

Министерство образования и науки Российской Федерации
Омский государственный педагогический университет

ГЕНЕТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ

Словарь-справочник

Автор-составитель Е. Я. Белецкая

Омск
Издательство ОмГПУ
2013

УДК 575.1(03)(075.8)+575.8(03)(075.8)
ББК 28.04я2я73+28.02я2я73
Г34

Печатается по решению редакционно-издательского совета Омского государственного педагогического университета

Научный редактор: *О. З. Мкртчян*, д-р биол. наук, профессор кафедры биологии Омского государственного педагогического университета

Рецензенты:

С. А. Соловьев, д-р биол. наук, профессор кафедры экологии и природопользования Омского государственного педагогического университета;

Л. А. Кротова, канд. с.-х. наук, доцент кафедры селекции, генетики и физиологии растений Омского государственного аграрного университета

Г34 **Генетика и эволюция** : словарь-справочник / авт.-сост.
Е. Я. Белецкая. – Омск : Изд-во ОмГПУ, 2013. – 108 с.

ISBN 978-5-8268-1790-2

Предлагаемый справочник включает основные понятия генетики и теории эволюции в соответствии с программой дисциплины, объединившей эти два предмета в общий синтетический курс «Генетика и эволюция». Создание такой интегральной дисциплины представляется совершенно оправданным, поскольку основные логические и модельные построения в теории эволюции в большой мере опираются на знания генетических закономерностей, механизмов наследственности и изменчивости. Теория эволюции является обобщающим курсом, завершающим изучение всего цикла биологических предметов. Основываясь на данных специальных дисциплин, эволюционная теория самостоятельно решает задачи познания общих закономерностей эволюции, причин и механизмов преобразования биосистем на всех уровнях организации жизни. Эволюционный подход к изучению живой природы является методологической основой биологии в целом, способствует глубокому философскому и теоретическому осмыслению тех явлений и фактов, с которыми студент уже встречался при освоении других биологических дисциплин: ботаники, зоологии, физиологии растений, животных и человека, молекулярной биологии, цитологии, генетики, гистологии, эмбриологии, экологии и др.

Словарь-справочник предназначен для студентов биологических специальностей педагогических университетов. Пособие может быть также использовано в системе учебных учреждений довузовского образования.

УДК 575.1(03)(075.8)+575.8(03)(075.8)
ББК 28.04я2я73+28.02я2я73

ISBN 978-5-8268-1790-2

© Белецкая Е. Я., составление, 2013
© Омский государственный педагогический университет, 2013

СОДЕРЖАНИЕ

1. Развитие эволюционных концепций	4
2. Микроэволюция.....	14
2.1. Генетические основы эволюции	14
2.2. Борьба за существование, естественный и искусственный отбор (селекция)	66
2.3. Вид и видообразование.....	75
3. Макроэволюция и ее закономерности	81
4. Возникновение и развитие жизни на Земле	92
5. Антропогенез	100
Информационные ресурсы.....	105

1. РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ КОНЦЕПЦИЙ

Автогенез (от греч. *autos* – сам и *genesis* – происхождение) – идеалистическая концепция в эволюционном учении, рассматривающая эволюцию как процесс развертывания предсуществующих задатков, носящий целенаправленный характер и происходящий на основе изначальных внутренних потенциальных возможностей. Автогенетический характер носят учения о *градации* Ж. Б. Ламарка, *аристогенез* Г. Осборна, *батмогенез* Э. Копа, *ортогенез* Т. Эймера, *номогенез* Л. С. Берга и др. Доказательства автогенетических тенденций эволюции сторонники автогенеза видят в явлениях эволюционного параллелизма и конвергенции. Автогенез противопоставляется *эктогенезу*.

Антидарвинизм – совокупность различных концепций, отрицающих ведущую роль естественного отбора в эволюции органического мира. Те или иные концепции антидарвинизма нередко претендовали на роль «новой теории эволюции», призванной опровергнуть и заменить дарвинизм. Основные течения антидарвинизма сложились во второй половине XIX – начале XX в. К ним относятся различные формы *неоламаркизма*, *батмогенез*, *ортогенез*, *неокатастрофизм*, *телеогенез* и др. Первоначальное противопоставление данных генетики учению Дарвина привело к формированию генетического антидарвинизма – *мутационизма*, а также к модернизации некоторых ранее сформулированных концепций (*аристогенез*, *номогенез* и др.). В результате синтеза идей генетики и теории эволюции (30–40-е гг. XX в.) позиции антидарвинизма были подорваны. Современные антидарвинистские концепции обычно претендуют на решение проблем макроэволюции, недоступных для прямой экспериментальной проверки. Ряд концепций антидарвинизма включает представление о наследовании приобретенных признаков и т. д. Нередко филогенетические закономерности (неравномерность темпов эволюции, ее направленность, необратимость и т. д.), являющиеся результатом эволюции, постулируются в качестве ее причин. К антидарвинизму иногда относят и антиэволюционизм (*креационизм*) в различных его проявлениях. Периодическое оживление антидарвинистских взглядов обуславливается нерешенными проблемами эволюционного учения, быстрым развитием новых областей

биологии (в частности, молекулярной), опережающим теоретическое осмысление фактического материала, а также влиянием идеалистических или механистических философских учений.

Аристогенез (от греч. *aristos* – наилучший) – эволюционная концепция Г. Осборна (1931–1934), согласно которой прогрессивная эволюция осуществляется в результате возникновения и накопления особых генов «улучшения» – *аристогенов*. Осборн предполагал, что изменения, обусловленные аристогенами, незначительны и бесполезны при своем возникновении. Однако, постепенно накапливаясь и усиливаясь под влиянием различных факторов, они ведут к возникновению нового приспособления под действием естественного отбора. Концепция аристогенеза имеет автогенетический характер (см. *автогенез*) и является разновидностью неоламаркизма.

Дарвинизм – материалистическая теория эволюции органического мира, основанная на воззрениях Ч. Дарвина, изложенных им в 1859 г. в книге «Происхождение видов путем естественного отбора...» и в других трудах. Движущими силами эволюции Дарвин считал наследственную изменчивость, естественный отбор. Он впервые поставил в центр внимания эволюционной теории не отдельные особи, а виды и внутривидовые группировки, в противоположность учениям Ламарка и Линнея. Собрав многочисленные доказательства существования наследственной изменчивости организмов, он выделил две основные формы изменчивости: неопределенную (наследственную) и определенную (ненаследственную), придавая основное значение в эволюции неопределенной изменчивости. В условиях одомашнивания на основе наследственной изменчивости организмов путем искусственного отбора человек создал многочисленные породы домашних животных и сорта культурных растений. По аналогии Дарвин показал, что в природе организм любого вида свойственна постоянная борьба за существование, которая складывается из их взаимодействий с факторами внешней среды и внутривидовой конкуренции. Борьба за существование обычно приводит к гибели значительного числа особей в каждом поколении любого вида и к выборочному участию особей в размножении. Неизбежным результатом наследственной изменчивости организмов и борьбы за существование является естественный отбор – преимущественное выживание и участие в размножении наиболее приспособленных особей каждого вида. Следствиями естественного отбора являются видообразование, сопровождаемое закреплением приспособлений (адапаций), расхождение признаков (дивергенция) и прогрессивная эволюция.

Приспособленность к окружающей среде носит относительный характер. Классический дарвинизм оставил нерешенными ряд важнейших вопросов (сущность наследственности, механизмы наследственной изменчивости и др.). Однако важнейшие положения дарвинизма (учение о творческой роли естественного отбора, формирующего приспособления организмов к изменяющейся среде на основе неопределенной наследственной изменчивости) сохранили свое значение в современной теории эволюции.

Катастрофизм, или *теория катастроф* (от греч. *katastrophe* – переворот) – учение, рассматривающее геологическую историю Земли как чередование длительных эпох относительного покоя и сравнительно коротких катастрофических событий, резко преобразовавших лик планеты. В 1812 г. основоположник палеонтологии Ж. Кювье, окончательно установивший последовательную смену в пластах Земли отличных друг от друга фаун и флор, выдвинул гипотезу о катастрофах как причинах изменения органического мира в геологическом прошлом. Согласно Кювье, в результате стихийных бедствий (катастроф) на значительной части земной поверхности погибали все растения и животные, а затем на их место приходили новые формы, уцелевшие на других участках и никак не связанные с предыдущими. Хотя Кювье отмечал постепенное усложнение органических форм по мере продвижения от более древних пластов к новейшим, он полностью отрицал учение Ламарка об эволюции живой природы, происхождение поздних форм от более ранних и отстаивал креационистские взгляды о неизменяемости видов.

Креационизм – концепция постоянства видов, рассматривающая разнообразие органического мира как результат его творения богом. Формирование креационизма в биологии связано с переходом в конце XVIII – начале XIX в. к систематическому изучению морфологии, физиологии, индивидуального развития и размножения организмов, положившему конец представлениям о внезапных превращениях видов и возникновении сложных организмов в результате случайного сочетания отдельных органов. Сторонники идеи постоянства видов (К. Линней, Ж. Кювье, Ч. Лайель) доказывали, что виды реально существуют, что они устойчивы, а размах их изменчивости под влиянием внутренних и внешних факторов имеет строгие пределы. Линней утверждал, что видов существует столько, сколько их было создано во время «творения мира». Стремясь снять противоречие между данными

об устойчивости современных видов и данными палеонтологии, Кювье создал теорию катастроф (см. *катастрофизм*). Последователи Кювье придавали этой теории откровенно креационистский характер и насчитывали десятки периодов полного обновления органического мира Земли в результате деятельности творца.

Благодаря широкому и быстрому признанию дарвинизма, уже с середины 60-х гг. XIX в. креационизм утратил свое значение в биологии и сохранился главным образом в философских и религиозных доктринах.

Ламаркизм – эволюционная теория Ж.-Б. Ламарка. Ее основные положения изложены им в труде «Философия зоологии» (1809). Ламаркизм – первая целостная эволюционная концепция, тесно связанная с развитием трансформизма в истории эволюционного учения. По Ламарку, организмы изменчивы; виды условны и постепенно преобразуются в новые виды; общая тенденция исторических изменений организмов – постепенное совершенствование их организации (*градация*), движущей силой которой является изначальное, заложенное творцом стремление природы к прогрессу; организмам присуща изначальная способность целесообразно реагировать на изменения внешних условий; изменения организмов, приобретенные в течение жизни в ответ на изменения условий, наследуются. В теории Ламарка были впервые объединены идея изменяемости видов (которую разделяли все трансформисты) и идея прогрессивной эволюции, но не было найдено объяснения механизмов эволюционного процесса.

Мутационизм – концепция в биологии, рассматривающая эволюцию как скачкообразный процесс, происходящий в результате крупных единичных наследственных изменений. Согласно мутационизму, подобные изменения, называемые макромутациями или сальтациями, возникая у особей исходного вида, сразу создают новые жизненные формы, которые при наличии благоприятных условий среды становятся родоначальниками новых видов. Рассматривая в качестве движущей силы эволюции внутренних, по отношению к организму, фактор изменения наследственности, мутационизм отрицает творческую роль естественного отбора, отводя ему значение фактора, ограничивающего разнообразие жизненных форм (посредством устранения вариантов организации, не соответствующих окружающей среде). В этом мутационизм близок к автогенезу, от которого отличается отрицанием непрерывности эволюции. Мутационизм не представляет собой единой теории – это течение эволюционизма поддерживали разные авторы и с различных позиций. Основателем мутационизма является Г. Де Фриз,

создавший мутационную теорию эволюции. Подобные взгляды лежат в основе теории преадаптации (Л. Кено), сальтационной теории (Р. Гольдшмидт) и ряда менее известных концепций.

Мутационная теория утверждает, что из двух категорий изменчивости – непрерывной и прерывистой (дискретной) – только дискретная изменчивость передается по наследству. Разработана Г. Де Фризом в 1901–1903 гг. Основные положения мутационной теории: мутация возникает внезапно, без всяких переходов; мутантные формы вполне устойчивы; мутации – изменения качественные и в отличие от ненаследственных изменений (флуктуаций) не образуют непрерывных рядов, не группируются вокруг среднего типа (моды); мутации возникают в разных направлениях и могут быть как полезными, так и вредными; выявление мутаций зависит от числа проанализированных особей; одни и те же мутации могут возникать повторно. Основной ошибкой в мутационной теории Де Фриза было утверждение, что в результате мутации без участия естественного отбора могут сразу возникать новые виды. В действительности мутационная изменчивость наряду с комбинативной создает материал для естественного отбора, который формирует виды в процессе эволюции. В дальнейшем выяснилось, что ошибка Де Фриза была связана с тем, что растение энотера, с которым он работал, представляло собой сложную полигетерозиготу, а изменения, которые Де Фриз принял за мутации, – результат расщепления этой гетерозиготы. Тем не менее реальность мутационной изменчивости была в дальнейшем доказана многочисленными исследователями и основные положения мутационной теории получили развитие и экспериментальное подтверждение (см. *мутации* в 2.1). Сходную систему представлений о роли дискретных наследственных изменений в эволюции (теория гетерогенезиса) разработал С. И. Коржинский (1899).

Нейтрализм (концепция нейтральной эволюции) сформировалась как результат достижений молекулярной биологии (М. Кимура, 1985). Изучение макромолекул показало, что в основе их эволюции находятся изменения сочетаний подсистем – нуклеотидов (нуклеиновые кислоты) и аминокислот (белки). Эти изменения (замены, перестановки, потери или удвоения) могут быть существенными для функций клетки и организма сравнительно редко. При таких изменениях меняется генетический код, свойства белков, что в конечном счете влияет на жизнеспособность особей. Новообразования данного типа контролируются естественным отбором. Однако много чаще происходящие нуклеотидные и даже аминокислотные замены безразличны для функций белка и не влияют на жизнеспособность особей, т. е. большинство

мутаций такого ранга нейтрально. В геномах обычно бывает избыточная ДНК, роль которой пока не выявлена. Известны явно «бессмысленные» триплеты. За счет избыточной ДНК и «бессмысленных» триплетов вероятность нейтральных мутаций также возрастает.

Неодарвинизм – эволюционная концепция, созданная А. Вейсманом на раннем этапе развития генетики (конец XIX – начало XX в.). В полемике с неоламаркизмом неодарвинизм обосновывает положение о том, что все особенности строения живых существ могут быть объяснены с точки зрения дарвиновской теории естественного отбора; впервые в категоричной форме отвергает возможность наследования приобретенных признаков. Этот вывод вытекает из теоретической основы неодарвинизма – учения о зародышевой плазме и зародышевом пути, во многом предопределившем современные представления о наследственной изменчивости. В соответствии с этим учением передаются по наследству лишь изменения, происходящие в наследственных единицах половых клеток – детерминантах. Вейсман, отмечая ведущую роль естественного отбора в эволюции, ошибочно распространил идею отбора также на отдельные части особей и наследственные детерминанты (так называемый тканевый отбор и зачатковый отбор). Попытка увязать данные зарождавшейся генетики с эволюционной теорией и дополнить дарвиновское представление о естественном отборе оказалась ошибочной.

Неокатастрофизм – совокупность эволюционных концепций о внезапных вмешательствах в процессы эволюции различных факторов, приводящих к быстрым крупным преобразованиям в органическом мире. Эти концепции возрождают на эволюционной основе теорию катастроф Ж. Кювье. Родоначальником неокатастрофизма был Э. Зюсс (1864), который рассматривал эволюцию как чередование геологически продолжительных, относительно стабильных состояний таксонов с кратковременными периодами их массовых преобразований под действием резких изменений физико-географических факторов. Распространение в XX в. идей неокатастрофизма обусловлено дискуссиями о причинах таких явлений, как неполнота палеонтологической летописи, отсутствие переходных форм между крупными таксонами, резкое возрастание многообразия органического мира в послекембрийских формациях, неравномерность темпов эволюции и внезапное вымирание многих таксонов на границах геологических периодов.

Неоламаркизм – совокупность различных идеалистических эволюционных концепций, основанных на отдельных положениях ламар-

кизма. Признавая некоторые аспекты теории Дарвина, неоламаркисты отрицали творческую роль естественного отбора. В неоламаркизме выделяют 3 основных направления:

– *ортоламаркизм* декларирует направленность эволюции, обусловленную внутренними изначальными свойствами организмов, и в сущности представляет собой автогенетическую концепцию (Э. Коп, Г. Осборн, Л. С. Берг и др., см. *автогенез*);

– *механоламаркизм* объясняет эволюционные преобразования организмов их изначальной способностью целесообразно реагировать изменениями структур и функций на изменения внешней среды (*эктогенез*), которые и определяют эволюцию; основан на признании так называемой *адекватной соматической индукции*, утверждает, что адаптивные модификации являются эволюционными новообразованиями и наследуются (Г. Спенсер, Э. Геккель и др.);

– *психоламаркизм* рассматривает в качестве причин эволюции сознательные волевые акты организмов (А. Вагнер, А. Паули и др.).

Неоламаркизм в любом случае подменяет научный анализ постулированием изначальных свойств организмов и не может решить важнейших проблем эволюционистики.

Синтетическая теория эволюции – результат объединения дарвинизма с генетикой и экологией; сформирована в 30–50-х гг. XX в. в трудах Ф. Г. Добржанского, Дж. Симпсона, Э. Майра, Т. Гексли и других ученых. Основные положения: 1. Эволюция не направлена (не имеет цели). Она постепенна, градуальна, поскольку осуществляется по мере накопления случайных мутаций. Мутации – материал для эволюционных процессов. 2. Приобретенные в течение жизни признаки не наследуются. 3. Единицей эволюции является популяция. 4. Эволюция носит приспособительный характер. Движущие силы эволюции – борьба за существование и естественный отбор. 5. Образование новых таксонов происходит на основе принципов монофилии и дивергенции.

Трансформизм (от лат. *transformare* – превращаю) – система представлений естествоиспытателей и философов XVII–XIX вв. об исторической изменяемости (трансформации) организмов, предшествовавшая эволюционному учению. Трансформизм сложился на основе воззрений ряда античных и средневековых мыслителей и философов, развивавших идею изменяемости мира. Он противостоял креационизму. Трансформисты постулировали, но не доказывали эволюционного преобразования организмов. Для объяснения его механизма они обычно допускали возможность целесообразной (приспособительной) реакции организ-

мов на изменения внешних условий и наследование приобретенных таким образом признаков (см. также *ламаркизм, эволюционное учение*).

Эволюционное учение (теория эволюции) – наука о причинах, движущих силах, механизмах и общих закономерностях эволюции живых организмов. Первый этап формирования эволюционного учения связан с деятельностью античных философов (Гераклит, Демокрит, Лукреций и др.), которые высказывали идеи об изменяемости мира, в том числе об исторических преобразованиях организмов, о единстве живой и неживой природы. Первую относительно удачную систему органического мира разработал шведский натуралист Карл Линней (1707–1773). За основу своей системы он принял вид и его считал элементарной единицей живой природы. Близкие виды объединялись им в роды, роды – в отряды, отряды – в классы. Для обозначения вида он использовал два латинских слова: первое – название рода, второе – видовое название (редька дикая, например). Этот принцип двойной (бинарной) номенклатуры сохранился в систематике и до настоящего времени. Недостатки системы Линнея состояли в том, что при классификации он учитывал лишь 1–2 признака (у растений – число тычинок, у животных – строение дыхательной и кровеносной систем), не отражающих подлинного родства, поэтому далекие роды оказывались в одном классе, а близкие – в разных. Виды в природе Линней считал неизменными, созданными творцом.

Первую последовательную теорию эволюции живых организмов разработал французский ученый Жан-Батист Ламарк (1744–1829). В книге «Философия зоологии», вышедшей в 1809 г., Ламарк предположил, что в течение жизни каждая особь изменяется, приспосабливается к окружающей среде. Он утверждал, что разнообразие животных и растений есть результат исторического развития органического мира – эволюции, которую понимал как ступенчатое развитие, усложнение организации живых организмов от низших форм к высшим и назвал *градацией*. Он предложил своеобразную систему организации мира, расположив в ней родственные группы в восходящем порядке – от простых к более сложным, в виде «лестницы существ». Но Ламарк ошибочно полагал, что изменение среды всегда вызывает у организмов полезные изменения, при этом изменения организмов, приобретенные в течение жизни в ответ на изменения условий, наследуются (см. *ламаркизм*).

Английский ученый Ч. Дарвин (1809–1882), проанализировав огромный природный материал и данные селекционной практики, в основном труде «Происхождение видов...» (1859) обосновал эволюци-

онную теорию, вскрыл основные закономерности развития органического мира (см. *дарвинизм*). Он доказал, что огромное многообразие видов, населяющих Землю, приспособленных к условиям обитания, образовалось благодаря постоянно возникающим в природе разнонаправленным наследственным изменениям и естественному отбору. Способность организмов к интенсивному размножению и одновременное выживание немногих особей привели Дарвина к мысли о наличии между ними борьбы за существование, следствием которой является выживание организмов, наиболее приспособленных к конкретным условиям среды, и вымирание неприспособленных. Постепенное усложнение и повышение организации живых существ он считал результатом наследственной изменчивости и естественного отбора. Значение теории Дарвина состоит в том, что в изучение природы он ввел естественно-исторический метод: установил основные движущие силы эволюции органического мира (наследственную изменчивость и естественный отбор).

Эволюция разных видов идет с разной скоростью. Например, многие беспозвоночные, пресмыкающиеся почти не изменились за миллионы лет. В роде человек, по данным палеонтологов, за последние 2 миллиона лет возникло и вымерло несколько видов. С позиций современного учения важнейшими факторами эволюции являются генетическая изменчивость и естественный отбор. Совокупность этих факторов необходима и достаточна для осуществления эволюционного процесса. Отбор непосредственно воздействует на фенотипы организмов; в результате отбираются не отдельные признаки и аллели, а целые генотипы, обладающие нормой реакции. *В генетическом плане эволюция сводится к направленным изменениям генофондов популяций (микрорэволюция)*. В зависимости от характера изменений внешних условий на популяции могут действовать разные формы отбора – движущий, стабилизирующий, дизруптивный. Современное эволюционное учение обогащается данными генетики, молекулярной биологии, экологии и др.

Эволюция (от лат. *evolutio* – развертывание) – необратимый процесс исторического изменения органического мира. Из многочисленных ненаправленных мутаций как элементарного эволюционного материала естественный отбор формирует такие комбинации признаков и свойств, которые ведут к возникновению адаптаций организмов к условиям внешней среды. Первично эволюционные изменения проявляются на уровне популяций (см. *микрорэволюция* в 2.3) в виде направленного изменения их генотипического состава. Помимо мутационного процесса и естественного отбора, элементарными фактора-

ми эволюции являются колебания численности особей в популяциях (см. дрейф генов в 2.1). Эволюционные преобразования популяций ведут к обособлению новых видов (*видообразование*), или изменению вида в целом (*филетическая эволюция*).

Эктогенез (от греч. *ektos* – вне, снаружи и *genesis* – происхождение) – идеалистическая концепция в эволюционном учении, представляющая процесс эволюции как непосредственный результат воздействия изменений внешних условий на организмы. Эктогенетики приписывают организмам изначальную способность целесообразно реагировать на эти воздействия. Приобретенные таким путем адаптации организмов якобы наследуются следующим поколением (так называемая *адекватная соматическая индукция*). При этом сторонники эктогенеза не учитывают, что изменения фенотипов организмов, возникающие в течение их жизни как реакции на изменения внешних условий (модификации), не являются новоприобретениями для данного вида. Они определяются нормой реакции их генотипов и сами по себе не наследуются. Эктогенетиками были эволюционисты додарвиновского периода. В учении Ламарка эктогенез механически объединен с противоположной идеалистической концепцией – *автогенезом*. Неоламаркисты принимают обычно одну из этих концепций (см. *неоламаркизм*).

2. МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

2.1. Генетические основы эволюции

Аллель (от греч. *allelon* – друг друга, взаимно), **аллеломорфа** – одно из возможных структурных состояний гена. Любое изменение структуры гена в результате мутаций или за счет внутригенных рекомбинаций у гетерозигот по двум мутантным аллелям приводит к появлению новых аллелей этого гена (число аллелей каждого гена практически неисчислимо). Распространенные в природных популяциях аллели, обуславливающие развитие признаков, характерных для вида, называют аллелями «дикого типа», а происходящие от них аллели – мутантными. Различные аллели одного гена могут приводить к одинаковым или разным фенотипическим эффектам, что послужило основанием для представления о множественном аллелизме. Поскольку одинаковый фенотипический эффект могут вызывать мутантные аллели как одного, так и разных генов, для определения аллельности рецессивных мутаций используют функциональный тест на аллелизм (*цис-транс-тест*), который неприменим для доминантных мутаций. Наличие нескольких аллелей каждого гена в популяциях обеспечивает определенный уровень генетического полиморфизма (например, три аллеля обуславливают существование четырех групп крови у человека) и комбинативной изменчивости (закон независимого наследования признаков, см. *законы Менделя*), которые служат исходным материалом для эволюционных преобразований. Множественный аллелизм для генов, контролирующих системы несовместимости (например, резус-фактор у человека), выступает как фактор отбора, препятствующий образованию зигот и организмов определенных генотипов.

Аллельные гены – пара генов, определяющих контрастные (альтернативные) признаки; каждый ген этой пары называется аллелью. Аллельными генами обуславливается, например, доминантный (пурпурный цвет) и рецессивный (белый цвет) признаки у цветков гороха. Аллельные гены расположены в одних и тех же участках (локусах) гомологичных (парных) хромосом.

Анализирующее скрещивание – скрещивание гибридной особи с особью, гомозиготной по рецессивным аллелям, т. е. «анализатором». Смысл анализирующего скрещивания заключается в том, что потомки скрещивания обязательно несут один рецессивный аллель от «анализатора», на фоне которого должны проявиться аллели, полученные от анализируемого организма. Для анализирующего скрещивания (исключая случаи взаимодействия генов) характерно совпадение распределения по фенотипу с расщеплением по генотипу среди потомков. Таким образом, анализирующее скрещивание позволяет определить генотип и соотношение гамет разного типа, образуемых анализируемой особью.

Анеуплоидия (от греч. *an* – отрицательная частица, *eu* – настоящий, вполне, *ploos* – кратный, *eidos* – вид), **гетероплоидия** – явление, при котором клетки организма содержат измененное число хромосом, не кратное гаплоидному набору, результат геномной мутации. Отсутствие в хромосомном наборе диплоида одной хромосомы называется *моносомией*, а двух гомологичных хромосом – *нуллисомией*; наличие дополнительной гомологичной хромосомы называется *трисомией*. Организмы с такими изменениями числа хромосом называются моносомиками, нуллисомиками и трисомиками соответственно. Основным механизмом возникновения анеуплоидии – нерасхождение и потери отдельных хромосом в митозе и мейозе. Вследствие нарушения баланса хромосом анеуплоидия приводит к понижению жизнеспособности и нередко к гибели анеуплоидов, особенно у животных (анеуплоидия лежит в основе ряда хромосомных болезней). В генетическом анализе с помощью анеуплоидии (скрещивая мутантов с анеуплоидами по определенным хромосомам) определяют, в какой группе сцепления находится исследуемый ген.

Антикодон – участок молекулы тРНК, состоящий из трех нуклеотидов и узнающий соответствующий ему участок из трех нуклеотидов (кодон) в молекуле иРНК, с которым комплементарно взаимодействует. Специфическое взаимодействие кодон-антикодон, происходящее на рибосомах в процессе трансляции, обеспечивает правильную расстановку аминокислот в синтезирующейся полипептидной цепи.

Антимутагены – факторы, снижающие частоту мутаций. К антимутагенам, поддерживающим определенный уровень спонтанных мутаций, относят ферментные системы, осуществляющие исправление (*репарацию*) генетического материала, а также естественные метабо-

литы клетки, препятствующие действию внутренних мутагенов (например, каталаза разрушает перекись водорода, обладающую мутагенным эффектом). Мутагенный эффект может быть также снижен различными физическими факторами, такими как видимый свет (фотореактивация) или низкая температура. Для химических мутагенов обнаружены специфические отношения «мутаген – антимутаген». Так, мутагенный эффект аналогов пуриновых оснований снимают пуриновые рибозиды, но не пиримидиновые рибозиды.

Аутосомы – все хромосомы в клетках раздельнополых животных, растений и грибов, за исключением половых хромосом, т. е. это неполовые хромосомы, одинаковые у организмов мужского и женского пола. В геноме человека 22 аутосомы и одна половая хромосома.

Взаимодействие генов. В опытах Г. Менделя гены вели себя независимо друг от друга: каждый ген определял развитие какого-либо одного признака, поэтому долгое время считалось, что генотип представляет собой мозаику несвязанных генов, а фенотип – мозаику несвязанных признаков. Более поздние исследования показали, что генотип – это система взаимодействующих генов.

1. **Взаимодействие аллельных генов.** Простейшая форма взаимодействия генов (доминантность – рецессивность) была открыта Менделем. Это пример аллельных отношений. Доминирование может быть полным, как в менделевских опытах на горохе, так и неполным (например, ночная красавица). Возможно и *сверхдоминирование* – большая степень выраженности признака у гетерозиготных организмов, что служит основой *гетерозиса* – явления гибридной силы.

После переоткрытия законов Менделя были обнаружены факты, указывающие на сложность межгенных отношений в системе генотипа. Это касается как межаллельных взаимодействий, так и взаимного влияния неаллельных генов.

- **Множественный аллелизм.** Многие, может быть даже все, гены у разных организмов существуют более чем в двух аллельных формах. Множественные аллели, определяющие окраску глаз у дрозофилы, были открыты Т. Морганом. Аллели можно расположить в ряд с убывающей степенью доминирования. Например, ген красноглазости – наиболее распространенного в природе типа – будет доминировать над всеми остальными аллелями (их около 15), тогда как последующий член серии аллелей будет доминировать над всеми остальными членами. Множественность аллелей указывает на относительность доминирования, проявляемого в конкретных условиях генотипической среды.

Причиной множественности аллелей в природе может быть воздействие мутагенных факторов внешней среды.

- *Кодоминирование.* Этим термином обозначают такие варианты аллельных отношений, когда признаки обоих родителей проявляются в первом поколении одновременно.

2. *Взаимодействие неаллельных генов.* Взаимодействовать могут два неаллельных гена и более, однако лучше всего изучены взаимодействия первого типа. У. Бэтсон и Р. Пеннет при анализе формы гребня у кур обнаружили образование новых признаков. Авторы скрещивали петуха с розовидным гребнем с курицей, имеющей гороховидный гребень. Казалось бы, поскольку скрещиваемые особи различались по одному признаку, в первом поколении следует ожидать доминирования одной из форм, а во втором – расщепления 3:1. Однако результаты скрещивания оказались неожиданными: в F1 все птицы имели отличные от родительских ореховидные гребни. Необычный характер наследования формы гребня объясняется взаимодействием неаллельных генов *R* и *P*, определяющих розовидный и гороховидный гребни. Результаты этого взаимодействия зависят от того, в какой форме находится каждый из генов – в доминантной или рецессивной. Ореховидный гребень образуется тогда, когда у данного организма оба гена имеют хотя бы по одному доминантному аллелю. Если же особи гомозиготны по рецессивным аллелям обоих генов, то образуются листовидные гребни. Среди типов взаимодействия неаллельных генов различают комплементарность, эпистаз и полимерию.

- *Комплементарное действие генов* наиболее четко выражено при скрещивании двух белых форм некоторых животных (кур) или растений (душистый горошек, белый клевер, кукуруза), а в потомстве появляются окрашенные формы. Генотипы растений с неокрашенными цветками могут быть *AAbb* или *aaBB*. Если такие растения скрещиваются, то генотип растений *F1* будет *AaBb*, т. е. все растения этого поколения будут иметь окрашенные цветки.

- *Эпистаз* – это подавление действия одного гена другим, неаллельным геном. *Ген-подавитель*, или *супрессор*, действует на подавляемый гипостатический ген по принципу, близкому к доминантности – рецессивности. Разница состоит в том, что эпистатический и гипостатический гены не являются аллельными, т. е. занимают различные локусы в гомологичных или негомологичных хромосомах. Эпистаз широко распространен в природе. Например, у кур эпистатическая система из двух генов влияет на окраску оперения.

- *Полимерия.* Все рассмотренные выше случаи касались действия генов, определяющих контрастирующие, альтернативные призна-

ки. С такими генами имел дело Мендель, экспериментируя на горохе. Однако уже с первого десятилетия XX в. известны гены, одинаково влияющие на признаки. Их действие может быть тождественным, но чаще бывает *аддитивным*, т. е. суммирующим. В первом случае для развития признака достаточно одного из аллелей у дигетерозиготы в доминантной форме, тогда как аддитивное действие выражается в степени проявления признаков в зависимости от числа доминантных аллелей. При аддитивном действии фенотип будет более выражен при генотипе *AABB*, чем при *AaBb*. Признаки, зависящие от аддитивных полимерных генов, обычно относятся к количественным, или мерным, признакам (рост человека, масса животных, удои коров, озерность колоса и др.). Гены, определяющие вариабельность количественных признаков, называют *полигенными*, или *множественными*, факторами. В одних случаях их эффект идентичен, в других – отдельные полигены могут оказывать разное в количественном отношении влияние на признак. Полигены наследуются по менделевским законам, хотя влияние их на фенотип, а следовательно, и расщепление в *F2* отличаются от соответствующего расщепления генов, определяющих альтернативные признаки.

- *Плейотропия*. Ранее были рассмотрены случаи взаимодействия неаллельных генов, влияющих на один и тот же признак. Иная ситуация бывает, когда какой-либо один ген влияет на несколько признаков. Такое явление называют плейотропией. Поскольку единичный ген обладает лишь одной функцией, т. е. кодирует один полипептид, очевидно, что плейотропное действие объясняется нарушением интегрированности процессов, лежащих в основе развития организма. Открыты гены, влияющие на скорость пролиферации отдельных тканей посредством изменения продолжительности фаз митотического цикла. Результатом действия таких генов будет нарушение межклеточных отношений на том или ином этапе онтогенеза и, как следствие, анатомические аномалии.

- *Пенетрантность генов*. В процессе онтогенеза не все гены реализуются в признак. Некоторые из них блокируются неаллельными генами, проявлению других признаков не благоприятствуют внешние условия. Реализацию гена в признак называют пенетрантностью, которая выражается в процентах числа особей, несущих признак, к общему числу носителей гена, потенциально способного реализоваться в данный признак. Пенетрантность характеризуется долей особей, фенотип которых соответствует генотипу. Например, одна из доминантных мутаций у дрозофилы вызывает уменьшение размера глаз, однако этот признак проявляется только у 75 % особей; у остальных 25 % мух – носителей мутантного гена – глаза нормальные.

- *Экспрессивность* – это степень выраженности признака у пенетрантных особей. Тот же ген *L* имеет переменную экспрессивность, т. е. уменьшение размера глаз у разных мух выражено в неодинаковой степени. Одни гены могут иметь полную пенетрантность и полную экспрессивность, тогда как другие по своему проявлению существенно различаются. Пенетрантность и экспрессивность для неполно пенетрантных генов зависят от природы самих генов, присутствия генов-модификаторов, условий развития организма. Так, редукция размеров крыльев у дрозофилы под действием одного из генов зависит от температуры, при которой развиваются насекомые.

Таким образом, для многих генов характер их проявления жестко не предопределен; фенотип организма формируется в ходе развития на основе взаимодействия генотипа и среды. Утверждение, что ген определяет развитие признака, неточно, т. к. действие гена зависит от других генов организма, образующих для гена «внешнюю», или генотипическую, среду.

Гемизигота – диплоидный организм, у которого имеется только одна доза определенных генов. Гемизиготное состояние может возникнуть вследствие *анеуплоидии* и *делеций*. В норме оно характерно для генов, локализующихся в половых хромосомах у особей гетерогаметного пола. Рецессивные аллели (мутации) в гемизиготном состоянии проявляются фенотипически, что используют, например, при оценке мутагенности анализируемых факторов. У человека гемизиготными по генам в X-хромосоме являются мужчины, поэтому рецессивные наследственные заболевания, обусловленные такими генами (гемофилия, дальтонизм, мышечная дистрофия и др.), встречаются чаще у мужчин, чем у женщин.

Генетика (от греч. *genesis* – происхождение), наука о наследственности и изменчивости живых организмов и методах управления ими. В ее основу легли закономерности наследственности, обнаруженные Г. Менделем при скрещивании различных сортов гороха, а также мутационная теория Г. Де Фриза (1901–1903). Рождение генетики принято относить к 1900 г., когда Г. Де Фриз, К. Корренс и Э. Чермак вторично открыли законы Г. Менделя. Термин «генетика» предложил в 1906 г. У. Бэтсон.

Еще в 1883–1884 гг. В. Ру, О. Гертвиг, Э. Страсбургер, а также А. Вейсман (с 1885) сформулировали ядерную гипотезу наследственности, которая в начале XX в. переросла в хромосомную теорию наследственности (У. Сеттон, 1902–1903; Т. Бовери, 1902–1907; Т. Морган

и его школа). Т. Морганом были заложены и основы теории гена, получившей развитие в трудах советских ученых школы А. С. Серебровского, сформулировавших в 1929–1931 гг. представления о сложной структуре гена. Эти представления были развиты и конкретизированы в исследованиях по биохимической и молекулярной генетике, приведших, после создания Дж. Уотсоном и Ф. Криком (1953) модели ДНК, к расшифровке генетического кода, определяющего синтез белка. Значительную роль в развитии генетики сыграло открытие факторов мутагенеза – ионизирующих излучений (Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов, 1925; Г. Мёллер, 1927) и химических мутагенов (В. В. Сахаров и М. Е. Лобашёв, 1933–1934). Использование индуцированного мутагенеза способствовало увеличению разрешающей способности генетического анализа и представило селекционерам метод расширения наследственной изменчивости исходного материала. Важное значение для разработки генетических основ селекции имели работы Н. И. Вавилова. Сформулированный им в 1920 г. закон гомологических рядов в наследственной изменчивости позволил ему в дальнейшем установить центры происхождения культурных растений, в которых сосредоточено наибольшее разнообразие наследственных форм. Работами С. Райта, Дж. Б. С. Холдейна и Р. Фишера (1920–1930-е) были заложены основы генетико-математических методов изучения процессов, происходящих в популяциях. Фундаментальный вклад в генетику популяций внес С. С. Четвериков (1926), объединивший в единой концепции закономерности менделизма и дарвинизма.

В зависимости от объекта исследования выделяют генетику растений, генетику животных, генетику микроорганизмов, генетику человека и т. п., а в зависимости от используемых методов других дисциплин – биохимическую генетику, молекулярную, экологическую генетику и др. Генетика вносит огромный вклад в развитие теории эволюции (эволюционная генетика, генетика популяций). Идеи и методы генетики находят применение во всех областях человеческой деятельности, связанной с живыми организмами. Они имеют важное значение для решения проблем медицины, сельского хозяйства, микробиологической промышленности. Новейшие достижения генетики связаны с развитием геной инженерии.

Генетический анализ – совокупность методов исследования наследственных свойств организма (его *генотипа*); поскольку анализ элементов генотипа (групп сцепления, генов и внутригенных структур) осуществляется, как правило, опосредованно, через признаки, генетический анализ является по существу анализом признаков, контроли-

руемых теми или иными элементами генотипа. В зависимости от задачи и особенностей изучаемого объекта генетический анализ проводят на популяционном, организменном, клеточном и молекулярном уровнях. К основным методам генетического анализа относят: *селекционный метод*, с помощью которого осуществляют подбор или создание исходного материала, подвергающегося дальнейшему анализу; *гибридологический метод*, представляющий собой систему специальных скрещиваний и учета их результатов; *цитогенетический метод*, заключающийся в цитологическом анализе генетических структур и явлений на основе гибридологического анализа с целью сопоставления генетических явлений со структурой и поведением хромосом и их участков. На основе *популяционного метода* изучают генетическую структуру популяций различных организмов: количественно оценивают распределение особей разных генотипов в популяции, анализируют динамику генетической структуры популяций под действием различных факторов, используя при этом создание модельных популяций. *Молекулярно-генетический метод* представляет собой биохимическое и физико-химическое изучение структуры и функции генетического материала и направлен на выяснение этапов пути «ген – признак» и механизмов взаимодействия различных молекул на этом пути. *Мутационный метод* позволяет на основе всестороннего анализа мутаций установить особенности, закономерности и механизмы мутагенеза, помогает в изучении структуры и функции генов. Особое значение мутационный метод приобретает при работе с организмами, размножающимися бесполом путем, и в генетике человека, где возможности гибридологического анализа крайне затруднены. *Близнецовый метод*, заключающийся в анализе и сравнении изменчивости признаков в пределах различных групп близнецов, позволяет оценить относительную роль генотипа и внешних условий в наблюдаемой изменчивости. В генетическом анализе используют и другие методы (*онтогенетический, иммуногенетический, математический* и т. д.), позволяющие комплексно изучать генетический материал. Генетический анализ является исходным и необходимым этапом на пути к *генетическому синтезу* (получению организмов с заданными свойствами), в том числе методами генетической инженерии.

Генетическая инженерия (генная инженерия) – раздел молекулярной генетики, связанный с целенаправленным созданием *in vitro* новых комбинаций генетического материала, способного размножаться в клетке-хозяине и синтезировать конечные продукты обмена. Возникла в 1972 г., когда в лаборатории П. Берга (Станфордский универ-

ситет, США) была получена первая рекомбинантная (гибридная) ДНК, в которой были соединены фрагменты ДНК фага лямбда и кишечной палочки с циркулярной ДНК обезьяньего вируса 40. Ключевое значение при конструировании рекДНК *in vitro* имеют ферменты-рестриктазы, рассекающие молекулы ДНК на фрагменты по строго определенным местам, и ДНК-лигазы, сшивающие фрагменты ДНК в единое целое. Только после выделения таких ферментов создание искусственных генетических структур стало технически выполнимой задачей. Рекомбинантная молекула ДНК имеет форму кольца, она содержит ген (гены), составляющий объект генетических манипуляций, и так называемый *вектор* – фрагмент ДНК, обеспечивающий размножение рекДНК и синтез конечных продуктов деятельности генетической системы – белков. Последнее происходит уже в клетке-хозяине, куда вводится рекДНК. Гены, подлежащие клонированию, могут быть получены в составе фрагментов путем механического или рестриктазного дробления тотальной ДНК. Но структурные гены, как правило, приходится либо синтезировать химико-биологическим путем, либо получать в виде ДНК-копий информационных РНК, соответствующих избранному гену. Структурные гены содержат только кодированную запись конечного продукта (белка, РНК), полностью лишены регуляторных участков и потому не способны функционировать ни в клетке-хозяине, ни *in vitro*. Функциональные свойства рекДНК придает вектор, в котором присутствуют участки начала репликации (обеспечивают размножение рекДНК), генетические маркеры, необходимые для селекции, регуляторные участки, обязательные для транскрипции и трансляции генов. Большая часть векторов получена из плазмид кишечной палочки и других бактерий. Используют также другие векторы. В результате интенсивного развития методов генной инженерии получены клоны многих генов, рибосомальной, транспортной и 5S РНК, гистонов, глобина мыши, кролика, человека, коллагена, овальбумина, инсулина человека и др. пептидных гормонов, интерферона человека и пр. На основе генной инженерии возникла отрасль фармацевтической промышленности, названная индустрией ДНК и представляющая собой одну из современных ветвей *биотехнологии*.

Генетическая информация – информация о свойствах организма, которая передается по наследству и записана как последовательность нуклеотидов молекул нуклеиновых кислот (ДНК, у некоторых вирусов также РНК). Содержит сведения о строении всех (около 10 000) ферментов, структурных белков и РНК клетки, а также о регуляции их синтеза. Считывают генетическую информацию разные фер-

ментные комплексы клетки. Один из таких комплексов – аппарат трансляции – состоит из более чем 200 разных макромолекул (даже у такого сравнительно простого организма, как кишечная палочка). Генетическая информация, которая считывается в процессе трансляции, складывается из значений триплетов генетического кода и включает знаки начала и окончания белкового синтеза. Другие составляющие генетической информации считываются аппаратами репликации, транскрипции, а также аппаратами других процессов, оперирующими молекулами нуклеиновых кислот (таких как репарация, рестрикция, модификация, рекомбинация, сегрегация) и разными регуляторными белками. У многоклеточных организмов при половом размножении генетическая информация передается из поколения в поколение через посредство половых клеток. У прокариотических микроорганизмов имеются особые типы передачи генетической информации – *трансдукция*, *трансформация*.

Генетический груз – часть наследственной изменчивости популяции, которая определяет появление менее приспособленных особей, подвергающихся избирательной гибели в процессе естественного отбора. Источниками генетического груза служат мутационный и сегрегационный процессы. Соответственно различают *мутационный*, *сегрегационный*, а также *субституционный* (замещающий, или переходный) генетический груз. Согласно классической концепции Г. Мёллера, мутационный груз обусловлен повторным возникновением в популяции мутантных аллелей. Поскольку естественный отбор направлен против этих аллелей, их частота невелика и они поддерживаются в популяции благодаря мутационному давлению. Рецессивные мутации в гетерозиготном состоянии полностью подавляются или же оказывают слабое повреждающее действие. Согласно *балансовой* концепции Ф. Г. Добржанского, сегрегационный груз возникает в результате выщепления гетерозиготными родителями менее приспособленных гомозиготных потомков. При этом допускается, что значительная часть мутаций оказывает в гетерозиготном состоянии положительное действие (*эффект сверхдоминирования*) и постоянно поддерживается отбором в ряду поколений. Субституционный груз возникает при изменении адаптивной ценности особей и сохраняется в популяции, пока один аллель не заместит другой. Каждая популяция несет в себе генетический груз, часть которого накапливается за счет повторного мутирования, а другая часть – за счет эффекта сверхдоминирования. В обоих случаях гомозиготы имеют отрицательное проявление. Однако понятие вредности мутаций относительно, т. к. генетический груз одновременно может представлять собой генотипический резерв эволюции благодаря

поддержанию генетического разнообразия и, следовательно, эволюционной пластичности популяций. Этот резерв может служить для создания генетических систем, которые приведут к появлению новых приспособительных особенностей популяций. Классический пример такого рода эволюционного изменения – распространение мутации меланизма у бабочки *березовой пяденицы*. Изучение генетического груза в виде вредных мутаций у человека (наследственные заболевания) важно для решения практических вопросов медицинской генетики.

Генетическая карта хромосомы – схема взаимного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления. Для составления генетической карты хромосомы необходимо выявление многих мутантных генов и проведение многочисленных скрещиваний. Расстояние между генами на генетической карте хромосомы определяют по частоте кроссинговера между ними. Единицей расстояния на карте хромосомы мейотически делящихся клеток является *морганида*, соответствующая 1 % кроссинговера. Для построения генетической карты хромосомы (наиболее подробные карты составлены для дрозофилы и кукурузы) используют мейотический и митотический кроссинговер. В норме генетические карты хромосом эукариот линейные, однако при построении их у гетерозигот по транслокации получается карта в виде креста. Это указывает на то, что форма карт отражает характер конъюгации хромосом. У прокариот и вирусов генетические карты хромосом также строят с помощью *рекомбинации*. При картировании генов у бактерий с помощью конъюгации получается кольцевая генетическая карта хромосомы. Знание генетических карт позволяет планировать работу по получению организмов с определенными сочетаниями признаков, что используется в генетических экспериментах и селекционной практике. Сравнение генетических карт хромосом разных видов способствует пониманию эволюционного процесса.

Генетический материал – компоненты клетки, структурно-функциональное единство которых обеспечивает хранение, реализацию и передачу наследственной информации при вегетативном и половом размножении. Генетический материал обладает всеми универсальными для всего живого свойствами: дискретностью, непрерывностью, линейностью, относительной стабильностью. Дискретность генетического материала, т. е. существование гена, хромосомы (группы сцепления), генома, выявляют в виде: множества аллелей данного гена; множества генов, составляющих группу сцепления; множества

групп сцепления, составляющих геном. Непрерывность генетического материала (физическая целостность хромосомы) выявляют в виде сцепления множества генов между собой, линейность генетического материала (одномерность записи генетической информации) – в определенной последовательности генов в пределах группы сцепления или сайтов в пределах гена. Относительная стабильность генетического материала или способность к конвариантной редупликации (по Н. В. Тимофееву-Ресовскому), т. е. возникновение и сохранение вариантов в ходе воспроизведения, выявляют в виде мутационной изменчивости. Всеми этими свойствами в клетке обладают молекулы ДНК или реже РНК (у некоторых вирусов), в которых и закодирована генетическая информация (см. *код ДНК*).

Генетическая несовместимость – невозможность слияния функционально нормальных гамет у высших растений или как гамет, так и вегетативных клеток у грибов и водорослей. Является одной из форм *репродуктивной изоляции*. Физиологические механизмы, обеспечивающие реакции генетической несовместимости, весьма разнообразны, однако подробно изучены лишь у немногих низших грибов.

Генокопия (от *ген* и лат. *сориа* – множество, запас) – одинаковые изменения фенотипа, обусловленные аллелями различных генов. Возникновение генокопий – следствие контроля признаков многими генами (*комплементация, эпистаз, полимерия*). Поскольку биосинтез молекул в клетке, как правило, осуществляется многоэтапно, мутации разных генов, контролирующих соответственно различные этапы одного биохимического пути, могут приводить к одинаковому результату – отсутствию конечного продукта цепи реакций и, следовательно, одинаковому изменению фенотипа. Например, известны рецессивные аллели различных генов, которые локализованы в различных хромосомах дрозофилы, но каждый из них обуславливает одну и ту же ярко-красную окраску глаз, т. к. вызывает нарушения одного из этапов синтеза коричневого пигмента. Строго говоря, изменения фенотипа в случае генокопии будут отличаться друг от друга, поскольку исходные изменения касаются все же различных этапов биосинтеза. Так, у человека известно несколько форм рецессивной наследственной глухоты, вызываемых мутантными аллелями по крайней мере трех аутосомных генов и одного гена в X-хромосоме. Однако в разных случаях глухота сопровождается, например, или пигментным ретинитом, или зобом, или аномальной электрокардиограммой. Проблема генокопий (как и фенокопий) особенно актуальна в медицинской генетике для прогноза воз-

возможного проявления наследственных заболеваний у потомков, если родители имеют сходные болезни или аномалии развития.

Геномный анализ – метод цитогенетического анализа, заключающийся в определении геномного состава аллополиплоидов и общности геномов в пределах родственных систематических групп организмов (видов, родов и др.). Геномный анализ основан на изучении поведения хромосом в мейозе у гибридных форм. Конъюгация между хромосомами, полученными гибридом от разных родителей, свидетельствует о наличии у родительских форм общих геномов, а обнаружение унивалентов – об отсутствии общности. Окончательные выводы делают после количественного учета числа хромосом, уни- и бивалентов у гибрида. С помощью геномного анализа, например, обнаружено, что для рода пшеницы характерны 4 генома, а для разных видов этого рода – различные их сочетания: пшеница-однозернянка имеет только геном А, твердые пшеницы – геномы А и В, мягкая пшеница – А, В и D, а один из видов имеет геномы А и G. Таким образом, результаты геномного анализа позволяют делать предположения о происхождении и степени родства между изучаемыми видами.

Генотип – генетическая (наследственная) конституция организма, совокупность всех наследственных задатков данной клетки или организма, включая аллели генов, характер их физического сцепления в хромосомах и наличие хромосомных перестроек. В узком смысле генотип – совокупность аллелей гена или группы генов, контролирующей анализируемый признак у данного организма (в этом случае нерассматриваемая часть генотипа выступает в качестве *генотипической среды*). Термин «генотип» предложен В. Иогансенем в 1909 г. В современной генетике генотип рассматривают не как механический набор независимо функционирующих генов (что было характерно для ранних этапов развития генетики), а как единую систему генетических элементов, взаимодействующих на различных уровнях (например, между аллелями одного гена или разных генов). Генотип контролирует развитие, строение и жизнедеятельность организма, т. е. совокупность всех признаков организма – его *фенотип*. Особи с разными генотипами могут иметь одинаковый фенотип, поэтому для определения генотипа организма необходимо проводить его генетический анализ, например анализирующее скрещивание. Особи с одинаковым генотипом в различных условиях могут отличаться друг от друга по характеру проявления признаков (особенно количественных), т. е. различаться по фенотипу. Таким образом, генотип определяет возможные пути разви-

тия организма и его отдельных признаков во взаимодействии с внешней средой. Примером влияния среды на фенотипическое проявление признаков может служить окраска меха у кроликов так называемой гималайской линии: при одном и том же генотипе кролики при выращивании на холоде имеют черный мех, при умеренной температуре – «гималайскую» окраску (белую, с черной мордой, ушами, лапами и хвостом), при повышенной температуре – белый мех. В связи с этим в генетике используют понятие о *норме реакции* – возможном размахе фенотипической изменчивости без изменения генотипа под влиянием внешних условий (*генотип определяет пределы нормы реакции*). При изменении генотипа или наличии в популяции особей с разными генотипами говорят о генотипической изменчивости, являющейся одним из условий эволюционного процесса. Наличие особей одинакового генотипа характерно для видов с бесполом (включая вегетативное) способом размножения и для чистых линий. Одинаковым генотипом обладают идентичные (однояйцевые) близнецы, развивающиеся из одной оплодотворенной яйцеклетки.

Генотипическая среда (*генетический фон*) – комплекс генов, влияющих на проявления в фенотипе конкретного гена или генов. Каждый признак – результат действия и взаимодействия многих генов. Это означает, что генотипическая среда представляет собой весь генотип (исключая анализируемые гены) и каждый ген будет проявляться по-разному в зависимости от того, в какой генотипической среде он находится. Понятие о генотипической среде особенно важно при рассмотрении эволюционного процесса, т. к. известно, что естественный отбор, имея дело с определенными признаками, затрагивает не только гены, контролирующие эти признаки, но и весь генотип, усиливая или ослабляя степень проявления признаков за счет генотипической среды. В селекции представление о генотипической среде и ее роли является теоретическим основанием возможности эффективного отбора на протяжении многих поколений.

Генофонд (от *ген* и франц. *fond* – основание) – совокупность генов, которые имеются у особей данной популяции, группы популяций или вида. Термин «генофонд» введен А. С. Серебровским в 1928 г. Основой генетической целостности популяции является наличие полового процесса, обеспечивающего возможность постоянного обмена внутри нее наследственным материалом. В результате формируется единый генофонд популяции, куда в каждом поколении особями разного генотипа вносится больший или меньший вклад, в зависимости от

их приспособительной ценности. Важнейшая особенность единого генофонда – его глубокая дифференцированность, неоднородность. Генофонд и относительные частоты генотипов в ряду поколений могли бы оставаться постоянными, если: величина популяции могла быть столь велика, что дрейф генов был бы выражен слабо; не было бы избирательного мутирования в каком-нибудь направлении; не происходило бы дифференцированного отбора генотипов; миграция отсутствовала бы или мигранты были бы генотипически идентичны местным особям. Присутствие одного из этих факторов в природе изменяет частоты генов в генофонде и в результате меняет равновесие частот генотипов. Разные виды обладают различным генофондом, и естественно предположить, что факторы, изменяющие частоты тех или иных генов в популяции (дрейф генов, мутационный процесс, дифференцированный отбор генотипов, миграция, изоляция), можно считать основными причинами образования видов. Предполагается, что образование более высоких, чем вид, таксономических категорий (т. е. вся биологическая эволюция) основывается, подобно видообразованию, на изменениях генотипа. Охрана генофондов природных и искусственных популяций растений и животных – одна из центральных задач охраны живой природы.

Гетерогенез – внезапное появление особей, резко отличающихся по ряду признаков от родительских форм. Открытие явления гетерогенеза послужило основой для возникновения одноименной гипотезы происхождения видов.

Гетерозигота – организм (клетка), у которого гомологичные хромосомы несут различные аллели (альтернативные формы) того или иного гена. Гетерозиготность, как правило, обуславливает высокую жизнеспособность организмов, хорошую приспособляемость их к изменяющимся условиям среды и поэтому широко распространена в природных популяциях. В экспериментах гетерозиготы получают скрещиванием между собой гомозигот по различным аллелям. Потомки такого скрещивания оказываются гетерозиготными по данному гену. Анализ признаков у гетерозигот в сравнении с исходными гомозиготами позволяет сделать заключение о характере взаимодействия различных аллелей одного гена (*полное или неполное доминирование, кодоминирование, межаллельная комплементация*). Некоторые аллели могут находиться только в гетерозиготном состоянии (рецессивные летальные мутации, доминантные мутации с рецессивным летальным эффектом). Гетерозиготность по разным летальным факторам в различных гомологичных хромосомах приводит к тому, что потомство гетерози-

гот представлено такими же гетерозиготами. Это явление так называемой *сбалансированной летальности* может служить, в частности, основой для закрепления эффекта гетерозиса, который имеет большое значение в сельскохозяйственной практике, но теряется в ряду поколений из-за появления гомозигот. У человека в среднем около 20 % генов находятся в гетерозиготном состоянии. Определение гетерозиготности по рецессивным аллелям, вызывающим наследственные заболевания (т. е. выявление носителей данного заболевания), – важная проблема медицинской генетики. Термин «гетерозигота» используют и для хромосомных перестроек (говорят о гетерозиготах по инверсии, транслокации и т. п.). В случае множественного аллелизма для гетерозигот используют термин «*компаунд*» (от англ. *compound* – сложный, составной).

Гетерозис (от греч. *heteroiosis* – изменение, превращение) – «гибридная мощь», превосходство гибридов по ряду признаков и свойств над родительскими формами. Термин «гетерозис» предложен Дж. Шеллом в 1914 г. Как правило, гетерозис характерен для гибридов первого поколения, полученных при скрещивании неродственных форм: различных линий, пород (сортов) и даже видов. В дальнейших поколениях (скрещивание гибридов между собой) его эффект ослабляется и исчезает. Гипотеза «сверхдоминирования», или моногенного гетерозиса, предполагает, что гетерозиготы по определенному гену превосходят по своим характеристикам соответствующие гомозиготы. К явлению, иллюстрирующему эту гипотезу, можно отнести межallelную комплементацию. В основе ряда других гипотез лежит предположение о наличии у гибрида большего числа доминантных аллелей разных генов по сравнению с родительскими формами и о взаимодействии между этими аллелями. Гипотезы синтетического характера основаны как на внутривидовых, так и на межвидовых взаимодействиях. О значении гетерозиготности как основы гетерозиса свидетельствует и тот факт, что в природных популяциях особи гетерозиготны по большому числу генов. Более того, в гетерозиготном состоянии сохраняется много аллелей, оказывающих в гомозиготном состоянии неблагоприятные эффекты на жизненно важные признаки. Гетерозис имеет важное значение в сельскохозяйственной практике, однако его использование часто недостаточно эффективно, т. к. до сих пор не решена проблема закрепления гетерозиса в ряду поколений. В качестве подходов к решению этой проблемы рассматривается вегетативное размножение гетерозисных форм, полиплоидия и различные нерегулярные формы полового размножения (апомиксис, партеногенез и др.).

Гетерохроматин – участки хроматина, находящиеся в *конденсированном* (плотно упакованном) состоянии в течение всего клеточного цикла. Интенсивно окрашиваются ядерными красителями и хорошо видны в световой микроскоп даже во время интерфазы. Гетерохроматические районы хромосом, как правило, реплицируются позже эухроматиновых и не транскрибируются, т. е. генетически весьма инертны. Ядра активных тканей и эмбриональных клеток большей частью бывают бедны гетерохроматином. Различают факультативный и конститутивный (структурный) гетерохроматин. Факультативный гетерохроматин присутствует только в одной из гомологичных хромосом. Пример гетерохроматина такого типа – вторая X-хромосома у женских особей млекопитающих, которая в ходе раннего эмбриогенеза инактивируется вследствие ее необратимой конденсации. Структурный гетерохроматин содержится в обеих гомологичных хромосомах, локализован преимущественно в экспонированных участках хромосомы – в центромере, теломере, ядрышковом организаторе (во время интерфазы он располагается неподалеку от ядерной оболочки), обеднен генами, обогащен сателлитной ДНК и может инактивировать расположенные по соседству гены (так называемый *эффект положения*). Этот тип гетерохроматина очень variabelен как в пределах одного вида, так и в пределах близких видов. Он может влиять на синапсис хромосом, частоту индуцированных разрывов и рекомбинацию. Участкам структурного гетерохроматина свойственна *адгезия* (слипание) сестринских хроматид.

Гибрид (от лат. *hibrida* – помесь) – организм или клетка, полученные в результате объединения генетического материала генотипически разных организмов (клеток), т. е. гибридизации. В природных популяциях амфимиктичных организмов (раздельнополюх животных или прекрестноопыляющихся растений) практически каждая особь гетерозиготна по многим генам, т. е. является гибридом, что необходимо для поддержания в популяции определенного уровня генотипической изменчивости. Отдаленные гибриды (разных таксонов – видов и выше) в природе встречаются довольно редко и, как правило, бесплодны. Это свидетельствует о том, что естественный отбор препятствует как их образованию, так и их выживанию. Тем не менее появление некоторых видов растений было связано с образованием отдаленных гибридов. Получение гибридов лежит в основе гибридологического анализа. Особое значение имеет получение внутривидовых и отдаленных гибридов на основе слияния клеток, чаще всего протопластов, а также гибридов соматических клеток, с помощью которых изучаются процессы онтогенеза, опухолеобразования и т. п.

Гибридизация – процесс образования или получения гибридов, в основе которого лежит объединение генетического материала разных клеток в одной клетке. Может осуществляться в пределах одного вида (внутривидовая гибридизация; гибриды характеризуются гетерозиготностью по многим или анализируемому гену) и между разными систематическими группами (отдаленная гибридизация, при которой происходит объединение разных геномов). Для первого поколения гибридов часто характерен гетерозис, выражающийся в лучшей приспособляемости, большей плодовитости и жизнеспособности организмов. При отдаленной гибридизации гибриды, как правило, неплодовиты. Гибридизация – процесс, на основе которого возникает и реализуется комбинативная изменчивость – один из факторов эволюции. Гибридизация является необходимым условием осуществления гибридологического и геномного анализа, позволяет решать многие биологические проблемы; ее используют для получения хозяйственно ценных форм животных и растений.

Кроме получения гибридов на основе полового процесса, можно осуществлять гибридизацию соматических клеток, заключающуюся в слиянии соматических клеток с формированием общего ядра. Если при слиянии ядра остаются обособленными, клетки называют синкарионом. Гибридизация соматических клеток происходит *in vitro* при «смешении» различных культур клеток, и спонтанная частота этого явления очень низка. Для увеличения частоты гибридизации соматических клеток используют, например, пониженную температуру и вирусы. Для эффективного выделения гибридов соматических клеток применяют *селективные среды*, на которых могут размножаться гибридные клетки, но не клетки исходных культур. Работы по гибридизации соматических клеток, начатые в 60-х гг. XX в., показали, что она возможна между клетками очень отдаленных видов, скрещивания между которыми практически неосуществимы (например, соматические гибриды: человек – мышь, человек – курица, соя – горох и др.). Гибридизация соматических клеток открыла новые подходы к таким проблемам, как дифференцировка клеток, изменчивость на клеточном уровне. Гибридизация клеток и протопластов (наряду с пересадкой ядер и рядом других манипуляций) получила название *клеточной инженерии* и является одним из перспективных направлений в биотехнологии. В молекулярной биологии используют понятие *«молекулярная гибридизация»* – гибридизация между разными молекулами ДНК или между ДНК и РНК (см. *генетическая инженерия*).

Гибридологический анализ – анализ характера наследования признаков с помощью системы скрещиваний. Он заключается в полу-

чении гибридов и дальнейшем их сравнительном анализе в ряду поколений (анализ расщепления). Основоположник гибридологического анализа Г. Мендель в 1866 г. в своей работе «Опыты над растительными гибридами» сформулировал основные принципы гибридологического анализа: подбор материала для получения гибридов (константность родительских форм по изучаемым признакам в ряду поколений и качественные различия по небольшому числу признаков); индивидуальный анализ потомства каждого скрещивания; использование математической статистики. Классическая схема гибридологического анализа включает в себя выделение исходных гомозиготных форм, получение от них гибридов первого поколения и скрещивание их между собой – получение гибридов второго поколения. В гибридологическом анализе используют также реципрочные, возвратные и анализирующие скрещивания. К частным случаям гибридологического анализа относят метод родословных (*генеалогический анализ*), хотя здесь, как правило, отсутствует этап подбора родительских форм. Гибридологический анализ – составная часть генетического анализа, все методы которого практически включают в себя по крайней мере элементы гибридологического анализа. Метод гибридологического анализа позволяет определить характер наследования изучаемого признака (выявить характер доминирования и установить число генов, контролирующих различия по данному признаку), локализацию изучаемых генов (принадлежность их к одной группе сцепления или к разным и относительное расстояние между генами в случае их сцепления). С помощью гибридологического анализа решены и решаются фундаментальные и частные проблемы генетики: выяснение генетической обусловленности признаков, что особенно важно в сельскохозяйственной практике, изучение особенностей структуры и функций генетического материала, построение генетических карт для различных видов организмов, определение генетического родства между группами организмов и мн. др. Информация, полученная при гибридологическом анализе, необходима для создания организмов с заданными свойствами.

Гомогаметность – характеристика организма (или группы организмов), имеющего в хромосомном наборе пару или несколько пар *гомологичных половых хромосом* и вследствие этого образующих одинаковые по набору хромосом гаметы. Пол, представленный такими особями, называют гомогаметным. При хромосомном определении пола гомогаметность особой одного пола существует в неразрывной связи с гетерогаметностью особой другого пола, обеспечивая нормальное (1:1) соотношение особей разного пола. У млекопитающих,

рыб и некоторых видов растений (конопля, хмель, щавель) гомогаметность характерна для женского пола, а у птиц, бабочек и некоторых видов земляники – для мужского.

Гомозигота – диплоидная или полиплоидная клетка (особь), гомологичные хромосомы которой несут идентичные аллели того или иного гена. Термин «гомозиготный» введен У. Бэтсоном в 1902 г. для обозначения наследственно однородных организмов, в потомстве которых не происходит расщепления признаков. Получают гомозиготы, как правило, с помощью инбридинга той или иной степени. Самооплодотворяющиеся организмы практически гомозиготны. Наиболее просто выделять гомозиготы по рецессивным аллелям, т. к. гомозиготное состояние приводит к проявлению в структуре и функции организма (его фенотипе) рецессивных аллелей. Наличие гомозигот по различным аллелям гена – одно из условий строгого гибридологического анализа признака, контролируемого данным геном. Для поддержания различных форм организмов в генетических коллекциях, сохранения определенных характеристик линий, сортов и пород также необходима гомозиготность по аллелям, определяющим эти характеристики. Гомозиготные формы (линии) используют для решения ряда теоретических вопросов наследственности и изменчивости (*доминантность, кроссинговер, мутации* и др.), в сельскохозяйственном производстве – для получения эффекта гетерозиса. Термин «гомозигота» применяют не только по отношению к генам, но и по отношению к хромосомным перестройкам (говорят о гомозиготах по инверсиям, транслокациям и др.).

Гомологических рядов наследственной изменчивости закон устанавливает параллелизм в наследственной изменчивости организмов. Сформулирован Н. И. Вавиловым в 1920 г. Изучая изменчивость признаков у видов и родов злаков и других семейств, Вавилов обнаружил, что «1. Виды и роды, генетически близкие между собой, характеризуются тождественными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм для одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее тождество в рядах их изменчивости. 2. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды, составляющие семейство».

Хотя исходно закон касался изменчивости у растений, Н. И. Вавилов указывал на применимость его к животным. Теоретической осно-

вой гомологии рядов фенотипической изменчивости у близких таксономических групп является представление о единстве их происхождения путем дивергенции под действием естественного отбора. Поскольку общие предки существующих ныне видов обладали определенным специфическим набором генов, то их потомки должны обладать, за небольшими исключениями, таким же набором генов. Учитывая, что каждый ген может мутировать в разных направлениях (множественный аллелизм) и что мутационный процесс имеет ненаправленный характер, естественно предполагать, что спектр изменений одинаковых генов у особей близких видов будет сходным. Таким образом, в основе закона гомологических рядов лежит параллелизм генотипической изменчивости у особей со сходным набором генов. Являясь теоретической основой сравнительной генетики, закон объясняет полиморфность видов и, таким образом, обосновывает целостность вида, несмотря на существование в его пределах морфологически четко различающихся форм. С другой стороны, закон вносит ясность в явление фенотипической «однородности» многих видов, которая может быть связана с их гетерозиготностью и явлением доминирования, что и выявляется при инбридинге.

Закон гомологических рядов, отражая общую закономерность мутационного процесса и формообразования организмов, является биологической основой методов целенаправленного получения нужных наследственных изменений. Он указывает селекционерам направления искусственного отбора, или, как писал Н. И. Вавилов, «что следует искать», причем методы поиска могут быть разными: от нахождения нужных форм в природе или выявления их при инбридинге до получения этих форм с использованием мутагенов. Биохимические механизмы закона гомологических рядов широко изучаются на разных объектах – от изменения метаболизма бактерий в процессах микробиологического синтеза до наследственных заболеваний человека.

Гомологичные хромосомы содержат одинаковый набор генов, сходны по морфологическим признакам, конъюгируют в профазе мейоза. В диплоидном наборе хромосом каждая хромосома представлена двумя гомологичными хромосомами, которые могут различаться аллелями содержащихся в них генов и обмениваться участками в процессе кроссинговера.

ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) – сложное органическое соединение, являющееся материальным носителем наследственной

информации. Структура ДНК была смоделирована и описана в 1953 г. американскими учеными Д. Уотсоном и Ф. Криком. ДНК представляет собой двойной неразветвленный линейный полимер, мономерами которого служат нуклеотиды. Каждый нуклеотид состоит из азотистого основания, остатка фосфорной кислоты и углевода дезоксирибозы. В одной молекуле ДНК насчитывается 10–25 тыс. нуклеотидов четырех типов, различающихся по азотистому основанию: в адениновый нуклеотид входит аденин, в гуаниновый – гуанин, в тимидиновый – тимин, в цитозиноновый – цитозин.

Обе нуклеотидные цепи ДНК закручены вправо вокруг одной оси, образуя двойную спираль. Нуклеотиды двух цепочек ДНК соединены водородными связями. ДНК существует в нескольких формах, в том числе ядерной (в хромосомах), митохондриальной, пластидной (в хлоропластах).

Количество ДНК в ядре строго постоянно. Уникальное свойство ДНК – ее способность к самоудвоению – *репликации*. Структура молекулы ДНК каждой особи постоянна, стабильна. Изменение молекулы ДНК (мутация) вызывает появление новых признаков и свойств организма, т. к. приводит к синтезу новых белков.

Доминантность – участие только одного аллеля в определении признака у гетерозиготной особи. Явление доминантности открыто еще в первых классических опытах Г. Менделя. Доминантные аллели обозначают прописными буквами *A, B* и т. д. Когда нет доминирования в строгом смысле этого слова, т. е. когда признак, исследуемый у гибрида, не повторяет признака, обусловленного любым из сочетаемых аллелей, обычно различают проявление следующих вариантов фенотипа: промежуточный (*неполное доминирование*), более функциональный по данному признаку (*сверхдоминирование*) и фенотип, обусловленный обоими аллелями (*кодоминантность*). В случае, когда гены кодируют ферменты, практически всегда проявляется (доминантен) аллель дикого типа и не проявляется (рецессивен) мутантный аллель, т. е. «присутствие» доминирует над «отсутствием». Это является следствием 10–100-кратного избытка большинства ферментов клетки, т. к. на фоне такого избытка различие между гомозиготой по доминантному аллелю и гетерозиготой не проявляется на уровне признака. Явление доминантности используется для классификации регуляторных мутаций (см. *оперон*) и часто позволяет делать важные выводы о механизме действия генов-регуляторов, затронутых мутациями. Знание особенностей доминирования необходимо для правильного планирования селекционной работы (см. также *рецессивность*).

Дрейф генов (генетико-автоматические процессы) – изменение частоты генов в популяции в ряду поколений под действием случайных (*стохастических*) факторов, приводящее, как правило, к снижению наследственной изменчивости популяций. Наиболее отчетливо проявляется при резком сокращении численности популяций в результате стихийных бедствий (лесной пожар, наводнение), массового распространения вредителей и болезней. Характерная особенность динамики генотипической структуры популяций под действием дрейфа генов состоит в усилении процесса *гомозиготизации* особей, которая нарастает с уменьшением численности популяций. Это нарастание обусловлено тем, что в популяциях ограниченного размера увеличивается частота близкородственных скрещиваний и в результате заметных случайных колебаний частот отдельных генов происходит закрепление одних аллелей при одновременной утрате других. Некоторые выпившиеся гомозиготные формы в новых условиях среды могут оказаться приспособительно ценными. Они будут подхвачены отбором и смогут получить широкое распространение при последующем увеличении численности популяций.

Теория дрейфа генов разработана в начале 40-х гг. XX в. американским генетиком С. Райтом и независимо от него Д. Д. Ромашовым и Н. П. Дубининым (случайные колебания частоты генов были названы ими генетико-автоматическими процессами). Эксперименты, осуществленные позднее, показали, что даже в популяциях ограниченного размера определяющая роль в динамике частоты генов принадлежит естественному отбору. Обнаружение широкого полиморфизма по белкам дало основание ряду авторов снова утверждать, что на скорость генетических преобразований популяций преимущественно влияют случайные факторы, а не естественный отбор. Этот вопрос нельзя считать окончательно решенным, т. к. совокупность фактов, накопленных популяционной и эволюционной генетикой, по-прежнему позволяет считать отбор ведущим фактором эволюции на всех уровнях организации жизни.

Изменчивость – свойство живых организмов существовать в различных формах (вариантах). Благодаря изменчивости отдельных особей популяция оказывается разнородной. Ненаследственная изменчивость возникает в процессе индивидуального развития организмов под влиянием конкретных условий среды, вызывающих у всех особей одного вида сходные изменения, поэтому Ч. Дарвин назвал эту изменчивость определенной. Однако степень таких изменений у отдельных индивидуумов может быть различной. Ненаследственная, или *моди-*

фиксационная, изменчивость не связана с изменением генов. Но способность к модификации определяется генотипом (см. *норма реакции*). Например, антилопа гну зимой в заповеднике Аскания – Нова отращивает густой подшерсток, а антилопа канна к такой модификации не способна и зимовать может только в отапливаемых помещениях (см. *модификации*). Наследственная изменчивость – основа разнообразия живых организмов и главное условие их способности к эволюционному развитию. В основе генотипической изменчивости могут лежать мутации (см. *мутации*) или новые комбинации аллелей, образующиеся за счет механизма распределения хромосом в мейозе, процесса кроссинговера и случайной встречи гамет при оплодотворении. Для понимания эволюционного процесса нужно иметь в виду, что естественный отбор в равной мере учитывает как генотипические, так и модификационные изменения фенотипа, но наследуются только первые. Изменчивость – один из важнейших факторов эволюции, обеспечивающий приспособленность популяций и видов к изменяющимся условиям существования. Генетическая изменчивость лежит в основе практической селекции при создании новых пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов; модификационная – при подборе условий существования организмов, в которых реализуется один из пределов нормы реакции для особей данного генотипа.

Интерфаза (от лат. *inter* – между и греч. *phasis* – период) – период клеточного цикла между двумя делениями, т. е. между телофазой предыдущего деления и профазой последующего. Продолжительность интерфазы различна, но всегда значительно больше, чем продолжительность самого митоза. Так, у клеток эпителия тонкой кишки мыши интерфаза длится 12–18 часов, а митоз – 0,5–1 час. Во время интерфазы в клетке осуществляются все жизненно важные процессы: метаболизм, синтез ДНК, рост, синтез АТФ, построение органелл, т. е. реализуется наследственная информация. Интерфазу подразделяют на три периода: 1) пресинтетический, когда происходят синтез РНК, белки и рост клетки; 2) синтетический, когда образуются ДНК путем репликации ее молекул и вторая хроматида у хромосом (возникает на базе новой молекулы ДНК); 3) постсинтетический, когда синтезируется белок и клетка подготавливается к делению. При этом появляются специальные «белки деления», из которых будут строиться нити веретена деления. Этот период называют еще премитотическим, т. к. деление может начаться лишь в том случае, если цитоплазма и ядро достигли значительных размеров и приобрели достаточную массу. В цитоплазме накапливается достаточно органелл, которые делятся, и достаточное

количество энергии в виде АТФ, поскольку для всех движений и перемещений хромосом в клетке, построения веретена деления, образования межклеточных перегородок требуются большие затраты энергии. Клетки перед началом деления имеют диплоидный набор двуххроматидных хромосом ($2n4c$).

Клеточная инженерия – метод конструирования клеток нового типа на основе культивирования, гибридизации и реконструкции. При гибридизации искусственно объединяют целые клетки с образованием гибридного генома. Клеточная реконструкция связана с созданием жизнеспособной клетки из отдельных фрагментов разных клеток (ядра, цитоплазмы, хромосом и др.). С помощью клеточной инженерии удастся соединять геномы весьма далеких видов (принадлежащих даже разным царствам), показана принципиальная возможность слияния соматических клеток животных с клетками растений. Изучение гибридных клеток позволяет решать многие теоретические проблемы биологии и медицины: выяснять взаимные влияния ядра и цитоплазмы, механизмы цитодифференцировки и регуляции клеточного размножения, превращения нормальной клетки в раковую и др. Клеточная инженерия широко применяется в биотехнологии. На основе генетически измененных клеток возможно создание новых форм растений, обладающих полезными признаками и устойчивых к неблагоприятным условиям среды и болезням.

В узком значении под термином «клеточная инженерия» понимают слияние протопластов.

Клеточный цикл – жизненный цикл клетки, существование клетки от деления до следующего деления или смерти. У одноклеточных организмов клеточный цикл совпадает с жизнью особи. В непрерывно размножающихся тканевых клетках клеточный цикл совпадает с митотическим циклом и состоит из четырех периодов (три первых составляют *интерфазу*) со строгой последовательностью сменяющих друг друга: пресинтетического, или постмитотического ($G1$, от англ. *grow* – расти, увеличиваться), синтетического (S , от англ. *synthesis* – синтез), постсинтетического, или премитотического ($G2$) и митоза (M). В $G1$ -периоде происходит активный рост и функционирование клеток, обусловленные возобновлением транскрипции и накоплением синтезированных белков, а также подготовка к синтезу ДНК. В S -периоде происходят репликация ДНК и удвоение материала хромосом. В $G2$ -периоде осуществляется подготовка клеток к делению, в том числе синтез белков веретена деления. В результате заключительного этапа клеточного

цикла – митоза – редуцированные хромосомы расходятся в дочерние клетки. Продолжительность клеточного цикла и его периодов составляет в размножающихся клетках 10–50 часов и зависит от типа клеток, их возраста, гормонального баланса организма, количества ДНК в ядре, температуры, времени суток и других факторов. Наиболее переменчивы по времени G1- и G2-периоды, они могут значительно удлиняться, особенно у так называемых покоящихся клеток, в этом случае выделяют S0-период, или период покоя. Клеточный цикл может длиться недели и даже месяцы (например, у клеток печени), а у нейронов клеточный цикл равен продолжительности жизни организма.

Код ДНК – генетический код (от французского *code* – шифр, условное сокращение) – единая система записи наследственной информации в молекулах нуклеиновых кислот в виде последовательности нуклеотидов; универсален для всех организмов. Реализация генетического кода осуществляется при помощи двух матричных процессов – транскрипции и трансляции, результатом которых является синтез белка. Код состоит из триплетов нуклеотидов – кодонов и образован 64 сочетаниями нуклеотидов, в результате чего некоторые аминокислоты, участвующие в синтезе белка, кодируются несколькими кодонами. Наиболее важные свойства генетического кода – триплетность, универсальность, специфичность.

Кодоминантность – участие обоих аллелей в определении признака у гетерозиготной особи; частный случай доминантности. Классический пример кодоминантности – взаимодействие аллелей, определяющих группы крови в системе АВО.

Кодон – триплет, дискретная единица генетического кода; участок информационной РНК, состоящей из трех последовательных нуклеотидов. Кодирует один аминокислотный остаток или служит сигналом для завершения (нонсенс-кодона или терминирующие кодона) или начала (кодона-инициаторы) белкового синтеза. Из 64 кодонов 61 кодирует включение 20 аминокислот. Термин употребляется в равной степени по отношению к соответствующей последовательности трех нуклеотидов ДНК, которая транскрибируется иРНК, а также по отношению к РНК тех вирусов, у которых РНК составляет генетический материал.

Комбинативная изменчивость. Одним из механизмов в комбинативной изменчивости является рекомбинация генетического мате-

риала в процессе мейоза, в результате многие хромосомы отличаются от хромосом родительской клетки по составу аллелей. Другой механизм комбинативной изменчивости, осуществляемый путем независимого расхождения негомологичных хромосом, имеет эволюционное значение, создавая генетическую разнокачественность популяций. Следующий механизм комбинативной изменчивости – оплодотворение, когда случайным образом соединяются гаметы. При этом каждая из гамет уникальна в результате кроссинговера и случайного распределения негомологичных хромосом в мейозе.

Механизмы комбинативной изменчивости рассмотрим на примере человека. Все люди (более 6 млрд) обладают уникальными генотипами. Исключением являются однойцевые близнецы, составляющие не более 0,15 % всего населения. Понимание проблемы генетической уникальности человека – один из важнейших элементов не только его биологии, но и культуры в целом. Уникальность проявляется на уровне генотипа как системы взаимодействующих генетических элементов (генов), многие из которых находятся в различных аллельных состояниях. Локализованные в разных хромосомах или в разных участках одной хромосомы, гены взаимодействуют. Результаты таких взаимодействий будут зависеть от числа генов, участвующих в формировании признака (или признаков) и их аллельных состояний.

Механизмы комбинативной изменчивости свидетельствуют, что комбинаторика генов при созревании половых клеток и оплодотворении реализует со 100 %-й вероятностью следующую закономерность: человек уникален с момента начала своего развития.

Комплементарность – пространственная взаимодополняемость (взаимное соответствие) поверхностей взаимодействующих молекул или их частей, приводящая, как правило, к образованию вторичных (*Ван-дер-Ваальсовых*, *водородных*, *ионных*) связей между ними. Уникальность и прочность комплементарных структур определяется высокой избирательностью и большой площадью взаимодействия на уровне атомных группировок или зарядов по принципу «ключ – замок» (комплексы антиген – антитело и фермент – субстрат, четвертичная структура белков, вторичная и третичная структура нуклеиновых кислот). Таким образом, слабые взаимодействия в совокупности обеспечивают достаточно сильное притяжение, способное противостоять разрыву, вызываемому тепловым движением. Наиболее ярко комплементарность проявляется в структуре двуспиральных ДНК и РНК, где две полинуклеотидные цепи образуют в результате комплементарного взаи-

модействия пар пуриновых и пиримидиновых оснований (А-Т, Г-Ц) двуспиральную молекулу. Уникальная вторичная и третичная структура одноцепочечных полинуклеотидов (тРНК, рРНК) также определяется комплементарным спариванием оснований с образованием «петель» и «шпилек» вдоль по цепи. Комплементарность лежит в основе многих явлений биологической специфичности, связанных с «узнаванием» на молекулярном уровне, – ферментативного катализа, самосборки биологических структур, высокой точности матричного синтеза полинуклеотидов *in vivo* и *in vitro*, молекулярных механизмов иммунитета и др. В случае взаимодействия кодон (иРНК) – антикодон (тРНК) строгая комплементарность необходима лишь для двух первых нуклеотидов кодона и антикодона, в случае третьего нуклеотида «узнавание» иногда может не соответствовать правилам комплементарности (неоднозначность соответствия).

Комплементация – восстановление дикого или близкого к нему фенотипа при объединении в одной клетке (диплоиде, гетерокарионе, частичном диплоиде) двух рецессивных мутаций с различным или сходным фенотипическим проявлением. Способность мутаций к комплементации определяют тестом на комплементарность (*цис-транс-тест*), в результате которого исследуемые мутации разделяют на некомплементирующие и комплементирующие. Некомплементирующие мутации обычно относят к одному гену (аллельные мутации), комплементирующие, как правило, затрагивают разные гены (неаллельные мутации). В основе межгенной комплементации лежит эффект доминирования нормальных аллелей над мутантными в дигетерозиготе (или гетерокарионе). В некоторых случаях могут комплементировать и аллельные мутации. Межаллельная комплементация свойственна всем генам, контролирующим структуру белков, состоящих из идентичных субъединиц, и в основе ее лежит взаимоисправление по-разному дефектных белковых субъединиц при их объединении в молекулу мультимера. Случаи некомплементарности мутаций разных генов (например, полярные мутации в оперонах) и межаллельная комплементация доказывают относительность функционального критерия аллелизма.

Конъюгация хромосом – попарное временное сближение гомологичных хромосом у *эукариот* (во время профазы I мейоза), при котором возможен обмен их гомологичными участками – кроссинговер (см. *мейоз*). Этим термином обозначаются также формы полового процесса у низших организмов: у *водорослей* и *низших грибов*, например,

при конъюгации сливается содержимое двух внешне сходных безжгутиковых клеток (*копуляция*).

У *инфузорий* конъюгация – половой процесс, который заключается во временном соединении двух особей и обмене частями их ядерного аппарата, а также небольшим количеством цитоплазмы. Конъюгация инфузории – типичный пример полового процесса без размножения.

У *бактерий* – один из способов обмена генетическим материалом. Как и при других процессах, ведущих к рекомбинации у бактерий, трансформации, трансдукции, сексдукции – при конъюгации происходит однонаправленный перенос генетического материала от донора («мужской» клетки) к реципиенту («женской» клетке). Процесс конъюгации определяют и контролируют особые плазмиды – факторы фертильности. Клетка, содержащая хотя бы одну из таких плазмид, приобретает свойства донора, а лишенная ее – реципиента. Перенос генов донорской хромосомы происходит в линейной последовательности и обычно сопровождается их рекомбинацией с хромосомными генами реципиента. Величина переносимого фрагмента обычно определяется временем контакта клеток. Эти особенности конъюгации используют для построения генетических карт бактерий, где расстояния между генами выражаются не в процентах рекомбинации, а в минутах.

Корреляция (от позднелат. *correlatio* – соотношение) – взаимосвязь разных признаков в целостном организме. Принцип корреляции сформулирован Ж. Кювье (1800–1805): в любом организме все структурные и функциональные особенности связаны постоянными соотношениями (в понимании Кювье – жесткими и статичными). Эволюционное значение корреляций впервые подчеркнул Ч. Дарвин (1859). Рассмотрев примеры коррелятивной изменчивости различных признаков, он установил, что при изменениях одних особенностей организма изменяются и другие. А. Н. Северцов выдвинул (1914) гипотезу, согласно которой в ходе эволюции происходят наследственные изменения лишь сравнительно немногих признаков, а другие особенности организма изменяются коррелятивно с ними. Роль корреляций в обеспечении целостности организма проанализировал И. И. Шмальгаузен (1938). Выделяют несколько основных типов корреляций. *Генетические (геномные)* корреляции основаны на процессах, происходящих на уровне генома (например, *плейотропия*); *морфогенетические* корреляции обусловлены взаимодействиями разных зачатков в ходе эмбрионального развития (например, эмбриональная *индукция*); *функциональные (эргонтические)* корреляции – результат взаимодействия различных признаков взрослого организма (например, зависимость развития и со-

стояния разных органов от функционирования эндокринных желёз). В процессе эволюции под контролем естественного отбора происходят адаптивные перестройки корреляционных систем организма.

Кроссинговер (англ. *crossing-over* – перекрест) – перекрест между гомологичными хромосомами и взаимный обмен гомологичными участками в результате разрыва и соединения в новом порядке их нитей – хроматид; приводит к новым комбинациям аллелей разных генов. Важнейший механизм, обеспечивающий комбинативную изменчивость в популяциях и тем самым дающий материал для естественного отбора. Протекает в мейотически, реже – в митотически делящихся клетках. Может приводить к рекомбинации больших участков хромосомы с несколькими генами или частей одного гена (внутренний кроссинговер) обеих нитей молекулы ДНК или только одной. Частота кроссинговера между генами отражает расстояние между ними в хромосоме и определяется как частота кроссоверных (с периодическим сочетанием аллелей) особей в анализирующем скрещивании, т. е. как частота кроссоверных гамет; может изменяться под действием некоторых физических, химических и физиологических факторов.

Мейоз (от греч. *meiosis* – уменьшение) – способ деления диплоидных ($2n$) клеток, в результате которого набор хромосом уменьшается вдвое (*редукция*) и становится гаплоидным (n) – основное звено гаметогенеза. При этом из одной клетки образуются четыре дочерние. Мейоз открыт В. Флеммингом (1882) у животных. Э. Страсбургер установил (1888) явление редукции числа хромосом у растений. Особенностью мейоза является также обмен участками хромосом, следовательно, и ДНК между хроматидами парных хромосом, прежде чем они разойдутся в дочерние клетки. Мейоз состоит из двух последовательных ядерных и клеточных делений и короткой интерфазы между ними, причем удвоение числа хромосом (см. *митоз*) происходит только перед первым делением. Оно и является редукционным. Второе (эквационное) деление отличается от митоза лишь тем, что его проходят клетки с гаплоидным (n) набором хромосом. Таким образом, в результате мейоза получаются четыре гаплоидные клетки с однохроматидными хромосомами (*1n1c*). Это либо половые клетки (гаметы) у человека и животных, либо споры у растений. Мейоз может занимать различное положение в жизненном цикле. В этой связи различают гаметическую, зиготическую и спорическую редукции. Значение мейоза:

- 1) создание гаплоидного набора хромосом;
- 2) создание наследственной изменчивости за счет кроссинговера и вероятностного расхождения хромосом.

Менделя законы – установленные Г. Менделем (1865) закономерности распределения в потомстве наследственных признаков, открытые в 1900 г. независимо друг от друга К. Корренсом, Э. Чермаком и Г. Де Фризом. Признание справедливости этих законов в начале XX в. связано с определенными успехами цитологии и формированием ядерной гипотезы наследственности. Механизмы, лежащие в основе законов Менделя, были выяснены благодаря изучению образования половых клеток, в частности поведения хромосом в мейозе, и доказательству *хромосомной теории наследственности*.

Закон единообразия гибридов первого поколения (I закон Менделя) утверждает, что потомство первого поколения от скрещивания устойчивых форм, различающихся по одному признаку, имеет одинаковый фенотип по этому признаку. При этом все гибриды могут иметь фенотип одного из родителей (полное доминирование) или промежуточный фенотип (неполное доминирование). Позднее выяснилось, что гибриды первого поколения могут проявить признаки обоих родителей (кодминирование). Этот закон основан на том, что при скрещивании двух гомозиготных по разным аллелям форм (AA и aa) все их потомки одинаковы по генотипу (гетерозиготны – Aa), а значит, и по фенотипу.

Закон расщепления (II закон Менделя) гласит, что при скрещивании гибридов первого поколения между собой среди гибридов второго поколения в определенных соотношениях появляются особи с фенотипами исходных родительских форм и гибридов первого поколения. Так, в случае полного доминирования выявляются 75 % особей с доминантным и 25 % с рецессивным признаком, т. е. два фенотипа в отношении 3:1. При неполном доминировании и кодминировании 50 % гибридов второго поколения имеют фенотип гибридов первого поколения и по 25 % – фенотипы исходных родительских форм, т. е. наблюдают расщепление 1:2:1. В основе второго закона лежит закономерное поведение пары гомологичных хромосом (с аллелями A и a), которое обеспечивает образование у гибридов первого поколения гамет двух типов, в результате чего среди гибридов второго поколения выявляются особи трех возможных генотипов в соотношении $1AA:2Aa:1aa$. Конкретные типы взаимодействия аллелей и дают расщепление по фенотипу в соответствии со вторым законом Менделя.

Закон независимого комбинирования (наследования) признаков (III закон Менделя) утверждает, что каждая пара альтернативных признаков ведет себя в ряду поколений независимо друг от друга, в результате чего среди потомков второго поколения в определенном соотношении появляются особи с новыми (по отношению к родительским) комбинациями признаков. Например, при скрещивании исход-

ных форм, различающихся по двум признакам, во втором поколении выявляются особи с четырьмя фенотипами в соотношении 9:3:3:1 (случай полного доминирования). При этом два фенотипа имеют «родительские» сочетания признаков, а оставшиеся два – новые. Этот закон основан на независимом поведении нескольких пар гомологичных хромосом. Например, при дигибридном скрещивании это приводит к образованию у гибридов первого поколения 4 типов гамет (AB, Ab, aB, ab) и после образования зигот – закономерному расщеплению по генотипу и, соответственно, по фенотипу.

Для выявления законов Менделя в их классической форме необходимы: гомозиготность исходных форм, образование у гибридов всех возможных типов в равных соотношениях, что обеспечивается правильным течением мейоза; одинаковая жизнеспособность гамет всех типов, равная вероятность встречи любых типов гамет при оплодотворении; одинаковая жизнеспособность зигот всех типов. Нарушение этих условий может приводить либо к отсутствию расщепления во втором поколении, либо к расщеплению в первом поколении, либо к искажению соотношения различных гено- и фенотипов.

Митоз (от греч. *mitos* – нить) – основной способ деления клеток. Митоз открыт (1874) И. Д. Чистяковым в растительных клетках. В 1878 г. В. Флеммингом и П. И. Перемежко этот процесс обнаружен у животных клеток. Митоз состоит из четырех фаз: профазы, метафазы, анафазы и телофазы. В результате митоза из одной диплоидной клетки, имеющей двуххроматидные хромосомы и удвоенное количество ДНК ($2n4c$), образуются две дочерние диплоидные клетки с однохроматидными хромосомами и одинарным количеством ДНК ($2n2c$). Это соматические клетки (клетки тела) организма растения, животного и человека. Значение митоза:

- 1) точная передача наследственной информации дочерним клеткам;
- 2) увеличение числа клеток в организме, т. е. один из главных механизмов роста;
- 3) способ бесполого размножения организмов и регенерации клеток.

Модификации – изменения признаков организма (его фенотипа), вызванные факторами внешней среды и не связанные с изменениями генотипа. Модификации являются изменениями в пределах нормы реакции, которая контролируется генотипом. Основой существования модификаций является то, что фенотип – это результат взаимодействия генотипа и внешних условий, поэтому изменение внешних

условий может вызвать изменения фенотипа, не затрагивая генотип. Эволюционное значение модификаций заключается в том, что они позволяют организмам выжить за счет адаптации к изменяющимся в течение их жизни факторам внешней среды. Изучение модификационной изменчивости позволило сформулировать несколько общих правил:

1) модификации определены – это значит, что каждый внешний фактор вызывает изменение определенных признаков в определенных направлениях;

2) степень изменения признака прямо пропорциональна силе или длительности действия внешнего фактора, вызвавшего модификацию;

3) модификации большей частью имеют приспособительное (адаптивное) значение;

4) нередко обратимы в течение жизни особи, т. е. постепенно исчезают после прекращения действия внешнего фактора, вызвавшего модификацию (например, загар, мышечное развитие и т. д.);

5) не наследуются.

(Сравните эти правила с соответствующими пунктами в рубрике «мутации»).

Мутагенез (от лат. *mutatio* – изменение, греч. *genesis* – зарождение, развитие) – искусственное получение мутаций с помощью физических или химических мутагенов. Один из важнейших приемов экспериментальной генетики. В селекции мутагенез используют для получения перспективных мутантов, животных, растений и микроорганизмов. Часто термины «мутагенез» и «мутационный процесс» отождествляются, что не оправдано, т. к. мутационный процесс – это многоэтапный процесс возникновения спонтанных или индуцированных мутаций, а мутагенез – процесс индукции мутаций.

Открытие мутационного процесса в начале XX в. было связано с изучением генетических эффектов ионизирующей радиации и положило начало исследованию причин и механизмов наследственной изменчивости. Успеху в этом направлении способствовали:

– выявление мутагенного действия рентгеновских лучей;

– обнаружение систем, позволяющих отличить мутации в хромосомах от повреждений митотического аппарата или компонентов цитоплазмы;

– разработка методов количественного учета вновь возникающих мутаций.

Мутагены – физические и химические факторы, воздействие которых на живые организмы приводит к появлению мутаций с часто-

той, превышающей уровень спонтанных мутаций. К физическим мутагенам относятся все виды ионизирующих излучений (гамма- и рентгеновские лучи, протоны, нейтроны и др.), ультрафиолетовое излучение, высокие и низкие температуры, к химическим – многие алкилирующие соединения, аналоги азотистых оснований нуклеиновых кислот, некоторые биополимеры (чужеродные ДНК или РНК), алкалоиды и мн. др. Мутагены, увеличивающие частоту мутаций в сотни раз (нитрозопроизводные мочевины), называются супермутагенами. Мутагены нередко являются канцерогенами и тератогенами. В России и других странах мира созданы специальные институты и лаборатории, проверяющие на мутагенность все новые химические соединения.

Мутант – наследственно измененная в результате мутации форма организма. Мутанты могут возникать спонтанно или под воздействием мутагенов. Большинство мутантов отличается от исходных организмов (так называемых диких форм) нарушениями различных структур и функций и, как правило, имеют пониженную жизнеспособность. Гораздо реже возникают мутанты, обладающие в обычных условиях среды селективными преимуществами (в том числе при искусственном отборе – хозяйственно-ценными). Такие мутанты широко используют для выведения новых сортов растений и пород животных, а также для получения штаммов микроорганизмов – продуцентов аминокислот, витаминов, антибиотиков и других биологически активных веществ. В генетике мутанты используют для изучения закономерностей мутационного процесса, строения и функционирования генетического аппарата, путей биосинтеза различных веществ и др. Мутанты играют важную роль в эволюции, т. к. представляют собой исходный материал для естественного отбора.

Мутации – внезапные, естественные (спонтанные) или вызванные искусственно (индуцированные) наследуемые изменения генетического материала, приводящие к изменению тех или иных признаков организма. В зависимости от характера изменений в генетическом материале различают мутации генные (точковые), хромосомные (абберации) и геномные (изменение числа хромосом). Генные мутации, составляющие основную долю всех мутаций, вызывают самые разнообразные изменения признаков. Большинство из мутаций вредны для организма (вызывают наследственные заболевания, уродства или даже гибель носителя мутации). Очень редко возникают генные мутации, улучшающие те или иные свойства, но именно они дают основной материал для естественного и искусственного отбора, являясь необходи-

мым условием эволюции в природе и селекции полезных форм растений, животных и микроорганизмов. Основные характеристики мутаций, отличающие их от ненаследуемых изменений (ср. *модификации*):

1) неопределенность – один и тот же внешний фактор может вызывать изменения разных признаков в разных направлениях; разные внешние факторы могут вызывать одинаковые изменения;

2) степень изменения признака не зависит от силы или длительности действия внешнего фактора, вызвавшего изменение;

3) за редкими исключениями не имеют адаптивного значения;

4) необратимы, т. е. не исчезают в течение всей жизни особи;

5) наследуются.

Мутаций общая классификация. Мутации различают:

1) *по происхождению*:

– спонтанные (возникают самопроизвольно),

– индуцированные (возникают при экспериментальном воздействии на генетический материал);

2) *по проявлению в гетерозиготном состоянии*:

– доминантные,

– рецессивные;

3) *по направлению*:

– прямые (переводят состояние дикого типа в качественно иное состояние),

– обратные (иначе – *реверсии*, возвращают мутантное состояние к дикому типу);

4) *по уровню организации изменяемого генетического материала*:

– геномные,

– хромосомные,

– генные;

5) *по силе проявления аллелей*:

– гиперморфные (приводят к усилению действия гена за счет увеличения количества синтезируемого под его контролем продукта),

– гипоморфные (ослабляют действие гена за счет уменьшения количества биохимического продукта, кодируемого аллелем дикого типа),

– неоморфные (кодируют синтез продукта, отличающегося от синтезируемого под контролем аллеля дикого типа, и не взаимодействуют с ним),

– аморфные (инактивируют действие гена),

– антиморфные (действуют противоположно аллелям дикого типа);

б) *по влиянию на жизнеспособность и/или плодовитость особей:*

– летальные (обуславливают гибель мутанта),
– полuletальные (снижают жизнеспособность, мутанты обычно не доживают до репродуктивного возраста; согласно другому подходу, полuletальные мутации обуславливают гибель половины несущих их особей),

– условно летальные (мутации не проявляются в одних – пермиссивных – условиях и летальны в других – непермиссивных – условиях),

– стерильные (не влияют на жизнеспособность, но резко снижают плодовитость),

– нейтральные (не влияют на жизнеспособность и плодовитость),

– повышающие жизнеспособность и плодовитость особей (жизнеспособность количественно характеризует уровень выживаемости выборки рассматриваемого фенотипического класса по сравнению с другой выборкой в идентичных условиях внешней среды; под плодовитостью подразумевается способность организмов приносить жизнеспособное потомство; часто плодовитость характеризует число потомков одной особи женского пола, родившихся на протяжении ее репродуктивного периода);

7) *по характеру регистрируемого проявления:*

– морфологические,

– физиологические,

– поведенческие (этологические),

– биохимические и др. (подобное деление мутаций весьма условно: любой признак имеет биохимическую основу, физиологический механизм и морфологическое выражение);

8) *по локализации изменяемого генетического материала:*

– цитоплазматические (митохондриальные, пластидные),

– ядерные;

9) *по месту возникновения и характеру наследования:*

– генеративные (возникают в клетках полового зачатка и в половых клетках и передаются по наследству; при этом мутация, появившаяся на стадии яйцеклетки или сперматозоида, останется единичной, а мутация, возникшая на ранней стадии оогенеза или сперматогенеза, размножится в количестве, пропорциональном числу прошедших клеточных делений, при этом часть зрелых половых клеток будет нести мутантный аллель, а у другой части генотип останется неизменным),

– соматические (они возникают в соматических клетках и либо приводят к появлению мозаиков/химер у организмов, размножающихся

ся исключительно половым путем, либо наследуются у организмов, имеющих бесполое размножение. Если из мутировавшей соматической клетки растения развивается почка, а из нее – побег, то он будет нести мутантный признак и в перспективе может дать начало новому виду, а в случае селекции – новому сорту).

Мутации генные (точковые) – изменения числа и/или последовательности нуклеотидов в структуре ДНК (вставки, выпадения, перемещения, замещения нуклеотидов) в пределах отдельных генов, приводящие к изменению количества или качества соответствующих белковых продуктов. Замены *оснований* приводят к появлению трех типов мутантных кодонов: с измененным смыслом (*миссенс*-мутации), с неизменным смыслом (*нейтральные* мутации) и бессмысленных, или терминирующих, кодонов (*нонсенс*-мутации).

В результате *миссенс*-мутации в кодируемом данным геном полипептиде одна аминокислота замещается на другую, поэтому фенотипическое проявление мутации зависит от функциональной значимости затронутого домена. Так, замены аминокислот в активных центрах белков могут сопровождаться полной потерей их функциональной активности. К примеру, миссенс-мутация в 553-м кодоне гена *FAC*, приводящая к замене лейцина на пролин, делает продукт этого гена неспособным комплементировать функциональный дефект в клетках больных анемией Фанкони.

В результате *нонсенс*-мутации кодон, определяющий какую-либо аминокислоту, превращается в один из стоп-кодонов, не транслирующихся на рибосомах (*UAA, UAG, UGA*). Появление такого кодона не в конце структурного гена, а внутри него приводит к преждевременной терминации трансляции и обрыву полипептидной цепи. Нонсенс-мутации обладают наибольшим повреждающим действием, т. к. образующиеся при преждевременной терминации трансляции белки не способны к модификации, часто не защищены от действия протеолитических ферментов и быстро деградируют.

Вставки, перемещения или выпадения отдельных оснований или их коротких последовательностей в пределах гена вызывают сдвиг рамки считывания (*фреймшифт*-мутации). При возникновении мутаций со сдвигом рамки считывания меняются все триплеты ниже сайта дупликации или делеции по ходу считывания, при этом повышается вероятность возникновения стоп-кодонов и, соответственно, терминации трансляции.

С точки зрения структурно-функциональной организации генов, происходящие внутри них замены, вставки, выпадения, перемещения нуклеотидов можно объединить в следующие группы:

1) *мутации в регуляторных областях генов:*

– мутации в промоторной части снижают уровень синтеза белкового продукта;

– мутации в сайте полиаденилирования снижают уровень транскрипции; таким образом, мутации в регуляторных нетранслируемых областях генов вызывают количественные изменения соответствующих продуктов и проявляются фенотипически (клинически) в зависимости от порогового уровня белков, при котором их функция еще сохраняется;

2) *мутации в кодирующих областях генов:*

– мутации в экзонах могут приводить к преждевременному окончанию белкового синтеза: в результате мутаций внутри экзона гемаглобина белковая цепь оказывается укороченной и не обладает активностью;

– мутации в интронах способны генерировать новые сайты сплайсинга, которые, конкурируя с нормальными (исходными), в итоге заменяют их;

– мутации в сайтах сплайсинга (на стыках экзонов и интронов) нарушают процессинг первичного РНК-транскрипта и приводят к трансляции бессмысленных белков: удлиненного при неправильном вырезании интронов либо укороченного при вырезании экзонов. Замены нуклеотидов в кодирующих областях генов, не сопровождающиеся заменами аминокислот в силу вырожденности генетического кода, приводят к нейтральным мутациям, не оказывающим заметного влияния ни на функцию соответствующего белка, ни на его структуру.

Мутации геномные. К этому классу мутаций относятся изменения кариотипа, выражающиеся в уменьшении или увеличении числа хромосомных наборов либо числа отдельных хромосом. Существует несколько типов геномных мутаций:

1. *Гаплоидия* – уменьшение числа хромосом в кариотипе вдвое. Соматические клетки гаплоидного организма содержат одинарный (гаплоидный) набор хромосом (n). Фенотип гаплоидов имеет следующие особенности:

– у них проявляются рецессивные гены;

– гаплоидные организмы мельче диплоидных, поскольку их клетки вследствие уменьшения дозы генов имеют меньший размер;

– гаплоиды почти бесплодны, поскольку хромосомы не имеют гомологов и в процессе мейоза образуются несбалансированные гаметы. В редких случаях могут сформироваться гаметы с нередуцированным гаплоидным набором хромосом. У растений слияние таких гамет

в процессе самоопыления или при искусственной полиплоидизации дает диплоидную гомозиготу по всем генам, что весьма ценно для решения определенных селекционных задач.

Естественная гаплоидия встречается в жизненном цикле низших грибов, бактерий и одноклеточных водорослей. У некоторых видов членистоногих и насекомых гаплоидными являются самцы, развивающиеся из неоплодотворенных клеток. Экспериментально гаплоидные формы были получены у пшеницы, кукурузы и других растений при опылении их либо пылью отдаленного вида, либо пылью, хромосомный аппарат которой был инактивирован облучением (оба способа стимулировали партеногенетическое развитие яйцеклетки). У человека гаплоидный набор хромосом содержится в норме только в гаметах.

2. *Полиплоидия* – кратное увеличение числа хромосомных наборов в клетке. Обычно соматические клетки содержат диплоидный набор хромосом ($2n$), но иногда возникают триплоидные ($3n$), тетраплоидные ($4n$) и т. д. клетки и даже целые организмы. Полиплоиды с повторенным несколько раз одним и тем же набором хромосом называют *аутополиплоидами*, а полученные от скрещивания организмов, принадлежащих к различным видам, – *аллополиплоидами*.

Роль полиплоидии исключительно велика в происхождении культурных растений и их селекции. Полиплоидными являются все или большинство культивируемых сортов пшеницы, овса, риса, свеклы, картофеля, сливы, яблони, апельсина и мн. др. Аутополиплоидные мутанты растений обычно крупнее исходной формы. Тетраплоиды, как правило, имеют большую вегетативную массу. Однако у них может резко уменьшиться плодовитость из-за нерасхождения поливалентов в мейозе. Триплоиды – крупные и мощные растения, но полностью или почти полностью стерильные, поскольку их гаметы содержат неполный набор хромосом. Аутополиплоидные виды размножают вегетативным способом, поскольку плоды таких растений не содержат семян. У животных аутополиплоиды известны в основном среди гермафродитов (например, земляных червей) и у видов с партеногенетическими самками – дающими жизнеспособное потомство без оплодотворения (некоторые насекомые, ракообразные, рыбы). Такое весьма ограниченное значение полиплоидии в животном мире обусловлено тем, что она нарушает баланс между аутосомами и половыми хромосомами. И немногие аллополиплоидные формы, полученные человеком, как правило, бесплодны.

Полиплоидия может возникнуть в результате: 1) нарушения расхождения хромосом в митозе; 2) слияния клеток соматических тканей либо их ядер; 3) нарушений мейоза, приводящих к образованию гамет с редуцированным числом хромосом.

3. *Анеуплоидия (анеусомия)* – не кратное гаплоидному набору изменение числа хромосом в клетках организма за счет потери или добавления отдельных хромосом. Нуллисомия – отсутствие обоих гомологов какой-либо одной (или, весьма редко, большего числа) пар хромосом; общее число хромосом в такой клетке равно $(2n - 2)$. Нуллисомия характерна для некоторых сортов мягкой пшеницы, полученных в результате скрещивания между собой моносомных растений. Основным механизмом возникновения нуллисомии – потеря в процессе мейоза хромосомы, не имеющей партнера. Случаев нуллисомии у человека не описано.

Моносомия – утрата одного из гомологов по одной или большому числу пар хромосом, число хромосом равно $(2n - 1)$. Наиболее известная моносомия у человека носит название синдрома Шерешевского-Тернера: женщины с кариотипом 45,ХО имеют только одну половую Х-хромосому.

Полисомия – избыточное число гомологичных хромосом на одну, реже – на большее число хромосом в наборе. Наличие одной дополнительной гомологичной хромосомы приводит к трисомии $(2n + 1)$, двух – к тетрасомии $(2n + 2)$. Трисомные формы хорошо изучены у растений и животных. У человека (мужчины) описан синдром Клайнфельтера с трисомией по половым хромосомам 47,XXY и его варианты: с тетрасомией – 48,XXXУ, либо 48,XYYY, либо 48,XXYY; а также с пентасомией – 49,XXXXУ либо 49,XXXYY. Как определенная нозологическая единица у женщин выделена полисомия по половым хромосомам: синдром трипло-Х, а также тетра- и пентасомия по Х-хромосоме. К числу наиболее распространенных синдромов с полными трисомиями по отдельным аутосомам могут быть отнесены синдромы: Патау (47,+13), Эдвардса (47,+18) и Дауна (47,+21). Большая часть эмбрионов с трисомиями по хромосомам 13 и 18 погибает на ранних стадиях развития. Частота трисомиков по хромосоме 21 довольно высока и составляет 1–2 на 1000 новорожденных. Кроме того, у человека описаны синдромы полной трисомии по хромосомам 8, 9 и 22.

Мутации хромосомные (хромосомные aberrации или перестройки) – изменение структуры хромосом: уменьшение или увеличение их размеров или изменение положения их частей. Существует несколько типов хромосомных aberrаций:

1. *Делеции* – утрата участка хромосомы с образованием центрического (содержащего центромеры) и ацентрического (бесцентромерного) фрагментов. Делеции – результат разрыва хромосом. Организмы, гетерозиготные по делеции, гемизиготны (т. е. имеют только одну дозу генов) по утраченным локусам, поэтому все рецессивные гены соот-

ветствующих локусов в интактном гомологе проявляются фенотипически. Протяженные делеции обычно летальны в гомозиготном состоянии, а также в гемизиготном, если делеция произошла в X-хромосоме. Мелкие делеции, как правило, не вызывают столь серьезных нарушений генного баланса и могут сохраняться в гомозиготном состоянии. Часто делеции сопровождаются понижением жизнеспособности и плодовитости несущих их особей. Иногда фенотипический эффект мелких делеций имитирует генную мутацию.

2. *Дупликации* – локальное удвоение (повторение) определенного участка хромосомы (известны также случаи многократных повторений, или мультипликаций, какого-либо участка). Дуплицированный участок может быть расположен в исходной хромосоме: либо непосредственно примыкая к исходному участку (*тандемная дупликация*), либо в том же плече, но на некотором расстоянии от исходного участка, либо в другом плече исходной хромосомы. Кроме того, дуплицированный участок может быть локализован в негомологичной хромосоме, т. е. в другой группе сцепления. В случае дупликации двух идентичных генов, сходных по характеру действия и оказавшихся в разных группах сцепления, при скрещивании будет наблюдаться характерное для дигибридного расщепления полимерных генов отношение 15:1.

Одной из причин дупликаций является неравный кроссинговер, имеющий место в том случае, если на некотором участке хромосомы гомологичные локусы при конъюгации в профазе I мейоза сдвигаются друг относительно друга. Дупликации служат источником дополнительных участков генетического материала, функция которых может быть изменена в результате мутаций и последующего отбора. За счет тандемных дупликаций относительно коротких нуклеотидных последовательностей может происходить удвоение генов. И. А. Рапопорту удалось добиться умножения одного из локусов (мутация *Var* у дрозофилы) в X-хромосоме до 8 раз. К наиболее хорошо изученным у человека дупликациям относятся синдромы частичных трисомий по хромосомам 4, 7, 9, 12 и 14.

3. *Инверсии* – перестройки, суть которых – поворот на 180° участка, образовавшегося в результате двух разрывов, с соответствующим изменением расположения генов. Данный тип перестроек наиболее часто встречается в природных популяциях. Группа генов, локализованных в инвертированном участке, передается из поколения в поколение как единый блок, не разрываемый кроссинговером. Особенно много данных о распространении инверсий в популяциях мух, комаров и мошек. Наличие инверсий у них легко устанавливается при микроскопическом исследовании политенных хромосом слюнных желез.

Н. П. Дубинин с соавторами в 30–40-х гг. XX в. сформулировали механизмы эволюционного преобразования генетического материала в результате этого широко распространенного типа хромосомных мутаций. Экспериментально полученные инверсии используются как «запиратели» кроссинговера. Инверсии в хромосомах человека приводят к нарушению гаметогенеза.

4. *Транслокации* – перемещения участков хромосомы в новое положение в ее пределах или обмен участками между разными хромосомами.

Различают транслокации:

– *симметричные* (реципрокные) – соединение центрического фрагмента одной хромосомы с ацентрическим фрагментом другой, т. е. взаимный обмен участками между двумя негомологичными хромосомами (именно реципрокную транслокацию клиницисты часто обнаруживают в семьях, где встречается более одной хромосомной аномалии);

– *асимметричные* – соединения центрических или ацентрических фрагментов, в результате которых образуются дицентрики, трицентрики и др.;

– *робертсоновские* – слияние негомологичных акроцентрических хромосом в области их центромер с образованием одной метацентрической хромосомы. Транслокации этого типа названы по имени В. Робертсона, предложившего гипотезу о слиянии хромосом для объяснения уменьшения их числа в хромосомном наборе.

Норма реакции – пределы, в которых в зависимости от условий внешней среды может изменяться фенотипическое проявление отдельных генов или генотипа в целом. Примерами изменений фенотипического проявления генов могут служить модификации. Так, у китайской примулы окраска варьирует от белой (при температуре 30 °С) до розовой (при 20 °С). Изменения фенотипа в пределах обусловленной генотипом нормы реакции могут возникать в ответ на любые колебания условий среды, в которой протекает развитие организма. Наблюдаемые изменения часто глубоко меняют фенотип, но не затрагивают генотип, т. к. они обратимы: при возвращении исходных условий среды организм либо в том же поколении (загар человека, густота шерсти млекопитающих в зависимости от сезона, окраска цветков примулы), либо в следующем поколении (число стеблей у одного растения пшеницы), а иногда и в ряду поколений (так называемые длительные модификации) возвращается к первоначальному состоянию. Другим доказательством того, что изменения в пределах нормы реакции проис-

ходят без изменений генотипа, служит их наличие и в чистых линиях, т. е. в генотипически однородном материале. Более или менее широкая норма реакции вырабатывается в процессе естественного отбора; она присуща всем организмам, обеспечивая их выживание при сдвигах условий обитания. Таким образом, генотип определяет не жесткую комбинацию строго детерминированных признаков фенотипа, а именно норму реакции организма при его формировании и развитии.

Нуклеиновые кислоты (от лат. *nucleus* – ядро) – ядерные кислоты. Представлены ДНК и РНК. В основном эти кислоты находятся в ядре клетки, кроме того, они имеются в митохондриях и пластидах. Нуклеиновые кислоты – это полимеры, мономерами которых являются нуклеотиды. Нуклеотиды, в свою очередь, состоят из азотистого основания (аденина, гуанина, тимина, цитозина, урацила), углевода (моносахаридов рибозы или дезоксирибозы) и остатка фосфорной кислоты. Функция ДНК очень ответственна: хранение и передача наследственной информации о строении, развитии и функциях живого организма. РНК переносит информацию о последовательности аминокислот в белках от хромосом к месту синтеза белков и РНК и участвует в самом процессе синтеза белков (тРНК, рРНК). Ни один живой организм, начиная от неклеточных (вирусов), не существует без ДНК и РНК.

Оогенез (от греч. *oon* – яйцо и *genesis* – рождение) – процесс развития женских половых клеток из оогенной ткани. Оогенез проходит в яичниках в три периода: 1) размножение, когда клетки диплоидной оогенной ткани делятся путем митоза, образуя диплоидные ооциты; 2) рост ооцитов, прохождение ими клеточного цикла, в ходе которого осуществляется синтез ДНК, удвоение и построение второй хроматиды хромосом; 3) созревание ооцитов, заключающееся в их делении путем мейоза. В результате оогенеза из ооцита образуется одна гаплоидная с однохроматидными хромосомами яйцеклетки (*1n1c*) и три редуционных (или полярных) тельца. В дальнейшем яйцеклетка принимает участие в половом процессе, а редуционные тельца отмирают.

Оперон (от лат. *operor* – работаю, действую), *транскриптон*, *скриптон* – участок генетического материала, транскрипция которого осуществляется на одну молекулу иРНК под контролем белка-репрессора. Оперон может состоять из одного, двух и более тесно сцепленных структурных генов, кодирующих белки (ферменты), осуществляющие последовательные этапы биосинтеза какого-либо метаболита. Кроме того, каждый оперон содержит регуляторные элементы: промо-

тор (участок начала транскрипции) и оператор (с которым происходит связывание репрессора), расположенные в начале оперона, и терминатор (сигнал к прекращению транскрипции) – в конце оперона.

Оплодотворение – процесс слияния яйцеклетки со сперматозоидом (*спермием*). *Яйцеклетка* – женская гамета (*половая клетка*) – у всех животных образуется в яичниках. Она формируется в результате оогенеза и содержит гаплоидный набор однохроматидных хромосом (*1n1c*). Яйцеклетка покрыта наружной клеточной мембраной и состоит из цитоплазмы с органеллами, ядра и запасных питательных веществ в виде желтка. Икринка рыбы, яйцо птицы – это крупные яйцеклетки, содержащие большие запасы питательных веществ. Но у большинства животных яйцеклетки остаются в яичниках и внутренних половых органах, где они оплодотворяются и проходят дальнейшее развитие. *Сперматозоид* – мужская гамета (половая клетка) всех организмов. Сперматозоиды образуются в результате сперматогенеза в семенниках. Содержат гаплоидный набор однохроматидных хромосом (*1n1c*), при этом соотношение хромосом материнского и отцовского происхождения и соотношение признаков случайное. У человека и млекопитающих сперматозоиды определяют пол будущего организма, т. к. половина их несет половую X-хромосому, а половина – Y-хромосому. У птиц, некоторых рыб, бабочек все сперматозоиды несут одинаковые половые хромосомы и на пол не влияют. В яйцеклетку сперматозоиды проникают через мембрану. С ядром яйцеклетки сливается только один сперматозоид; цитоплазмы половых клеток также сливаются. В результате оплодотворения в зиготе получается набор парных хромосом: половина хромосом отцовского, половина – материнского происхождения. В зиготе заложены новые комбинации генов и признаков.

Панмиксия (от греч. *pan* – всё и *mixis* – смешивание) – свободное скрещивание разнополых особей с разными генотипами в популяции перекрестнооплодотворяющихся организмов. В случае панмиксии возможность скрещивания особей, различающихся по определенным признакам, равновероятна. Та или иная степень панмиксии характерна для подавляющего большинства видов растений и животных. Полная панмиксия возможна лишь в идеальных популяциях (бесконечно больших, где нет отбора, давления мутаций, миграций, не оказывают влияния другие факторы эволюции), в которых достигается случайное комбинирование гамет и равновесное распределение частот генотипических классов особей в соответствии с законом Харди-Вайнберга. В природных популяциях панмиксия никогда не бывает абсолютной.

Партеногенез (от греч. *parthenos* – девственница, *genesis* – рождение) – способ упрощенного полового размножения, при котором зародыш развивается из неоплодотворенной яйцеклетки (происходит девственное рождение). Это явление широко распространено у беспозвоночных животных (тли, осы, пчелы, некоторые ракообразные дафнии), а также у позвоночных (пресмыкающиеся, птицы). Партеногенез можно вызвать искусственно у животных, которым он в природе не свойствен. Для этого достаточно стимулировать яйцеклетку механическими и химическими воздействиями. Партеногенез распространен и у растений, например у злаков и астровых.

Половое размножение – воспроизведение себе подобных в результате полового процесса – слияния гамет (*яйцеклетки* и *сперматозоида*). Яйцеклетки образуются у особей женского пола, сперматозоиды – у особей мужского пола. Половое размножение свойственно как растительным, так и животным организмам. У растений яйцеклетки образуются в специальных органах – архегониях, сперматозоиды – в антеридиях. У животных яйцеклетки формируются в яичниках, сперматозоиды – в семенниках. Разница заключается в том, что у животных образованию половых клеток (гамет) предшествует мейоз, а у растений мейоз происходит перед образованием спор, из которых развиваются заростки. На них появляются архегонии с яйцеклетками и антеридии со сперматозоидами. Таким образом, у любых организмов – растений или животных – гаметы обязательно гаплоидны, а зигота диплоидна, из нее формируется диплоидный зародыш, половина хромосом которого от материнского организма, а половина – от отцовского.

Размножение организмов – воспроизведение себе подобных. В процессе эволюции сначала возникло бесполое размножение и лишь позднее – половое. При бесполом размножении новое поколение образуется при участии только одной родительской особи, которая полностью передает ему свои наследственные качества и особенности через споры или части тела. Этот способ размножения встречается в природе (из животных – у простейших, кишечнополостных, червей и др., у большинства растений) и используется в народном хозяйстве: в микробиологической промышленности при размножении бактерий и дрожжей; в сельском хозяйстве при вегетативном размножении растений и в технологии культуры тканей. При половом размножении участвуют, как правило, два родителя, которые передают свою наследственную информацию через гаметы. Образующаяся при слиянии гамет зигота несет признаки обоих родителей, причем эти признаки могут быть

в различных сочетаниях. Такой способ размножения дает новую комбинацию наследственных признаков, что создает благоприятные условия для естественного и искусственного отбора, и широко распространен в растительном и животном мире как в природе, так и в практике сельского хозяйства.

Реакция матричного синтеза – синтез сложных полимерных молекул в живых клетках, происходящий на основе закодированной на матрице (молекуле ДНК) генетической информации клетки. В результате синтеза на ДНК молекулы иРНК она становится матрицей для синтеза молекулы белка. Синтез сложных молекул на основе матричного принципа осуществляется быстро и точно: с матрицы ДНК сходит иРНК; с матрицы иРНК сходит молекула белка. Реакция матричного синтеза характерна только для живой клетки. Она и лежит в основе способности воспроизведения себе подобного.

Рекомбинация – перераспределение генетического материала родителей в потомстве, приводящее к наследственной комбинативной изменчивости живых организмов, важной при эволюционных преобразованиях. Универсальный биологический механизм, свойственный всем живым системам – от вирусов до высших растений и животных. Для осуществления рекомбинации у эукариот существует половой процесс, у прокариот – конъюгация, трансформация и трансдукция, а у вирусов – совместная инфекция. Рекомбинация происходит в результате расхождения гомологичных хромосом в мейозе или за счет взаимодействия молекул ДНК, результатом которого является перенос участков ДНК с одной молекулы на другую (рекомбинация в узком смысле). Перенос может быть взаимным и односторонним, может наблюдаться в соматических и половых клетках, хотя в митотически делящихся клетках частота рекомбинаций ниже, чем в мейозе.

Репликация ДНК (от лат. *replicatio* – повторение) – идентичное удвоение молекул ДНК путем достройки каждой из спиралей по принципу комплементарности. Этот процесс происходит в синтетический период интерфазы перед каждым нормально протекающим делением у эукариот (ДНК ядер, митохондрий, пластид), перед каждым делением прокариотических клеток и размножением ДНК-вирусов. Синтез макромолекул ДНК, а также РНК и белков происходит по типу *матричного процесса*, т. е. новые молекулы синтезируются в точном соответствии с химической структурой уже существующих молекул. Во время репликации ДНК каждая из двух ее цепей служит матрицей для обра-

зования новой цепи, при этом молекула ДНК постепенно разделяется специальным ферментом на две половины в продольном направлении. По мере того как открываются нуклеотиды разделяемой молекулы, к ним тут же присоединяются свободные нуклеотиды, ранее синтезированные в цитоплазме. Согласно принципу дополнительности (комплементарности) эти новые нуклеотиды присоединяются к строго определенным местам. В результате каждая половинная спираль снова становится целой и вместо одной молекулы получаются две. В каждой из образовавшихся молекул одна половина – бывшая матрица, вторая образует дочернюю, в результате чего хромосома становится двухроматидной (удвоенной). Таким образом, репликация является необходимой предпосылкой для сохранения имеющейся наследственной информации в ряду последовательных поколений клеток и организмов.

Рецессивность (от лат. *recessus* – отступление, удаление) – отсутствие фенотипического проявления одного аллеля у гетерозиготной особи (т. е. у особи, несущей два разных аллеля одного гена). Рецессивные аллели обозначаются строчными буквами *a*, *b* и т. д. (ср. *доминантность*).

РНК (рибонуклеиновая кислота) – сложное органическое вещество, относящееся к группе нуклеиновых кислот. Известна в четырех формах: информационная (иРНК), рибосомальная (рРНК), транспортная (тРНК) и генетическая (у некоторых вирусов). Количество РНК в клетке непостоянно, т. к. она синтезируется по мере необходимости на молекуле ДНК. В клетке РНК находится в ядре, цитоплазме, митохондриях и пластидах. Все формы РНК принимают участие в биосинтезе белка, поэтому играют роль посредников между генами (ДНК) и белковыми молекулами, синтезируемыми в соответствии с заданной генетической программой. По строению РНК представляет собой одианарную полинуклеотидную цепочку, которая может образовывать спираль (иРНК) или спаренные спирализованные участки (тРНК). РНК – полимер, мономерами которого являются нуклеотиды. В состав РНК входят нуклеотиды четырех типов, различающиеся по азотистому основанию (аденину, гуанину, урацилу, цитозину). Кроме того, в каждом нуклеотиде имеются углевод рибоза и остаток фосфорной кислоты. Нуклеотиды в цепочке соединены ковалентными связями между рибозой одного нуклеотида и остатком фосфорной кислоты другого. При синтезе РНК на ДНК нуклеотиды присоединяются по принципу комплементарности. Каждый вид РНК выполняет свою функцию, их мо-

лекулы различаются по строению, размеру, молекулярной массе (молекула РНК меньше молекулы ДНК):

1. Информационная РНК (иРНК или мРНК – матричная РНК) обеспечивает перенос информации о структуре белка от молекулы ДНК в рибосомы, где синтезируется белок; содержит от 300 до 30 тыс. нуклеотидов. В период активного синтеза образуется до 1000 молекул иРНК с одного гена.

2. Транспортная РНК (тРНК) доставляет аминокислоты в рибосомы; состоит из 76–85 нуклеотидов.

3. Рибосомная РНК (рРНК) содержится в рибосомах, участвует в синтезе белка, содержит от 3 до 5 тыс. нуклеотидов. Рибосомальная РНК составляет до 80 % всей РНК.

Все виды РНК, за исключением генетической РНК вирусов, не способны к самоудвоению и самосборке.

Сперматогенез (от греч. *sperma* – семя и *genesis* – рождение) – процесс развития половых клеток – сперматозоидов – из сперматогенной ткани. Сперматогенез проходит в три стадии: 1) размножение в семенниках клеток диплоидной сперматогенной ткани, которые делятся путем митоза и образуют диплоидные сперматоциты; 2) рост сперматоцитов, прохождение ими клеточного цикла, в ходе которого осуществляется синтез ДНК и достраивание второй хроматиды; 3) созревание сперматоцитов, которые делятся путем мейоза, в результате чего образуются гаплоидные сперматозоиды. Из каждого сперматоцита возникает по четыре гаплоидных однохроматидных сперматозоида (1n1c), готовых к оплодотворению. При этом у каждого сперматозоида (человека и других млекопитающих) хромосомные наборы будут различаться по половым хромосомам: одни будут нести X-хромосому, другие – Y-хромосому, а все хромосомы будут нести разные комбинации генов, полученные в результате обмена участками в профазе I мейоза.

Транскрипция (от лат. *transcriptio* – переписывание) – процесс передачи генетического кода, записанного в молекуле ДНК, на молекулу РНК. Транскрипция происходит при синтезе молекулы РНК, нуклеотиды которой присоединяются к нуклеотидам молекулы ДНК по принципу комплементарности (А-У, Г-Ц, Т-А, Ц-Г). Молекула иРНК снимается с ДНК, как с матрицы, после чего она отделяется и перемещается в цитоплазму.

Трансляция (от лат. *translatio* – перенесение, перевод) – процесс перевода генетической информации, записанной на иРНК, в структуру

белковой молекулы, синтезируемой на рибосомах при участии тРНК. На иРНК генетический код записан «языком» триплетов нуклеотидов. Они передают информацию только тем тРНК, кодовый триплет которых комплементарен триплету иРНК. При образовании связи между кодовыми триплетами происходит передача информации, и аминокислота присоединяется к цепочке белковой молекулы.

Триплет (от лат. *tripulus* – тройной) – сочетание из трех нуклеотидов. В молекуле ДНК генетическая информация записана особым языком – кодом, состоящим из 64 сочетаний нуклеотидов. Эти сочетания складываются из четырех типов нуклеотидов (А, Г, Т, Ц), собранных по три (триплетами). Один триплет соответствует одной аминокислоте. Информация с молекулы ДНК передается на молекулу иРНК в виде комплементарных триплетов. Таким образом, и с иРНК считывание происходит по триплетному коду. В период синтеза молекулы белка тРНК подносят к рибосомам аминокислоты. Доставив аминокислоту на рибосому, тРНК своим кодовым триплетом считывает информацию. Если ее триплет комплементарен кодону иРНК, то аминокислота отделяется от тРНК и присоединяется к полипептидной цепочке (белковой молекуле первичной структуры).

Уровни организации жизни. Для живой природы характерно сложное, иерархическое соподчинение уровней организации ее структур. Во всем многообразии жизни можно выделить несколько разных уровней строения и изучения живого: молекулярный, клеточный, тканевый, органный, онтогенетический (или организменный), популяционный, видовой, биогеоценотический, биосферный. Каждый из этих уровней довольно специфичен, имеет свои закономерности, свои методы исследования. Даже можно выделить науки, ведущие свои исследования на определенном уровне организации живого. Например, на молекулярном уровне живое изучают такие науки, как молекулярная биология, биоорганическая химия, биологическая термодинамика, молекулярная генетика и т. д. Хотя уровни организации живого выделяются, но они тесно связаны между собой и вытекают один из другого, что говорит о целостности живой природы. Однако если выделять не уровни изучения, а уровни организации жизни на Земле, то за основной критерий такого выделения нужно принять наличие специфических элементарных, дискретных структур и элементарных явлений. При этом подходе достаточно выделить молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой и биогеоценотический уровни (см. таблицу):

<i>Уровень</i>	<i>Элементарная единица</i>	<i>Элементарное явление</i>
Молекулярно-генетический	Ген	Конвариантная редупликация, внутриклеточный перенос генетической информации
Онтогенетический	Особь	Дифференцировка
Популяционно-видовой	Популяция	Изменение генотипического состава популяций
Биогеоценотический (биосферный)	Биогеоценоз	Этапы круговорота веществ в природе

Разделение живой материи и проблем биологии по уровням организации хотя и отражает объективную реальность, но в то же время является условным, т. к. почти все конкретные задачи биологии касаются одновременно нескольких уровней, а нередко и всех сразу. Например, проблемы эволюции или онтогенеза не могут рассматриваться только на уровне организма, т. е. без молекулярного, субклеточного, клеточного, органно-тканевого, а также популяционно-видового и биогеоценотического уровней; проблема регуляции численности опирается на молекулярный уровень, но касается также всех вышестоящих, включая такие аспекты, как, например, загрязнение всей биосферы.

Фенотип – совокупность всех признаков и свойств особи, формирующихся в процессе взаимодействия ее генетической структуры (генотипа) и внешней по отношению к ней среды. В фенотипе не реализуются все генотипические возможности, и он является лишь частным случаем реализации генотипа в конкретных условиях. Поэтому даже между однойяцевыми близнецами, имеющими полностью идентичные генотипы, можно выявить заметные фенотипические различия, если они развивались в разных условиях. Однозначного соответствия между генотипом и фенотипом нет: изменение генотипа не всегда сопровождается изменениями фенотипа, а изменения фенотипа не обязательно связаны с изменениями генотипа. В процессе микроэволюции отбор идет по фенотипу особей. Тем самым в популяциях сохраняются либо особи с широкой нормой реакции, пределы которой определяются генотипом, либо особи нужного фенотипа, определяемого генотипом достаточно жестко. При наличии в популяции особей разного генотипа отбор по фенотипу приводит опосредованно к отбору по генотипу. При отсутствии генотипической изменчивости отбор по фенотипу не дает результатов, что было продемонстрировано экспериментально В. Иогансеном в опытах по отбору в чистых линиях фасоли.

Харди – Вайнберга правило (закон) описывает распределение частот генотипических классов в свободно скрещивающейся (менделевской) популяции при различиях по одной паре аллелей ($A-a$) и установлено в 1908 г. независимо друг от друга Г. Харди и В. Вайнбергом. Правило гласит: в большой полиморфной панмиктической популяции, состоящей из одинаково жизнеспособных и одинаково плодовитых особей, различные гомозиготы и гетерозиготы быстро достигают равновесных частот, зависящих от существующих в популяции частот аллелей. При частоте доминантного аллеля A , равной p , а частоте рецессивного аллеля a , равной q , $(p + q) = 1$, частоты трех генотипических классов – AA , Aa и aa – составляют: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. Условия для действия закона Харди – Вайнберга исключают любые факторы, воздействующие на частоту генов, кроме процесса воспроизведения генов:

- численность такой популяции должна быть достаточно большой (стремиться к бесконечности);
- скрещивание особей внутри популяции должно происходить без ограничений (100 %-я панмиксия);
- в популяцию не должны попадать гены из других популяций (отсутствие миграции);
- должен отсутствовать мутационный процесс;
- гомо- и гетерозиготы должны иметь одинаковую жизнеспособность и плодовитость;
- должен отсутствовать отбор.

Правило Харди – Вайнберга имеет фундаментальное значение для популяционной генетики, поскольку выражает проявление менделевских закономерностей наследования на популяционном уровне, оно характеризует состояние равновесия панмиктической популяции достаточно большого размера при относительном постоянстве внешних условий. Однако последние в природных условиях испытывают постоянные колебания. Поэтому правило Харди – Вайнберга следует рассматривать как простейшую модель, исходную для последующих популяционно-генетических построений.

Хромосомная теория наследственности Т. Г. Моргана. Суммируя данные о независимом и сцепленном наследовании признаков, о наследовании, сцепленном с полом, о связи нарушения поведения хромосом и отклонения от закономерностей наследования признаков у дрозофилы и других организмов, Морган и его сотрудники сформулировали основные положения хромосомной теории наследственности:

- Гены расположены в хромосомах линейно.

- Гены, расположенные в одной хромосоме, образуют группу сцепления, вследствие чего они наследуются вместе.
- Между гомологичными хромосомами может происходить кроссинговер, благодаря чему образуются новые сочетания генов.
- Сила сцепления обратно пропорциональна расстоянию между генами.

Хромосомы (от греч. *chroma* – цвет, *soma* – тело) – главные структуры ядра. Хромосомами были названы тельца, интенсивно окрашивающиеся и потому хорошо заметные во время деления клеток. В период между делениями (в интерфазе) хромосомы не видны. Хромосомы могут пребывать в двух состояниях: спирализованные – короткие и плотные, хорошо видимые в световой микроскоп; деспирализованные (раскрученные) – длинные тонкие, именуемые хроматином (окрашенным веществом). В химическом составе хромосом и хроматина нет никаких различий: они состоят из молекул ДНК и белков. Каждая хромосома имеет первичную перетяжку, на которой расположена центромера; перетяжка делит хромосому на два плеча одинаковой или разной длины. Центромера служит местом прикрепления нити веретена при делении клеток. У ядрышковых хромосом кроме первичной имеется еще вторичная перетяжка, где формируется ядрышко. В специализированных клетках хромосомы обычно однохроматидные, в делящихся – двуххроматидные. Длина хромосом колеблется от 0,2 до 50 мкм и более, толщина – от 0,2 до 2 мкм. Длина хромосом человека составляет 4–6 мкм. Главная функция хромосом – хранение и передача наследственной информации. Носителем генетической (наследственной) информации является молекула ДНК, отдельные участки которой – гены – ответственны за каждый конкретный признак или свойство организма. Наследственная информация передается путем удвоения (репликации) молекулы ДНК, а также синтеза РНК и белка.

Центриоли (клеточный центр) – органеллы немембранного строения, имеющиеся во всех клетках животных и низших растений. Эти органеллы состоят из двух центриолей, расположенных перпендикулярно друг другу и окруженных цитоплазмой (центросферой). Каждая центриоль имеет цилиндрическую форму, стенки ее образованы девятью триплетами микротрубочек, а в середине находится однородное вещество. В клетке центриоли располагаются вблизи ядра. Во время деления клеток (в профазе) одна центриоль отходит к одному полюсу клетки, вторая – к другому, определяя таким образом положение полюсов. Затем от центриолей отходят нити веретена деления и при-

крепляются к центромерам хромосом. В анафазе эти нити притягивают хромосомы к полюсам клетки. После окончания деления центриоли остаются по одной в дочерних клетках, удваиваются и образуют клеточные центры.

Цитокинез – разделение в конце митоза или мейоза тела материнской клетки на две дочерние. Обычно следует за телофазой (или вместе с ней) и ведет к постмитотическому (пресинтетическому) периоду интерфазы.

У подавляющего большинства клеток растений цитокинез осуществляется путем образования внутриклеточной перегородки фрагмопласта, в клетках животных и ряда растений – путем клеточной перетяжки. Как правило, плоскость цитокинеза совпадает с экваториальной плоскостью веретена деления.

Цитокинез – типичное, но не обязательное завершение митоза. Если цитокинез не происходит, образуются двуядерные клетки, обычные во многих органах, например в печени и других крупных железах млекопитающих. В клетках эндосперма многих высших растений, поперечно-полосатых мышечных волокнах часто множественные митозы не сопровождаются цитокинезом, и в результате этого возникают гигантские многоядерные клетки.

2.2. Борьба за существование, естественный и искусственный отбор (селекция)

Аутбридинг (от англ. *out* – вне и *breeding* – разведение) – скрещивание или система скрещиваний неродственных форм одного вида. Неродственность подразумевает отсутствие общих предков в ближайших 4–6 поколениях (скрещивание двух особей, которые находятся в менее родственных отношениях, чем любая случайная пара, выбранная из определенной популяции). В связи с тем, что с уменьшением степени родства между скрещиваемыми организмами увеличивается вероятность наличия у них разных аллелей определенных генов, аутбридинг используют для повышения или сохранения определенной степени гетерозиготности особей (гетерозиготы часто превосходят по многим биологическим параметрам гомозиготные формы). Аутбридинг имеет важное значение в селекции и разведении сельскохозяйственных животных и растений. На основе аутбридинга получают гетерозисные формы, проводя межлинейные и межпородные (межсортовые) скрещивания. Аутбридинг противопоставляется *инбридингу*.

Борьба за существование – одно из основных понятий в теории эволюции Ч. Дарвина, которое он употреблял для обозначения всей совокупности отношений между особями и различными факторами внешней среды. Эти отношения определяют успех или неудачу данной особи в выживании и оставлении потомства и включают *внутривидовую* и *межвидовую конкуренцию*, а также отношения хищник – жертва, взаимодействие организмов с абиотическими факторами внешней среды и др. По Дарвину, борьба за существование – результат, с одной стороны, тенденции организмов к безграничному размножению, с другой – ограниченности природных ресурсов, необходимых для существования особей данного вида. Термин «борьба за существование» Дарвин предлагал понимать в широком и метафорическом смысле: словом «борьба» он обозначал не столько борьбу как таковую, сколько *конкуренцию*, а словом «существование» – не только сохранение жизни данной особи, но и ее успех в *оставлении потомства*. Важнейшей формой борьбы за существование Дарвин считал внутривидовую конкуренцию, поскольку особи одного вида обладают сходными жизненными потребностями. Борьба за существование приводит к элиминации значительного количества особей вида в каждом поколении и дифференцированному участию особей в размножении. Результатом борьбы за существование на основе наследственной изменчивости организмов является *естественный отбор*.

По современным представлениям, перенаселение не является необходимым условием борьбы за существование (хотя и обостряет последнюю). Внутривидовая конкуренция и внутривидовая взаимопомощь – категории не взаимоисключающие: отношения взаимопомощи при определенных формах использования организмами ресурсов внешней среды благоприятствуют выживанию отдельных особей и повышают приспособленность вида, но они не снимают пассивной конкуренции между особями. Различия последних определяют разную степень их приспособленности и разные возможности выживания в борьбе за существование с абиотическими факторами внешней среды и организмами других видов.

Так называемый *социальный дарвинизм* пытался использовать концепцию борьбы за существование для объяснения и оправдания противоречий и конфликтов в человеческом обществе, имеющих классовую природу. Такой перенос биологического понятия в область человеческих взаимоотношений неправомерен, т. к. полностью игнорирует закономерности социального развития человеческого общества.

Гаузе правило (*Вольтерры-Гаузе принцип, принцип конкурентного исключения, Гаузе закон*) утверждает, что два вида не могут устойчиво существовать в ограниченном пространстве, если рост численности обоих лимитирован одним жизненно важным ресурсом, количество и/или доступность которого ограничены. Иногда дают другую формулировку: два вида не могут сосуществовать, если они занимают одну *экологическую нишу*. То, что виды с близкими экологическими потребностями обычно не встречаются вместе в одном местообитании, отмечалось многими натуралистами еще в XIX и начале XX в. Четкую формулировку этому правилу дал В. Вольтерра (1926) на основе изучения математической модели динамики двух популяций, конкурирующих за один пищевой ресурс. Выражение «принцип Гаузе» появилось в 40-х гг. XX в., после того как Г. Ф. Гаузе экспериментами (1931–1935) на простейших показал, как происходит конкурентное вытеснение одного вида другим, как, меняя условия опыта, можно изменить исход конкуренции и каковы условия сосуществования видов. При обсуждении результатов своих исследований Гаузе широко использовал математический аппарат, в частности модель Вольтерры, разработанную далее американским математиком А. Лоткой. Обсуждение правила Гаузе сыграло важную роль в развитии концепции экологической ниши и эколого-географической модели видообразования, а также в оценке межвидовой конкуренции как фактора, поддерживающего структуру сообществ.

Движущий отбор (*направленный отбор*) – одна из форм естественного отбора, благоприятствующая лишь одному направлению изменчивости и не благоприятствующая всем остальным ее вариантам, поэтому большую вероятность оставить потомство имеют особи, изменившиеся по каким-нибудь признакам по сравнению со средней для данного вида величиной (нормой). Отбирается один тип отклонений от нормы. Так появляются устойчивые к антибиотикам бактерии, засухо- и морозоустойчивые растения и т. д. Это путь возникновения новых видов, лучше приспособленных к условиям внешней среды, чем исходные (родоначальные) виды. Человек применяет этот отбор при выведении более продуктивных сортов растений и пород животных. Под контролем движущего отбора генофонд популяции изменяется как целое, т. е. не происходит дивергенции дочерних форм. Такую форму эволюции вида Дж. Симпсон (1944) назвал *филетической эволюцией*. В результате действия движущего отбора в генофонде популяции накапливаются и распространяются мутации, обеспечивающие изменение фенотипа в данном направлении. В популяции под действием

движущего отбора от поколения к поколению происходит изменение признака в определенном направлении (ортоселекция), что при длительном действии движущего отбора в филогенетических рядах ошибочно трактуется как «внутренние тенденции» в эволюционных изменениях (*номогенез, ортогенез*).

Дестабилизирующий отбор – одна из форм отбора, понятие о которой ввел и обосновал Д. К. Беляев (1970) при изучении биологических основ *доместикации* (одомашнивания). Отбор становится дестабилизирующим тогда, когда под его давление попадают системы нейроэндокринной регуляции онтогенеза, что случается, по-видимому, всегда при встрече с новыми, не освоенными видом стрессорными факторами или при повышении уже освоенных видом стрессоров. В условиях одомашнивания, т. е. при искусственном отборе, дестабилизирующий эффект возникает потому, что доместизируемые виды сталкиваются с целым комплексом новых стрессирующих и отбирающих факторов, главным из которых является человек. Дестабилизирующий отбор, будучи формально *движущим отбором*, по существу ведет к резкому нарушению систем, регулирующих развитие организмов, и к повышению их изменчивости, которая в естественных условиях становится исходным материалом для действия движущей или стабилизирующей форм отбора. Дестабилизирующий отбор – важный фактор эволюции, значительно ускоряющий ее темпы.

Дизруптивный отбор (от лат. *disruptus* – разорванный), *разрывающий отбор* – одна из форм естественного отбора, одновременно благоприятствующая двум или нескольким направлениям изменчивости, но не благоприятствующая среднему (промежуточному) состоянию признака (фенотипа). При действии дизруптивного отбора внутри популяции обычно возникает полиморфизм – несколько отчетливо различающихся фенотипических форм. Если же разные направления дизруптивного отбора обусловлены различиями условий внешней среды в разных частях ареала данного вида, то населяющие их аллопатрические популяции приобретают устойчивые фенотипические и генотипические различия, имеющие приспособительное значение. При снижении возможности скрещивания между такими популяциями в результате изоляции друг от друга происходит их дальнейшая дивергенция вплоть до обособления в качестве новых видов. Один из примеров действия дизруптивного отбора – развитие индустриального меланизма, описанного более чем у 70 видов бабочек в Европе и Северной Америке. Иногда дизруптивный отбор рассматривают как частный случай

движущего отбора, т. к. обе эти формы отбора приводят к изменению фенотипического облика популяций в противоположность *стабилизирующему отбору*.

Естественный отбор – основной движущий фактор эволюции организмов. Учение о естественном отборе создано Ч. Дарвином (1858–1859). Независимо от Ч. Дарвина к идее естественного отбора пришел А. Уоллес (1858). По Дарвину, *естественный отбор – результат борьбы за существование*; выражается в преимущественном выживании и оставлении потомства наиболее приспособленными особями каждого вида организмов и гибели менее приспособленных. Необходимая предпосылка для действия естественного отбора – наследственная изменчивость организмов, его результат – формирование приспособленных организмов к конкретным условиям внешней среды. Следствия естественного отбора – увеличение разнообразия форм организмов, последовательное усложнение организации в ходе прогрессивной эволюции; вымирание менее приспособленных видов. Дарвиновская концепция естественного отбора получила дальнейшее развитие в работах С. С. Четверикова, Р. Фишера, С. Райта, И. И. Шмальгаузена, Дж. Холдейна, Ф. Г. Добржанского и др. Генетическая сущность естественного отбора заключается в дифференцированном (неслучайном) сохранении в популяции определенных генотипов и избирательном участии их в передаче генов следующему поколению. Естественный отбор воздействует не на отдельный фенотипический признак, а на определенный фенотип (организм со всей совокупностью его признаков), сформированный в результате взаимодействия генотипа (имеющего характерную норму реакции) с факторами окружающей среды. Естественный отбор представляет собой вероятностный процесс. Непосредственно он не является причиной изменчивости организмов, однако может воздействовать на частоту и преобладающие направления мутаций, оказывая определяющее влияние на темпы и направления эволюционного процесса (творческая роль естественного отбора). Степень воздействия естественного отбора на популяции организмов называется интенсивностью давления естественного отбора. Действие естественного отбора отчетливо обнаруживается лишь в достаточно больших популяциях (сотни и более особей), т. к. по мере сокращения их численности возрастает роль случайных факторов, уменьшающих его эффективность. Отбор может воздействовать не только на отдельные организмы (индивидуальный отбор), но и на целые группировки (так называемый групповой отбор), при этом он может благоприятствовать сохранению таких признаков отдельных особей, которые полезны не самим их об-

ладателям, а группе в целом. У высших животных так формируются «альтруистические» признаки, например крики тревоги у птиц, которыми данная особь обнаруживает себя, но сообщает об опасности другим особям своего вида. Естественный отбор в природе действует в различных направлениях и, соответственно, приводит к разным результатам. Поэтому различают несколько форм естественного отбора, в том числе *движущий отбор*, *дизруптивный отбор*, *стабилизирующий отбор*. Частный случай естественного отбора – *половой отбор*. Отказ от признания естественного отбора в качестве главного движущего фактора эволюции характерен для различных концепций *антидарвинизма* (ср. *искусственный отбор*).

Инбридинг (от англ. *in* – в, внутри и *breeding* – разведение) – близкородственное скрещивание, скрещивание организмов, имеющих общих предков. Общность происхождения скрещиваемых организмов увеличивает вероятность наличия у них одних и тех же аллелей любых генов, поэтому вероятность появления гомозиготных организмов возрастает с повышением степени родства. Наибольшая степень инбридинга достигается при самоопылении у растений и самооплодотворении у животных. Поскольку высокая степень инбридинга часто на практике приводит к появлению организмов с различными наследственными аномалиями, в селекции с целью сохранения для породы или сорта аллелей, ценных с хозяйственной точки зрения, применяют инбридинг умеренной степени. Неблагоприятные последствия инбридинга высокой степени служат генетическим обоснованием нежелательности близкородственных браков у человека. Инбридинг используется для выявления рецессивных аллелей, получения гомозиготных по многим аллелям организмов (чистых линий), для сохранения в популяциях (породах, сортах) аллелей, определяющих наличие тех или иных признаков. В селекции растений применяют термин «инцухт» (синоним термина на немецком языке).

Искусственный отбор – выбор человеком наиболее ценных в хозяйственном отношении особей животных и растений данного вида, породы или сорта для получения от них потомства с желаемыми свойствами. Основы теории искусственного отбора заложены Ч. Дарвином (1859), который показал, что искусственный отбор является основным фактором, обусловившим возникновение пород домашних животных и сортов сельскохозяйственных растений. *Бессознательный искусственный отбор* осуществлялся уже на первых этапах одомашнивания человеком животных и окультуривания растений. К XVIII в.

сформировался *методический* искусственный отбор, сохранивший свое значение и в современном растениеводстве и животноводстве и ставший ныне наукой о методах создания сортов растений, пород животных и самостоятельной отраслью сельскохозяйственного производства. Искусственный отбор ведется по отдельным, интересующим человека признакам, что может приводить к распадению генетических и морфогенетических корреляционных систем организмов, тогда как естественный отбор, благоприятствующий лишь тем особенностям организмов, которые повышают их приспособленность, способствует закреплению целых комплексов приспособительных признаков. Поэтому нередко, как побочный результат искусственного отбора, выявляется фенотипический эффект различных генов, которые прежде были блокированы действием генов-репрессоров в составе соответствующих генетических комплексов. В результате фенотипическая изменчивость организмов, подвергаемых действию искусственного отбора, повышается, а общая жизнеспособность снижается. Искусственный отбор проводится в виде двух основных форм: *массовый* отбор – выбраковка всех особей по фенотипу (окраска, форма, высота и т. д.), не соответствующих породным или сортовым качествам; *индивидуальный* отбор – отбор отдельных особей с учетом наследственной устойчивости их признаков, обеспечивающий совершенствование сортовых и породных качеств. В связи с рецессивностью большинства мутаций, служащих источником фенотипической изменчивости, подвергаемой искусственному отбору, для более быстрого закрепления новых признаков используют *инбридинг*. Последний имеет и отрицательные последствия (снижение генетического разнообразия, переход в гомозиготное состояние нежелательных рецессивных аллелей), для ликвидации которых применяют *аутбридинг*, повышающий гетерозиготность организмов (ср. *естественный отбор*).

Конкуренция (от лат. *concurro* – сбегаюсь, сталкиваюсь) – взаимоотношения между организмами одного и того же вида (внутривидовая конкуренция) или разных видов (межвидовая конкуренция), соревнующимися за одни и те же ресурсы внешней среды при недостатке последних. Внутривидовую конкуренцию Ч. Дарвин (1859) рассматривал как важнейшую форму *борьбы за существование*. При этом наиболее острая конкуренция, по Дарвину, имеет место между более сходными особями вида. Это способствует преимущественному сохранению в каждом поколении наиболее отличающихся друг от друга вариантов особей и в конечном итоге ведет к *дивергенции*. По современным представлениям, внутривидовая конкуренция не играет той решающей

роли в процессах видообразования, которую отводил ей Дарвин, хотя существенно повышает интенсивность отбора. Межвидовая конкуренция имеет место между особями экологически близких видов. Она может быть пассивной (потребление ресурсов внешней среды, необходимых обоим видам) и активной (подавление одного вида другим). Часто межвидовая конкуренция возникает между близкородственными видами при установлении вторичного перекрыwania ареалов, когда географическая изоляция нарушается уже после завершения процессов аллопатрического видообразования. Зачастую при этом имеют место антагонистические отношения между родственными видами, когда один вид вытесняет другой (принцип конкурентного исключения, или *Гаузе принцип*). Естественный отбор при межвидовой конкуренции направлен на увеличение экологических различий между конкурирующими видами и образование ими разных *экологических ниш*.

Половой отбор – форма естественного отбора у ряда групп животных, основанная на соперничестве особей одного пола (чаще мужского) за спаривание с особями другого пола. В результате полового отбора или при его участии у многих видов животных в процессе эволюции возникли и развились вторичные половые признаки. Особи одного вида с более резко выраженными вторичными половыми признаками (например, у самцов – яркое оперение, мощные рога, клыки) легче привлекают особей другого пола, что ведет к их преимущественному размножению. Концепция полового отбора выдвинута Ч. Дарвином (1859, 1871) в связи с объяснением фактов полового диморфизма. Борьба между самцами не ставит вопрос о выживаемости, о борьбе за условия, необходимые для жизни (пища, жизненное пространство и т. д.). «Побежденные», как правило, выживают и могут быть даже более долговечными, чем победители, а в следующем сезоне спаривания могут оказаться «победителями». Половой отбор отсутствует в большинстве типов животных и у всех растений; как фактор эволюции он действует только на высших этапах развития различных групп животных, главным образом у птиц и млекопитающих, в связи с развитием нервной системы и ее сигнальной деятельности.

Селекция (от лат. *selectio* – выбор, отбор) – наука о методах создания сортов, гибридов растений и пород животных, штаммов микроорганизмов с нужными человеку признаками. Селекцией называют также отрасль сельскохозяйственного производства, занимающуюся выведением сортов и гибридов сельскохозяйственных культур, пород животных. Теоретической основой селекции является генетика. Отбор,

гибридизация с использованием гетерозиса, полиплоидия и мутагенез – основные методы селекции. В зависимости от целей проводят селекцию на качество (вкус, содержание белка в зерне, жирномолочность и т. д.), устойчивость к болезням, вредителям и неблагоприятным климатическим условиям, урожайность у растений, плодовитость и продуктивность у животных. Результатом селекционного процесса являются: сорт растений, порода животных, штамм микроорганизмов, созданные человеком и имеющие определенные наследственные свойства. Все организмы, составляющие эту совокупность, имеют сходные, наследственно закрепленные особенности, однотипную реакцию на условия среды. Как наука селекция окончательно оформилась благодаря трудам Ч. Дарвина. Он проанализировал огромный материал по одомашниванию животных и введению в культуру растений и на этой основе создал учение об искусственном отборе. Селекция как процесс представляет собой специфическую форму эволюции, подчиняющуюся общим закономерностям. Главная отличительная особенность селекции как процесса состоит в том, что естественный отбор заменен на искусственный, проводимый человеком. Н. И. Вавилов назвал селекцию «эволюцией, направляемой волей человека». Основными разделами селекции как науки являются:

- 1) учение об исходном материале;
- 2) учение о типах и источниках наследственной изменчивости;
- 3) учение о роли среды в развитии признаков и свойств;
- 4) теория искусственного отбора.

Стабилизирующий отбор – одна из форм естественного отбора, благоприятствующая сохранению в популяции оптимального в данных условиях фенотипа (который становится преобладающим) и действующая против проявлений фенотипической изменчивости; наблюдается при длительном сохранении постоянных условий внешней среды. Теория стабилизирующего отбора разработана И. И. Шмальгаузен (1946). Оптимальный фенотип формируется на основе разных генотипов посредством так называемой канализации морфогенеза (К. Уоддингтон, 1957), направляющей формирование с помощью геномодификаторов в определенные русла. Этим объясняется фенотипическая однородность популяции, включающей разнородные генотипы. При длительном действии стабилизирующего отбора фенотипы некоторых видов организмов могут оставаться практически неизменными в течение миллионов лет (так называемые *персистентные формы*). Генофонд же вида продолжает изменяться с возникновением новых мутаций. Таким образом, несмотря на фенотипическое сходство пред-

ков и потомков у персистентных форм, в генетическом отношении они могут существенно отличаться друг от друга. С действием стабилизирующего отбора в условиях изоляции территориально разъединенных (аллопатрических) популяций предкового вида связано возникновение сходных близкородственных видов – видов-двойников.

2.3. Вид и видообразование

Аллопатрия (от греч. *allos* – иной, другой и *patris* – родина) – обитание разных групп организмов (в том числе популяций одного вида) в различных географических районах. Действием естественного отбора каждая популяция данного вида приспосабливается к специфическим условиям ее местообитания. Генетически это выражается в присущей каждой популяции характерной частоте встречаемости разных аллелей, а фенотипически – в имеющих приспособительное значение особенностях строения, физиологии, экологии, поведения входящих в ее состав особей. Аллопатрия лежит в основе аллопатрического видообразования (ср. *симпатрия*).

Амфидиплоид (от греч. *amphi* – с обеих сторон, *diploos* – двойной и *eidōs* – вид), **аллотетраплоид** – организм, возникший на основе межвидовой гибридизации и имеющий два диплоидных набора хромосом (по одному диплоидному набору от каждого вида). Впервые межродовой плодовой аллотетраплоид – рафанобрассика – получен в начале XX в. (в 20-х гг.) Г. Д. Карпеченко от скрещивания редьки и капусты. Затем были выведены амфидиплоиды между рожью и пшеницей – тритикале и др., сочетающие в себе морфологические признаки исходных видов. Амфидиплоиды плодовые, поскольку у них каждая хромосома имеет гомологичную себе; мейоз у амфидиплоидов протекает, как правило, нормально. В селекции амфидиплоиды используют для преодоления стерильности межвидовых гибридов. Амфидиплоиды имеют важное значение в видообразовании, используются в ресинтезе (воссоздании) старых видов. Например, экспериментально в результате скрещивания терна с алычой получена культурная слива, что служит доказательством ее исходного происхождения путем межвидовой гибридизации.

Ареал (от лат. *area* – площадь, пространство) – часть земной поверхности (территории или акватории), в пределах которой распространены и проходит полный цикл своего развития данный таксон (вид, род, семейство и т. д. или какой-либо тип сообщества). Ареал – столь же

неотъемлемая часть характеристики какого-либо таксона, как и морфологические и экологические его особенности. Пространство, на котором происходит становление вида, называется первичным ареалом. Сформировавшийся ареал может затем расширяться в результате расселения или уменьшаться вследствие вымирания (или уничтожения) вида на части заселенного им пространства.

Ареал называется сплошным, если вид встречается во всех подходящих для него местообитаниях в пределах ареала (например, ель сибирская в средней тайге европейской части России). Иногда у границы своего ареала вид заселяет обособленные участки, которые называют островными местонахождениями. Если ареал распадается на несколько разобщенных территорий, настолько удаленных друг от друга, что обмен семенами или спорами между растениями или миграции животных невозможны, его называют прерывистым, или дизъюнктивным (например, ареал зайца-беляка в Европе – острова Ирландия, Исландия, районы северной части Великобритании, Альпы, европейская часть России и т. д.). Остаточные, очень ограниченные ареалы древних видов (родов или семейств), некогда занимавшие обширные территории, называют реликтовыми (например, у гинкго). Ареалы различаются также по величине: от наиболее обширных по площади, свойственных *космополитам*, до незначительных, характерных для *эндемиков*. В зависимости от занимаемой площади и зональной приуроченности какого-либо таксона говорят о его субтропическом, пантропическом, биполярном, циркумбореальном ареале.

Ареалы многих видов животных и растений претерпевают все возрастающие изменения под влиянием деятельности человека. Сведение лесов, распашка степей, осушение болот ведут к исчезновению биотопов большого числа видов и, следовательно, к сокращению их ареалов, а иногда и к гибели автохтонных видов. Одновременно нарушение или коренное изменение растительного покрова может создать местообитания, доступные аллохтонным видам, т. е. ведет к расширению их ареалов.

Вид – основная структурная единица в системе живых организмов, качественный этап их эволюции. Окончательное определение вида до сих пор не разработано. Обычно под видом понимается совокупность популяций особей, способных к скрещиванию с образованием плодового потомства, населяющих определенный ареал, обладающих рядом общих морфофизиологических признаков и типов взаимоотношений с абиотической и биотической средой и отделенных от других таких же групп особей практически полным отсутствием гибридных форм.

Видообразование – процесс возникновения новых видов в результате разветвления предковой исходной линии на несколько новых. Проблема видообразования принципиально решена Ч. Дарвином (1859) в его концепции дивергенции; последняя происходит под влиянием естественного отбора, действующего в условиях внутривидовой конкуренции в пользу особей, наиболее отличающихся от исходной формы. Если эти отличия приводят к нескрещиваемости с особями исходного вида, то обособленная форма становится новым самостоятельным видом. Промежуточные формы из-за сходимости требований к факторам существования конкурируют интенсивнее и быстрее вымирают. Принцип дивергенции объясняет происхождение многообразия органического мира. Дарвин аналогичным образом объяснил образование родов, семейств и т. д.

Различают три способа видообразования: *аллопатрическое* (или географическое), *симпатрическое* (или экологическое) и *парапатрическое*.

Симпатрическое видообразование связано с заселением новых мест обитания в пределах ареала своего вида. Новые условия будут способствовать выявлению и закреплению новых мутаций и изменению направления естественного отбора, что приведет к изменению генофонда, затем к образованию новых подвидов и т. д.

Аллопатрическое видообразование связано с пространственной изоляцией отдельных популяций данного вида (горы, реки, пустыни и т. д.), которая препятствует свободному скрещиванию между обособленными популяциями. Постепенно в таких популяциях происходит генетическая дивергенция, приводящая к образованию новых подвидов и т. д.

Парапатрическое видообразование: у малоподвижных или неподвижных организмов, таких как растения, роющие (т. е. обитающие в подземных норах) грызуны или нелетающие насекомые, видообразование может происходить путем возникновения уникальных в генетическом отношении организмов, которые: 1) способны использовать несколько отличные, но физически смежные местообитания и 2) репродуктивно изолированы от других популяций вида. По краям ареала вида, но не в изоляции появляются особи, обладающие как новыми физиологическими признаками, которые впоследствии дают им возможность занять новую экологическую нишу, так и известной степенью репродуктивной изоляции, которая в дальнейшем усиливается отбором. В то время как при аллопатрическом видообразовании дифференциация предшествует развитию изоляции, при парапатрическом видообразовании оба процесса происходят одновременно или почти

одновременно. Парapatрическое видообразование, возможно, встречается не так часто, как аллопатрическое, но, в частности у растений, оно может быть более распространенным, чем это принято считать.

Дивергенция – независимое образование различных признаков у родственных организмов. В основе дивергенции (расхождения признаков) лежит экологическая дифференциация вида на самостоятельные формы. Начальное обособление внутривидовых форм (экоэлементов) обусловлено их приспособлением к разным условиям ареала вида. Дальнейшая эволюция экоэлементов и местных популяций приводит к образованию экологических или географических рас, заканчиваясь в итоге формированием самостоятельных видов. Различия между видами одной группы в процессе эволюции все более и более углубляются, но общность признаков морфофизиологической организации сохраняется, что свидетельствует о происхождении этой группы видов от общего родоначального предка. В результате дивергенции образуются гомологичные органы, т. е. органы, сходные по происхождению, но выполняющие разные функции. Исходным условием разделения вида на формы, которые станут затем самостоятельными видами, является его полиморфная структура. Внешним же фактором дивергенции выступает разнообразие экологических условий. Конкретные пути дивергенции определяются взаимодействием внешних и внутренних факторов. Расхождение внутривидовых форм и видов по разным местообитаниям определяется конкуренцией за одинаковые условия, выход из которой и заключается в расселении их по разным местообитаниям. Таким образом, при дивергенции сходство между организмами объясняется общностью их происхождения, а различия – приспособлением к разным условиям среды.

Изоляция – исключение или затруднение свободного скрещивания между особями одного вида, ведущее к обособлению внутривидовых групп и новых видов. Географическая изоляция – обособление определенной популяции от других популяций того же вида каким-либо труднопреодолимым географическим барьером. *Географическая* изоляция – один из важных факторов видообразования, т. к. она препятствует скрещиванию и тем самым – обмену наследственной информацией между обособленными популяциями. *Репродуктивная* (биологическая) изоляция – нескрещиваемость в природных условиях между обитающими вместе организмами. Выделяют несколько основных форм репродуктивной изоляции (этологическая, экологическая, сезонная, генетическая и т. д.), которые возникают независимо друг от друга

и могут сочетаться в любых комбинациях. Репродуктивная изоляция обуславливает возникновение независимости генофондов двух популяций, которые после этого могут стать самостоятельными видами. Возникновению репродуктивной изоляции часто способствует длительная географическая изоляция.

Микроэволюция – совокупность эволюционных процессов, протекающих в популяциях вида и приводящих к изменениям генофондов этих популяций и образованию новых видов. Микроэволюция происходит на основе наследственной изменчивости под контролем естественного отбора. Генетическая изменчивость – источник появления новых признаков, отбор – единственный творческий фактор микроэволюции, направляющий эволюционные изменения по пути формирования адаптаций организмов к изменяющимся условиям среды. На характер процессов микроэволюции могут оказывать влияние колебания численности популяций, миграция, связанная с обменом генетической информацией между ними, их изоляция и дрейф генов. Процессы микроэволюции приводят в конечном итоге к видообразованию.

Монофилия – происхождение группы организмов от общего предка; один из основных принципов эволюции органического мира. Классическое понимание монофилии подразумевает возникновение таксона любого ранга от единственного родоначального вида на основе дивергенции или адаптивной радиации, при этом филогенез изображается в виде родословного древа. Широкое распространение в филогенезе различных групп организмов явлений эволюционного параллелизма затрудняет практическое использование классической концепции монофилии в систематике, поскольку границу между предковым и дочерним таксонами зачастую пересекают несколько параллельно эволюционирующих филетических линий, общий предок которых существовал на более ранних этапах филогенеза. Этот частный случай монофилии называют иногда парафилией. Дж. Симпсон (1960) предложил рассматривать таксон как монофилетический, если он происходит одним или несколькими корнями от одного таксона более низкого ранга (т. е. тип – от класса, класс – от отряда, отряд – от семейства и т. д.). По этому определению, например, класс млекопитающих, возникший несколькими линиями от отряда терапсид, является монофилетическим.

Полиморфизм (от греч. *polymorphos* – многообразный) – наличие в пределах одного вида резко отличных по облику особей, не имеющих переходных форм. Если таких форм две, явление называют

диморфизмом (частный случай – половой диморфизм). В генетике под полиморфизмом понимают устойчивое поддержание в популяции двух и более генотипических классов особей, имеющих четкие фенотипические отличия, что обусловлено гетерогенностью условий среды и отражает приспособительную дифференциацию генотипической структуры популяции. Поддержание полиморфизма достигается посредством различных генетических механизмов: путем облигатной гетерогаметности особей одного пола (половой диморфизм), за счет адаптивного преимущества гетерозигот (балансированный полиморфизм) и др. За счет генетического полиморфизма популяция или вид приспособляется к разнообразию условий среды и их колебаниям.

Полифилия – происхождение данной группы организмов от нескольких предковых групп, не связанных близким родством. Полифилия осуществляется путем *конвергенции* и противопоставляется *монофилии*, как эволюционному принципу, основанному на *дивергенции*. С позиций филогенетической систематики установление полифилетического происхождения данного таксона требует его разделения на соответствующее число монофилетических групп. Например, была доказана полифилия зайцеобразных и грызунов, прежде объединявшихся в один отряд, а ныне выделенных в два самостоятельных отряда. Иногда термином «полифилия» обозначают пересечение таксономической границы между предковой и дочерней группами организмов несколькими родственными филетическими линиями, эволюционировавшими параллельно (см. *параллелизм* в 3), что в действительности является особым случаем монофилетической эволюции, называемой иногда *парафилией*.

Симпатрия (от греч. *syn* – вместе и *patris* – родина) – совместное обитание в одном географическом районе разных видов или генетически различающихся внутривидовых групп организмов (биологических рас) с разными экологическими особенностями (сроки и места размножения, объекты питания, способы добывания пищи и т. п.). Например, «яровые» и «озимые» расы некоторых лососевых и осетровых рыб нерестятся в одних и тех же водоемах, но в разные сроки, что затрудняет обмен наследственной информацией между ними (ср. *аллопатрия*, см. *видообразование*).

3. МАКРОЭВОЛЮЦИЯ И ЕЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ

Анаболия – надставка, добавление новой стадии в конце морфогенеза какого-либо органа с соответствующим удлинением его онтогенетического развития; одна из форм (*модусов*) филэмбриогенезов. При эволюции по пути анаболии более ранние стадии морфогенеза не изменяются, а стадия, непосредственно предшествующая новой, рекапитулирует позднюю стадию эмбрионального развития предковой формы, т. е. близка к состоянию органа у взрослого предка. Таким образом, в результате анаболии проявляется биогенетический закон, особенно четко это происходит при длительной эволюции данного органа по пути анаболии. Посредством анаболии происходили, например, эволюционные преобразования конечностей лошадей: в их филогенетическом ряду осуществлялось усиленное развитие среднего пальца при постепенной редукции боковых. Эти изменения рекапитулируют в онтогенезе современных форм. Выпадение конечных стадий онтогенеза – отрицательная анаболия, или аббревиация (ср. *архаллаксис, девиация*).

Аналогия (от греч. *analogia* – сходство, подобие) – вторичное, не унаследованное от общих предков морфологическое сходство органов у организмов разных систематических групп, обусловленное сходством выполняемых этими органами функций. Аналогия развивается в результате конвергенции. Обычно аналогичное сходство не бывает глубоким, и его вторичный характер легко распознать (например, аналогия крыльев птиц и насекомых, которые имеют общие черты строения и функционирования, но формируются в ходе эмбрионального развития из совершенно разных клеточных элементов), но иногда аналогичные органы могут приобрести поразительно сходное строение (например, глаза позвоночных и головоногих моллюсков очень сходны как по общему плану строения, так и по многим структурным элементам, хотя совершенно по-разному развиваются в онтогенезе).

Конвергентное сходство (аналогия) обычно возникает в эволюции только у отдельных органов, находящихся под мощным давлением естественного отбора в сходном направлении.

Ароморфоз (от греч. *airo* – поднимаю и *morphosis* – образец, форма) – эволюционное преобразование строения и функций организмов, имеющее общее значение для организма в целом и ведущее к морфофизиологическому прогрессу. Концепция ароморфоза разработана А. Н. Северцовым, который под ароморфозом понимал и сам морфофизиологический прогресс как направление эволюции, обозначаемое иногда термином «арогенез».

В результате ароморфоза организмы получают большие преимущества в борьбе за существование, реализуют качественно новые возможности для освоения ресурсов внешней среды. Эти возможности реализуются в процессе развития *идиоадаптаций* и других более узких приспособлений, на базе которых могут формироваться новые ароморфозы. Развитие ароморфозов и идиоадаптаций обусловлено одними и теми же эволюционными механизмами, они отличаются лишь по своему значению для организма в целом. Так, легкие для кистеперых рыб (предков наземных позвоночных) были идиоадаптацией, позволявшей им существовать в водоемах с пониженным содержанием растворенного в воде кислорода. Для их потомков (наземных позвоночных) совершенствование легочного дыхания стало ароморфозом. По А. Н. Северцову, в филогенезе происходит чередование редких и относительно быстро протекающих ароморфозов и более длительных периодов многочисленных идиоадаптаций.

В эволюции млекопитающих можно выделить несколько крупных ароморфозов: возникновение шерстного покрова, живорождение, вскармливание детенышей молоком, приобретение постоянной температуры тела, прогрессивное развитие легких, кровеносной системы и головного мозга. Высокий общий уровень организации млекопитающих, достигнутый благодаря перечисленным ароморфозным изменениям, позволил им освоить все возможные среды обитания и привел в итоге к появлению высших организмов. Формирование ароморфоза – длительный процесс, происходящий на основе наследственной изменчивости и естественного отбора.

Архаллаксис (от греч. *arche* – начало и *allaxis* – изменение) – эволюционное изменение органа на самых ранних стадиях его морфогенеза, приводящее к существенной перестройке всех последующих его стадий; одна из форм (модусов) филэмбриогенезов. Рекапитуляции при архаллаксисе существенно нарушаются. По пути архаллаксиса осуществлялись эволюционные преобразования у предков змей, приведшие к значительному увеличению числа мезодермальных сегментов; волосяной покров млекопитающих, судя по характеру его морфо-

генеза, возник в эволюции их предков также посредством архаллаксии (ср. *анаболия, девиация*).

Атавизм (от лат. *atavus* – предок) – появление у отдельных организмов данного вида признаков, которые существовали у отдаленных предков, но были утрачены в процессе эволюции. Возникновение атавизма в онтогенезе особи объясняется тем, что гены (и морфогенетические системы), ответственные за данный признак, сохраняются в процессе эволюции в генофонде, но их действие при нормальном онтогенезе блокировано генами-репрессорами. Через много поколений в онтогенезе блокирующее действие по разным причинам может быть снято, и признак у отдельных особей проявляется вновь. Иногда атавизм возникает при регенерации утраченных особью органов. Атавизм может наблюдаться также при *ретардации* – задержке онтогенетического развития какого-либо признака на ранних стадиях. В отличие от атавистических структур, рудименты присутствуют у всех особей вида. Примеры атавизма: трехпалость у современных лошадей, развитие дополнительных пар млечных желез у животных, хвоста и волосяного покрова на всем теле у человека.

Биогенетический закон – обобщение в области взаимоотношений онтогенеза и филогенеза организмов, установленное Ф. Мюллером (1864) и сформулированное Э. Геккелем (1866): «онтогенез всякого организма есть краткое и сжатое повторение (*рекапитуляция*) филогенеза данного вида». Биогенетический закон позволяет использовать данные эмбриологии для воссоздания хода филогенеза. Филогенез, по Геккелю, осуществляется главным образом путем появления (наращивания) новых стадий в конце онтогенеза, поэтому он является механической причиной онтогенеза. Но последний не может удлиняться бесконечно, и число повторяемых в онтогенезе филогенетических стадий постепенно сокращается. Кроме того, на всех стадиях онтогенеза возникают новые признаки, связанные с развитием приспособлений соответствующих стадий к условиям их существования. Эти признаки, нарушающие рекапитуляцию, Геккель назвал *ценогенезами* в отличие от консервативных признаков и процессов – *палингенезов*. Биогенетический закон позволяет использовать данные эмбриологии для воссоздания хода филогенеза. Геккель предложил метод тройного параллелизма для филогенетических исследований – сопоставление данных палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии. Согласно Геккелю, в онтогенезе повторяются целые филогенетические стадии. Более поздние исследования онтогенеза показали, что ценогенезы чрезы-

чайно обильны в любом конкретном онтогенезе и рекапитуляция целых филогенетических стадий невозможна. Рекапитулируют лишь отдельные признаки и процессы. А. Н. Северцов разработал концепцию филэмбриогенезов, в которой показал, что эволюция организмов происходит на основе наследственных изменений любых стадий онтогенеза; филогенез представляет собой генетический ряд онтогенезов, а биогенетический закон – это лишь частный случай соотношений онто- и филогенеза и соблюдается только при эволюции онтогенеза данного вида путем надставки его последних стадий – *анаболии*.

Гомология (от греч. *homologia* – соответствие, согласие) – соответствие органов у организмов разных видов, основанное на общности их происхождения. Строение передних конечностей позвоночных, несмотря на выполнение этими органами совершенно разных функций, в принципиальных чертах сходно. Некоторые кости в скелете конечностей могут отсутствовать, другие – срастаться, относительные размеры костей могут меняться, но они гомологичны, т. к. имеют сходное эмбриональное происхождение. Эволюционный смысл явлений гомологии стал понятен после создания Ч. Дарвином (1859) теории естественного отбора. Для доказательства гомологии органов у разных видов необходимо наличие 3 критериев: сходства морфологического, сходства их положения в организме по отношению к другим органам, сходства морфогенеза. В XX в. термин «гомология» стали использовать для обозначения соответствия генетических структур (*АА* – гомологичные гены). Понятию «гомология» противостоит понятие «аналогия» (см. выше).

Девияция (от лат. *deviatio* – отклонение) – уклонение в развитии, эволюционное изменение морфогенеза какого-либо органа на одной из средних стадий; одна из форм (модусов) филэмбриогенезов. При эволюции путем девияции рекапитуляция возможна только на стадиях онтогенеза, предшествующих измененной. Согласно А. Н. Северцову, посредством девияции у наземных позвоночных осуществлялись эволюционные преобразования рудиментарной жаберной щели между челюстной и подъязычной висцеральными дугами (брызгальца) в полость среднего уха. Сложные коренные зубы млекопитающих, судя по характеру их морфогенеза, возникли также путем девияции (ср. *архаллаксис*, *анаболия*).

Идиоадаптация (*алломорфоз*) – частное приспособление организмов к определенному образу жизни в конкретных условиях внешней среды. Идиоадаптация не сказывается существенно на общем уровне

организации данной группы в отличие от ароморфоза и регрессивных изменений – катаморфоза. Примеры идиоадаптации: разные типы клювов у птиц в связи с использованием различной пищи и способов ее добывания, разные приспособления для распространения семян у растений и т. д.

Катаморфоз – регрессивные преобразования организмов при переходе их к более простым условиям существования. Катаморфоз часто связан с потерей организмами в процессе эволюции некоторых приспособлений к частным условиям существования. Генетическая основа катаморфоза – накопление мутаций, вызывающих недоразвитие органов, потерявших свое значение при переходе, например к неподвижному образу жизни. Однако у таких организмов могут появляться и прогрессивные изменения в отдельных системах органов.

Конвергенция (от лат. *converge* – приближаюсь, схожусь) – независимое развитие сходных признаков у разных групп организмов в сходных условиях внешней среды. Сходство признаков, возникающее в результате конвергенции, называется *аналогией*, в отличие от *гомологии* – сходства, основанного на происхождении разных групп от общего предка путем *дивергенции*. Термин «конвергенция» введен Ч. Дарвином. Конвергенция может затрагивать особенности строения любых органов. Так возникли, например, сходство формы тела и конечностей у быстро плавающих рыб (хрящевых и костных) и морских млекопитающих (дельфинов); сходство крыльев у птиц и рукокрылых млекопитающих; сходство формы тела у прыгающих млекопитающих; сходство вегетативных органов (стебли с фотосинтезирующей тканью, редуцированные шиповидные листья) у различных суккулентных растений (кактусов, молочаев и др.) и т. д. В сходных местообитаниях, разобщенных во времени и пространстве, могут конвергентно развиваться целые биоценозы, включающие ряды конвергентных видов. Так, в Австралии эволюция сумчатых млекопитающих привела к формированию многих видов, конвергентных с видами плацентарных млекопитающих, обитающих на других материках (волк – сумчатый волк и т. д.).

Макроэволюция – эволюционные преобразования, ведущие к образованию систематических единиц более высокого ранга, чем вид (родов, семейств, отрядов, классов и т. д.). Макроэволюция – надвидовая эволюция, в отличие от микроэволюции, происходящей внутри вида, внутри его популяций. Однако принципиальных отличий между

этими процессами нет, т. к. в основе макроэволюционных преобразований лежат микроэволюционные. Высшая систематическая группа берет начало в процессах микроэволюции, происходящих в популяциях. В макроэволюции действуют те же процессы – борьба за существование, естественный отбор и связанное с ними вымирание. Макроэволюция носит дивергентный характер, так же как и микроэволюция. Макроэволюция представляет собой обобщенную картину эволюционных изменений, наблюдаемую в широкой исторической перспективе. Поэтому только на уровне макроэволюции обнаруживаются общие тенденции, направления и закономерности эволюции органического мира, которые не поддаются наблюдению на уровне микроэволюции.

Онтогенез – индивидуальное развитие особи, вся совокупность ее преобразований от зарождения (оплодотворение яйцеклетки, начало самостоятельной жизни органа вегетативного размножения или деление материнской одноклеточной особи) до конца жизни (смерть или новое деление особи). Термин «онтогенез» введен Э. Геккелем в 1866 г. В ходе онтогенеза происходит дифференцировка и интеграция частей развивающегося организма. Согласно современным представлениям, в клетке, с которой начинается онтогенез, заложена определенная программа дальнейшего развития организма в виде кода наследственной информации. В ходе онтогенеза эта программа реализуется в процессе взаимодействия между ядром и цитоплазмой в каждой клетке зародыша, между разными его клетками и между клеточными комплексами. Наследственный аппарат определяет лишь общее направление морфогенетических процессов, конкретное осуществление которых в большей или меньшей степени (но в пределах наследственно закрепленной нормы реакции) зависит от воздействия внешних условий. У разных групп организмов степень жесткости наследственной программы онтогенеза и возможности ее регуляции варьируют в широких пределах. У животных важную роль в регуляции онтогенетических процессов играют нервная и эндокринная системы. Наиболее сложен онтогенез многоклеточных животных, размножающихся половым способом. В их онтогенезе выделяют следующие основные периоды (этапы): предзародышевый (проэмбриональный), включающий развитие половых клеток и оплодотворение; зародышевый (эмбриональный) – до выхода организма из яйцевых и зародышевых оболочек; послезародышевый (постэмбриональный) – до достижения половой зрелости; взрослое состояние, включая последующее старение организма. Выделяют три типа онтогенеза животных: личиночный, яйцекладный, внутриутробный.

У растений, размножающихся половым путем, онтогенез начинается с развития оплодотворенной яйцеклетки. Характерная особенность онтогенеза растений – чередование бесполого (спорофит) и полового (гаметофит) поколений. Спорофит образуется из зиготы, гаметофит – из прорастающей споры. Обычно онтогенез растений делят на следующие этапы: эмбриональный, ювенильный, зрелости, размножения, старости. В ходе онтогенеза растений осуществляется рост, связанный с увеличением размеров и новообразованием элементов структуры организма, и развитие, ведущее к качественным изменениям этой структуры. Благодаря прикрепленному образу жизни, большинство растений приобрело специфические приспособительные реакции: период покоя, фотопериодизм, термопериодизм и др.

Палеонтологическая летопись – остатки животных и растений, а также следы их жизнедеятельности, сохранившиеся в последовательных слоях осадочных пород. Палеонтология – основной документ для восстановления истории развития отдельных групп организмов, времени появления и вымирания, темпов эволюции, филогенеза, расширения и сужения ареалов, миграций. Однако только на основе палеонтологической летописи полная картина развития органического мира не может быть воссоздана, т. к. в палеонтологической летописи отсутствует ряд звеньев (неполнота палеонтологической летописи). Обычно в ископаемом состоянии сохраняется только минерализованный скелет животных, хотя известны редкие находки отпечатков медуз и червей. От некоторых организмов, в частности от растений, сохраняются разрозненные части (отпечатки листьев, стволы, плоды, пыльца), по которым не всегда удается воссоздать облик целого организма. Возможность сохранения остатков зависит также от образа жизни животных, их обилия и многих других причин. Остатки кистеперых рыб хорошо известны из отложений верхнего палеозоя и мезозоя; считалось, что в мелу группа вымерла. В 1938 г. у Коморских островов в Индийском океане обнаружена современная кистеперая рыба – латимерия. Таким образом, для выяснения истории тех или иных групп имеют значение не только массовые, но и единичные находки, т. к. они могут дать представление о переходных формах и т. д.

Параллелизм – независимое развитие сходных признаков в эволюции близкородственных групп организмов. В результате параллелизма вторично приобретенное сходство разных групп как бы накладывается на их сходство, обусловленное общностью происхождения. Так возникает особая категория сходства органов у разных видов (го-

мойология). Параллелизм широко распространен в филогенезе различных групп организмов. Так, по-видимому, путем параллелизма развивались приспособления к водному образу жизни в трех линиях эволюции ластоногих (моржи, ушастые и ластоногие тюлени); у нескольких групп крылатых насекомых передние крылья преобразовались в надкрылья; у разных групп кистеперых рыб развивались признаки земноводных; у нескольких групп зверообразных пресмыкающихся (триасид) – признаки млекопитающих. Возникновение параллелизма связано с сохранением родственными группами организмов определенной генетической общности, а также сходства процессов онтогенеза и его регуляции. В генофондах родственных видов закономерно появляются сходные, т. е. гомологичные, мутации (закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, установленный Н. И. Вавиловым).

При действии на популяции родственных видов сходно направленного естественного отбора изменения этих популяций идут сходными путями, что и выражается в параллелизме (см. также *конвергенция*).

Прогресс в живой природе – совершенствование и усложнение организмов в процессе эволюции. А. Н. Северцов (1925) предложил различать:

– *биологический прогресс* – результат успеха данной группы организмов в борьбе за существование, характеризующийся повышением численности особей данного таксона, расширением его ареала и распадением на подчиненные систематические группы;

– *морфофизиологический прогресс* – эволюцию организмов по пути усложнения и совершенствования их организации. По А. Н. Северцову, морфофизиологический прогресс характеризуется повышением степени дифференциации организма и интенсификацией функций, ведущими к повышению уровня общей энергии жизнедеятельности организма. Морфофизиологический прогресс – одно из нескольких возможных направлений эволюции, способствующих при соответствующем образе жизни достижению биологического прогресса. Морфофизиологический прогресс характерен в наибольшей степени для тех групп организмов, которые ведут активный образ жизни, в частности позвоночных и членистоногих. Эволюционные преобразования, ведущие к морфофизиологическому прогрессу, А. Н. Северцов назвал ароморфозами. Позднее рядом ученых были указаны другие важные критерии морфофизиологического прогресса: совершенствование интеграции живых систем (И. И. Шмальгаузен, 1938), повышение уровня их гомеостаза (Дж. Хаксли, 1942), рост объема информации и совершенствование способов ее обработки.

Регресс (от лат. *regressus* – возвращение, движение назад) в живой природе – упрощение организмов в процессе эволюции. А. Н. Северцов (1925) предложил различать:

– *биологический регресс* – эволюционный упадок данной группы организмов, которая не смогла приспособиться к изменениям условий внешней среды или не выдержала конкуренции с другими группами; характеризуется уменьшением числа подчиненных систематических групп, может привести к вымиранию данной группы;

– *морфофизиологический регресс* – общая дегенерация, или катаморфоз – упрощение организации в ходе эволюции данной группы, сопровождающееся утратой ряда функций и выполнявших их органов, один из путей достижения биологического прогресса; особенно в тех случаях, когда последний связан с развитием приспособлений к неподвижному, прикрепленному образу жизни или к эндопаразитизму.

Рекапитуляция – повторение в эмбриогенезе современных организмов признаков, имевших место у взрослых предков. Сходство зародышевых признаков высших организмов с особенностями строения взрослых представителей более низкоорганизованных групп впервые отмечено И. Меккелем (1811). Например, дихотомическое ветвление первых листьев у папоротников повторяет дихотомическое ветвление стеблей, характерное для их предков – палеозойских риниофитов. Понимание рекапитуляции как результата определенных соотношений онто- и филогенеза стало возможным лишь на основе эволюционного учения Ч. Дарвина. В концепции биогенетического закона Э. Геккеля (1866) рекапитуляция рассматривалась как непосредственный результат эволюционного формирования онтогенеза: признаки взрослых предков после изменения их организации посредством прибавления новой стадии в конце онтогенеза переходили в эмбриональное состояние и повторялись у потомков в качестве зародышевых. А. Н. Северцов (1911–1939) показал, что рекапитуляция характерна лишь для отдельных органов (а не для целых стадий развития всего организма, как полагал Геккель) при их эволюционных преобразованиях по способу анаболии – добавление новой стадии в конце морфогенеза какого-либо органа с соответствующим удлинением его онтогенетического развития.

Рудименты (*рудиментарные органы*) – сравнительно упрощенные, недоразвитые (по сравнению с гомологичными структурами предковых и близких форм) структуры, утратившие свое основное значение в организме в процессе эволюции. Рудименты закладываются во время зародышевого развития, но полностью не развиваются. Клас-

сические примеры рудиментарных органов: у китообразных на месте заднего пояса конечностей располагаются в толще туловищной мускулатуры от одной до трех небольших косточек, связанных в настоящее время лишь с мышцами мочеполовой системы. Эти рудименты тазовых костей подтверждают факт происхождения китов и дельфинов от наземных четвероногих предков с развитыми задними конечностями. Рудиментарные задние конечности питона также указывают на происхождение ныне безногих змей от предков с развитыми конечностями. Много рудиментарных органов у человека: ушные мышцы, мелкая мускулатура, поднимающая основания волосяных фолликулов («гусиная кожа»). У диких млекопитающих поднятие волос и сейчас имеет важное терморегуляционное значение, у человека же эта функция кожной мускулатуры, несомненно, рудиментарна. У человека к рудиментам относятся также хвостовые позвонки, волосяной покров туловища, аппендикс и т. д. В отличие от атавизмов, рудименты встречаются почти у всех членов данной популяции и выполняют какие-либо специальные функции, важные для вида, например, аппендикс у человека является органом лимфотворения.

Филогенез (*филогения*) – историческое развитие мира живых организмов как в целом, так и отдельных таксономических групп: царств, типов (отделов), классов, отрядов (порядков), семейств, родов, видов. Исследование филогенеза и его реконструкция необходимы для развития общей теории эволюции и построения естественной системы организмов. Э. Геккель предложил использовать для изучения филогенеза метод тройного параллелизма – сопоставление данных палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии. В настоящее время в филогенетике все шире используются данные генетики, биохимии, молекулярной биологии, этологии, биогеографии, физиологии и др. Графическое изображение филогенеза – родословное (или филогенетическое) древо. Основная движущая сила, определяющая адаптивный характер филогенетических преобразований организмов – естественный отбор. Любые филогенетические преобразования происходят посредством перестройки онтогенезов особей; при этом приспособительную ценность могут иметь изменения любой стадии индивидуального развития. Таким образом, филогенез представляет собой преемственный ряд онтогенезов последовательных поколений.

Ценогенез – приспособление организма к специфическим условиям эмбрионального или личиночного развития. Примеры ценогенеза: качественные новообразования – амнион, хорион, аллантоис, жел-

точный мешок, плацента и тому подобные провизорные (временные) зародышевые органы; изменения темпов эмбрионального развития – *гетерохронии* и сроков появления эмбриональных закладок – *гетеротопии*. Современное понимание ценогенеза как чисто эмбриональных и личиночных приспособлений введено А. Н. Северцовым (1912) в его теории филэмбриогенезов. В этом смысле синонимом ценогенеза является введенный Б. С. Матвеевым термин «эмбриоадаптация».

4. ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Абиогенный путь возникновения жизни на Земле – возникновение живых тел из веществ неорганической (неживой) природы, которое происходило в три этапа. Автор этой гипотезы – отечественный ученый А. И. Опарин (1924). На его гипотезе основаны почти все современные представления о происхождении жизни на Земле.

Первый этап возникновения жизни, согласно гипотезе А. И. Опарина, – это образование органических веществ из неорганических, происходившее в водах первичного океана более 365 млн лет назад. При этом на Землю, которую еще не защищал озоновый экран, свободно проникало ультрафиолетовое излучение, в атмосфере происходили гроззовые разряды. В условиях бескислородной среды атмосфера насыщалась альдегидами, спиртами, аминокислотами.

Второй этап, согласно гипотезе А. И. Опарина, – этап образования из простых органических соединений в водах первичного океана белков, жиров, углеводов, нуклеиновых кислот. Разрозненные молекулы этих соединений концентрировались и формировали коацерваты, действующие как открытые системы, способные к обмену веществ с окружающей средой и росту.

Третий этап – этап развития жизни, когда коацерваты соединялись, укрупнялись, взаимодействовали между собой и с другими веществами, поглощаемыми ими. В результате взаимодействия коацерватов с нуклеиновыми кислотами образовались первые живые существа протобионты, способные, помимо роста и обмена веществ, к самовоспроизведению. Наступил период органической эволюции, в основе которой лежали изменчивость, наследственность, естественный отбор. В отложениях конца *архейской эры* (2,6–3,4 млрд лет тому назад) находят следы предядерных организмов (синезеленые водоросли, хемотрофные и гетеротрофные бактерии). В результате прогрессивных усложнений появились автотрофные растительные организмы, а вместе с ними свободный кислород и органические вещества – продукты фотосинтеза. Организмы, оставшиеся гетеротрофными, дали начало грибам и животным.

Архейская эра (от греч. *archios* – древний) – самая древняя эра в геологической истории Земли; ее возраст – более 3,5 млрд лет. Породы этой эры представлены гнейсами, кристаллическими сланцами, кварцитами. В эту эру на Земле зарождалась жизнь, которая возникла в море. Следов живых организмов не обнаружено, но горные породы, встречающиеся в отложениях, могли возникнуть лишь при участии бактерий и синезеленых водорослей. Ароморфозы:

1. **Появление фотосинтеза**, в результате которого образовался свободный кислород, а вокруг Земли возник озоновый экран, задерживающий проникновение жесткого ультрафиолетового излучения к ее поверхности. Появление свободного кислорода привело к возможности кислородного (*аэробного*) дыхания. Фотосинтез привел к возникновению автотрофов, которые накопили определенное количество органических веществ. Эти вещества явились необходимым условием возникновения гетеротрофов. В дальнейшем это привело к разделению существ на два царства – растения и животные.

2. **Возникновение полового процесса.**

Биохимическая эволюция – теория, построенная на целом ряде экспериментальных исследований ученых разных стран, в основе которой лежит гипотеза А. И. Опарина – Д. Б. С. Холдейна (1924–1927) о возникновении жизни на Земле абиогенным путем. В опытах ученых Д. Б. С. Холдейна, С. Фокса, С. Миллера, Г. Меллера удалось воспроизвести физико-химические условия, в результате которых из неорганических веществ возникали органические, образующие, в свою очередь, подобие коацерватов.

Основные положения теории:

1. Органические вещества сформировались из неорганических под действием физических факторов среды.

2. Органические вещества взаимодействовали, образуя все более сложные вещества, в результате чего возникли ферменты и самовоспроизводящиеся системы – свободные гены.

3. Свободные гены соединялись с другими высокомолекулярными органическими веществами.

4. Вокруг них стали образовываться белково-липидные мембраны.

5. Возникли клетки.

6. Из гетеротрофных организмов развились автотрофные.

Гипотеза вечности жизни (панспермия) – гипотеза, пытающаяся объяснить происхождение жизни на Земле путем заноса из космического пространства спор растений, микроорганизмов, которые

там существуют вечно в виде космических зачатков. Автор этой гипотезы – шведский ученый С. Аррениус (1859–1927); сторонники этих взглядов есть и среди современных ученых. Эта теория не предлагает никакого механизма первичного возникновения жизни, она просто переносит эту проблему куда-то во Вселенную. Отечественные и американские космические исследования доказывают, что вероятность жизни в пределах Солнечной системы ничтожна, не дают они сведений и о возможной жизни вне этой системы.

Гипотезы о происхождении и эволюции клетки – существующие в науке предположения о путях перехода от пробионта к настоящей растительной и животной клетке. Наиболее интересны две точки зрения: первая – о внутриклеточном происхождении органоидов из мембранных систем; вторая – о симбиотическом происхождении двухмембранных органелл – митохондрий и хлоропластов. Согласно первой гипотезе все органеллы клеток образуются или непосредственно из мембран эндоплазматической сети (аппарат Гольджи, сферосомы, лизосомы), или из ядра путем отделения частичек ядерного вещества, окруженных двуслойной мембраной – ядерной оболочкой (митохондрии, пластиды).

Вторая гипотеза предполагает, что на уровне протоклетки происходил фагоцитоз, в результате которого были захвачены гетеротрофные бактерии и синезеленые водоросли; однако они не подвергались расщеплению пищеварительными ферментами. Это объясняет присутствие у митохондрий (бывших водорослей) собственных ДНК, РНК и рибосом, а также двуслойной мембраны. В процессе жизнедеятельности организмов эти органеллы передаются через яйцеклетку в виде промитохондрий и пропластид, а размножаются путем собственного деления (перетяжки).

Гипотезы происхождения жизни. Происхождение жизни – одна из основных проблем биологии. Существует ряд гипотез возникновения жизни на Земле, среди которых гипотеза эволюции отличается наибольшей объективностью и достоверностью, наиболее полно соответствует сегодняшнему уровню знаний. Наиболее известные из них: креационизм, самопроизвольное зарождение, панспермия, биохимическая эволюция.

Сторонники теории биогенеза утверждают, что все живое происходит только из живого. Их противники защищают теорию абиогенеза: самозарождение живого из неживого. Против теории самозарождения выступил флорентийский врач Ф. Реди. Положив мясо в на-

крытый кисеей сосуд, он доказал, что личинки мясной мухи не могут самозародиться. Сторонники теории самозарождения не сдавались, и в 1859 г. Французская академия наук назначила специальную премию за бесспорное доказательство невозможности самозарождения. Эту премию в 1862 г. получил французский ученый Луи Пастер. Он кипятил в запаянной колбе различные питательные среды, в которых могли развиваться микроорганизмы. При длительном кипячении в колбе погибали не только микроорганизмы, но и их споры. Помня об утверждении сторонников теории абиогенеза, что мифическая «жизненная сила» не может проникнуть в запаянную колбу, Пастер присоединил к ней S-образную трубку с открытым концом. Споры микроорганизмов оседали на поверхности трубки и не могли проникнуть в питательную среду. Хорошо прокипяченная питательная среда оставалась стерильной, в ней не наблюдалось самозарождения микроорганизмов, хотя доступ воздуха (а с ним и пресловутой «жизненной силы») был обеспечен. Так Пастер доказал невозможность самозарождения жизни.

Жизнь – одна из форм существования материи, закономерно возникающая при определенных условиях в процессе развития. Живые организмы отличаются от неживых объектов совокупностью признаков: обменом энергии, вещества и информации, способностью к росту, развитию, размножению, к поддержанию определенной структуры, регуляции своей структуры и функций, а также раздражимостью, разнообразными формами движения, приспособляемости к среде и т. п.

В самом общем смысле жизнь можно определить как активное, идущее с затратой извне энергии поддержание и самовоспроизведение специфической структуры. Из этого определения непосредственно вытекает необходимость постоянной связи организма с окружающей средой, осуществляемой путем обмена веществом, энергией и информацией. Обмен веществ в пределах организма представлен совокупностью процессов ассимиляции, т. е. синтеза молекулярных компонентов клетки, в том числе специфичных для вида (в первую очередь белки и нуклеиновые кислоты), и диссимиляции, т. е. распада и выведения из организма остатков отработавших структур. Эти процессы сопровождаются перераспределением энергии. Автотрофные фотосинтезирующие организмы (зеленые растения и бактерии-фототрофы) используют энергию солнечного света, трансформируя ее в энергию химических связей (например, синтез АТФ, фотофосфорилирование). Хемосинтезирующие автотрофы (например, железо- и серобактерии) используют энергию малоокисленных неорганических соединений, а гетеротрофы

(большинство бактерий, животные и грибы) – энергию, освобождающуюся при распаде органических веществ, синтезированных автотрофами (или другими гетеротрофами). В ходе метаболических превращений значительная часть энергии теряется в форме тепла, повышая энтропию системы «организм – среда».

Таким образом, определение жизни как процесса обмена веществ не потеряло значения, однако оно дополняется организационной, информационной и эволюционной трактовкой. Обмен веществ – условие поддержания и воспроизведения необходимой для жизни структуры, специфичной для каждого вида организмов. Жизнь прекращается с разрушением определенной структуры, организации. Специфичность организации обуславливается и поддерживается информацией, содержащейся в размножающихся матричным путем генетических программах. В процессе матричного синтеза генетических программ неизбежно возникают ошибки копирования (мутации), вследствие чего копии программ отличаются друг от друга (конвариантная редупликация). Хотя значительная часть мутаций корректируется возникшими на ранних этапах эволюции механизмами репарации, остающихся наследственных изменений достаточно, чтобы привести к разнокачественности особей и разной степени их приспособленности к условиям среды. Разнокачественность организмов создает предпосылки для действия естественного отбора, приводящего, в зависимости от условий, либо к усложнению, усовершенствованию организмов, либо к регрессу, упрощению их организации. Таким образом, сама сущность жизни как самовоспроизводящегося процесса является предпосылкой эволюции.

Сложность проблемы происхождения жизни, трудность однозначного ее определения неоднократно порождали идеалистические теории (витализм, креационизм и др.). Современные определения жизни, учитывающие последние достижения биологии, не оставляют места теориям, допускающим нематериальную природу сущности жизни. Однако они не сводят жизнь только к физико-химическим закономерностям. Осуществляемый на основе обмена веществ матричный синтез и вытекающая из него биологическая эволюция несвойственны неживой природе, по сравнению с которой жизнь – форма движения материи более высокого уровня.

Звездная стадия истории Земли – предполагаемая ранняя стадия (возраст – более 6 млрд лет), когда Земля представляла собой раскаленный до температуры свыше 1000° шар. Все химические элементы находились в виде атомов. Вследствие вращательного движения при постепенном снижении температуры атомы тяжелых металлов пере-

мещались к центру Земли, а на поверхности оставались атомы легких элементов (N, H, C, O). При их взаимодействии образовывалось много газов, поднимавшихся наверх.

Кайнозойская эра (от греч. *kainos* – новый и *zoe* – жизнь) – эра новой жизни, которая длится 67 млн лет и продолжается в наши дни. Среди растений наступило господство покрытосеменных (цветковых), животный мир характеризовался расцветом млекопитающих, птиц и насекомых. Кайнозойская эра – эра возникновения на Земле человека, культурных растений и домашних животных. Эра представлена тремя периодами: палеогеном, неогеном и антропогеном. Палеоген и неоген объединяются в третичный период. Антропоген называется еще четвертичным периодом. Именно в этот период развивался человек, история которого насчитывает около 10 млн лет.

Третичный период: возникают основные отряды млекопитающих (хоботные, копытные). Затем идет процесс остепнения суши, появляются злаковые растения, которые становятся идеальной пищей для млекопитающих. В конце периода появились общие предковые формы человекообразных обезьян.

Четвертичный период: формирование ландшафтов современного типа, и все же большая часть периода приходится на ледник. Евразия и Северная Америка подвергаются оледенению 4 раза. Это привело к вымиранию саблезубых тигров, пещерных львов, мамонтов. Однако между Европой и Британскими островами, Азией и Северной Америкой сохранялись сухопутные мосты, по которым происходил обмен растениями и животными, а также расселение человека. С этого момента начинается эпоха неолитической революции, связанная с переходом человека от собирательства и охоты к земледелию и скотоводству.

Мезозойская эра (от греч. *mesos* – средний и *zoe* – жизнь) – средняя эра в развитии жизни на Земле, наступившая после палеозоя. Эра пресмыкающихся (рептилий) и голосеменных. Рептилии заселяли всю сушу, море и воздух. Началась около 240 млн лет назад, подразделяется на три периода: *триасовый*, *юрский*, *меловой*.

В триасовый и юрский периоды господствовали голосеменные растения и гигантские пресмыкающиеся; незначительное место занимали теплокровные животные – птицы, яйцекладущие, сумчатые и мелкие плацентарные млекопитающие. В середине мелового периода резко изменился климат: усилилась солнечная радиация, стало более сухо и жарко. Началось бурное развитие и распространение на Земле покрытосеменных. Изменилась и фауна: вымерли гигантские пресмыкаю-

щиеся, а их место заняли млекопитающие, птицы, общественные насекомые (осы, пчелы, термиты).

Палеозойская эра (от греч. *palaios* – древний и *zoe* – жизнь) – эра древней жизни, ее возраст – 570 млн лет. Подразделяется на кембрийский, ордовикский, силурийский, девонский, каменноугольный, пермский периоды. Растительный мир в этой эре развивался от водорослей до первых семенных растений (семенных папоротников). Животный мир – от морских бесчерепных хордовых до наземных пресмыкающихся. В силуре появились первые обитатели суши: растения псилофиты и беспозвоночные животные – наукообразные (первые животные, дышавшие атмосферным кислородом).

Первичная атмосфера – воздушная оболочка Земли, образовавшаяся около 6 млрд лет назад из газов, поднимавшихся от горячей планеты в результате идущих там реакций. Состояла из воды в виде водяного пара, метана, аммиака, молекулярного водорода, диоксида углерода, окиси углерода, сероводорода; свободного кислорода не было, т. к. он соединялся с металлами и другими способными к окислению элементами. В настоящее время эти же газы выделяют действующие вулканы.

Первичный океан – водная оболочка Земли, образовавшаяся в результате охлаждения планеты ниже 100 °С и начавшейся конденсации водяных паров. На Землю полились горячие ливни и образовались большие водоемы. В атмосфере происходили частые грозы, на Землю свободно проникало ультрафиолетовое излучение, вулканы извергали карбиды (соединения металла с углеродом). В результате взаимодействия карбидов с водой возникали углеводороды. В воде растворялись газы и соли, вступающие в химические реакции. Создавались предпосылки для образования органических веществ.

Планетарная стадия истории Земли – период доорганической эволюции, когда на Земле сформировались первичная атмосфера и первичный океан. Из атомов синтезировались *неорганические* соединения. Возраст этой стадии – от 3,5 до 6 млрд лет.

Протерозойская эра (от греч. *proteros* – более ранний и *zoe* – жизнь) – эра ранней жизни, ее возраст – 2,7 млрд лет. В водоемах, помимо бактерий и синезеленых водорослей, появились первые ядерные организмы, как одно-, так и многоклеточные, представленные в основ-

ном зелеными водорослями. Вода обогащалась свободным молекулярным кислородом. Появились беспозвоночные животные (кишечнополостные черви, моллюски), затем появились хордовые (бесчерепные – ланцетники).

Симбиогенез – гипотеза о происхождении организмов путем симбиоза. Была выдвинута А. С. Фаминцыным в конце 60-х гг. XIX в. на основании изучения структуры лишайников. Он впервые обратил внимание на эволюционное значение симбиоза и рассматривал его в качестве особого способа эволюции организмов – как средство для построения сложных организмов из нескольких простых. К. С. Мережковский (1905, 1909) назвал этот процесс симбиозом, что означало происхождение организмов путем комбинации или соединения двух или нескольких существ, вступающих в симбиоз. Исследования хроматофоров растений, проведенные Мережковским, позволили ему предположить симбиотическое происхождение носителей пигментов в растительных клетках. Гипотеза симбиоза была развита Б. М. Козо-Полянским (1921, 1924). Современные исследователи считают, что некоторые клеточные структуры эукариот возникли не путем внутриклеточной дифференцировки, а в результате серии симбиозов. Так, возникновение митохондрий рассматривают как результат внедрения древней аэробной бактерии в анаэробный прокариотный организм, а развитие ресничек, жгутиков, центриолей, митотического веретена и хромомер хромосом – как результат симбиоза со спирохетоподобной бактерией. Появление хлоропластов связывают с превращением синезеленых водорослей (цианобактерий) в эндосимбионтов первичных эукариот. Таким образом, согласно этим представлениям, современная эукариотная клетка рассматривается как симбиотический организм. В целом проблема симбиоза остается спорной.

5. АНТРОПОГЕНЕЗ

Австралопитеки – вымершие человекообразные обезьяны, обитавшие в степях Африки. Они впервые перешли к прямохождению, что освободило передние конечности, в которых можно было держать камни, орудия. Австралопитеки жили группами, у них существовало распределение обязанностей, охота, забота о потомстве. Изготовление орудий труда австралопитеками привело к возникновению ранней культуры каменного века, так называемой олдованской галечной культуры, которой около 2,5 млн лет. Вымерли австралопитеки 1 млн лет назад. Но еще раньше – от африканского австралопитека или же непосредственно от более ранних форм – отделилась ветвь, первого представителя которой уже можно считать входящим в род *Номо* – человек умелый.

Антропогенез – происхождение человека, становление его как вида в процессе формирования общества – *социогенеза*. Антропогенезом называют также соответствующий раздел антропологии. Проблемы антропогенеза – предмет естественных и общественных наук о человеке и Земле. Основной гипотезой антропогенеза (в рамках теории эволюции) является сформулированная Ч. Дарвином *симпильная* (от лат. обезьяна) гипотеза происхождения человека от высокоразвитых обезьян третичного периода. Аргументация этой гипотезы пополняется все новыми фактами из разных областей биологии, которые полностью подтвердили наибольшую близость человека к африканским человекообразным обезьянам (понгидам), в первую очередь – шимпанзе.

Ученые полагают, что отделение собственно гоминидной ветви эволюции произошло не ранее 14–15 и не позднее 6 млн лет назад. Основными тенденциями гоминизации были: прямохождение, увеличение объема мозга, прежде всего новой коры, дифференциация его структуры, развитие руки как органа труда, удлинение периода роста и развития, освоение нового способа поведения, что означало образование предками человека принципиально иной *адаптивной ниши* – культуры.

Архантропы (от греч. *archaios* – древний и *anthropos* – человек) – собирательное название ископаемых людей, древнейших представителей человеческого рода. В современной антропологии этим

термином обозначается также первая стадия эволюции человека, которая привела к возникновению палеоантропов. К архантропам относят питекантропов, синантропов, атлантропов, гейдельбергского человека и др. Костные остатки архантропов из раннего и среднего плейстоцена Азии, Африки и Европы (абсолютный возраст – от 1,9 млн лет до 360 тыс. лет) характеризовались мощным надглазничным валиком, низким, уплощенным сводом черепа, выступающим затылком и др. примитивными особенностями. Занимались охотой и собирательством. Ранние архантропы изготавливали грубые каменные орудия (шелльская культура), орудия поздних архантропов более совершенны (ашельская культура). Речевое общение находилось на начальной стадии развития. Форма социальной организации – «первобытное человеческое стадо». Всех архантропов объединяют в один вид – человек прямоходящий (*Homo erectus*).

Атлантропы (от назв. горной страны в Африке – Атлас) – ископаемые люди, представители *архантропов*. Известны по трем нижним челюстям и теменной кости, обнаруженным в 1954–1955 гг. в среднем плейстоцене Северной Африки (Алжир). Абсолютный возраст – около 360 тыс. лет. Вместе с костными остатками атлантропов найдены каменные орудия ашельской культуры раннего палеолита и кости слона, жирафа, махайрода (вымершие саблезубые тигры) и др. животных. По морфологическим особенностям зубов и челюстей атлантропов близки к питекантропам и синантропам.

Кроманьонцы – одна из групп ископаемых неантропов. Название происходит от грота Кро-Маньон (Франция), где в 1868 г. было обнаружено несколько скелетов людей этого типа. Костные остатки кроманьонцев известны с 1823 г. из позднего плейстоцена Европы. Часто термином «кроманьонец» обозначают всех первых людей современного вида, живших в конце каменного века по всей Земле. Абсолютный возраст – 30–35 тыс. лет. Кроманьонцы отличались высоким ростом (до 190 см), большим объемом мозговой коробки, широким и коротким лицом, прямоугольными глазницами. Охотники-собиратели. Кроманьонцы – творцы ориньякской культуры позднего палеолита и образцов первобытного искусства (наскальные пещерные рисунки). Строили постоянные жилища из бивней и шкур мамонтов, а в Сибири – из камня. Характерна шитая одежда. Социальная организация – родовое общество. Современный человек характеризуется небывалым психическим развитием. Главной чертой было развитие интеллекта, способности к искусству. Они охраняли слабых, женщин, детей, стариков

и этим обеспечили свое процветание. Важнейший вклад этих людей в историю человечества – приручение ими ряда животных и развитие земледелия, выведение культурных растений.

Место человека в системе животного мира. Появление в процессе эмбрионального развития человека хорды, жаберных щелей в полости глотки, дорсальной полой нервной трубки, двусторонней симметрии в строении тела определяет принадлежность человека к типу хордовых (*Chordata*). Развитие позвоночного столба, сердца на брюшной стороне тела, наличие двух пар конечностей – к подтипу позвоночных (*Vertebrata*). Теплокровность, развитие млечных желез, наличие волос на поверхности тела свидетельствуют о принадлежности человека к классу млекопитающих (*Mammalia*). Развитие детеныша внутри тела матери и питание плода через плаценту определяют принадлежность человека к подклассу плацентарных (*Eutheria*). Множество более частных признаков четко определяют положение человека в системе отряда приматов (*Primates*).

Итак, с биологической точки зрения, человек – один из видов млекопитающих, относящихся к отряду приматов, подотряду узконосых. Современные человекообразные обезьяны – шимпанзе, горилла, орангутан, гиббоны – представляют формы, около 10–15 млн лет назад уклонившиеся от линии развития, общей с человеком.

Неандертальцы – древние ископаемые люди, одна из групп палеоантропов, название связано с долиной Неандерталь (Германия), где в 1856 г. были обнаружены их скелетные остатки. Неандертальцы имели небольшой рост (ок. 160 см), крупный мозг примитивного строения, мощный надглазничный валик, грубое строение скелета. Обитали около 40 тыс. лет назад в приледниковой зоне Западной Европы в начале вюрмского оледенения. Жили, как правило, в пещерах, охотились на крупных животных и изготавливали орудия (мустьерская культура). Добывали и использовали огонь. Социальная организация – «первобытное человеческое стадо». По мнению большинства ученых, неандертальцы не были непосредственными предками современного человека, хотя, возможно, и приняли участие в его формировании.

Питекантропы – обезьянолюди, ископаемые люди, представители *архантропов*. Предшествуют *неандертальцам*. Абсолютный возраст – от 1,9 млн лет до 650 тыс. лет. Черепа питекантропов – с мощным надглазничным валиком, уплощенным и низким сводом, выступающим затылком и другими характерными для обезьян особенно-

стями. По объему мозга (900 куб. см) питекантропы значительно превосходят человекообразных обезьян, но уступают современному человеку. Бедренные кости сходны с бедренными костями человека и свидетельствуют о прямохождении питекантропов. Открытие питекантропа – «промежуточного звена» между обезьяной и человеком – явилось первым доказательством симиальной гипотезы Ч. Дарвина о происхождении человека от высокообразованных обезьян.

Расы человека (от итал. *razza* – род, племя, порода) – систематические подразделения внутри вида *Homo sapiens*. Каждая раса характеризуется совокупностью наследственно обусловленных признаков (цвет кожи, глаз, волос и т. д.). Современное человечество подразделяют на три или пять больших рас. В первом случае это экваториальная (негро-австралоидная), евразийская (европеоидная), азиатско-американская (монголоидная); внутри каждой из этих трех рас выделяют малые расы или подрасы. По второй классификации человечество состоит из пяти рас: негроидная, австралоидная, европеоидная, монголоидная, американская. Существуют и другие классификации рас человека.

Расы человека начали формироваться, видимо, в эпоху позднего палеолита, около 40–30 тыс. лет назад, в процессе заселения человеком Земли, причем тогда многие расовые признаки имели адаптивное значение и закреплялись естественным отбором; в условиях определенной географической среды. Например, у представителей экваториальной расы темная окраска кожи возникла как защита от обжигающего действия ультрафиолетовых лучей, способных вызывать соматические мутации (рак кожи); удлиненный тип пропорций тела сформировался, видимо, как способ увеличения поверхности тела по отношению к его объему, полезного для терморегуляции в жарком климате. У европеоидов светлая кожа, пропуская ультрафиолетовые лучи, спасает их от рахита; узкий выступающий нос согревает вдыхаемый воздух, поэтому европеоиды менее восприимчивы к простудам и т. д. Приспособительны и признаки монголоидов – плоское и плосконосое лицо, складка в углу глаз (эпикантус) – адаптация к суровому, с частыми пылевыми бурями климату Центральной Азии.

По всем морфологическим, физиологическим особенностям, характерным для современных людей, сходство между всеми расами велико, а различия несущественны. Лишены всякого фактического основания реакционные концепции о существовании «высших» и «низших» рас и об их происхождении от разных родов высших обезьян. Неограниченные возможности смешения (*метисации*) между всеми расами, полная биологическая и социально-культурная полноценность смешан-

ных групп служат веским доказательством видового единства человечества и несостоятельности расизма.

В настоящее время процесс дальнейшей дифференциации рас навсегда прекратился. Главная причина этого заключается в том, что с возникновением и развитием культуры все расовые признаки утратили свое адаптивное значение. Культурная среда, создаваемая человеком, позволяет с одинаковым успехом жить на разных континентах представителям всех рас, и они находятся вследствие этого в одной экологической нише, в которой (согласно правилу Гаузе) может существовать лишь один вид. Отсюда ясно, что расы человека никогда не приобретут видового статуса. Специфика эволюции современного человека состоит в том, что она проходит не дивергентным путем, а филетическим, т. е. приспособление человека к среде осуществляется не образованием новых разновидностей и видов, а изменением генетической структуры популяций во времени. Современная филетическая эволюция человека совершается путем приспособления человека к культурной среде, которую он сам и создает.

Стадии становления человека не являются строго последовательной цепью переходов из одной в другую. Имеются данные, что некоторые из этих стадий существовали одновременно. Это установлено для человека умелого и питекантропа, неоантропа и палеоантропа. Одновременно каждая стадия была представлена несколькими формами. Выделяемые важнейшие вехи в развитии *Homo sapiens* не связаны, как показывают антропологические и археологические данные, с изменениями физического облика человека за последние десятки тысяч лет. Различия между кроманьонцами и современными людьми намного меньше, чем различия между отдельными современными этническими группами и расами. Отсутствие уловимых тенденций в изменении строения тела человека за несколько последних десятков тысяч лет косвенно показывает, что эволюция человека вышла из-под ведущего контроля биологических факторов и направляется действием иных – социальных сил.

ИНФОРМАЦИОННЫЕ РЕСУРСЫ

1. Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. – М.: Мир, 1984. – 230 с.
2. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика: в 3 т. – М.: Мир, 1988. – Т. 2. – 368 с.
3. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. – 3-е изд. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. – 431 с.
4. Антонова Е. И. Молекулярная биология. – Омск: Изд-во ОмГПУ, 2004. – 376 с.
5. Белецкая Е. Я. Системный анализ количественных признаков мутантов яровой пшеницы и их гибридов // Учен. зап. биол. ф-та: сб. ст. – Омск: Изд-во ОмГПУ, 1996. – С. 62–76.
6. Белецкая Е. Я. Корреляционный анализ в генетических исследованиях, селекционной практике и развитии системных представлений // Учен. зап. биол. ф-та. – Омск: Изд-во ОмГПУ, 1997. – С. 3–29.
7. Биологический энциклопедический словарь. – М.: Советская энциклопедия, 1986. – 831 с.
8. Большая советская энциклопедия: в 30 т. / под ред. А. Н. Прохорова. – М.: Советская энциклопедия, 1970–1978.
9. Бочков Н. П. Клиническая генетика. – 2-е изд. – М.: ГЭОТАР-МЕД, 2001. – 448 с.
10. Вилли К. Биология. – М.: Мир, 1966. – 685 с.
11. Вилли К., Детье В. Биология (биологические процессы и законы). – М.: Мир, 1975. – 824 с.
12. Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – М.: Наука, 1999. – 517 с.
13. Генетика / В. И. Иванов, Н. В. Барышникова, Дж. С. Билева [и др.]. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2006. – 638 с.
14. Гершкович И. Генетика. – М.: Мир, 1968. – 698 с.
15. Гилева Э. А. Хромосомная изменчивость и эволюция. – М.: Наука, 1990. – 141 с.
16. Глик Б., Пастернак Дж. Молекулярная биотехнология. Принципы и применение. – М.: Мир, 2002. – 589 с.
17. Горбунова В. Н. Молекулярные основы медицинской генетики. – СПб.: Интермедика, 1999. – 212 с.
18. Грант В. Эволюционный процесс. – М.: Мир, 1991. – 488 с.

19. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: в 3 т. – М.: Мир, 1990.
20. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. – М.: Просвещение, 1987. – 384 с.
21. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора / коммент. А. В. Яблокова и Б. М. Медникова. – М.: Наука, 1986. – 387 с.
22. Докинз Р. Эгоистичный ген. – М.: Мир, 1993. – 318 с.
23. Дромашко С. Е. Математические и компьютерные модели в биологии: взгляд генетика. – Минск: Беларуская навука, 2006. – 167 с.
24. Дромашко С. Е. Математическое и компьютерное моделирование в биологии: учеб.-метод. пособие. – Минск: ИПНК, 2009. – 65 с.
25. Дромашко С. Е. Моделирование генетических процессов. Методологические аспекты. – Минск: Право и экономика, 1999. – 200 с.
26. Дромашко С. Е. Очерки биоинформатики. – Минск: Беларуская навука, 2009. – 400 с.
27. Зенгбуш П. Молекулярная и клеточная биология: в 3 т. – М.: Мир, 1982. – Т. 1. – 367 с.
28. Иорданский Н. Н. Основы теории эволюции. – М.: Просвещение, 1979. – 190 с.
29. Константинов А. Б. Основы эволюционной теории. – Минск: Высшая школа, 1979. – 400 с.
30. Кротова Л. А., Белецкая Е. Я., Поползухина Н. А. Использование генетического потенциала мутантов озимых форм в селекции мягкой пшеницы Западной Сибири. – Омск: Изд-во ОмГАУ, 2012. – 200 с.
31. Ларионов Ю. С. Новая аксиома биологии. – Екатеринбург: Изд-во Урал. НИИ сельского хозяйства, 2005. – 308 с.
32. Лисица Л. А., Кротова Л. А., Кузнец Н. И. Ботаника с основами микробиологии. – Омск: Изд-во ОмГАУ, 2005. – 300 с.
33. Лихачев С. Ф. Предарвинизм. Краткий очерк истории возникновения и формирования креационистических и эволюционных идей: учеб. пособие. – Омск: Изд-во ОмИПКРО, 2003. – 132 с.
34. Лихачев С. Ф. Эволюционное учение: учеб. пособие для студ. биол. и гуманитар. специальностей пед. вузов. – СПб.: ЛиСС, 2003. – 124 с.
35. Лысов П. К. Биология с основами экологии. – М.: Высш. шк., 2007. – 655 с.
36. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – М.: Мир, 1974. – 460 с.
37. Мамонтов С. Г. Биология. – М.: Дрофа, 2002. – 544 с.
38. Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. – М.: Мир, 1972. – 323 с.

39. Многоликость современной генетики человека: коллект. моногр. – Уфа: Гилем, 2000. – 298 с.
40. Молекулярная биология клетки: в 5 т. / Б. Албертс, Д. Брей, Дж. Льюис [и др.]. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 223 с.
41. Молекулярно-биологические технологии в медицинской практике / под ред. А. Б. Масленникова. – Новосибирск: Альфа-Виста, 2003. – Вып. 3. – 188 с.
42. Неймайр М. История Земли: в 2 т. – М.: Мир, 1994.
43. Павлов И. Ю., Вахненко Д. В., Москвичев Д. В. Биология: слов.-справ. – Ростов н/Д: Феникс, 1997. – 576 с.
44. Пехов А. П. Биология с основами экологии. – СПб.: Лань, 2007. – 671 с.
45. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: в 2 т. – М.: Мир, 1990. – Т. 1. – 347 с.
46. Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. – М.: Мир, 1986. – 402 с.
47. Северцов А. С. Основы эволюционной теории. – М.: Изд-во Московского ун-та, 1987. – 320 с.
48. Северцов А. С. Теория эволюции. – М.: Гуманитар. изд. центр «Владос», 2005. – 380 с.
49. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
50. Стент Г., Кэлиндар Р. Молекулярная генетика. – М.: Мир, 1981. 646 с.
51. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1977. – 301 с.
52. Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека: в 3 т. – М.: Мир, 1990.
53. Ченцов Ю. С. Введение в клеточную биологию. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2005. – 495 с.
54. Шмальгаузен И. И. Избр. тр. – М.: Наука, 1982. – 373 с.
55. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1982. – 323 с.
56. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (Теория стабилизирующего отбора). – М.: Изд-во АН СССР, 1968. – 541 с.
57. Яблоков А. В. Популяционная биология. – М.: Высш. шк., 1987. – 303 с.
58. Яблоков А. В. Фенетика природных популяций. – М.: Наука, 1988. – 298 с.
59. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. – М.: Высш. шк., 2006. – 435 с.

Справочное издание

ГЕНЕТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ

Словарь-справочник

Автор-составитель: **Белецкая** Екатерина Яковлевна

Редактор *И. И. Бабикова*
Технический редактор *Д. В. Пискарев*

Подписано в печать 31.05.2013. Формат 60×84/16.

Бумага офсетная. Печать офсетная.

Печ. л. 6,9. Уч.-изд. л. 7,3.

Тираж 100 экз. Заказ П-1073.

Издательство ОмГПУ.

Отпечатано в типографии ОмГПУ,
Омск, наб. Тухачевского, 14, тел./факс: (3812) 23-57-93