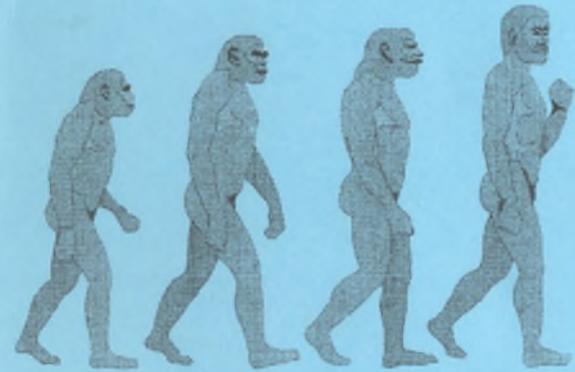
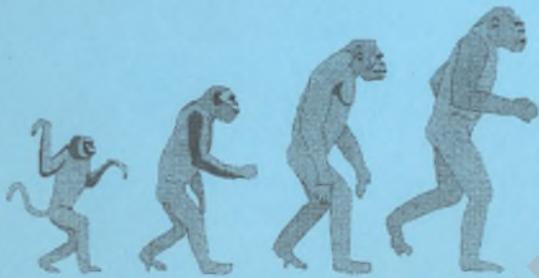


ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ



ISBN 985-435-726-0



9 789854 357263

УДК 576.11(075.8)
ББК 28.4я73
Э158

Печатается по решению редакционно-издательского совета БГПУ
Рекомендовано секцией естественных и сельскохозяйственных наук БГПУ
(протокол № 5 от 02.12.03 г.)

Составитель Н. Д. Лисов, кандидат биологических наук, доцент,
заведующий кафедрой общей биологии БГПУ

Рецензент З. И. Шелег, кандидат биологических наук, доцент

Э158 **Эволюционное учение: Метод. материалы к семинарским занятиям** / Сост.
Н. Д. Лисов.— Мн.: БГПУ, 2004.— 60 с.
ISBN 985-435-726-0

Методические материалы включают планы семинарских занятий по эволюционному учению, рекомендательную литературу по каждой теме, методические рекомендации, задания практического характера.

Адресованы студентам V курса факультета естествознания, обучающимся по основной или дополнительной специальности «Биология».

УДК 576.11(075.8)
ББК 28.4я73

ISBN 985-435-726-0

© Составление. Н. Д. Лисов, 2004
© УИЦ БГПУ, 2004

ПРЕДИСЛОВИЕ

Эволюционное учение является обобщающим курсом, который завершает изучение всего цикла биологических дисциплин в педагогическом университете. Это не случайно, так как эволюционное учение выявляет наиболее общие закономерности, действующие в живой природе.

В процессе изучения предмета студент сталкивается с необходимостью глубокого философского и теоретического осмысления тех явлений и фактов, с которыми он встречался при изучении других дисциплин. В курсе эволюционного учения идет познание живой природы на более высоком уровне, требующем глубокого теоретического обобщения. При изучении этого предмета студенты должны опираться на знания, приобретенные в курсах ботаники, зоологии, микробиологии, гистологии с основами эмбриологии, физиологии растений, физиологии человека и животных, генетики, цитологии, экологии и др.

Особое значение приобретает подготовленность студентов в области философии.

В соответствии с учебным планом, на семинарские занятия отводится 40 часов. Учитывая, что в современных условиях большое внимание уделяется самостоятельной работе студентов, настоящие материалы окажут им неоценимую помощь при подготовке к семинарским занятиям, так как значительная часть материала не читается в лекционном курсе.

На семинарские занятия выносятся наиболее важные вопросы курса. Им уделяется особое внимание, поскольку они не только ключевые вопросы курса, но и центральные в школьном курсе биологии. Будущий учитель должен уметь объяснить, что такое биологическая эволюция, почему она происходит, на каком уровне организации живого осуществляется эволюционный процесс, каковы движущие силы и результаты эволюции, какие существуют в современной науке гипотезы происхождения жизни на Земле, в чем заключаются особенности эволюции человека и т. д. Таким образом, изучение эволюционного учения способствует не только повышению научно-теоретического уровня студентов, формированию их мировоззрения, но и профессиональной подготовке будущего специалиста-биолога.

СЕМИНАР № 11—12

Тема: Пути возникновения органического многообразия. Соотношение индивидуального и исторического развития

Вопросы

1. Понятие о макроэволюции. Пути возникновения органического многообразия.
2. Проблема происхождения таксонов. Монофилия и полифилия. Понятие о сетчатой эволюции.
3. Развитие представлений о соотношении онто- и филогенеза:
 - а) теория зародышевого сходства К. М. Бэра;
 - б) Ч. Дарвин об историческом и индивидуальном развитии;
 - в) учение Э. Геккеля о рекапитуляции.
4. Биологический закон Геккеля-Мюллера:
 - а) взгляды Ф. Мюллера;
 - б) работы Э. Геккеля.
5. Теория филэмбриогенеза А. Н. Северцова — дальнейшее развитие биогенетического закона.
6. Пути эволюции онтогенезов:
 - а) автономизация;
 - б) эмбрионизация;
 - в) эмбриональные адаптации;
 - г) понятие о дезэмбрионизации.
5. Способы филогенетического преобразования органов.

Литература

- Северцов А. Н. Главные направления эволюции. М., 1969.
Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. М., 1969.
Иорданский Н. Н. Эволюция жизни: Учеб. пособие. М., 2001. С. 321—359.
Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М., 1976.
Шарова И. Х. Проблемы эволюционной теории. М., 1981.
Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. 3-е изд., перераб. и доп. М., 1989.

Методические рекомендации

Основные черты макроэволюции. Основной задачей этой темы является выяснение общих закономерностей эволюционного процесса, которые свойственны крупным таксонам. Здесь необходимо оговориться, что процесс микро- и макроэволюции един, но причина выделения двух форм заключается в том, что микроэволюция — это процессы исторического преобразования, протекающие внутри вида, а макроэволюция — процесс исторического развития вида и более крупных таксонов.

Пути возникновения органического многообразия. Из эволюционной теории Ч. Дарвина вытекает общая закономерность эволюции — ее дивергентный характер. Выясните, что является причиной дивергенции, почему естественный отбор обуславливает дивергенцию внутри вида, каковы последствия этого процесса. Важно выяснить роль межвидовой дивергенции в эволюции.

Однако эволюция идет не только дивергентно. Выделяют еще две частные закономерности — конвергенцию и параллелизм. Если конвергентный характер эволюции в отдельных случаях приводит к сродству, природа которого несложно устанавливается с помощью эмбриологических и морфологических методов, то явление параллелизма иногда можно принять за проявление черт родства. Разберитесь в этой частной закономерности эволюции и в значении знаний об этом явлении при анализе филогенетических связей между отдельными группами современных животных (Шарова, 1981).

Филетическая эволюция. Если процессы видообразования позволяют представить эволюцию, образно говоря, на плоскости, т. е. на определенном отрезке времени, то палеонтологи прослеживают эволюцию целых филумов (родов, семейств) на большом отрезке времени, т. е. по вертикали — они называют ее *филетической эволюцией*.

Этот тип эволюции видов прослеживается на протяжении длительных отрезков времени и подтверждается палеонтологическими рядами форм. Таковым является палеонтологический ряд лошади. Он дает возможность проследить изменение морфологических адаптивных черт видов этого ряда и условий, в которых протекала их эволюция. Обратите внимание, что в данном случае историческое изменение видов связано не с расселением, а с геологическим изменением условий мест обитания. Однако не надо думать, что филетическая эволюция — это особый тип эволюции. Если вдуматься в предлагаемый пример, то становится очевидным, что смена форм в семействе лошадиных шла по пути образования видов дивергентным путем. Иначе говоря, семейство лошадей (целый филум) эволюционировало через виды. Но это виды, сменяющие друг друга и образующие во времени филетическую линию, боковые ответвления которой вымирают, а основная ведет к современным их потомкам (см. виды современных лошадиных).

Монофилия. По Ч. Дарвину, процесс эволюции носит дивергентный характер и его схема образования новых видов, а далее и родов, семейств, отрядов, классов, типов от исходного вида представляет древо. Это монофилетическая концепция происхождения таксонов: родоначальником является один исходный вид. Но одновременно существовала и другая точка зрения — полифилетическая.

В настоящее время вопрос о монофилии и полифилии в образовании надвидовых таксонов является предметом дискуссии. Но прежде чем вести полемику по этому вопросу, надо четко определить терминологию. Понятие «монофилия» обозначает процесс происхождения надвидового таксона от единственного вида. Схема эволюционного процесса с позиции монофилии выглядит ветвящимся деревом, т. е. идет по пути дивергенции. Некоторые ученые (Яблоков А. В., Юсуфов А. Г., 1981) предлагают рассматривать монофилию более широко — монофилетическим считать такой, который имеет предковую форму того же ранга. Например, класс млекопитающих эволюционно связан с несколькими отрядами класса рептилий; класс рептилий — с двумя отрядами рептиломорфных стегоцефалов (Татаринов, 1976).

Полифилия — это процесс происхождения данной систематической группы от нескольких неродственных видов. Схема эволюционного процесса в данном случае напоминает газон, а таксоны представляют собой уровни среза через него. Полифилетическая эволюция идет путем конвергенции. Сторонники полифилии ссылаются на систематиков, которые признают полифилетическое происхождение многих крупных таксонов как в животном, так и в растительном мире.

Однако большинство ученых придерживается монофилетической концепции происхождения надвидовых таксонов. Возникновение подвидов и видов происходит путем дивергенции от генетически обособившихся популяций, высшие таксоны также образуются дивергентно и каждый из них происходит от одного уклонившегося родоначального вида.

В современной системе органического мира имеют место таксоны, природа которых считается полифилетической. Но это явление временное, так как пока не удается определить их точный таксономический статус. В настоящее время крупные изменения произошли в зоологической систематике. На данный момент ждет уточнения классификация членистоногих. Класс рыб повышен до ранга надкласса, включающего несколько классов. Подобные уточнения коснулись и более мелких систематических групп, например отрядов птиц и млекопитающих. Как только будет доказано, что тот или иной крупный таксон имеет полифилетическое происхождение, он теряет статус этого таксона и разделяется на систематические единицы того же ранга в соответствии с предполагаемой генеалогической линией. Поэтому видимая полифилия крупных таксонов говорит о несовершенстве современной систематики, а не о полифилии в их образовании.

Соотношение онтогенеза и филогенеза. Организация взрослых форм животных и растений постоянно претерпевает изменения — идет процесс исторического развития. Ч. Дарвин говорил о том, что изменению подвергается не только взрослая форма, а весь процесс онтогенеза, отбор действует на все стадии развития, начиная с яйца и заканчивая взрослой формой. Отсюда можно сделать вывод: в филогенезе изменяются не только взрослые особи, но и онтогенезы.

В каком же соотношении находятся эти процессы — онтогенез и филогенез? Еще в XVIII в. ученые обратили внимание на известное соответствие стадий зародышевого развития и последовательности в усложнении животных в зоологической системе. Это положение, впоследствии, вылилось в учение о параллелизме, подвергнутое критике еще в дарвиновский период.

Существенный вклад в развитие представлений о соотношении онтогенеза и филогенеза внесли работы К. М. Бэра. Им было показано удивительное сходство в строении ранних стадий зародышей различных классов позвоночных животных (это положение позже стали называть законом зародышевого сходства). Чем дальше продвигается индивидуальное развитие, тем все больше нарастает различие между зародышами. Это явление сейчас называют эмбриональной дивергенцией. Еще один вывод вытекал из эмбриологических исследований К. М. Бэра — в ходе развития эмбрионов сначала проявляются черты типа, потом класса. Эти выводы давали основу для широких эволюционных обобщений, однако вне дарвиновской концепции они имели значение эмпирических правил. Ч. Дарвин понимал обусловленность онтогенеза филогенезом, и проявление

сходства зародышей на ранних этапах развития считал следствием общности развития.

Биогенетический закон. Выражение соотношения онтогенеза и филогенеза в виде закона было сделано Э. Геккелем, немецким ученым. Обратите внимание на односторонность трактовки связи индивидуального и исторического развития, которая вытекает из самой формулировки закона: онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза, обусловленное физиологическими функциями наследственности (размножения) и приспособления (питания). Только филогенез определяет стадии онтогенеза, а индивидуальное развитие, по мнению Геккеля, не влияет на ход эволюции.

Объясните смысл разделения Э. Геккелем процессов онтогенеза на палингенезы и ценогенезы. Уясните его подход к эволюции онтогенеза (Шмальгаузен, 1969, с. 138—141, 347—352).

Дальнейшее развитие эмбриологии и сравнительной анатомии привело к необходимости корректировки и дополнения биогенетического закона. Наиболее значительный вклад в его разработку внесли советские ученые, и в первую очередь А. Н. Северцов (Северцов, 1939, с. 453—459; Шмальгаузен, 1969, с. 357—359, 366—367). Анализируя его учение о филэмбриогенезах, обратите внимание на понимание самого термина «филэмбриогенез». Им обозначаются изменения в онтогенезе, которые оказывают влияние на дальнейший ход исторического развития, т. е. в процессе естественного отбора сохраняются особи с наиболее удачным ходом индивидуального развития, поэтому в эволюции имеет место сохранение определенных онтогенезов, которые являются основой изменения филогенеза. «Филогенез нельзя рассматривать как историю лишь взрослого организма и противопоставлять онтогенезу. Филогенез и есть исторический ряд известных (отобранных) онтогенезов» (Шмальгаузен, 1969, с. 352).

Филэмбриогенезы наблюдаются на различных этапах онтогенеза, в связи с чем А. Н. Северцов подразделяет их на три группы. Разберитесь, в чем заключаются особенности каждой из них. Обратите внимание, что наиболее глубокие изменения вызывают архаллакисы. Наиболее простым и распространенным способом филэмбриогенеза является анаболия.

Итак, учение о филэмбриогенезах существенным образом дополняет и корректирует биогенетический закон, обосновывает диалектическое понимание взаимосвязи онтогенеза и филогенеза: с одной стороны, историческое развитие определяет индивидуальное развитие каждой группы животных, с другой стороны, индивидуальное развитие — основа преобразования дальнейшего хода исторического развития группы.

Необходимо дополнить анализ этой проблемы ботаническим материалом. Исследования показали (А. Л. Тахтаджян, 1946), что явления зародышевого сходства и, отчасти, рекапитуляции (воспроизведения признаков прародительской формы) широко распространены и у растений. В пределах каждого класса покрытосеменных растений идет сходный процесс прорастания семян. Рекапитуляцию можно видеть в формировании листьев современных папоротников: на ранних этапах их развития наблюдается дихотомическое ветвление. Такой признак был характерен для псилофитов и для листьев палеозойских папоротников во взрослом состоянии.

Приведите примеры филэмбриогенезов у растений.

Направления изменения онтогенезов. В процессе эволюции изменяется весь онтогенез. И. И. Шмальгаузен обобщает материал по этой проблеме и указывает следующие основные направления в эволюции онтогенеза:

1. Наличие личиночного развития без особых форм метаморфоза. Это наиболее простая форма онтогенеза. Яйцо не обладает запасом желтка, отсутствуют средства защиты. Он характерен для губок, кишечнополостных.
2. Удлинение периода личиночной жизни и переход к развитию с метаморфозом. Личиночная и взрослая формы живут в разных средах, личинка имеет ярко выраженные черты приспособления к условиям жизни. Метаморфоз сопровождается коренной перестройкой организма под оболочкой куколки. В этот момент происходят значительные морфообразовательные процессы, в ходе которых подвергаются гистолиту личиночные (провизорные) органы и идет формирование взрослого животного, которое уже не обладает его способностью к росту. Такой онтогенез характерен для насекомых.
3. Увеличение желтка в яйце, появление защитных средств зародыша. Обеспечение питательным материалом обуславливает возможность более длительного и сложного развития зародыша без питания извне. Это выражается в запаздывании процессов тканевой и клеточной дифференцировки, так как яйцо находится под защитой оболочки. Это дает известное преимущество фермам, потому что процессы обособления зачатков органов протекают в индифферентных еще клеточных массах и идут с большей скоростью при значительно меньшей затрате энергии. Это прогрессивный путь эволюции онтогенеза. Он делает эмбрион более пластичным и при наличии регуляторных механизмов, обуславливающих определенный ход эмбриогенеза, открывает возможность эмбриональным перестройкам. Указанные особенности онтогенеза свойственны группам и самым различным филогенетическим ветвям (олигохеты, речной рак, некоторые виды пресноводных моллюсков, многие позвоночные).
4. Процесс рационализации, известного упрощения онтогенеза. Он обеспечивается очень ранней закладкой зачатков жизненно важных органов, тогда морфогенез идет более простым и коротким путем. В курсе зоологии беспозвоночных рассматривались особенности развития кольцецов, у них дифференцировка обнаруживается уже в яйце и дробление носит детерминированный характер, т. е. каждый бластомер имеет определенную судьбу. Бластомер *4d* является зачатком всей мезодермы. Детерминированное дробление свойственно многим червям, моллюскам, насекомым, оболочникам.
5. Процессы изменения онтогенеза у высших позвоночных. По мере усложнения строения системы или органа происходит усложнение эмбрионального развития. Однако оно происходит не за счет удлинения процесса развития, а за счет изменений хода формообразовательных процессов, которые делают его более рациональным и совершенным. Поэтому первые стадии развития, например млекопитающих, так изменены, что ни о какой рекапитуляции не может идти речи. Наибольшее внимание уделите картине постепенной автономизации онтогенеза, т. е. замене внешних факторов развития внутренним (Шмальгаузен, 1969, с. 359—362).

Эволюция органов и функций. Теперь необходимо разобраться в морфологических закономерностях, касающихся филогенетического преобразования органов и функций. Это имеет важное значение при рассмотрении особенностей органов

и их функций у современных групп животных, а также может служить основой анализа истории развития животного мира.

Основное положение дарвиновской концепции заключается в том, что эволюционный процесс протекает благодаря взаимодействию организма (вида) и среды. Поэтому ее изменение вызывает, как правило, изменение организма. Но реакция на одно и то же воздействие извне у разных организмов будет различна, что определяется наследственной структурой, поэтому естественный отбор будет вести к различным морфологическим и функциональным преобразованиям у разных особей в одних и тех же условиях. Следовательно, направление эволюционного процесса обусловлено взаимодействием внутренних и внешних факторов. Наиболее четко особенности и результаты этих взаимоотношений проявляются при переходе организмов из одной среды в другую, когда изменяются функции и появляются новые адаптивные морфологические черты.

Морфологические исследования целого ряда ученых позволили выяснить ряд закономерностей филогенетического изменения функций и органов. В основе понимания установленных принципов лежит представление о том, что неспециализированный орган обладает широким диапазоном возможностей выполняемых функций, что принято называть *мультифункциональностью*. Приведите примеры подобных органов.

Изучение различных принципов филогенетического преобразования функций и органов не представляет трудностей. Главное — надо постараться самостоятельно подобрать примеры, иллюстрирующие указанные принципы. Обратите внимание, что изменения функций и органов выступают как две стороны одного процесса.

Тесно примыкает к рассматриваемому вопросу учение В. А. Догеля о роли *полимеризации* и *олигомеризации* органов и их структур в эволюции. Анализ зоологического материала дает много примеров постепенного уменьшения числа однородных органов или их структур в процессе эволюции. Это наиболее ясно видно при сравнении примитивных и более совершенных форм. Например, низшие ракообразные имеют до 40—42 сегментов, тогда как более филогенетически молодые ветвистоусые — 8—12. Олигомеризация, слияние нервных узлов у насекомых, согласуется с уровнем эволюции группы. Явление олигомеризации прослеживается в скелете позвоночных в ходе их развития.

Одновременно с этим в эволюции животных наблюдается и противоположное явление — полимеризация органов. Наиболее характерен этот процесс для простейших, одноклеточных животных. Здесь отмечают увеличение одинаковых структур на уровне органелл (жгутиков, ядер, пульсирующих вакуолей) и на уровне хромосом и генов. Последнее — уникальное явление, свойственное только одноклеточным. Олигомеризация (слияние ресничек у инфузорий в цирри) носит вторичный характер.

Хотя для многоклеточных в эволюции отдельных таксонов более характерно явление олигомеризации, все же имеет место и полимеризация структур, связанная с усилением функций данного органа. Это можно видеть на примере увеличения количества позвонков у змей в связи с переходом к специфическому передвижению, увеличение количества фаланг пальцев в кисти китообразных и т. д.

Главный вывод, вытекающий из изложенного материала, заключается в том, что в основе всех преобразований органов в ходе эволюции лежат процессы изменения функций.