражения является появление опасных изменений: сокращение продолжительности жизни, возникновение злокачественных опухолей, снижение плодовитости, нарушение эмбрионального развития и др. Так, если в 60 –70-х гг. XX в. сердечно-сосудистые заболевания и болезни органов дыхания занимали в Чериковском районе Белоруссии первое место, а злокачественные заболевания были лишь на третьем месте, то на 5—6-й год после Чернобыльской аварии была отмечена резкая скачкообразная смертность, наступающая от злокачественных образований. Более чем в 2 раза возросла заболеваемость новорождённых: на 1000 родившихся — 180 младенцев с патологией. Прирост числа пороков развития по Витебской области составил 50 %, по Гомельской — 81 %, по Могилёвской — 80 %.

§ 69. Загрязнение водной среды. Охрана водных ресурсов

Рассмотрите рис. 300, 301. С какими антропогенными воздействиями связано загрязнение водной среды? Каковы его последствия?

Все воды Земли образуют *гидросферу* (от греч. *hydor* — вода и *sphaire* — шар) — водную оболочку, которая, так же как и атмосфера, загрязняется человеком. Это загрязнение нельзя объяснить только деятельностью промышленных предприятий, сбрасывающих сточные воды в реки, озёра и моря. Не менее интенсивно загрязняет водную среду и сельское хозяйство (массовое со-

держание скота, использование удобрений и средств химической защиты растений). Наконец, бытовые сточные воды городов также вносят значительный вклад в общее загрязнение водной среды.

Загрязнение гидросферы неорганическими веществами. Изменение естественных химических свойств воды за счёт увеличения в ней концентрации вредных примесей неорганической природы называют *химическим загрязнением*. Основными загрязнителями являются соединения мышьяка, свинца, кадмия, ртути, хрома и меди. Наибольшую опасность из них представляет ртуть. Катионы Hg^{2+} взаимодействуют с анионами, находящимися в морской воде, дают суспензии, которые вместе с глинистыми частицами оседают на дне. В результате химических реакций с участием микроорганизмов из них образуются органические производные ртути, которые более токсичны, чем её неорганические соединения. Одно из таких веществ — диметилртуть ($Hg(CH_3)_2$). Это вещество накапливается в организмах, причём многие из них обладают способностью к его концентрации. Так, учёными установлено, что в рыбе диметилртути содержится в 1000 раз больше, чем в морской воде. При употреблении человеком такой рыбы в пищу ртуть попадает в его организм и вызывает серьёзные поражения центральной нервной системы.

Из тяжёлых металлов, помимо ртути, в водах Мирового океана в результате химического загрязнения накоплено около 41 млн т соединений свинца, в основном в виде суспензий ($PbSO_4$, $[Pb(OH)]_2CO_3$, $PbCl_2$).

Серьёзную проблему представляет также изменение кислотности водной среды из-за поступления в неё различных кислот и щелочей: большинство организмов могут существовать только при определённых значениях pH, а если хотя бы несколько наиболее чувствительных видов вымирают, биоразнообразие водной экосистемы снижается (рис. 299).

Один из основных источников химического загрязнения водной среды — сельское хозяйство. Из агроэкосистем атмосферными осадками ежегодно вымывается около 10 млн т минеральных удобрений. Попадая в водоёмы, соединения фосфора и азота, входящие в их состав, способствуют



Рис. 299. Влияние кислотности среды на водных обитателей



Рис. 300. Замор рыбы — результат эвтрофикации водоёма

массовому размножению микроскопических водорослей и цианобактерий, вызывающих «цветение воды». В результате этого происходит антропогенная *эвтрофикация* (от греч. *eutrophia* — хорошее питание) *водоёмов*: в воде увеличивается концентрация биогенных элементов (фосфора и азота) и уменьшается содержание кислорода. Высокая степень эвтрофикации приводит к замору рыб и гибели других водных животных (рис. 300).

Загрязнение сточными водами. Большой вред водной среде наносят органические осадки (до 300—400 млн т/год), которые попадают в неё со *сточными водами*. Опускаясь на грунт и разлагаясь, органические осадки становятся благоприятной средой для размножения микроорганизмов, не характерных для данной экосистемы. Так, в последнее время в Северном море распространены одноклеточные водоросли перидинеи, которые ранее здесь не обитали. Они выделяют в воду токсические вещества, опасные не только для других водных организмов, но и для человека. При гниении поступающих со сточными водами органических осадков образуются опасные соединения, например сероводород, являющийся сильнейшим ядом.

За последние пятьдесят лет появилась большая группа соединений, которые создали дополнительную проблему, связанную с загрязнением гидросферы сточными водами: это *поверхностно-активные вещества (ПАВ)*. Они используются как моющие средства, понижающие поверхностное натяжение воды, что сопровождается пенообразованием. Возросшая потребность в ПАВ на промышленных предприятиях, а также их применение в быту, прежде всего при стирке, привели к большим скоплениям пены в руслах малых рек и ручьёв, что препятствует аэрации водоёмов (рис. 301).

Нефтяное загрязнение водоёмов. Наиболее распространённые загрязняющие водную среду вещества — это нефть и нефтепродукты. Ежегодно в моря и океаны поступает примерно 6 млн т сырой нефти, причём каждый килограмм нефти образует на поверхности плёнку до 1 га. Источниками поступления нефти служат её транспортировка, разработка нефтяных месторождений на шельфе, вынос речной водой. В результате около 4 % поверхности Тихого и Атлантического океанов постоянно покрыто тонкой нефтяной плёнкой, препятствующей нормальному газо- и влагообмену между водой и воздухом. Из нефти в воде постепенно образуется эмульсия, а также комочки тяжёлых фракций нефти — мазута. К плавающим комочкам нефти прикрепляются мелкие животные, которыми кормятся рыбы, и, следовательно, нефте-

продукты циркулируют по трофическим цепям водных экосистем и в конце концов попадают в пищу людей. А все компоненты нефти и продуктов её переработки опасны для жизни. Это в особенности относится к ароматическим углеводородам, в частности к бензпирену. Помимо того что токсичны сами углеводороды, они, будучи хорошими растворителями неполярных веществ, способны растворять и другие токсичные соединения — пестициды и диметилртуть, находящиеся в воде. Это представляет ещё бóльшую опасность для организмов.

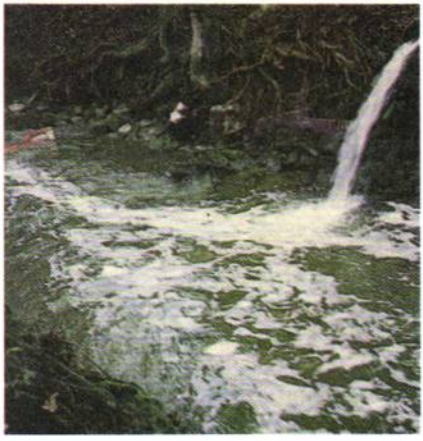


Рис. 301. Скопление пены в ручье — результат загрязнения воды поверхностно-активными веществами (ПАВ)

Охрана водных ресурсов. В настоящее время человечество использует 3,8 тыс. км^3 воды ежегодно, причём увеличить её потребление можно максимум до 12 тыс. км^3. При нынешних темпах роста промышленности, сельского хозяйства, населения Земли этого хватит на ближайшие 25—30 лет, а потом возникнет глобальная проблема дефицита чистой воды, которая уже сейчас ощущается в некоторых странах. Поэтому основная мера охраны водных ресурсов — это их *бережное расходование*. Например, использование в сельском хозяйстве дождевальных и капельных установок даёт экономию воды в 5—6 раз по сравнению с обычным поливом растений, когда около 25 % воды теряется на фильтрацию и испарение. Устранение неисправностей водопроводов, установка в квартирах счётчиков расходования воды и современного сантехнического оборудования также существенно снижают расход воды.

Для защиты водной среды от веществ-загрязнителей производят *очистку сточных вод*, т. е. их обработку в специальных очистных сооружениях для разрушения или удаления вредных примесей.

Гидросфера, химическое загрязнение, эвтрофикация водоёмов, сточные воды, поверхностно-активные вещества (ПАВ), нефтяное загрязнение, бережное расходование воды, очистка сточных вод.

Вопросы и задания

1. Опишите основные пути антропогенного загрязнения водной среды.
2. Каковы последствия загрязнения природных вод химическими веществами неорганической природы? Приведите примеры таких веществ.

3. Что такое эвтрофикация водоёмов? Каковы её причины и последствия? Объясните, почему эвтрофикацию считают обратимым процессом.
4. В чём состоит опасность загрязнения водоёмов сточными водами?
5. Какие процессы в биосфере нарушаются при нефтяном загрязнении? Чем опасны нефть и её производные, попавшие в воду?
6. Объясните, почему бережное расходование водных ресурсов считается основной мерой их охраны. Приведите примеры экономии воды.

Дополнительная информация

По данным Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ), 80 % заболеваний на планете вызваны потреблением людьми некачественной *питьевой воды*. В России каждая пятая проба водопроводной воды не соответствует санитарно-химическим нормам, каждая восьмая — микробиологическим. Больше всего портит качество водопроводной воды хлор, применяемый для её дезинфекции. Производные хлора, образующиеся в водопроводной воде, обладают канцерогенным, мутагенным действием. По данным американских учёных, у людей, постоянно употребляющих хлорированную воду для питья, вероятность рака мочевого пузыря на 21 % и рака прямой кишки на 38 % выше, чем у тех, кто пьёт очищенную от хлора воду. В последнее время воду стали дезинфицировать с помощью озона (озонировать), хотя он не обладает таким же долговременным действием, как хлор.

Хлорированную водопроводную воду перед употреблением следует очищать. Для удаления хлора воду целесообразно отстаивать (от нескольких часов до суток). Для освобождения от микроорганизмов воду необходимо кипятить не менее 1—3 мин. Сырую воду можно пить только в крайних случаях. Нежелательно использовать для приготовления пищи горячую водопроводную воду: она химически более агрессивна, что может привести к выщелачиванию из водопроводных труб тяжёлых металлов. В последнее время для доочистки водопроводной воды широко используют бытовые фильтры. С их помощью из воды удаляются хлор и его производные, микроорганизмы, тяжёлые металлы, нефтепродукты, нитраты и нитриты. Однако опасно и вторичное загрязнение отфильтрованной воды, например микроорганизмами, которые осели на самом фильтре. Поэтому, как бы хороши ни были фильтры, воду после них необходимо кипятить.

§ 70. Разрушение почвы и изменение климата. Охрана почвенных ресурсов и защита климата



Рассмотрите рис. 302—306. С какими антропогенными воздействиями связаны разрушение почвы и изменение климата? Каковы их последствия?

Почва и климат создают условия, необходимые для существования на Земле организмов, в том числе и человека. От почвы и климата зависят продовольственная безопасность человечества, биоразнообразие популяций, видов, сообществ и экосистем.

Разрушение почвенного покрова. *Почвенный покров* — важный компонент биосферы, антропогенное воздействие на который постоянно усиливается. Ежегодно, распахивая землю, человек перемещает массу почвы, в три раза превышающую массу всех вулканических веществ, поднимающихся из недр на поверхность планеты за тот же период. Вследствие деятельности человека — вырубки лесов, выпаса скота, орошения и осушения почвы, разработки полезных ископаемых — изменяются основные характеристики почвы, её свойства, состав и структура, нарушаются почвообразовательные процессы. Каждый год безвозвратно теряется около 7 млн га пахотных земель, в то время как для образования слоя почвы в 2—3 см при благоприятных условиях необходимо от 200 до 1000 лет. Кроме того, культивируемые в агроэкосистемах растения каждый год извлекают из почвы миллионы тонн минеральных веществ. Если не восполнять эти потери, почвенные ресурсы могут быть израсходованы всего за 50 лет. Во избежание этого человек вносит в почву минеральные и органические удобрения (рис. 302), однако их чрезмерное использование неблагоприятно сказывается на состоянии биосферы в целом.



Рис. 302. Внесение в почву минеральных удобрений

Загрязнение почвы пестицидами. Одним из видов антропогенного воздействия на почву является загрязнение её *пестицидами* (от лат. *pestis* — зараза и *caedere* — убивать) — химическими средствами защиты растений, используемыми для борьбы с вредителями сельского хозяйства: сорняками (гербициды), насекомыми (инсектициды), грибковыми болезнями растений (фунгициды). Пестициды в основном представлены хлорированными углеводородами: ДДТ (дихлордифенилтриметилметан), гексахлораном и др. Эти вещества высокотоксичны, подавляют деятельность большинства ферментов, влияют на наследственность организмов, кроветворение и др.

Неумеренное применение пестицидов негативно сказывается на состоянии окружающей среды. Пестициды вместе с атмосферными осадками просачиваются в почву и попадают в грунтовые воды, которые затем выносят их в реки, моря и океаны. В настоящее время учёные изучают процессы, происходящие с пестицидами в почве, и ищут возможные пути их химического и биологического обезвреживания. В сельском хозяйстве всё чаще стараются применять биологические средства защиты растений, например естественных врагов насекомых-вредителей, а также выращивают трансгенные растения, устойчивые к сорнякам и вредителям.



Рис. 303. Вынос песка и почвы в Средиземное море в результате ветровой эрозии (Ливия, снимок из космоса)

Эрозия почвы. Основная причина сокращения площади плодородных почв — несовершенство сельского хозяйства. Распаханный плодородный слой часто подвергается водной и ветровой *эрозии* (от лат. *erosio* — разъедание) — разрушению водой и ветром, смыву или развеиванию частиц почвы и осаждению их в новых местах (рис. 303). В России из 132 млн га пахотных земель 87 млн га подвержены эрозии. Ежегодно от неё страдают новые 0,5 млн га с потерей плодородной почвы в 1,5 млрд т. Водная и ветровая эрозия уменьшают площадь пашни, снижают плодородие почвы, разрушают дороги, заиливают каналы и водохранилища. Основные меры борьбы с водной и ветровой эрозией: правильная обработка почвы, почвозащитные севообороты, снегозадержание, защитные насаждения, террасирование склонов и оврагоукрепительные работы.

Антропогенное влияние на климат. Своей деятельностью человек влияет на климат Земли. Орошение и осушение территорий, строительство плотин, водохранилищ и других гидротехнических сооружений вызывают в некоторых районах планеты *изменения климата*. Например, орошение значительно усиливает процесс испарения влаги из почвы, вследствие чего снижается температура земной поверхности. Это, в свою очередь, приводит к понижению температуры и повышению относительной влажности нижних слоёв атмосферного воздуха. Крупные водохранилища увеличивают влажность воздуха и снижают его температуру на 2—3 °С в дневное время на расстоянии 5—10 км. В результате дневного охлаждения и ночного нагревания суточный ход температуры воздуха на таких искусственно обводнённых территориях становится более сглаженным (рис. 304).



Рис. 304. Крупные гидротехнические сооружения существенно влияют на климат

Кислотные осадки. Одна из острейших экологических проблем связана с возрастанием кислотности атмосферных осадков. *Кислотные осадки* — следствие выбросов промышленными предприятиями оксидов серы, азота, углерода, которые, взаимодействуя с атмосферным водяным паром, пре-

вращаются в смесь сернистой, серной, азотистой, азотной и угольных кислот и затем выпадают на поверхность Земли. Наиболее сильно от кислотных осадков страдают наземные растения: нарушается защитный слой кутикулы листьев, и они становятся более уязвимыми к поражению насекомыми-вредителями и паразитическими грибами. Просачиваясь в почву, кислотные осадки вызывают выщелачивание алюминия и тяжёлых металлов, которые обычно находятся в ней в виде нерастворимых соединений и не поглощаются растениями. При повышении кислотности эти вещества переходят в растворимые, легкоусвояемые формы и оказывают токсическое действие на организмы (рис. 305).

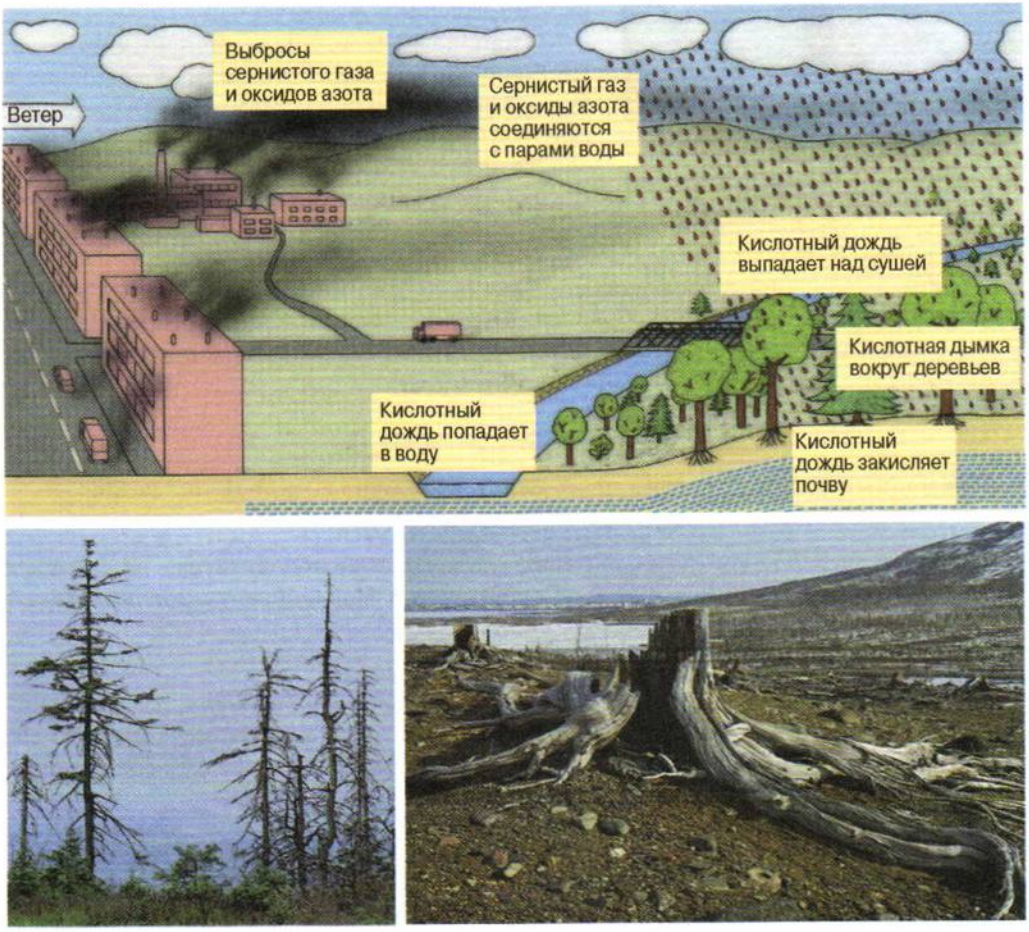


Рис. 305. Схема образования кислотных осадков и их влияние на природу

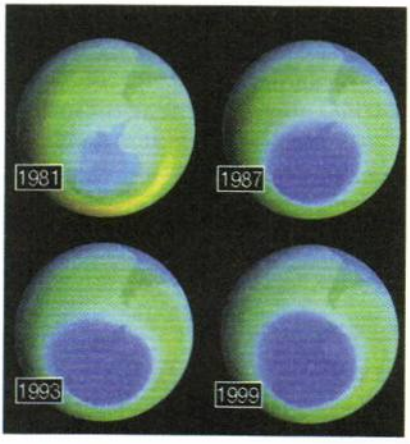


Рис. 306. «Озоновая дыра» над Антарктидой (снимки из космоса)

Истощение озонового слоя. Озон (O_3) образуется из атмосферного молекулярного кислорода (O_2) благодаря энергии грозовых разрядов или под действием коротковолнового солнечного излучения. Максимальной концентрации озон достигает на высоте 20—25 км, где его молекулы образуют тончайший озоновый слой в 3—4 мм, служащий защитой от проникновения в нижние слои атмосферы губительных для всего живого коротковолновых ультрафиолетовых лучей.

В начале 80-х гг. XX в. японскими учёными было обнаружено, что количество озона в южной полярной области Земли стало уменьшаться. В октябре 1985 г. появились первые сообщения о том, что содержание озона в атмосфере над японской антарктической станцией «Сева» уменьшилось в 2 раза. Это истощение озонового слоя в атмосфере Земли было названо «озоновой дырой» (рис. 306).

Количество озона в озоновом слое непостоянно и зависит от соотношения интенсивности процессов его образования и разрушения. Однако было установлено, что процессу разложения озона способствуют атомы хлора, образующиеся, например, из хлорфторуглеводородов (фреонов):

$$CF_2Cl_2 \xrightarrow{h\nu} CF_2Cl\cdot_{\text{радикал}} + Cl\cdot_{\text{радикал}}$$

Свободный радикал (атомарный хлор) реагирует с молекулой озона:

$$Cl\cdot_{\text{радикал}} + O_3 \rightarrow ClO + O_2\uparrow$$

Образующийся неустойчивый оксид хлора (II) взаимодействует с атомарным кислородом, которого много в этой области стратосферы, образуя молекулярный кислород и свободный радикал (атомарный хлор):

$$ClO + O = O_2\uparrow + Cl\cdot_{\text{радикал}}$$

Меры по защите озонового слоя Земли связаны с переводом промышленного производства на озонобезопасные вещества, в частности постепенное сокращение, а к 2030 г. и полное прекращение в мире производства хлорфторуглеводородов (фреонов).

Парниковый эффект. Некоторые газы атмосферы (водяной пар, углекислый газ, метан, оксиды азота и др.) пропускают к поверхности Земли видимое солнечное излучение, но в то же время затрудняют инфракрасное тепловое излучение самой Земли, препятствуя её охлаждению. Это нежелательное явление было названо учёными *парниковым эффектом*, а газообразные вещества, позволяющие Земле аккумулировать тепло, — парниковыми газами.

Основная роль в создании парникового эффекта принадлежит парам воды и углекислому газу. Водяной пар представляет меньшую опасность, чем углекислый газ, основным источником которого служит сжигание ископаемого топлива. За последние 100 лет количество сжигаемого топлива ежегодно возрастает в среднем на 4%. Только в 1990 г. на Земле было сожжено 6 млрд т топлива, при этом образовалось примерно 20 млрд т CO_2. Частично углекислый газ переходит в гидросферу, растворяясь в воде океанов и морей, однако большая часть его остаётся в атмосфере, что приводит к усилению парникового эффекта и может стать причиной глобального потепления климата.

Некоторые учёные считают, что уже к 2030 г. может произойти повышение среднегодовой температуры на Земле на 2—2,5 °С, а к концу XXI в. — на 6 °С. Одним из его последствий станет подъём уровня Мирового океана в результате теплового расширения воды и таяния ледников (к концу XXI в. он может подняться на 1—2 м). В результате этого под водой окажутся прибрежные территории густонаселённых районов Китая, Японии, Индии, Индонезии, Нидерландов, США и других стран мира.

Итак, над человечеством нависла угроза глобального изменения климата. Мировое сообщество уже предприняло ряд мер по его защите. Так, с 1992 по 1997 г. ООН были приняты Конвенция по климату и Киотский протокол. Конечная цель этих документов — добиться стабилизации содержания парниковых газов в атмосфере на уровнях, безопасных для климата нашей планеты. Это может быть достигнуто заменой таких энергоносителей, как уголь и нефть, газом; использованием экологически чистых источников энергии: Солнца, ветра, тепла земных недр; внедрением энергосберегающих технологий; восстановлением лесов на планете.

Почвенный покров, пестициды, эрозия почвы, изменение климата, кислотные осадки, «озоновая дыра», парниковый эффект.

Вопросы и задания

1. Каковы антропогенные воздействия на почвенный покров и почвообразовательные процессы? В чём основная причина этих воздействий? Приведите примеры.
2. Объясните, чем опасно загрязнение почвы пестицидами. Предложите экологически безопасные способы борьбы с сорняками, насекомыми-вредителями, грибковыми болезнями культурных растений. На чём они основаны?
3. Что такое эрозия почвы? Опишите, как происходит водная и ветровая эрозия. Каковы основные меры борьбы с эрозией почвы? Приведите примеры.
4. Каким образом человек влияет на климат Земли? Каковы последствия такого влияния? Приведите примеры влияния человека на климат нашей планеты.
5. Опишите процесс образования в атмосфере кислотных осадков. Каковы последствия их выпадения на поверхность почвы, водоёмов? Приведите примеры.

6. Какова роль озонового слоя Земли? Как он образуется и какие вещества способны вступать в реакцию с озоном? Каковы меры борьбы с истощением озонового слоя Земли? Приведите примеры таких мер.
7. Опишите глобальные последствия парникового эффекта. Какие меры предпринимаются мировым сообществом для защиты климата Земли?

§71. Антропогенное воздействие на растительный и животный мир

Рассмотрите рис. 307—310. В чём состоит антропогенное воздействие на растения и животных? Каковы его последствия?

Человек разумный — единственный биологический вид на Земле, который реально угрожает практически всем другим видам организмов и даже самому существованию породившей его биосферы. Вся история человечества сопровождается непрерывным разрушением среды обитания организмов, прямой эксплуатацией биологических ресурсов нашей планеты.

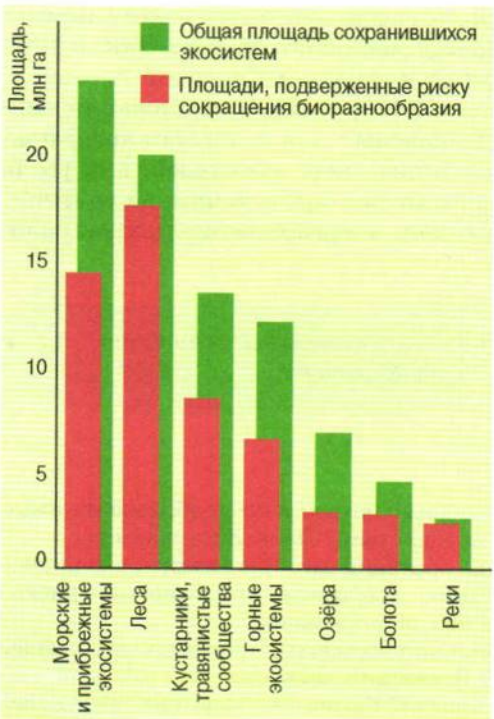


Рис. 307. Сокращение биоразнообразия в экосистемах

Планетарная роль растений и животных. В планетарном масштабе растения выполняют средообразующую функцию, создавая условия для жизни организмов. Основная масса живого вещества сосредоточена в растениях, которые аккумулируют солнечную энергию, образуя первичные органические соединения. Растения суши ежегодно ассимилируют 20—30 млрд т углерода, примерно столько же потребляет фитопланктон морей и океанов. При этом растения в процессе фотосинтеза ежегодно образуют около 177 млрд т органических веществ, а содержащаяся в них энергия в 100 раз превосходит энергию, вырабатываемую за год всеми электростанциями мира.

Планетарную роль играют и животные. Несмотря на то что их биомасса относительно невелика и составляет лишь 2 % от биомассы всего живого

вещества нашей планеты, роль животных в биосфере исключительно важна. Это связано с высокой интенсивностью протекающих в их телах энергетических процессов, а также с большим разнообразием и подвижностью. Благодаря этому животные активно участвуют в биогенной миграции химических элементов на Земле, а также поддерживают динамическое равновесие в биосфере.

Сокращение биоразнообразия. Вымирание одних и появление других видов — неизбежный процесс. Он происходит в ходе эволюции, при естественных изменениях климата, ландшафтов, в результате конкурентного исключения и т. п. По оценкам учёных, до появления человека на Земле средняя продолжительность существования одного вида птиц была около 2 млн лет, млекопитающих — около 600 тыс. лет. Человек ускорил процессы вымирания видов, оказывая на них прямое и косвенное воздействие.

Прямое воздействие испытывают те виды организмов, которые человек добывает в ходе промысла (сбора, рыболовства, охоты) ради мяса, шерсти, пуха, пера, лекарственного сырья и т. п., в результате чего их численность снижается, вплоть до полного исчезновения. Косвенное воздействие на виды животных человек оказывает, изменяя среду их обитания, например, при вырубке лесов, распашке степей, осушении болот, сооружении плотин, строительстве городов, посёлков, дорог, промышленных предприятий и т. д.

Сокращение биоразнообразия — одна из глобальных экологических проблем (рис. 307). В ближайшие 20 лет могут исчезнуть 20 % всех видов растений и животных, существующих сегодня на Земле. По данным Международного союза охраны природы, с XVI по XX в. в результате прямого и косвенного антропогенного воздействия вымерло 109 видов птиц, 64 вида млекопитающих, 20 видов пресмыкающихся, 3 вида земноводных; с конца 80-х гг. XX в. каждую неделю на Земле исчезает один вид растений.

Биоразнообразие нашей планеты сокращается также при повышенной эксплуатации видов, имеющих коммерческую ценность. Например, китобойный промысел, который осуществляли с середины XX в. Норвегия, Япония и СССР, привёл к катастрофическому сокращению численности популяций голубого кита, финвала, сейвала (рис. 308). В 1984 г. Международной китобойной комисси-

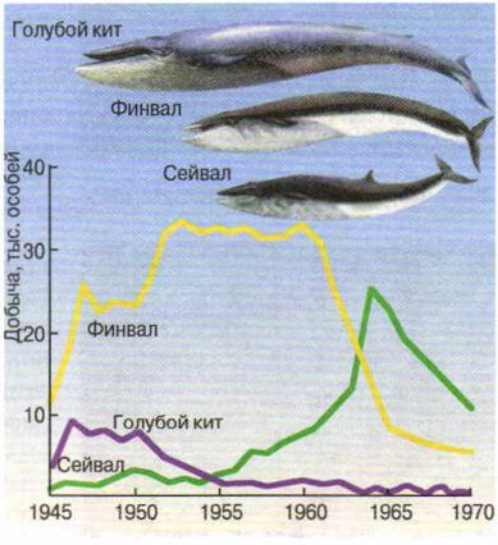


Рис. 308. Сокращение численности китов

ей был введён мораторий на промысел этих видов морских млекопитающих, в разных районах Мирового океана организованы заповедные участки, которые должны обеспечить условия для восстановления их численности.

Сокращение площади лесов. Существенное воздействие человек оказывает на леса. Они образуют два пояса: северный (хвойные леса) и южный (влажные тропические леса) — и, являясь составной частью биосферы, влияют на климат и водный баланс, обеспечивают возобновление запасов кислорода в атмосфере. Подсчитано, что 1 га широколиственного леса в год может поглотить 5—10 т углекислого газа и выделить 10—20 т кислорода. Леса регулируют сток воды, предотвращая эрозию почвы и обмеление рек.

Сокращение площади лесов — *обезлесение* — стало одной из глобальных экологических проблем. До развития сельского хозяйства лесами было занято 60 % суши, 100 лет назад — 40 %, сейчас — 27 %. За 200 лет площадь лесов на нашей планете сократилась вдвое, что связано с потребностью человека в территориях для занятия земледелием, животноводством, строительством и др. Лесные ресурсы используются для производства бумаги, стройматериалов, мебели, скипидара, спирта, древесного угля и др., почти половина заготавливаемой в мире древесины до сих пор расходуется как топливо. Общая вырубка лесов на земном шаре составляет в настоящее время 17— 25 млн га в год, и только на 20 % этих площадей производится их восстановление. При таких темпах леса на планете будут вырублены за 150— 180 лет. Россия обладает 25 % мировых запасов лесных ресурсов. Лесом покрыто 770 млн га её территории, однако ежегодно вырубается 1,8 млн га леса, причём во многих случаях это сплошные вырубки (рис. 309).



Рис. 309. Сплошная вырубка леса



Рис. 310. Лесной пожар

Среди мер по охране лесных ресурсов важное место занимает *лесовозобновление*. При правильном ведении лесного хозяйства рубки на отдельных участках должны проводиться через 80—100 лет, когда лес достигнет полной спелости. Естественным образом возобновляется только треть вырубаемых лесов, в остальных случаях необходим посев и посадка деревьев. Другая важная мера по сохранению лесов — это борьба с потерями древесины при её промышленной заготовке, а также борьба с лесными пожарами (рис. 310).

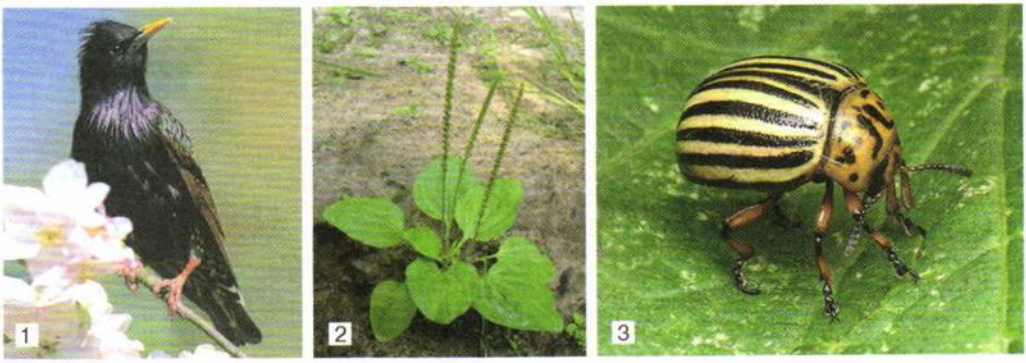


Рис. 311. Виды-переселенцы: *1* — скворец обыкновенный; *2* — подорожник большой; *3* — жук колорадский

Для предотвращения лесных пожаров прокладываются противопожарные полосы, рвы, периодически проводятся санитарные рубки сухостоя, а также создаются дозорно-сторожевые службы для своевременного обнаружения очагов возгорания, авиационные бригады для их ликвидации.

Переселение видов растений и животных человеком. Ещё одним примером антропогенного воздействия на растительный и животный мир является *интродукция* (от лат. *introductio* — введение) — переселение видов организмов за пределы естественного ареала в места, где они раньше не встречались.

Особенно чувствительны к *видам-переселенцам* островные экосистемы. Так, на острове Святой Елены завезённые людьми козы съели почти всю растительность, превратив этот некогда лесной остров в полупустыню. Мангусты, выпущенные для борьбы с крысами на Больших Антильских островах и Кубе, уничтожили характерных для этих островов грызунов и насекомоядных млекопитающих. Причём крысы спаслись от мангустов, приспособившись жить на деревьях. На Гавайские острова было завезено более 90 видов птиц, из которых прижилось 53 вида, зато из 68 эндемичных местных видов 26 исчезли.

Переселение видов может быть и непреднамеренным. Так, с колонистами в Северную Америку попали подорожник и одуванчик, а в Австралию и Новую Зеландию — чертополох и крестовник — злостные сорняки. Из Северной Америки в Европу проник колорадский жук, ставший в новых условиях опасным вредителем картофеля (рис. 311). Для предотвращения случайного завоза новых видов во многих странах приняты строгие меры карантина, специальной обработке подвергаются транспортные средства и грузы, но это не всегда спасает от проникновения видов-переселенцев.

Сокращение биоразнообразия, обезлесение, лесовозобновление, интродукция, виды-переселенцы.

Вопросы и задания

1. Охарактеризуйте планетарную роль растений и животных.
2. В чём состоит прямое и косвенное воздействие человека на растительный и животный мир? Приведите примеры таких воздействий.
3. Докажите на конкретных примерах опасность сокращения биоразнообразия Земли.
4. Объясните, почему обезлесение стало одной из глобальных экологических проблем.
5. Опишите меры, предпринимаемые для охраны лесных ресурсов.
6. Что такое интродукция? К чему ведёт переселение видов растений и животных на новые территории? Какие факторы этому способствуют?
7. Предложите меры предотвращения непреднамеренного переселения видов организмов. Что необходимо при этом учитывать?

§ 72. Охрана растительного и животного мира

Вспомните, какие меры предпринимаются для охраны растений и животных. Какое значение это имеет для природы и человека?

Растительный и животный мир Земли являются неотъемлемыми компонентами окружающей среды, которые взаимосвязаны друг с другом, а также с неживой природой. Поэтому их охрана может быть эффективной только в том случае, если будут учитываться различные экологические факторы, комплексно влияющие на растения и животных.

Проблема охраны природы. Охрана природы, в том числе растительного и животного мира нашей планеты, относится к глобальным проблемам современности. Её решение требует объединённых усилий и совместных действий учёных, правительственных учреждений и общественных организаций на межгосударственном уровне. Этой цели служат созданный в 1948 г. Международный союз охраны природы (МСОП) и основанный в 1961 г. Всемирный фонд дикой природы (WWF). В 1979 г. на сессии Генеральной Ассамблеи ООН была учреждена «Программа ООН по окружающей среде» (ЮНЕП), и в этом же году МСОП совместно с WWF выработали «Всемирную стратегию охраны природы», основные принципы которой заключаются в следующем.

1. Необходимо сохранить биоразнообразие современной биосферы нашей планеты, поскольку только в этом случае возможно дальнейшее устойчивое сосуществование природы и человечества на Земле.

2. Все виды организмов, явления живой и неживой природы имеют множественное значение и должны оцениваться с разных точек зрения. Следует учитывать потенциальную полезность и значимость каждого вида организма, того или иного природного явления для человека.

3. Охрана одного объекта природы означает одновременную охрану других, тесно взаимосвязанных с ним объектов. Необходимо охранять всю совокупность образующих природу неживых и живых компонентов, т. е. подходить к делу охраны природы комплексно.

Таким образом, *охрана природы* — это система мер, направленных на сохранение, рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов Земли. Их реализацией в мире в настоящее время занимаются более 200 международных природоохранных организаций (рис. 312).

Красные книги. Истребление человеком животных и растений, нарушение их мест обитания привели к тому, что многие из них стали редкими и нуждаются в охране. По инициативе МСОП в 1966 г. впервые была издана Красная книга, включающая виды, подлежащие охране. После её выхода в ряде стран были созданы национальные Красные книги (в СССР она появилась в 1974 г.). В Красную книгу России сейчас включены около 250 видов животных, 681 вид высших сосудистых растений, 32 вида моховидных, 29 видов лишайников и 20 видов грибов (рис. 313).

Основанием для внесения вида (подвида) в Красную книгу служит его численность, а также размеры занимаемого им ареала. Наряду с этим учитывается ряд экологических характеристик: характер питания, уровни рождаемости и смертности, биотический потенциал и т. п. Виды, подлежащие включению в Красную книгу, подразделяют на несколько категорий.

1. Исчезающие виды, численность и ареал которых сократились до критического уровня в результате истребления человеком, разрушения мест обитания или по другим причинам (эти виды находятся под угрозой исчезновения или близки к полной гибели, они не могут выжить без активного вмешательства человека и нуждаются в строгой охране).

GREENPEACE
ГРИНПИС
Лондон,
Великобритания
Противодействие любым попыткам причинить ущерб природе

ВСЕМИРНЫЙ ФОНД ПРИРОДЫ
WWF
Годалминг,
Великобритания
Охрана всех диких растений и животных

МЕЖДУНАРОДНЫЙ ФОНД ЖИВОТНЫХ
Кроуборо,
Великобритания
Забота о добром отношении ко всем животным

Рис. 312. Эмблемы некоторых международных природоохранных организаций

2. Сокращающиеся виды, численность и ареал которых имеют тенденцию к уменьшению под действием антропогенных или других экологических факторов (в отношении них необходимо усиление мер охраны и проведение работ по восстановлению численности).

3. Редкие виды, численность и ареал которых дошли до низких величин по различным причинам (необходимо осуществлять охрану мест их обитания и постоянный контроль за численностью популяций).

4. Недостаточно изученные виды, о которых нет точных научных сведений, но есть основания считать, что они могут попасть в первые три категории (эти виды требуют дальнейшего изучения).

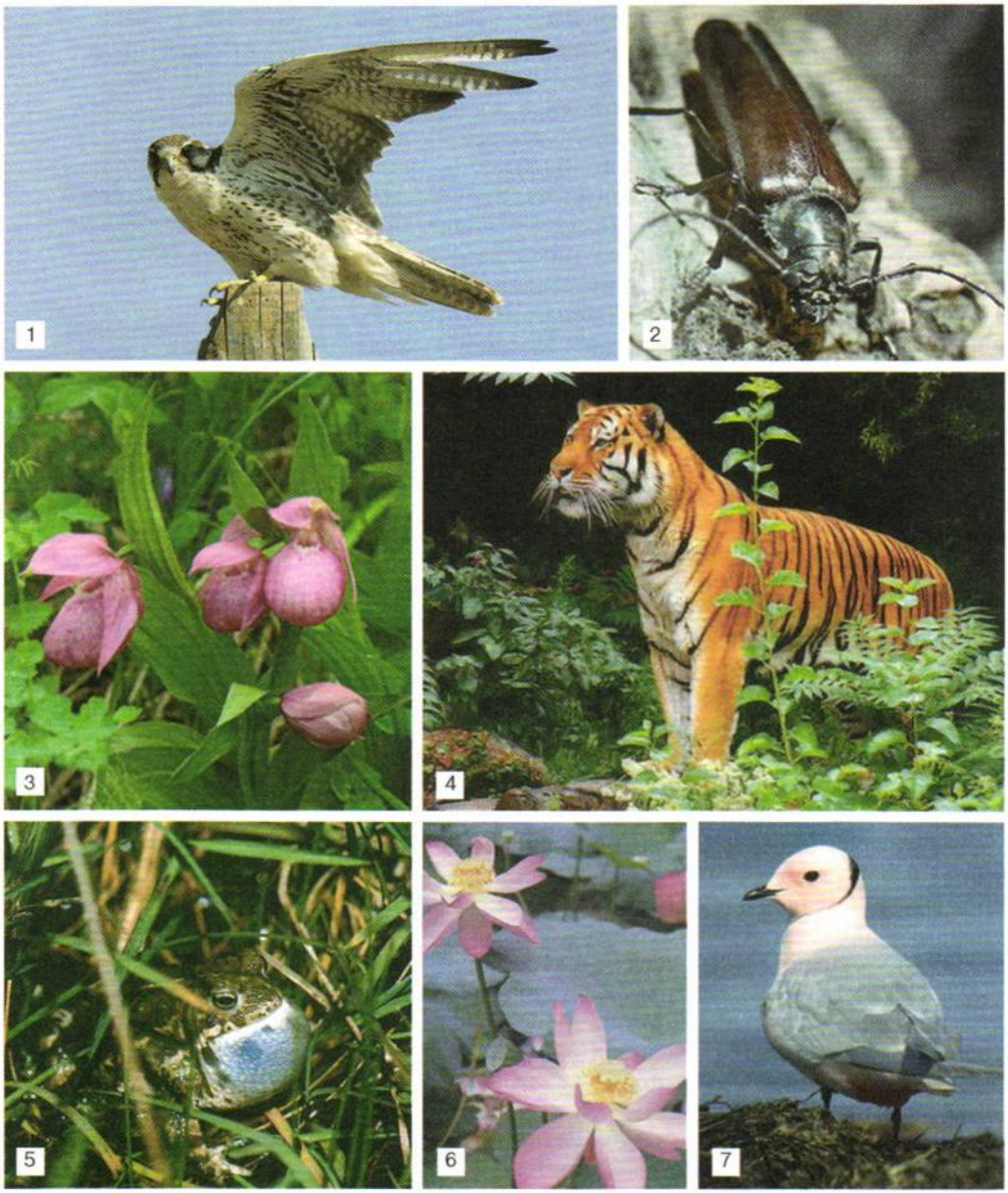


Рис. 313. Виды, внесённые в Красную книгу России: *1* — сокол-балобан; *2* — усач реликтовый; *3* — башмачок крупноцветковый; *4* — амурский тигр; *5* — камышовая жаба; *6* — лотос орехоносный; *7* — розовая чайка

5. Восстановленные виды, которые в прошлом были в числе исчезающих, но благодаря принятым мерам доведены до уровня, гарантирующего их сохранность в природе (такие виды нужно продолжать охранять, но можно и ограниченно использовать в промысловых целях).

В Красной книге указываются практические мероприятия по охране и восстановлению вида (запрет промысла, переселение, разведение в неволе и т. п.). Предполагается, что со временем вследствие принятых мер он перестанет нуждаться в защите. Поэтому при переиздании Красной книги отдельные виды могут переводиться из одной категории в другую или совсем исключаться из неё, если угроза исчезновения для них миновала. Следует отметить, что Красная книга — это не закон об охране видов, а программа деятельности, направленная на сохранение живой природы. Её материалы используются при разработке нормативных документов об охране окружающей среды.

Особо охраняемые природные территории. Для наиболее полного сохранения растительного и животного мира нашей планеты, а также связанных с ними компонентов биосферы в разных странах мира организуются *особо охраняемые природные территории (ООПТ)* — заповедники, заказники и национальные парки (рис. 314, 315).

Заповедники — участки поверхности суши или водного пространства, в пределах которых весь природный комплекс — растительность, животные,



Рис. 314. Карта основных заповедников и национальных (природных) парков России

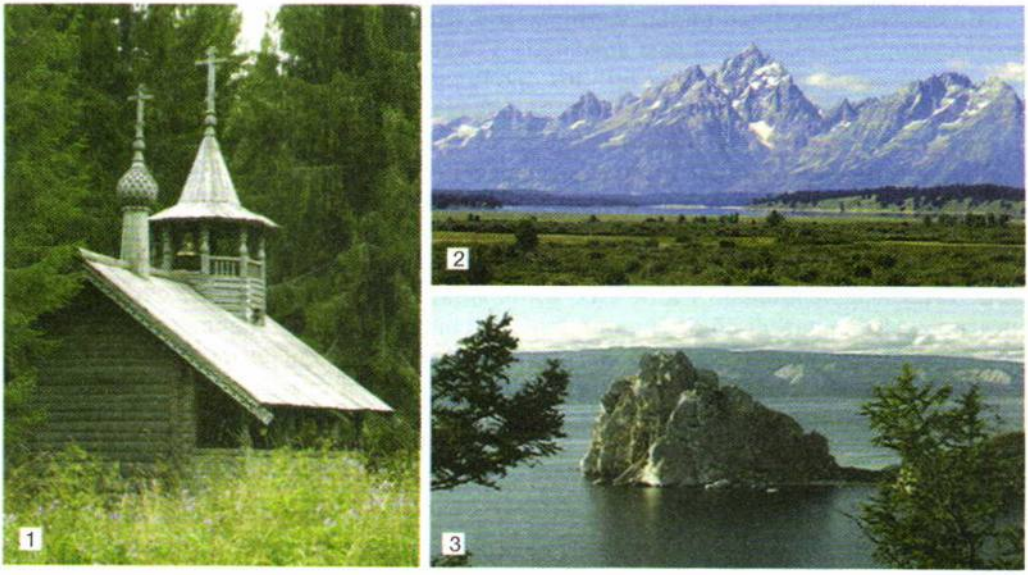


Рис. 315. Национальные (природные) парки: *1* — «Русский север»; *2* — Йеллоустонский; *3* — Прибайкальский

почва и т. п. — полностью и навечно изъят из хозяйственного использования и находится под охраной государства. В заповедниках ведётся только научно-исследовательская работа. Многие заповедники первоначально были созданы для охраны отдельных исчезающих видов животных. Так, Баргузинский заповедник на Байкале был организован для сохранения и восстановления численности соболя, Воронежский — бобра, Хопёрский — выхухоли и др.

Значение заповедников в деле охраны природы иллюстрирует их роль в восстановлении численности редких животных, например зубров. В начале XX в. зубры встречались только в местах царской охоты: 500—700 особей в Беловежской Пуще и столько же на Кавказе. К 1920 г. численность зубров уменьшилась в 10 раз, а в 1927 г. убили последнего дикого кавказского зубра. К этому времени уцелело только 48 животных в зоопарках Германии и Швеции. Вид оказался на грани полного вымирания, и надо было его спасать. В 1929 г. в Польше появился первый питомник по разведению зубров, а в 1948 г. был организован Центральный зубровый питомник в Приокско-Террасном заповеднике под Москвой. Через 40 лет после начала работ по восстановлению вида численность зубров достигла 2 тыс. особей и их стали расселять в пределах прежнего ареала на территории Литвы, Польши, Белоруссии, Украины и России. В настоящее время в мире живёт более 3 тыс. зубров, из которых около половины — дикие животные.

Некоторые заповедники объявлены биосферными. В них в нетронутом состоянии сохраняются наиболее типичные для каждой природной зоны биогеоценозы. В России 17 биосферных заповедников (см. рис. 314), они входят во всемирную сеть биосферных заповедников Земли.

Заказники — охраняемые участки (наземные и водные), на которых при ограниченном использовании природных ресурсов охраняют промысловые виды растений и животных. Заказники служат для сбора лекарственных растений, грибов, ягод, спортивной охоты, рыбной ловли и организуются обычно сроком на 10 лет. Ограниченная хозяйственная деятельность в заказниках допускается лишь в той мере, в какой это не наносит вреда охраняемым объектам (охотничье-промысловым зверям, гнездовьям птиц, нерестилищам и местам нагула рыб, лекарственным растениям, грибам и др.). Заказники существенно дополняют систему заповедников, обеспечивая сохранение богатства флоры и фауны той или иной страны.

Национальные (природные) парки — охраняемые территории и акватории, на которых расположены природные комплексы, представляющие экологическую, историческую и эстетическую ценность. Первый в мире национальный парк — Йеллоустонский — был организован в 1872 г. в США (рис. 315). Здесь находится около 3 тыс. гейзеров, водопадов, озёр, каньонов, горных лесов с множеством уникальных видов животных и растений. Сейчас в мире создано более 2600 национальных парков общей площадью более 400 млн га. В нашей стране есть несколько национальных парков, например Прибайкальский, Валдайский, «Русский север» и др. В отличие от заповедников, часть площади национальных парков открыта для регулируемого посещения.

Ботанические сады и зоологические парки. В деле сохранения и восстановления численности редких видов животных и растений важную роль играют ботанические сады и зоологические парки. Они позволяют спасти отдельные исчезающие в природе виды организмов и тем самым сохранить генофонд живого вещества биосферы, её биоразнообразие.

Первые *ботанические сады* были основаны в Италии (XIV в.), а затем в Германии, Франции, Швеции и Англии (XVI—XVII вв.). В эпоху Великих географических открытий они способствовали интродукции привезённых из дальних стран видов растений: гевеи, кофе, айланта, туи, гинкго и др. В России предшественниками ботанических садов были «аптекарские огороды» в Москве (1706) и Санкт-Петербурге (1714), позже ботанические сады стали создаваться при университетах в крупных городах. В южных районах России ботанические сады стали центрами интродукции субтропических растений. Наибольшими живыми коллекциями растений в настоящее время обладают ботанические сады в Кью (Англия), Уппсале (Швеция), Калькутте (Индия), Ялте (Украина) и Батуми (Грузия) (рис. 316).

Зоологическим паркам предшествовали зверинцы Вавилона, Древнего Рима и Египта, имевшие просветительское и зрелищное назначение. В Европе пер-



Рис. 316. В Батумском ботаническом саду (слева) и в Московском зоопарке (справа)

вые зоопарки появились в Вене (1752) и Мадриде (1770). Сейчас в разных странах мира в зоопарках живут тысячи видов животных, в том числе редких и охраняемых. Крупнейшие зоопарки в мире — Берлинский (1700 видов) и Амстердамский (1300 видов). В России самые крупные зоопарки находятся в Москве (см. рис. 316) и Санкт-Петербурге, живые коллекции каждого из них насчитывают около 900 видов животных, в том числе внесённых в Красную книгу МСОП (например, белый медведь, лошадь Пржевальского, атлантический морж, малая панда, гавайская казарка, розовый фламинго и др.).

Охрана природы; Красная книга; особо охраняемые природные территории (ООПТ): заповедники, заказники, национальные (природные) парки; ботанические сады; зоологические парки.

Вопросы и задания

1. Объясните, почему охрану природы относят к глобальным проблемам современности. Какие задачи стоят перед охраной природы?
2. Охарактеризуйте принципы «Всемирной стратегии охраны природы» (1979), выработанные МСОП и WWF. В чём смысл комплексного подхода к охране отдельных видов организмов? Какое это имеет значение?
3. Что такое Красная книга? Какие задачи она выполняет? Каковы основания для внесения того или иного вида в Красную книгу? Возможно ли исключение вида из Красной книги? Что является основанием для этого?
4. Выясните, какие виды растений и животных, встречающиеся в вашей местности, внесены в Красную книгу России. Каковы категории их охраны?
5. С какой целью создаются особо охраняемые природные территории (ООПТ): заповедники, заказники и национальные (природные) парки? Чем они отличаются друг от друга? Приведите примеры ООПТ.
6. Используя рис. 314, назовите национальные парки России. В каких природных зонах они расположены? Какие заповедники расположены в этих зонах?

§ 73. Рациональное природопользование и устойчивое развитие

Какие природные ресурсы использует человек? Какое воздействие это оказывает на природу?

Понятие *рациональное природопользование* появилось в 70-х гг. XX в. и включает прежде всего экономический аспект потребления человеком различных природных ресурсов. Появилась даже новая отрасль научных знаний — экономика природопользования, которая решает конкретные задачи определения экономического ущерба, наносимого хозяйству в результате нерационального природопользования, оценивает эффективность предпринимаемых природоохранных мер, разрабатывает экономические методы стимулирования рационального потребления природных ресурсов.

Истощение природных ресурсов. Начиная со второй половины XIX в., настоящей революцией во взаимоотношениях человека с природой стало бурное развитие промышленности, которая нуждалась в различных природных ресурсах. К ним относят полезные ископаемые, энергию Солнца, ветра, пресную воду, атмосферный воздух, почву, растительность, животный мир и др. Различают неисчерпаемые и исчерпаемые природные ресурсы.

Неисчерпаемые природные ресурсы включают водные, климатические и космические. Их резервы настолько огромны, что хозяйственная деятельность человека на них сказывается незначительно. Хотя пресную воду, по причине неравномерности распределения на нашей планете и загрязнения, чаще относят к исчерпаемым природным ресурсам.

Исчерпаемые природные ресурсы подразделяют на невозобновимые (полезные ископаемые) и возобновимые (растительность, животный мир, почва). Невозобновимые природные ресурсы — источники минерального сырья — образуются в земной коре в течение сотен миллионов лет. При их добыче разрушаются природные экосистемы, на месте которых создаются города, посёлки, предприятия, шахты, карьеры, дороги, трубопроводы, линии связи и электропередачи. Ежегодно человечество добывает из земных недр более 100 млрд т твёрдого материала и сжигает 9 млрд т условного топлива. Разведанных запасов нефти на планете хватит лишь на 50 лет, каменного угля — на 150 лет. Потери при добыче и переработке полезных ископаемых достигают огромных размеров. Например, сейчас, чтобы извлечь 1 г золота, надо переработать 3,5 т породы, а при получении 1 т железа в отходы идёт 14 т породы. Отдача нефтеносных пластов составляет в среднем около 40%. Таким образом, при существующих технологиях добычи и переработки только 1—5% минерального сырья реализуется в виде чистой продукции, а остальное является отходами, которые загрязняют окружающую среду и изменяют природный ландшафт.

Мерой потребления природных ресурсов может служить так называемый *экологический след (ЭС)*. На нашей планете имеется около 11,4 млрд га про-

дуктивных наземных и морских экосистем. Если не учитывать малополезные в хозяйственном отношении земли, покрытые ледниками и пустынями, а также открытые океанские просторы, то остаётся приблизительно 25 % всей земной поверхности. Разделив эту цифру на количество людей (6,2 млрд чел.), населяющих нашу планету в настоящее время, мы получим, что на каждого жителя Земли в среднем должно приходиться 1,9 га площади продуктивных экосистем. Однако реальные цифры другие: ЭС среднего потребителя в Африке и Азии в 2000 г. был менее 1,4 га на человека; жителя Западной Европы — 5,0 га, а североамериканца — 9,6 га. Таким образом, ЭС среднего жителя планеты в 2000 г. составил 2,3 га на человека, т. е. на 20 % выше несущей способности экосистем (1,9 га на человека). Иными словами, в настоящее время потребление ресурсов человечеством превышает способность биосферы обеспечивать восстановление этих ресурсов. До некоторого времени мы в состоянии скрывать эту «недосдачу», «съедая» запасы леса, рыбы, плодородных почв, выбрасывая в атмосферу недопустимое количество углекислого газа и веществ-загрязнителей. Но подобная деятельность не может обеспечить существование человечества в долгосрочной перспективе, единственного варианта устойчивого развития — жизни в пределах ёмкости биосферы.

Концепция устойчивого развития. В 1992 г. в Рио-де-Жанейро проходила «Конференция ООН по окружающей среде и развитию», которую можно назвать событием века. На ней впервые за всю историю своего существования человечество официально, на уровне глав государств и правительств 180 стран мира, признало зависимость своего дальнейшего развития от состояния окружающей среды — живой и неживой природы.

Участие в работе конференции не только политиков, экономистов, но и экологов, биологов и учёных других специальностей свидетельствовало о том, что историю человечества теперь нельзя рассматривать только как смену одной общественно-экономической формации другой. Перед мировым сообществом была поставлена принципиально новая задача — выработать общий подход, согласно которому современного человека необходимо рассматривать в тесной взаимосвязи не только с социальной, но и с природной средой, а дальнейшее существование *ноосферной цивилизации* напрямую связывать с природой.

В материалах конференции широко использовался термин *устойчивое развитие (sustainable development)*, которым стали обозначать такое состояние различных сторон жизни общества, при котором достигается наиболее полное удовлетворение жизненных потребностей сегодняшнего поколения людей без лишения такой возможности для потомков. Следовательно, устойчивое развитие означает выживание и непрекращающееся развитие всей ноосферной цивилизации и отдельных стран мира в условиях сохранения природной среды, т. е. всей совокупности образующих биосферу сообществ и экосистем.

«Повестка дня на XXI век». На конференции в Рио-де-Жанейро совместными усилиями были выработаны количественные показатели устойчивого

развития, позволяющие определить степень воздействия человека на природу. В итоговых документах, главным из которых стала «Повестка дня на XXI век», были приняты 132 статистических индикатора, позволяющие судить о переходе экономики, политики, науки и других сфер жизни той или иной страны на рельсы устойчивого развития, а также определены основные направления действий по регулированию этих показателей.

Таким образом, человечество на рубеже XX—XXI вв. осознало, что оно — лишь часть природы, и при том зависимая. Изменения природы уже сегодня негативно сказываются на социально-экономических процессах, а без воспроизводства природных экосистем невозможно и экономическое воспроизводство. Антропогенные воздействия на природу будут расти до тех пор, пока не уменьшится демографическое давление, помноженное на рост потребностей, связанных с научно-техническим прогрессом. Основным лимитирующим фактором природопользования в этих условиях становится несущая способность экосистем Земли. Глобальные, региональные, национальные, локальные и точечные экологические ограничения меняют направление природопользования, вызывают появление таких понятий, как «экологическая цена» производства, «экологическая совместимость» технологий и т. п. В новых условиях всё больше решений в той или иной сфере хозяйственной деятельности принимается на основе экологического планирования и прогнозирования разумного сосуществования человечества и природы.

Рациональное природопользование; природные ресурсы: неисчерпаемые, исчерпаемые (возобновимые, невозобновимые); экологический след (ЭС); ноосферная цивилизация; устойчивое развитие.

Вопросы и задания

1. В чём сущность рационального природопользования? Какие задачи стоят перед экономикой природопользования?
2. Какие природные ресурсы потребляет человечество? Объясните, почему в последнее время всё чаще говорят об истощении невозобновимых природных ресурсов. Приведите примеры таких ресурсов. Каково их значение?
3. Что такое экологический след (ЭС) жителя Земли? Как он рассчитывается? Как в настоящее время соотносится экологический след среднего жителя Земли с продуктивностью природных экосистем? Приведите примеры.
4. Что означает термин «устойчивое развитие»? Какое значение имеет представление об устойчивом развитии для ноосферной цивилизации?
5. Охарактеризуйте основные проблемы и направления действий по их решению, зафиксированные в документе «Повестка дня на XXI век».
6. Какое значение имеют количественные показатели и статистические индикаторы устойчивого развития стран мира в целом для человечества и природы? Выясните по справочникам и в Интернете, каковы эти показатели и индикаторы.

§74. Сосуществование человечества и природы

Вспомните, какие меры предпринимаются для охраны природы и преодоления развития глобального экологического кризиса. Возможно ли существование человечества в отсутствии природной среды?

В настоящее время поверхность нашей планеты перестала быть чисто природным образованием. Человек своей хозяйственной деятельностью создал антропобиосферу, коренным образом преобразовал природную окружающую среду. Изучение антропобиосферы показывает, что существует неразрывная связь между человеческим обществом и природой, действуют общие закономерности развития биологических и социальных систем.

Коэволюция общества и природы. Различные теории смены общественно-экономических формаций, с которыми вы знакомы из курсов общественных наук, исследуют социальную форму движения материи, вырывая человека из единого эволюционного процесса на Земле. Это ведёт к недооценке природных факторов социальной эволюции, её взаимосвязей с другими формами движения материи. Особенно отчётливо слабость социальных теорий развития человечества проявилась на современном этапе ноосферогенеза, когда ни одна из них не смогла предвидеть возникновения глобальных проблем и тем более обосновать пути их решения.

Появление принципиально нового взгляда на существование общества и природы свидетельствует о том, что время накопления информации об экологических и социальных катастрофах закончилось. Человечеству в XXI в. необходимо перейти к поиску путей *коэволюции* (от лат. *co* — совместно и *evolutio* — развёртывание, развитие), т. е. совместного развития общества и природы. Только коэволюционные представления позволяют построить прогностические модели космопланетарной системы «Природа — Человек — Общество», отойти от бездумного использования природных ресурсов и установить равновесие между её основными компонентами.

Предприняты попытки сформулировать правила и закономерности сосуществования человечества и природы, в метафорический форме они предложены американским учёным Барри Коммонером (1966). Его четыре закона экологии, подобно библейским заповедям, напоминают человечеству о простых истинах и учат жить в гармонии с природой.

Первый закон звучит так: «Всё связано со всем». Он отражает существование в природе сложной системы связей и взаимодействий. Коммонер пишет: «Большинство экосистем настолько сложны, что их циклы представляют собой не просто круги, а пересекающиеся разветвления, походящие на паутину... Загрязнение окружающей среды служит сигналом того, что экологические петли где-то разрезаны, и, следовательно, система значительно упростилась, став, таким образом, более чувствительной к нагрузкам и ближе к гибели». Согласно этому закону, человек должен воздерживаться от необдуман-

ного вторжения в природу, которое может привести к непредсказуемым отрицательным последствиям (рис. 317).

Второй закон Коммонера формулируется следующим образом: «Всё должно куда-то деваться». Он вытекает из закона сохранения материи и позволяет по-новому взглянуть на проблему отходов материального производства. Благодаря этому закону удаётся установить одну из причин нынешнего экологического кризиса. Она состоит в том, что огромные количества веществ извлечены из недр нашей планеты, преобразованы в новые соединения и рассеяны в окружающей среде без учёта того факта, что «всё куда-то девается». В результате этого вещества нередко накапливаются в тех местах, где по природе их не должно быть. Этот закон по существу ограничивает создание производств, вносящих в природную среду чуждые химические соединения, и является основой для разработки и внедрения безотходных технологий (рис. 318, 319).

Третий закон Коммонера звучит так: «Природа знает лучше». Данный закон призывает человека к тщательному изучению природных экосистем и сознательному отношению к своей природопреобразующей деятельности. Без точного знания последствий вмешательства людей в природу недопустимы никакие её «улучшения». Природные экосистемы настолько сложны, что абсолютное их познание невозможно. Иллюстрацией действия этого закона может служить прекращение работ в нашей стране по переброске части стока северных рек на юг. Это решение было принято из-за недостаточной экологической обоснованности данного проекта.

Четвёртый закон гласит: «Ничто не даётся даром». По мнению Коммонера, этот



Рис. 317. Пестицид ДДТ был обнаружен в жировой ткани пингвинов за тысячи километров от полей Европы, где он распылялся для борьбы с вредителями сельского хозяйства. В организм птиц этот сильнейший яд попал по пищевым цепям морских экосистем, накапливаясь в биомассе организмов от одного трофического уровня к другому

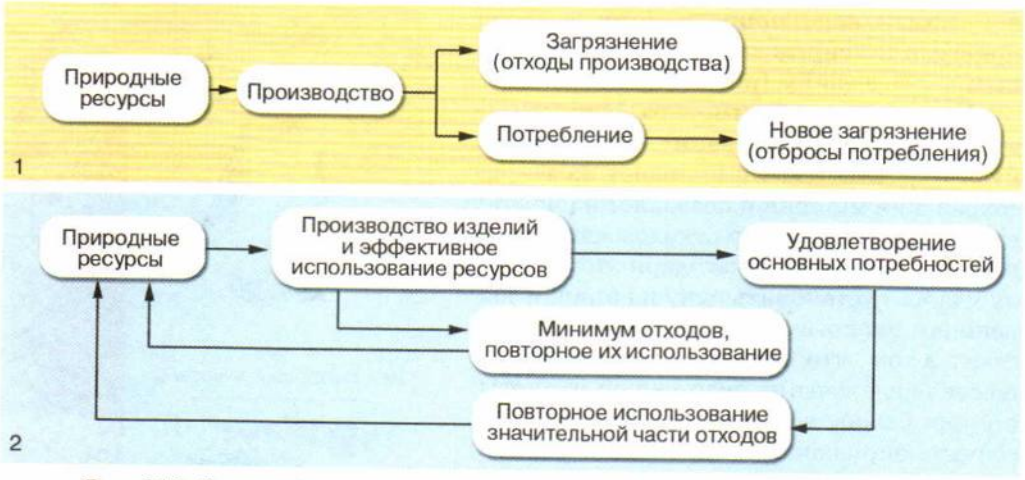


Рис. 318. Схемы: *1* — высокоотходного; *2* — безотходного производства

закон объединяет предшествующие три, потому что «глобальная экосистема представляет собой единое целое, в рамках которого ничего не может быть выиграно или потеряно... Всё, что было извлечено из неё человеческим трудом, должно быть возмещено». Человечество постоянно черпает из природной среды возобновимые и невозобновимые ресурсы, изменяя её состав и энергетику. Природная среда реагирует на эти воздействия через вымирание организмов разных видов, снижение продукции экосистем, невключение в круговороты производимых промышленностью соединений. Пока у человечества есть источники энергии (рис. 320), оно противостоит этим проявлениям отрицательной обратной связи. Но если люди не позаботятся о нейтрализации последствий своей хозяйственной деятельности на планете, то социально-экономическое развитие общества затормозится или вообще прекратится.



Рис. 319. Экологические знаки: *1* — повторно утилизируемые материалы; *2* — благоприятно для окружающей среды; *3* — сохраните окружающую среду чистой

Глобалистика. Модели управляемого мира. Стремительный рост мировой экономики и населения земного шара в XX в. привёл к антропогенной перегрузке планеты. Земля имеет конечные физические размеры, ограниченные ресурсы, а потому и количественные *антропогенные пределы*. В настоящее время человечество вступило в новую эпоху, когда окружающий мир становится *запредельным миром*, т. е. миром, вышедшим за антропогенные пределы нашей планеты.

В такой критический момент человеческой истории не могла не возникнуть новая научная дисциплина — *глобалистика* (от лат. *globus* — земной шар). Её определяют как науку о наиболее общих закономерностях развития человечества. Задача этой науки — создание моделей управляемого, научно и духовно организованного запредельного мира в единстве и взаимодействии трёх сфер человеческой деятельности — экологической, социальной и экономической — в реальных условиях Земли как материального космического тела с его конечными физическими размерами и ограниченными природными ресурсами.



Рис. 320. Мировые источники и потребители энергии (на конец XX в.)

Глобалистика как наука, подчинённая высшей цели сохранения ноосферной цивилизации, формулирует ряд положений о необходимости:

— стабилизации усреднённой по миру экономики, энергетики и численности населения земного шара;

— введения механизма управления миром, начиная с ренты, т. е. введения компенсации со стран мира за пользование природными ресурсами;

— перехода от стихийного развития, разрушающего Землю и ноосферную цивилизацию, к более продуманной социально-экономической системе планового природопользования.

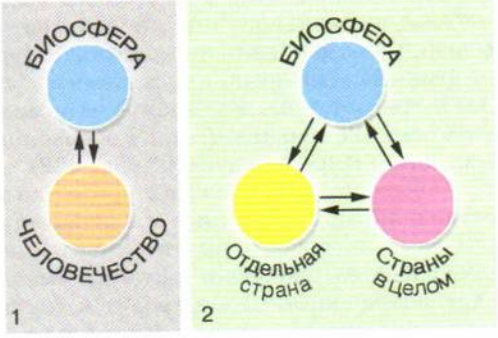


Рис. 321. Модели: *1* — неуправляемого; *2* — управляемого мира

Особую роль в глобалистике играют *модели управляемого мира* (рис. 321). Они описывают поведение отдельной страны в её взаимодействии с природой и другими странами мира. Использование таких моделей даёт возможность видеть в динамике целостную картину мира, открывает перспективы для конструирования управляемого мироустройства, вселяет уверенность в благополучном решении задачи сохранения ноосферной цивилизации.

Коэволюция, антропогенные пределы, запредельный мир, глобалистика, модели управляемого мира.

Вопросы и задания

1. Объясните, в чём преимущество коэволюционных взглядов на развитие человеческого общества перед социальными? Когда они появились?
2. Охарактеризуйте законы экологии, сформулированные Б. Коммонером. Проиллюстрируйте их конкретными примерами. Каково значение этих законов?
3. Что изучает глобалистика? Объясните смысл понятия «запредельный мир». Каковы признаки запредельного мира?
4. Перечислите первоочередные меры, которые должно предпринять человечество для сохранения ноосферной цивилизации.
5. Объясните, почему моделирование как метод научного исследования оказывается необходимым для исследования закономерностей сосуществования человечества и природы. Какие ещё методы можно использовать для этого?

Дополнительная информация

1. *Ресурсная модель мира.* Американские учёные Донелла и Деннис Медоузы с помощью метода математического моделирования и компьютера исследовали поведение мировой системы на рубеже XX—XXI вв. Их модель «Мир 3», опубликованная в книге «Пределы роста» (1972), представляет собой упрощённое отражение реального мира в виде соответствующих ему исходных элементов: населения, промышленного капитала, загрязнения, пахотных земель. Производными от этих элементов стали рождаемость, смертность, инвестиции, амортизация, производство, отходы. Все элементы в модели Медоузов были взаимосвязаны. Всего работало 225 переменных, на основании которых было дано несколько сценариев состояния мира в будущем (рис. 322).

Согласно одному из них примерно в 2015—2020 гг. рост мировой экономики останавливается и начинается экономический спад. Капитал обесценивается быстрее, чем происходит приток инвестиций. Объём промышленного производства и производства продуктов питания уменьшается. Вследствии этого падает уровень здравоохранения, что приводит к сокращению продолжительности жизни людей и увеличению смертности. Численность населения, достигнув в 2030 г. наивысшего пика примерно в 8,4 млрд человек, начинает постепенно снижаться до 7 млрд человек и приходит в соответствие с допустимыми природными ресурсами Земли.

2. *Биосферная модель мира.* Английский учёный Джеймс Лавлок и американский исследователь Линн Маргулис выдвинули гипотезу, которую назвали «Гея» в честь древнегреческой богини Земли. Согласно ей, биосфера управляет неживой природой, обеспечивая оптимальные для своего существования условия, т. е. представляет собой гигантский «суперорганизм», преобразующий абиотическую среду так, чтобы она была для него благоприятной. Окружающая среда всегда подвергалась внешним воздействиям: землетрясениям, вулканической деятельности, наводнениям, падениям метеоритов и др. Эти возмущения приводили к изменению рельефа поверхности Земли, её температурного режима, газового состава атмосферы. Деятельность организмов способна изменять природную среду в 10 тыс. раз быстрее, чем неживая природа. Следовательно, сама живая природа Земли, т. е. её биосфера, может осуществлять значительные изменения окружающей среды и компенсировать любые её возмущения.

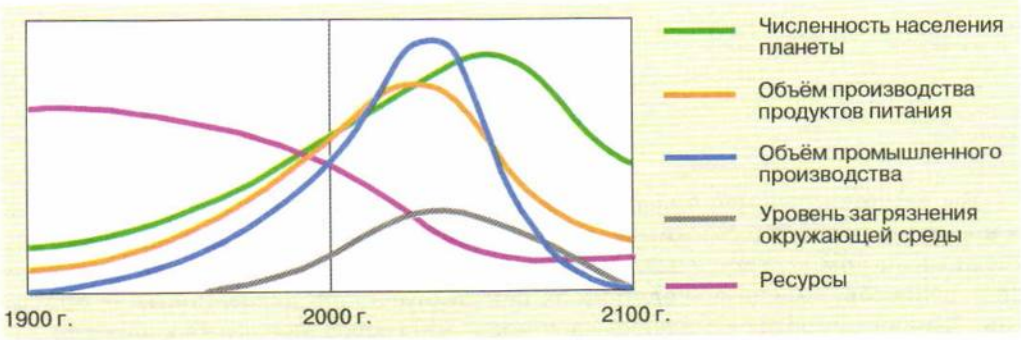


Рис. 322. Состояние мира в будущем (ресурсная модель Медоузов)

ВЫВОДЫ ПО ГЛАВЕ 11

Человек оказывает на биосферу активное воздействие, что негативно отражается на круговоротах веществ, потоках энергии, природных экосистемах и т. п. и приводит к становлению антропобиосферы; она характеризуется ускорением развития, сопровождаемым появлением глобальных проблем.

Большинство глобальных проблем связано с антропогенным загрязнением воздушной и водной сред, разрушением почвенного покрова и изменением климата Земли, уменьшением биоразнообразия растительного и животного мира, сокращением площади лесов, опустыниванием, увеличением потребления природных ресурсов и их нерациональным использованием.

Для преодоления негативного воздействия человека на природу необходима система мер по охране атмосферы и водных ресурсов, борьбе с эрозией почв и изменением климата, сохранению на особо охраняемых природных территориях редких и исчезающих видов, природных сообществ и экосистем.

Человечеству в XXI в. необходимо перейти к поиску путей совместного сосуществования природы и общества, регулированию социально-экономических процессов на основе концепции устойчивого развития.

Темы докладов, рефератов и проектов

1. История развития экологических связей человечества.
2. Антропогенное воздействие на природную среду.
3. Современные проблемы охраны природы.
4. Живые коллекции (ботанические сады и зоопарки).
5. Состояние окружающей среды и здоровье человека.
6. Ноосфера и ноосферогенез.
7. От экологических кризисов и катастроф к устойчивому развитию.
8. Глобалистика. Модели управляемого мира.
9. Оценка экологического состояния пришкольной территории.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вы закончили изучение профильного курса биологии, познакомились с основными биологическими системами и происходящими в них процессами, убедились в том, что современные биологические знания охватывают широкий круг вопросов, далеко выходящих за рамки отдельной дисциплины — биологии. Живая природа — явление сложное и многообразное, требующее для детального изучения комплексного подхода и применения методов разных естественных наук, а также взаимодействия с общественными науками.

В современной биологии есть немало проблем, решение которых будет иметь огромное значение для будущего. В их числе познание строения и функций биологических макромолекул; молекулярного механизма включения генов; регуляции и координации внутриклеточных, тканевых и организменных процессов; рациональной организации жизнедеятельности человека и продления его жизни; индивидуального развития организма и влияния на него факторов окружающей среды; управляемого биосинтеза; создание трансгенных организмов; изучение энергетики и продуктивности отдельных экосистем и биосферы в целом; сохранение биоразнообразия Земли; построение моделей устойчивого развития общества на основе рационального природопользования; определение философских и нравственно-этических проблем биологии, интеграции различных областей научного биологического знания с прикладным знанием, художественным способом постижения человеком мира живой природы и др.

Много вопросов, трудностей и проблем современной биологии ждёт своего решения. В значительной степени это будет зависеть от вас. Надеемся, что знания, приобретённые вами при изучении биологии в 10-м и 11-м классах, помогут не только выбрать будущую профессию, но и грамотно общаться в повседневной жизни с живой природой, не причиняя ей вреда, познавая её объективные законы, наслаждаясь её различными проявлениями.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 4

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

§ 1. Зарождение эволюционных представлений 5
§ 2. Первые эволюционные концепции 10
§ 3. Предпосылки возникновения дарвинизма. Научная деятельность Ч. Дарвина 15
§ 4. Эволюция культурных форм организмов (по Ч. Дарвину) 19
§ 5. Эволюция видов в природе (по Ч. Дарвину) 22
§ 6. Развитие эволюционной теории Ч. Дарвина 29

ГЛАВА 2. МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

§ 7. Генетические основы эволюции 34
§ 8. Движущие силы (факторы) эволюции 38
§ 9. Естественный отбор 46
§ 10. Формы естественного отбора 50
§ 11. Приспособленность организмов 55
§ 12. Вид, его критерии и структура 60
§ 13. Видообразование 64

ГЛАВА 3. МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

§ 14. Палеонтологические и биогеографические методы изучения эволюции ... 71
§ 15. Эмбриологические и сравнительно-морфологические методы изучения эволюции 79
§ 16. Молекулярно-биохимические, генетические и математические методы изучения эволюции 86
§ 17. Направления и пути эволюции 91
§ 18. Формы направленной эволюции 98
§ 19. Общие закономерности (правила) эволюции 102

ГЛАВА 4. ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

§ 20. Гипотезы и теории возникновения жизни на Земле 107
§ 21. Основные этапы неорганической эволюции 112
§ 22. Начало органической эволюции 117
§ 23. Формирование надцарств организмов 122
§ 24. Основные этапы эволюции растительного мира 127
§ 25. Основные этапы эволюции животного мира 135
§ 26. История Земли и методы её изучения 144
§ 27. Развитие жизни в архее и протерозое 149
§ 28. Развитие жизни в палеозое 152
§ 29. Развитие жизни в мезозое и кайнозое 158
§ 30. Современная система органического мира 164

ГЛАВА 5. ЧЕЛОВЕК — БИОСОЦИАЛЬНАЯ СИСТЕМА

§ 31. Антропология — наука о человеке 173
§ 32. Становление представлений о происхождении человека 177
§ 33. Сходство человека с животными 181
§ 34. Отличия человека от животных 186
§ 35. Движущие силы (факторы) антропогенеза 190
§ 36. Основные стадии антропогенеза 193
§ 37. Эволюция современного человека 203
§ 38. Человеческие расы 206

§39. Приспособленность человека к разным условиям среды 212
§40. Человек как часть природы и общества 215

ГЛАВА 6. ЭКОЛОГИЯ — НАУКА О НАДОРГАНИЗМЕННЫХ СИСТЕМАХ

§41. Зарождение и развитие экологии 221
§42. Методы экологии 225

ГЛАВА 7. ОРГАНИЗМЫ И СРЕДА ОБИТАНИЯ

§43. Среды обитания организмов 232
§44. Экологические факторы и закономерности их действия 236
§45. Свет как экологический фактор 240
§46. Температура как экологический фактор 246
§47. Влажность как экологический фактор 252
§48. Газовый и ионный состав среды. Почва и рельеф. Погодные и климатические факторы 258
§49. Биологические ритмы. Приспособления организмов к сезонным изменениям условий среды 263
§50. Жизненные формы организмов 267
§51. Биотические взаимодействия. Конкуренция. Хищничество. Паразитизм .. 273
§52. Мутуализм. Комменсализм. Аменсализм. Нейтрализм 279

ГЛАВА 8. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДА И ПОПУЛЯЦИИ

§53. Экологическая ниша вида 284
§54. Экологические характеристики популяции 289
§55. Экологическая структура популяции 294
§56. Динамика популяции и её регуляция 300

ГЛАВА 9. СООБЩЕСТВА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

§57. Сообщества организмов: структуры и связи 305
§58. Экосистемы. Круговорот веществ и поток энергии 312
§59. Основные показатели экосистем 318
§60. Свойства биогеоценозов и динамика сообществ 323
§61. Природные экосистемы 327
§62. Антропогенные экосистемы 332
§63. Биоразнообразие — основа устойчивости сообществ 337

ГЛАВА 10. БИОСФЕРА — ГЛОБАЛЬНАЯ ЭКОСИСТЕМА

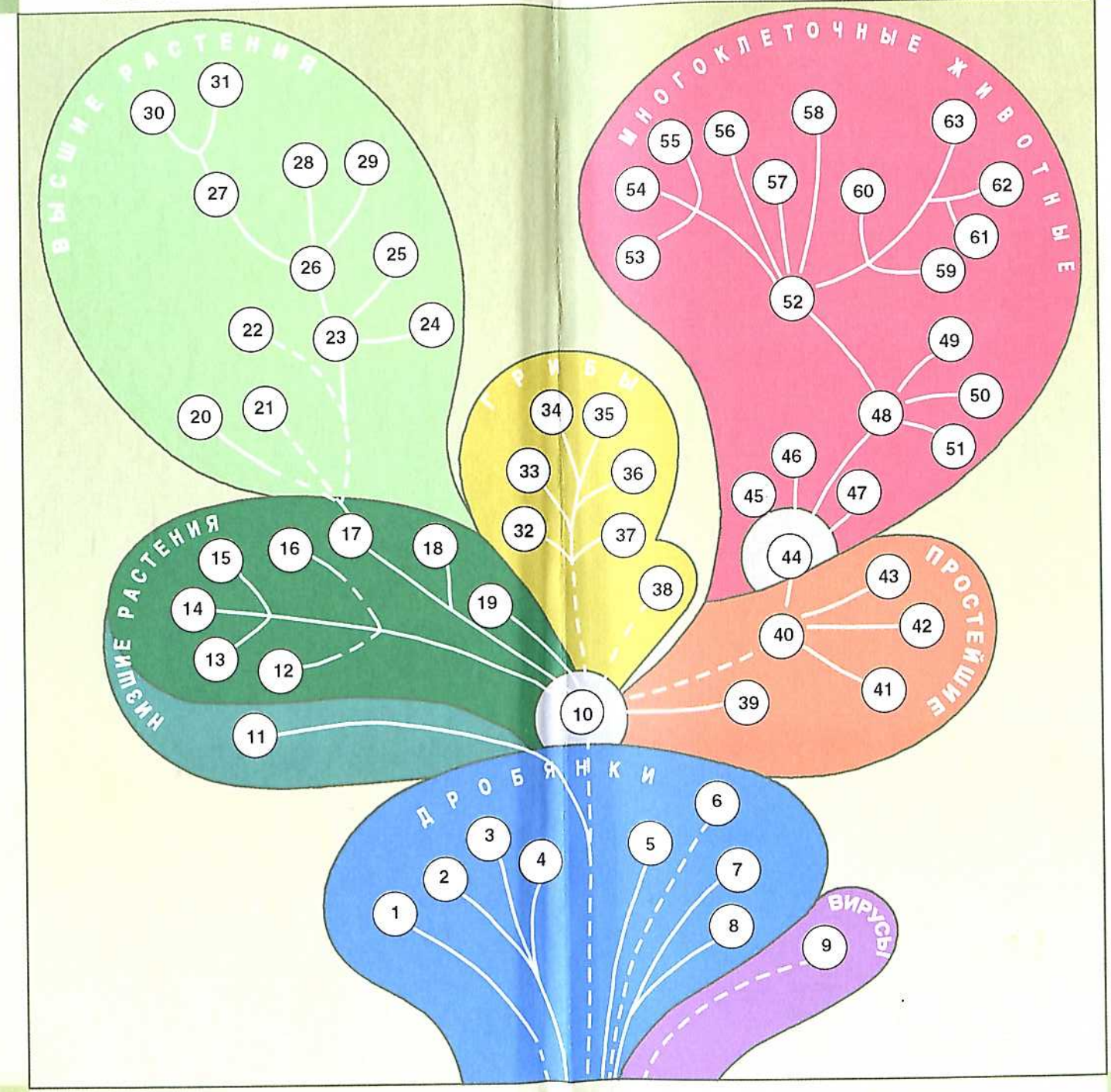
§64. Биосфера — живая оболочка Земли 343
§65. Закономерности существования биосферы 349
§66. Основные биомы Земли 353

ГЛАВА 11. ЧЕЛОВЕК И ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА

§67. Человечество в биосфере Земли 360
§68. Загрязнение воздушной среды. Охрана воздуха 364
§69. Загрязнение водной среды. Охрана водных ресурсов 368
§70. Разрушение почвы и изменение климата. Охрана почвенных ресурсов и защита климата 372
§71. Антропогенное воздействие на растительный и животный мир 378
§72. Охрана растительного и животного мира 382
§73. Рациональное природопользование и устойчивое развитие 389
§74. Сосуществование человечества и природы 392

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 398

ЭВОЛЮЦИОННОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА



1. Цианобактерии
2. Архебактерии
3. Эубактерии
4. Актиномицеты
5. Миксобактерии
6. Спирохеты
7. Микротатобиоты
8. Микоплазмы

9. Вирусы и фаги

10. Примитивное корнежгутиковое

11. Багрянки

12. Пиррофитовые водоросли
13. Золотистые водоросли
14. Диатомовые
15. Жёлтозелёные водоросли
16. Бурые водоросли
17. Зелёные водоросли
18. Харовые
19. Эвгленовые

20. Печёночники
21. Лиственные мхи
22. Псилотовидные
23. Псилофитовидные
24. Плауновидные
25. Хвощевидные
26. Папоротниковидные

27. Саговниковые
28. Шишконосные
29. Оболочкосеменные

30. Двудольные
31. Однодольные

32. Несовершенные грибы
33. Зигомицеты
34. Аскомицеты
35. Базидиомицеты
36. Оомицеты
37. Хитридиомицеты
38. Миксомицеты

39. Саркодовые
40. Первичномонадные
41. Споровики
42. Инфузории
43. Зоомастигины

44. Фагоцителла

45. Губки
46. Кишечнополостные
47. Пластинчатые
48. Первичнодвусторонне-симметричные
49. Немертины
50. Круглые черви
51. Плоские черви
52. Первичновторично-полостные

53. Моллюски
54. Кольчатые черви
55. Членистоногие
56. Щупальцевидные
57. Щетинкочелюстные
58. Погонофоры
59. Иглокожие
60. Полухордовые
61. Оболочники
62. Бесчерепные
63. Позвоночные

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ЭКОСИСТЕМ СУШИ И МИРОВОГО ОКЕАНА

