

ЛЕОНТЬЕВ В.В.

**КРАТКИЙ КУРС ЛЕКЦИЙ ПО ЭВОЛЮЦИОННОМУ УЧЕНИЮ**



**Учебное пособие  
для студентов-бакалавров педагогических и биологических направлений**

Елабуга  
2020

**ФГАОУ ВО «КАЗАНСКИЙ (ПРИВОЛЖСКИЙ) ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»  
ЕЛАБУЖСКИЙ ИНСТИТУТ  
КАФЕДРА БИОЛОГИИ И ХИМИИ**

---

*Леонтьев В.В.*

**Краткий курс лекций по эволюционному учению**

**Учебное пособие  
для студентов-бакалавров педагогических и биологических направлений**

Елабуга  
2020

**УДК 575.2; 575.85; 575.86; 575.87; 575.89**  
**ББК 28.01; 28.02**  
**Л47**

*Печатается по решению Ученого совета Елабужского института (филиала)  
Казанского (Приволжского) федерального университета  
Протокол № 4 от 26 мая 2020 г.*

**Составитель:**

Вячеслав Витальевич Леонтьев

**Рецензенты:**

доцент, к.б.н., доцент Набережночелнинского филиала Казанского инновационного университета им. В.Г. Тимирязова Чернышева Фанзиля Абузаровна  
доцент, к.с.-х.н., доцент кафедры биологии и химии Елабужского института КФУ Кузьмин Петр Анатольевич

**Л47** Краткий курс лекций по эволюционному учению: учебное пособие для студентов-бакалавров педагогических и биологических направлений / сост. В.В. Леонтьев. – Елабуга: Центр оперативной печати «АБАК», 2020. – 118 с.

В учебном пособии рассматриваются основные теоретические вопросы эволюционных взглядов: истории развития эволюционных идей, концепций и гипотез; проблемы микроэволюции, проблемы макроэволюции; затронуты вопросы антропогенеза.

Данное пособие адресовано студентам-бакалаврам высших учебных заведений педагогических и биологических направлений, преподавателям и учителям образовательных учреждений, а также тем, кого интересуют вопросы эволюции органического мира.

**УДК 575.2; 575.85; 575.86; 575.87; 575.89**  
**ББК 28.01; 28.02**

© Центр оперативной печати «АБАК»  
© Леонтьев В.В., 2020

## СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	6
Введение	7
<b>Раздел I. История развития эволюционных идей</b>	<b>8</b>
1.1. Эволюционные идеи в древности. Средневековье и эпоха Возрождения.	8
1.2. теория эволюции ламарка – ламаркизм	11
1.3. Эволюционное учение Ч. Дарвина	15
1.4. Развитие эволюционных учений в последарвиновский период	23
Вопросы для самоподготовки	28
<b>Раздел II. Основные уровни организации жизни</b>	<b>28</b>
2.1. Организация жизни и ее основные черты	28
<b>Раздел III. Происхождение и развитие жизни</b>	<b>32</b>
3.1. Краткие сведения о геохронологии Земли	32
3.2. Основные черты и этапы истории жизни на Земле	34
3.3. Основные этапы эволюции растений и животных	39
<b>Раздел IV. Основные методы изучения эволюционного процесса</b>	<b>49</b>
Вопросы для самоподготовки	57
<b>Раздел V. Учение о микроэволюции</b>	<b>58</b>
5.1. Генетические основы эволюции	58
5.2. Движущие силы эволюции. Элементарные факторы эволюции	63
5.3. Возникновение адаптаций – результат действия естественного отбора	74
Вопросы для самоподготовки	83
<b>Раздел VI. Макроэволюционное учение</b>	<b>83</b>
6.1. Эволюция онтогенеза	83
6.2. Онтогенез – основа филогенеза	89
6.3. Направления эволюции	92
6.4. «Правила» эволюции групп – правила макроэволюции	96
6.5. Эволюция органов и функций	97
<b>Раздел VII. Понятие прогресса и его критерии</b>	<b>101</b>
7.1. Классификация явлений прогресса	102
7.2. Взаимосвязь разных направлений прогресса	105
Вопросы для самоподготовки	106
<b>Раздел VIII. Частная филогенетика</b>	<b>106</b>
8.1. Теория антропогенеза	106
8.2. Стадии эволюции приматов и рода <i>Homo</i>	108
8.3. Дифференциация Человека разумного на расы	113
8.4. Возможные пути эволюции человека в будущем	115
Вопросы для самоподготовки	117

## ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящее время имеется множество прекрасных изданий по эволюционному учению. Однако в рамках ограниченного учебного времени эти учебники представляются очень обширными и не позволяющими рассмотреть все фундаментальные и прикладные вопросы. Поэтому возникла насущная потребность издания краткого курса лекций по теории эволюции для студентов-бакалавров, рассматривающего основные вопросы различных областей эволюционного учения.

Краткий курс лекций по эволюционному учению предназначен для студентов-бакалавров педагогических и биологических направлений и составлен в соответствии с учебными программами 44.03.05 Педагогическое образование (с двумя профилями) (Биология и химия; 44.03.01 Педагогическое образование (Биология); 06.03.01 Биология (Общая биология). Автором-составителем пособия были использованы материалы известных отечественных эволюционистов – А.В. Яблокова и А.Г. Юсуфова.

Цель освоения дисциплины – формирование у студентов знаний и понятий о становлении эволюционных идей, уровнях организации живой материи и ее свойствах, вопросов наследственной изменчивости, методах изучения эволюционного процесса, формах и механизмов действия элементарных эволюционных факторов, механизмов возникновения адаптаций, способах видообразования, эволюции онтогенеза, формах филогенеза, эволюции органов и функций, прогрессивной эволюции, проблемах антропогенеза.

В структурном плане учебное пособие включает разделы, рассматривающие эволюционное учение как науку: история развития эволюционных идей, микроэволюционное учение, макроэволюционное учение и вопросы антропогенеза.

В конце крупных разделов приведены вопросы для самоконтроля. Приведен список рекомендуемой литературы.

## ВВЕДЕНИЕ

Термин «эволюция» широко применяется в различных областях науки. Говорят об эволюции атомов, галактик, Земли, машин, общества, методов познания и т. д., подразумевая под этим **последовательные изменения исходного состояния во времени, ведущие к возникновению чего-то нового.**

**Основные черты биологической эволюции.** Биологическая эволюция существенно отличается от других «эволюций». В ее основе лежат уникальные процессы самовоспроизведения макромолекул и живых организмов, таящие в себе неограниченные возможности преобразования живых систем в ряду поколений.

Главным предметом эволюционного учения как науки является *биологическая эволюция.*

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

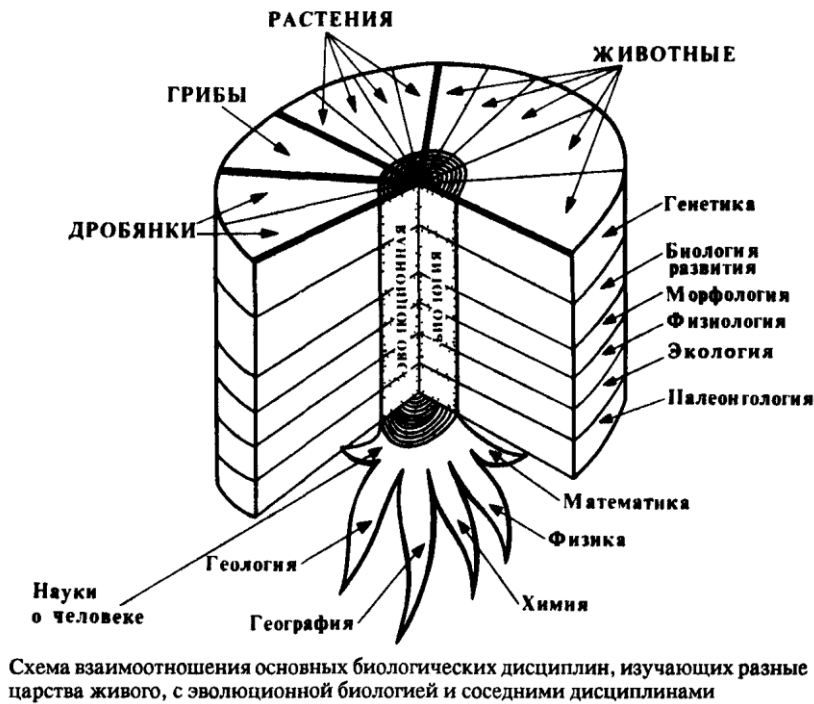
Результатом биологической эволюции всегда является соответствие развивающейся живой системы условиям ее существования. Достижение этого соответствия сопряжено с преимущественным распространением одних и гибелью других дискретных биологических систем.

**Понятие об эволюционном учении.** Изучению эволюционного процесса в современной науке уделяется большое внимание, и этим занимаются все биологические дисциплины. Основываясь на данных специальных дисциплин, *эволюционное учение изучает общие закономерности и движущие силы исторического развития жизни, впервые в общей форме вскрытые Ч. Дарвином.*

Накопление фактов в традиционных и особенно в новых областях естествознания значительно расширило содержание классического дарвинизма, изменило соотношение отдельных разделов эволюционного учения. Поскольку основу современного эволюционного учения составляет теория Ч. Дарвина (представление о ведущей роли естественного отбора как главного и единственно направленного эволюционного фактора), излагаемое в этом курсе современное эволюционное учение может с полным правом по-прежнему называться *дарвинизмом.*

**Цель эволюционного учения** — *выявление закономерностей развития органического мира для последующего управления этим процессом.*

**Место ЭУ в системе биологических наук.** Фактический материал, накапливаемый в разных разделах биологии, требует осмысливания с эволюционных позиций. Объективная тенденция усиления дифференциации биологии создает реальную опасность разобщения разных биологических дисциплин, ослабления связей между ними. Эволюционное учение и оказывается той главной силой, которая противостоит дроблению биологии и дает возможность широкого использования теоретических достижений каждой из дисциплин в соседних, подчас весьма далеких. Поэтому можно сказать, что *эволюционное учение занимает центральное место в огромном и многообразном здании современной биологии, является в определенном смысле ее методологическим содержанием.* Эволюционный подход стал основой мировоззрения современной биологии.



**Основные разделы эволюционного учения.** Эволюционное учение – широкая междисциплинарная область биологии, включающая несколько крупных и в разной степени развитых в настоящее время разделов.

Первый такой раздел – **история возникновения и развития эволюционных идей, концепций и гипотез**. Этот раздел имеет важное общеобразовательное и методологическое значение, поскольку без истории нельзя понять и современность.

Другой раздел эволюционного учения – **частная филогенетика**, воссоздающая пути исторического развития каждой группы живых организмов (микроэволюция). В совокупности эти пути развития групп составляют **филогенетическое древо жизни**.

Третий раздел посвящен выявлению закономерностей процесса эволюции крупного масштаба (макроэволюции), основы **общей филогенетики**.

## РАЗДЕЛ I. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИДЕЙ

### 1.1. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИДЕИ В ДРЕВНОСТИ. СРЕДНЕВЕКОВЬЕ И ЭПОХА ВОЗРОЖДЕНИЯ.

#### Идеи единства и развития природы в Древнем мире.

Идея развития живой природы прослеживается в трудах древних материалистов Индии, Китая, Месопотамии, Египта, Греции. Еще в начале I тысячелетия до н.э. в Индии существовали философские школы, которые отстаивали идеи развития материального мира (в том числе и органического) из «праматерии». В еще более древних текстах «Аюрвед» утверждается, что человек произошел от обезьян, живших около 18 млн. лет назад (при переводе на современное летосчисление) на материке, объединявшем Индостан и Юго-Восточную Азию. По этим представлениям, примерно 4 млн. лет назад предки современных людей перешли к коллективному добыванию пищи, а современный человек появился менее 1 млн. лет назад.

В Китае за 2 тыс. лет до н.э. проводилась специальная селекция для выведения различных пород крупного рогатого скота, лошадей, рыб и декоративных растений. В конце I тысячелетия до н.э. там уже были распространены учения о возможности превращения в процессе эволюции одних живых существ в другие.

В трудах древних философов стран Средиземноморья аналогичные взгляды также получили развитие. Так, **Гераклит Эфесский** (представитель ионийской школы греческих философов, живший в VI в. до н.э.) считал, что все живые существа, и человек в том числе, развились естественным путем из первичной материи.

У **Аристотеля** (IV в. до н.э.) встречаются высказывания о развитии живой природы, основанные на знании общего плана строения высших животных, гомологии и корреляции органов. Аристотель, видимо, одним из первых высказал предположение о существовании переходных форм между животными и растениями. Его фундаментальные произведения «О частях животных», «Истории животных», «О возникновении животных» оказали большое влияние на последующее развитие биологии.

Обобщая, можно сказать, что в древности была достаточно глубоко разработана идея единства всей природы. Ярким выражением такого подхода стала знаменитая «лестница существ» Аристотеля, начинающаяся минералами и заканчивающаяся человеком. Однако идея лестницы существ была далека от идеи развития: **высшие ступени не воспринимались как продукт развития низших ступеней.**

**Упадок знаний в Средневековье.** После почти двухтысячелетнего развития знаний в Древнем мире – Китае, Индии, Египте, Греции, Европе с VI по XIV в. наступает мрачное Средневековье, «темная ночь для естествознания». На существование мира христианским учением отводилось около 6 тыс. лет; столетиями сохраняется мнение о том, что за 4004 года до н.э. мир был создан Господом Богом. Изучение природы было фактически запрещено; сотни талантливших ученых, тысячи древних книг были уничтожены за это время.

В трактовке явлений органического мира господствовали взгляды различных схоластических школ. Допускались и взаимное превращение разных видов, возможность самозарождения даже млекопитающих (например, мышей из тряпок), книги были наполнены описаниями фантастических животных.

Однако и в Средневековье звучали призывы к объективному изучению природы. Так, немецкий монах **Альберт Больштедский** (1206- 1280) публикует многотомную энциклопедию со специальными разделами, посвященными растениям и животным. Опираясь на данные Аристотеля, Плиния, Галена, он дает основы классификации, описывает поведение животных.

На более высоком уровне находились культура и образование в средневековом арабском мире X-XII вв. В Европе очагом исламской культуры стала Кордова (Испания). Сочинения **Ибн-Рошда (Аверроэс, 1126-1198)** и особенно «Канон медицины» **Ибн-Сины (Авиценна, 980-1037)** содержат оригинальные мысли в области изучения животных, растений, и самого человека.

Выдающийся английский мыслитель XIII в. **Роджер Бэкон** (1214- 1292) выступил против схоластики и веры в авторитеты, против невежества. Не авторитеты, а опыт и наблюдения являются истинными мериллами подлинного научного знания, утверждал он. Бэкон был брошен в монастырскую тюрьму, его труды были изданы лишь столетия спустя.

**Биология в эпоху Возрождения.** С наступлением эпохи Возрождения вновь получают распространение сочинения античных натуралистов (Аристотеля, Плиния, Платона, Теофраста и др.). В результате развития торговли и мореплавания быстро растут знания о многообразии органического мира, проводится инвентаризация флоры и фауны.

Крупнейший английский философ **Ф. Бэкон** (1561-1626), обосновав индуктивный метод, закладывает основы экспериментального, опытного подхода в научных исследованиях. Только опыт и наблюдения являются надежными источниками подлинного знания, и от этого знания «зависит благосостояние всего мира». Этот призыв был широко подхвачен естествоиспытателями.

В 1628 г. **У. Гарвей** публикует свое учение о кровообращении. С созданием микроскопа расширяются возможности исследования живых существ: изучаются клеточное строение растений (**Р. Гук, 1665**), мир микроорганизмов, эритроциты и сперматозоиды (**А. Левенгук, 1683**), движение крови в капиллярах (**М. Мальпиги, 1661**) и др.

**Ф. Реди** в XVII в. экспериментально доказал невозможность самозарождения сколь угодно сложных животных (окончательно версия о самозарождении была развенчана Л. Пастером лишь в середине XIX в.).

В 1583 г. итальянский медик, естествоиспытатель и философ **А. Чезальпино** сделал попытку классификации растений на основе строения семян, цветков и плодов. Английский биолог **Дж. Рей**, описывая свыше 18600 видов растений в «Истории растений» (1686-1704), впервые ввел понятия «вид» и «род». Он допускал образование разновидностей под влиянием внешних условий, но, отражая общепринятые взгляды времени, был убежден в невозможности изменения видов.



### **Развитие эволюционных взглядов в XVIII в. и первой половине XIX в.**

Благодаря успехам систематики, сравнительной анатомии, биогеографии в XVII-XVIII вв. в естествознании происходит дальнейшее накопление фактического материала.

Всеобъемлющую для того времени «Систему природы» (1735) предложил великий шведский натуралист **К. Линней** (1707-1778). Одна из крупных заслуг его – введение биномиальной номенклатуры, которая и поныне используется в биологии. Линней допускал естественное возникновение разновидностей, но был убежден в том, что «видов столько, сколько различных форм сотворила предвечная сущность». Он рассматривал вид как стабильный элемент в природе и верил в библейскую легенду о сотворении видов – **креационизм**.

**Г.В. Лейбниц** (1646-1716), развивая идеи Аристотеля, провозгласил принцип градации и предсказал существование переходных форм между растениями и животными. Принцип градации в дальнейшем был развит в представлении о «**лестнице существ**» от минералов до человека, которая для одних продолжала оставаться выражением аристотелевской идеальной непрерывности, а для других – доказательством естественного превращения (**трансформизм**) живой природы.

В 1749 г. начинает выходить многотомная «Естественная история» **Жоржа Бюффона**, в которой он обосновывает гипотезу о развитии Земли. По его мнению, это развитие охватывает 80-90 тыс. лет (в неопубликованных записках он приводит цифру даже в 500 тыс. лет), но лишь в последние периоды на Земле появляются из неорганических веществ живые организмы: сначала растения, потом животные и человек. Ж. Бюффон видел доказательство единства происхождения в плане строения животных и объяснял сходство близких форм их происхождением от общих предков. Он стоял на позициях **трансформизма** – учения об изменяемости видов.

Французский ученый **Мопертюи Пьер Луи** (1698-1759) высказывает гениальные догадки о корпускулярной природе наследственности, эволюционной роли уничтожения форм, не приспособленных к существованию, значении изоляции в развитии новых форм.

**Джеймс Хаттон** (1726-1797) исчислял возраст Земли миллионами лет; стоял на позициях **униформизма**: интенсивность процессов в прошлом была той же, что и сейчас.

Дед Ч. Дарвина **Эразм Дарвин** (1731-1802) в поэтической форме утверждает принцип единства происхождения всех живых существ, указывает, что органический мир развивался миллионы лет.

**И. Кант** (1724-1804) в «Космогонии» (1755) говорит о сотнях миллионов лет развития Земли.

**К. Линней** в последние годы жизни приходит к ограниченному признанию эволюции, считая, что близкие виды внутри рода могли развиваться естественным путем, без участия божественной силы.

Указанные эволюционные концепции не были определяющими в развитии биологии в XVII-XVIII вв. Открытие сперматозоидов и яйцеклеток у животных во второй половине XVII в. приводит к возрождению идеи античных философов о «**вложении**» **одного организма в другой**: в каждом существе вложено другое в миниатюрном виде, и при формировании особи истинного развития не происходит, идет лишь рост (**преформизм**). Многие выдающиеся биологи того периода – Ш. де Боннэ, А. Левенгук, Я. Сваммердам, М. Мальпиги, Р. де Грааф и др. были убежденными преформистами. Преформизм в толковании идеи развития органического мира стоял на позициях креационизма.

Во второй половине XVIII в. отмечается пробуждение естественно-научной мысли в России. В той или иной форме эволюционные взгляды были характерны для таких естествоиспытателей, как М.В. Ломоносов, К.Ф. Вольф, П.С. Паллас, А.Н. Радищев.

**М.В. Ломоносов** (1711-1765) закладывает основы современной науки в России. Изменения в неживой природе он рассматривал как непосредственную причину изменений животного и растительного мира, по останкам вымерших форм (моллюски и насекомые) он судил об условиях их существования в прошлом. Петербургский академик **К.Ф. Вольф** (1734-1794) наносит первый серьезный удар по преформизму. Изучение хода развития эмбрионов у птиц и почек у растений приводит его к выводу о «**постепенном развитии гетерогенного из гомогенного**» путем новообразования структур (концепция **эпигенеза**).

**Научный спор Жоржа Кювье и Этьена Жоффруа Сент-Илера**. В конце XVIII в. обостряется борьба между сторонниками креационизма и трансформизма. **Ж. Кювье** (1769-1832) – непревзойденный авторитет того времени в области палеонтологии и сравнительной анатомии – на богатой фактической основе отстаивает сходство ископаемых и ныне существующих животных, наличие четырех изначально неизменных типов организации всех животных, идею по-

стоянства видов. Он обосновывает принципы «условий существования организмов» и «корреляции частей тела», которые рассматривает как свидетельства предустановленной гармонии в природе («конечных причин»). Для объяснения факта смены фаун во времени Ж. Кювье развил представления о катастрофах на поверхности Земли в прошлом, уничтоживших живые существа. Развитие этих представлений А. д'Орбigny привело к формулировке **теории катастроф**, согласно которой после каждой из катастроф происходило повторное сотворение животных.

Соотечественник и современник Ж. Кювье – **Э. Ж. Сент-Илер** (1772-1844) – стоял на противоположных позициях. Те же факты, которые Кювье использовал для подтверждения креационистских воззрений, он рассматривал как доказывающие трансформизм: единство организации животных как показатель общности происхождения, наличие отличающихся от ископаемых современных форм как доказательство изменения организмов под влиянием внутренних и внешних естественных причин.

\*Разногласия между Кювье и Сент-Илером по этим вопросам вылились в острую публичную дискуссию (1830), где победу одержал Кювье.

*В целом можно сказать, что, несмотря на неоднократно высказывавшиеся гениальные догадки о развитии эволюции живой природы, до конца XVIII в. господствует «мысль о целесообразности установленных в природе порядков», о сотворении кошек для пожирания мышей, а мышей – чтобы быть пожираемыми кошками, а вся природа — чтобы доказать мудрость творца. Высказывавшиеся элементы эволюционизма еще не складывались в цельное эволюционное учение. Впервые такое учение было создано Жан Батистом Ламарком (1744-1829).*

## 1.2. ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ ЛАМАРКА – ЛАМАРКИЗМ

В истории биологии Ламарк обессмертил свое имя – ввел термин «биология», создал систему животного мира, в которой впервые животные были разделены на «позвоночных» и «беспозвоночных», выделил в отдельные классы паукообразных и кольчатых червей, а также подробно обосновал предположение о путях происхождения человека от обезьяноподобных предков. Но главным теоретическим достижением Ж.Б. Ламарка, несомненно, является создание **эволюционной концепции развития природы**.

В труде «Философия зоологии» (1809) Ж.Б. Ламарк дает эволюционное обоснование «лестницы существ».

По его мнению, эволюция идет на основании внутреннего стремления организмов к прогрессу (**принцип градации**). Это «стремление к прогрессу» не определяется внешними причинами.

Второй принцип, положенный Ламарком в основу своего учения, состоит в утверждении **изначальной целесообразности** реакций любого организма на изменение внешней среды и признания возможности прямого приспособления.

Вслед за изменением условий тотчас следует изменение привычек, посредством упражнения соответствующие органы изменяются в нужном направлении (первый «закон») и эти изменения передаются по наследству (второй «закон»).

\*Ламарк писал, что, «стремясь избежать необходимости окунать тело в воду, птица делает всяческие усилия, чтобы вытянуть и удлинить ноги. В результате длительной привычки, усвоенной данной птицей и прочими особями ее породы, постоянно вытягивать и удлинять ноги все особи этой породы как бы стоят на ходулях, так как мало-помалу у них образовались длинные голые ноги, лишенные перьев до бедра, а часто и выше».

Аналогичным образом, Ламарк объясняет образование рогов у животных: «Во время приступов ярости, особенно частых у самцов, их внутреннее чувство благодаря своим усилиям вызывает интенсивный приток флюидов к этой части головы и здесь происходит выделение у одних – рогового, у других – костного вещества, смешанного с роговым, в результате чего в этих местах образуются твердые наросты».

Основные положения своего учения Ламарк сформулировал в четырех законах:

**Первый закон.** Жизнь своими собственными силами непрерывно стремится увеличить объем всякого наделенного ею тела и расширить размеры его частей до предела ею самой установленной.

**Второй закон.** Образование нового органа в теле животного является результатом новой появившейся потребности, которая продолжает оставаться ощутимой, а также нового движения, порожденного и поддерживаемого этой потребностью.

**Третий закон.** Развитие органов и сила их действия всегда соответствуют употреблению этих органов.

**Четвертый закон.** Все, что было приобретено, запечатлено или изменено в организации индивидуумов в течение их жизни, сохраняется путем воспроизведения и передается новым индивидуумам, испытавшим эти изменения.

\*Для Ламарка истинность этих законов самоочевидна. Обратимся к первому закону. Разве мы не наблюдаем рост организма в ходе его развития? Разве это не свидетельствует о существовании особой "ростовой силы"? Во втором и третьем законах канонизируются всем хорошо известные факты повышения эффективности многих органов при их упражнении. На самом деле, если у человека возникла потребность в быстром беге, он может с помощью тренировок существенно улучшить свои спортивные показатели. При этом в его скелете, мышцах, системах дыхания и кровообращения произойдут вполне адекватные, т.е. целесообразные изменения. Почему бы не предположить, что в процессе тренировки человек направляет свою ростовую силу к органам с недостаточно! функцией? Получается, что распределение в организме ростовой силы находится под контролем психики. То, что люди (и, тем более животные) не вполне осведомлены о деталях собственного строения, не имеет значения, поскольку направлять ростовую силу (в форме потока особых материальных частиц – флюидов) можно совершенно бессознательно.

Однако четвертый закон вызывает, мягко говоря, недоумение. Где Ламарк наблюдал его проявление? Неужто источником служила только "народная мудрость", вроде записанной А.С. Пушкиным в его "Сказке о мертвой царевне и семи богатырях". Там есть место, где мачеха, негодует на белизну лица падчерицы, восклицает:

"Вишь, какая подросла! И не диво, что бела:  
Мать брюхатая сидела, Да на снег лишь и глядела!"

По-видимому, во времена Ламарка вера в наследование приобретенных признаков имела широкое распространение. Даже циничный Д. Дидро считал, что если у людей в течение многих поколений отрубать руки, то, в конце концов, рубить будет нечего. Заметим, что для опровержения этого заблуждения основоположник неодарвинизма А. Вейсман в течение 22 поколений отрубал у мышей хвосты, но никаких изменений в строении хвоста потомков не обнаружил.

### Учение о градации

Своеобразие концепции Ламарка придало объединение идеи изменяемости органического мира с представлениями о **градации** – постепенном повышении уровня организации от самых простых до наиболее сложных и совершенных организмов. Разнообразие видов живых существ, по Ламарку, не является просто хаосом всевозможных форм – в этом разнообразии можно усмотреть определенный порядок, как бы ступени последовательного и неуклонного повышения уровня организации. Из этого Ламарк сделал важнейший вывод, что изменения организмов имеют не случайный, а закономерный, направленный характер: развитие органического мира идет в направлении постепенного совершенствования и усложнения организации. На этом пути жизнь возникла из неживой материи путем самозарождения, и после длительной эволюции организмов появился человек, произошедший от «четвероруких», т.е. от приматов.

Движущей силой градации Ламарк считал «стремление природы к прогрессу», которое изначально присуще всем живым существам, будучи вложено в них Творцом, т.е. Богом. Ламарковское объяснение прогрессивной эволюции, очевидно, является **телеологическим** (от греч. *telos*, – цель), поскольку оно приписывает организмам стремление к совершенствованию, т.е. к определенной цели (любопытно, что в другом месте своей книги сам же Ламарк утверждает, что приписывать природе какую-нибудь цель есть несомненное заблуждение).

С другой стороны, прогрессивное развитие живой природы, по Ламарку, представляет собой процесс саморазвития – **автогенез**. В осуществлении этого процесса (градации) организмы совершенно независимы от внешнего мира, от окружающей среды. Хотя Ламарк утверждал, что природа развивается «сама», без непосредственного участия Творца, но именно Высший Творец, по Ламарку, создал «материю и природу» и тем самым косвенным образом является создателем всех продуктов саморазвивающейся природы.

### Идеалистичность концепций Ламарка:

1. Идея градации, понимаемой как последовательный ряд постепенно усложняющихся форм организмов, восходит к Аристотелю. Эти представления о «лестнице существ», образующих непрерывную цепь от неорганических тел до человека, развивал до Ламарка Ш. Боннэ

(1720-1793).

2. Философская концепция, приписывающая Богу роль «первопричины», «заводящего часы» мироздания, после чего Вселенная развивается сама (в соответствии с законами, заложенными Творцом), называется **деизмом** (от лат. deus – бог).

### **Влияние на организмы внешних условий**

Впервые признав прогрессивную эволюцию закономерной и придав ей телеологическое истолкование, Ламарк должен был далее дать ответ на остальные вопросы, стоявшие перед эволюционной теорией, – о приспособлениях, разнообразии, сходствах и различиях разных видов, а также о том, почему же при наличии у всех организмов изначального стремления к прогрессу, к градации, в природе существуют одновременно сложные, высокоразвитые и гораздо более простые, примитивные организмы.

Ответ на все эти вопросы Ламарк видел во влиянии на организмы внешних условий, которое нарушает правильность градаций: «Нарастающее усложнение организации подвергается то здесь, то там на протяжении общего ряда животных отклонениям, вызываемым влиянием условий места обитания и усвоенных привычек».

Градация, так сказать, «в чистом виде» проявляется при неизменности, стабильности внешней среды; всякое изменение условий существования понуждает организмы приспосабливаться к новой обстановке, чтобы не погибнуть. Этим нарушается равномерное и неуклонное изменение организмов на пути прогресса, и различные эволюционные линии уклоняются в сторону, задерживаются на примитивных уровнях организации. Так Ламарк объяснял одновременное существование на Земле высокоорганизованных и простых групп, а также разнообразие форм животных и растений.

Вторая часть теории Ламарка – об изменениях организмов под воздействием изменяющихся внешних условий – в позднейшее время получила значительно большую известность, чем первая (учение о градации). Чтобы объяснить сущность приспособления организмов к различным условиям среды, Ламарк постулировал, что организмы изначально обладают способностью целесообразно реагировать на любые изменения внешних условий.

Изменения животных и растений под воздействием внешних условий, по Ламарку, происходят по-разному.

Растения воспринимают изменения условий, так сказать, непосредственно – через свой обмен веществ с внешней средой (с усваиваемыми минеральными соединениями, водой, газами и светом). Согласно Ламарку, если семя какого-либо лугового растения, растущего в низинах, будет случайно занесено на сухую каменистую возвышенность, то, приспособившись к новым условиям, потомство этого семени превратится в новую разновидность. У лютика *Ranunculus aquatilis*, растущего в воде, подводные листья рассечены на тонкие волосовидные доли, а листья, находящиеся на поверхности воды, широкие и округлые, разделенные на простые лопасти. У родственного вида *Ranunculus hederaceus*, растущего на влажной почве, листья не разделены на тонкие доли. Ламарк считал, что при попадании семян первого вида не в воду, а на влажную почву из них вырастают растения второго вида. Однако в действительности этого не бывает.

В этом и других подобных примерах Ламарк принимает модификационную *ненаследственную* изменчивость организмов, представляющую собой реакцию данного индивида на различные условия внешней среды, за наследственные изменения. В действительности такие модификационные изменения, как таковые, не наследуются.

Ламарк понимал, что восприятие животными изменений внешних условий не может быть столь простым, как он предполагал это для растений. Поэтому для животных Ламарк разработал более сложный механизм преобразований:

1) всякая значительная перемена во внешних условиях вызывает изменение в потребностях животных;

2) это влечет за собой новые действия животных и возникновение новых «привычек»;

3) в результате животные начинают чаще употреблять органы, которыми они раньше мало пользовались; эти органы значительно развиваются и увеличиваются, а если требуются новые органы, то они под влиянием потребностей возникают «усилиями внутреннего чувства».

С обоснованием этого механизма эволюционных изменений животных под влиянием изменений внешних условий связана формулировка Ламарком двух так называемых законов:

I. Во всяком животном, не достигшем предела своего развития, более частое и постоянное употребление какого-либо органа приводит к усиленному развитию последнего, тогда как постоянное неупотребление органа ослабляет его и, в конце концов, вызывает его исчезнове-

ние.

II. Все, что организмы приобретают под влиянием преобладающего употребления или утрачивают под влиянием постоянного неупотребления каких-либо органов, в дальнейшем сохраняется в потомстве, если только приобретенные изменения являются общими для обеих родительских особей.

Как примеры, иллюстрирующие эти положения, Ламарк называл утрату способности к полету у домашних птиц, утрату зубов у китов (вследствие привычки глотать пищу не пережевывая), удлинение шеи и передних конечностей у жирафов (в результате постоянного вытягивания этих органов при срывании высоко растущих листьев), удлинение шеи у водоплавающих птиц (из-за постоянного ее вытягивания при извлечении добычи из-под воды) и т.п.

\*Странным образом именно эти «законы» Ламарка чаще всего вспоминают, говоря о его теории. В действительности эти обобщения занимают в теории Ламарка второстепенное положение и, более того, не являются, в сущности, его оригинальными идеями: представления о влиянии употребления и неупотребления органов на степень их развития и о наследовании признаков, приобретенных организмами таким путем, разделялись всеми трансформистами и были, так сказать, их общим достоянием.

Первый «закон» Ламарка описывает модификационную изменчивость животных, в принципе сходную с модификационной изменчивостью растений; второй – утверждает наследование приобретенных этим путем признаков взрослых животных. Так же, как и для растений, подобные особенности строения животных в действительности ненаследственны и не могут служить основой для наследственных преобразований.

Если первую часть теории Ламарка (учение о градациях) мы охарактеризовали как **автогенетическую**, то вторая ее часть представляет собой **эктогенетическую концепцию**.

Согласно этой концепции, внешняя среда активно изменяется, а организм пассивно следует за ее изменениями, приспособляясь к ним (**эктогенез**). Хотя эктогенез и автогенез выглядят полностью противоположными друг другу принципами, у них есть общее, заключающееся в противопоставлении, разрыве организма и внешней среды: в одном случае организм развивается независимо от среды, стремясь к прогрессу, в другом – среда односторонне влияет на организм, изменяя его. И то и другое представляет собой метафизическое понимание взаимоотношений организма и среды, поскольку эти компоненты рассматриваются **не в их диалектическом взаимодействии**, а как существующие рядом, совместно, в отрыве друг от друга.

### Оценка учения Ж.Б. Ламарка

Философские воззрения и аргументация эволюционных взглядов Ж.Б. Ламарка неоднократно служили предметом справедливой критики. Его взгляды основаны на деизме – материя первична и сама по себе пассивна, а развитие ее определяется «творцом всего сущего».

Увлечшись идеей о постепенном и всеобщем изменении видов и превращении их в другие виды, Ламарк стал отрицать реальность существования видов в природе. Ему казалось, что достаточно изгнать из биологии понятие «вид», как автоматически прекратится спор между креационизмом и трансформизмом.

При несомненной прогрессивности взглядов Ламарка его концепция понимания причин эволюции была ошибочной, по существу натурфилософской, с выраженными элементами идеализма (внутреннее стремление к прогрессу, изначальная целесообразность любой реакции на измененные условия). Тем не менее, мы должны отдать должное этому выдающемуся мыслителю, предложившему первую целостную концепцию эволюции органического мира.

Как справедливо отметил К.М. Завадский, особой заслугой Ламарка является то, что он впервые выдвинул эволюционный прогресс как одну из основных закономерностей эволюции организмов.

Подчеркнем еще раз, что основные положения теории Ламарка были не столько выведены и доказаны исходя из научных фактов, сколько постулированы, так что теория в целом представляет собой, в сущности, умозрительную логическую схему. Метод доказательства, использованный Ламарком, Л.Я. Бляхер удачно назвал методом **«подбора непротиворечащих примеров»**, которые не могут служить доказательствами. **Ламарк не доказывал эволюцию организмов, а постулировал ее.**

Для теории Ламарка (как и для взглядов других трансформистов) характерна концентрация внимания на отдельном организме, рассматриваемом вне его связей с другими особями того же вида, т.е., говоря современным языком, отсутствие популяционного подхода, непонимание эволюционной роли биологического вида и составляющих его популяций.

Объяснение Ламарком сущности и движущих сил эволюционного процесса телеологично, метафизично и идеалистично. Теория Ламарка не была принята большинством ученых его времени; ее слабые стороны, противоречивость и шаткость аргументов были слишком очевидны, чтобы эта теория смогла преодолеть господствовавшие креационистские взгляды.

Как первая последовательная и цельная эволюционная концепция, теория Ламарка была прогрессивной для своего времени. Однако возрождение метафизических и телеологических взглядов Ламарка на сущность эволюционного процесса является уже шагом назад в развитии науки. Впоследствии (в конце XIX – начале XX в.) некоторые его взгляды нашли новое распространение в гипотезах наследования приобретаемых свойств или адекватной изменчивости («неоламаркизм»).

### 1.3. ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ Ч. ДАРВИНА

#### Непосредственные предшественники Ч. Дарвина

В первой половине XIX в. во всех специальных разделах биологии и смежных естественно-исторических науках накапливаются данные, которые могут быть материалистически истолкованы лишь в свете эволюционного развития животных и растений на протяжении длительного времени от каких-либо общих предковых форм. В трудах **Ч. Лайеля** (1797-1875) закладываются основы исторической геологии с ее **принципом актуализма**: исторические изменения земной коры определяются постепенным действием естественных причин (климат, вулкан, землетрясения, эрозия, осадконакопление, жизнедеятельность организмов и т.д.).

Появляются труды, обобщающие доказательства эволюции. Двухтомная сводка **Р. Чемберса** «Следы естественной истории творения», вышедшая в Лондоне в 1845-46 гг., была быстро переведена на все европейские языки.

Непосредственными предшественниками Ч. Дарвина в России были зоолог К.Ф. Рулье (1814-1858) и ботаник А.Н. Бекетов (1825-1902). **К.Ф. Рулье** развивал концепцию о возникновении органического мира из неорганического, о постепенном естественном изменении организмов и формировании многообразия существ под влиянием изменения внешних условий («основной закон жизни»), о наследственности и изменчивости как основных свойствах живых организмов. **А.Н. Бекетов** в работе «Гармония в природе» (1858) приводил интересные данные об изменении растений в различных условиях существования, в том числе и о борьбе за существование.

#### Биография Ч. Дарвина

Ч. Дарвин (1809-1882) в юности верит в Библию, собирается стать сельским пастором и занимается зоологией как натуралист-любитель. В 22 года Ч. Дарвин на пять лет покидает Англию и в качестве натуралиста (без жалованья) отплывает в кругосветное путешествие на экспедиционном судне «Бигль» английского адмиралтейства. «Бигль» обогнул земной шар, пройдя с юга вокруг Южной Америки, побывал в водах Австралии и Новой Зеландии, обогнул с юга Африку. Во время стоянок корабля Ч. Дарвин собирал ботанические, палеонтологические и зоологические коллекции, проводил геологические наблюдения.

Дарвин писал: «Путешествуя на корабле ее величества «Бигль» в качестве натуралиста, я был поражен некоторыми фактами, касавшимися распределения органических существ в Южной Америке, и геологическими отношениями между прежними и современными обитателями этого континента».

Путешествуя по Южной Америке, Ч. Дарвин замечает, что многообразие животного мира логичнее объяснить медленно текущими процессами изменения форм, чем отдельными актами творения. Находка ископаемых гигантских броненосцев – родственников ныне живущих форм – приводит его к выводу о родстве вымерших и существующих форм. Кульминацией, с точки зрения формирования эволюционных взглядов, явилось исследование флоры и фауны Галапагосских островов, где Ч. Дарвин на примере различий между близкими видами вьюрков, черепах, ящериц увидел как бы сам процесс эволюции в действии.

Ч. Дарвин возвращается в Англию в 1836 г. убежденным эволюционистом. Начинается длительный период разработки стройной теории эволюции, основанной на вскрытии **механизма эволюционного процесса**.

Все время после окончания путешествия Ч. Дарвин посвящает обработке полученных наблюдений. В 1839 г. выходит первая принесшая ему широкую известность в научных кругах книга «Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль». Проходят еще четыре года, заполненные опытами с растениями, разведением голубей, продолжением обработки зоологических и ботанических коллекций.

Еще в 1837 г. Ч. Дарвин впервые приходит к идее естественного отбора. В 1842 г. Ч. Дарвин делает черновой набросок теории естественного отбора. Еще через два года он расширяет работу с 35 до 230 страниц и в связи с плохим состоянием здоровья, будучи неуверен в завершении работы, просит опубликовать ее после смерти.

Позднее здоровье улучшается. В это время все читающее общество взволновано появлением анонимных книг «Следы естественной истории творения» (их автором был Р. Чемберс, впоследствии активный защитник теории Ч. Дарвина). Резкая критика этих книг с разных сторон (Р. Чемберс, давая множество убедительных доказательств существования эволюции, признавал участие в ней сверхъестественных сил) и скептическое отношение друзей к его работе заставляют Ч. Дарвина отложить публикацию почти готового труда, с тем, чтобы исчерпывающим образом документировать каждое из выдвигаемых положений. В 1858 г. этот труд составлял 2000 страниц и, по мнению автора, на две трети был готов к публикации. Однако Ч. Дарвин так и не закончил его.

В это время Ч. Дарвин получает письмо от молодого зоолога **Альфреда Уоллеса** (1823-1913), независимо пришедшего к близким эволюционным выводам, с просьбой ознакомиться и в случае одобрения представить в журнал рукопись его небольшой статьи «О стремлении разновидностей к неограниченному отклонению от первоначального типа». В статье в сокращенном варианте содержались основы той же теории, к которой Ч. Дарвин пришел независимо от А. Уоллеса еще в 1842 г. Сначала Ч. Дарвин собирается представить статью А. Уоллеса и по этому вопросу не выступать. Но по настоянию друзей он решает опубликовать и собственную статью под названием «Об изменении органических существ в естественном состоянии...». **Ч. Лайель и Дж. Гукер** представляют Линнеевскому обществу одновременно обе статьи и копию одного из ранних писем Дарвина.

Все документы были опубликованы в 1858 г. Эти события заставляют Ч. Дарвина опубликовать сокращенный вариант подготавливаемого много лет труда – «**Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь**». Все 1250 экземпляров первого лондонского издания, появившиеся в свет 24 ноября 1859 г., разошлись в несколько дней.

Концепция Уоллеса была разработана в гораздо меньшей степени, чем теория Дарвина. Уоллес недооценивал значение ненаследственной (модификационной) изменчивости, отрицал половой отбор, отрицал роль естественного отбора в происхождении и эволюции человека. Дарвин значительно полнее аргументировал все положения теории и начал ее разработку гораздо раньше, чем Уоллес.

Теория Дарвина представляет собой замечательный образец научного исследования, основываясь на огромном количестве достоверных научных фактов, анализ которых ведет к стройной системе соразмерных выводов. Данные для обоснования своей теории Дарвин собирал в течение многих лет. Первый очерк теории был написан уже в 1842 г., но (поразительный пример научной осторожности и добросовестности!) не был опубликован в течение многих лет, на протяжении которых Дарвин продолжал собирать и анализировать новые данные.

### **Научная деятельность Ч. Дарвина**

В разных областях биологии к первой четверти XIX в. был накоплен огромный фактический материал, который нуждался в обобщении. Для такого обобщения нужны были новые подходы. Практика сельского хозяйства требовала создания теории, которая позволила бы развивать дальше методы селекционной работы.

Все это и определило в значительной степени то обстоятельство, что именно в Англии – одной из наиболее развитых в хозяйственном отношении стран мира – сложились в середине XIX в. условия для создания **теории эволюции**. Честь ее создания неоспоримо принадлежит Чарлзу Дарвину – одному из величайших естествоиспытателей всех времен и народов.

Анализируя историю выведения пород голубей, собак и создания высокопродуктивных сортов культурных растений, Ч. Дарвин убеждается, что различия между породами и сортами возникают в результате отбора и преимущественного размножения тех особей, у которых желаемое свойство или признак наиболее выражены. Такой известный человеку с древнейших времен **искусственный отбор** может быть либо **бессознательным** (когда оставляют для размножения лучшие особи, не задумываясь о конечных результатах), либо **методическим** (когда селекционером ставится цель по улучшению определенного признака или свойства). Новизна подхода Ч. Дарвина к объяснению эволюции домашних животных и культурных растений состояла в том, что он усмотрел в деятельности человека **творческое начало**. Ключ к объяснению разнообразия домашних форм, подчеркивал Ч. Дарвин, заключается в умении чело-

века *накапливать изменения* путем отбора, а не просто в самих фактах изменчивости и наследственности, как считалось ранее.

Изучение истории создания пород и сортов привело к важному выводу, что большинство их имеет **монофилетическое** (от одного корня) происхождение. В механизме действия искусственного отбора по накоплению различий в ряду поколений Ч. Дарвин увидел прообраз основного механизма эволюционного процесса – действие естественного отбора.

### Теория эволюции Ч. Дарвина

Теория Чарлза Дарвина, известная под названием **теории естественного отбора**, является одной из вершин научной мысли XIX в. Однако ее значение выходит далеко за пределы своего века и за рамки биологии: теория Дарвина стала естественно-исторической основой материалистического мировоззрения.

### Изменчивость организмов в одомашненном состоянии

Дарвин собрал многочисленные доказательства изменчивости видов животных и растений. Ко времени Дарвина практикой селекционеров были созданы многочисленные породы различных домашних животных и сорта сельскохозяйственных растений. Поскольку работа селекционеров, ведущая к изменению породных и сортовых качеств организмов, была сознательной и целенаправленной и, было очевидно, что многие из пород домашних животных созданы этой деятельностью в относительно недавнее время, Дарвин обратился к изучению изменчивости организмов в одомашненном состоянии.

Прежде всего, важен был сам факт изменений животных и растений под влиянием одомашнивания и селекции, что, собственно говоря, уже является доказательством изменчивости видов организмов.

По мнению Дарвина, стимулом для возникновения этих изменений является воздействие на организмы новых условий, которому они подвергаются в руках человека. При этом Дарвин подчеркнул, что **природа организма в явлениях изменчивости важнее природы условий**, поскольку одинаковые условия нередко приводят к разным изменениям у разных особей, а сходные изменения последних могут возникнуть при совершенно разных условиях. В связи с этим Дарвин выделил две основные формы изменчивости организмов под влиянием изменения условий среды: неопределенную и определенную.

Изменения могут быть признаны **определенными**, если все или почти все потомство особей, подвергшихся известным условиям, изменяется одинаковым образом (так возникает ряд неглубоких изменений: рост зависит от количества пищи, толщина кожи и волосистость – от климата и т. п.).

Под **неопределенной** изменчивостью Дарвин понимал те бесконечно разнообразные слабые различия, которые отличают друг от друга особей одного вида и которые не могли быть унаследованы ни от родителей, ни от более отдаленных предков. Дарвин заключает, что неопределенная изменчивость является гораздо более распространенным результатом изменения условий, чем определенная, и сыграла более важную роль в образовании пород домашних животных. В этом случае изменения внешних условий играют роль стимула, усиливающего неопределенную изменчивость, но никак не влияющего на ее специфику, т. е. на качество изменений.

Организм, изменившийся в каком-либо направлении, передает потомству тенденцию изменяться далее в том же направлении при наличии условий, вызвавших это изменение. В этом заключается так называемая **длющаяся изменчивость**, которая играет важную роль в эволюционных преобразованиях.

Наконец, Дарвин обратил внимание на существование у организмов определенных соотношений (**корреляции**) между различными структурами, при изменении одной из которых закономерно изменяется и другая – **соотносительная, или коррелятивная, изменчивость**. Примерами таких корреляций являются, по Дарвину, глухота абсолютно белых котов, имеющих голубые глаза; ядовитость для белых овец и свиней некоторых растений, безвредных для черных особей тех же пород, и т.п.

### Искусственный отбор

Так как основной формой изменчивости, по Дарвину, является неопределенная, очевидно, что признания наследственной изменчивости организмов было еще недостаточно для объяснения процесса выведения новых пород животных или сортов сельскохозяйственных растений. Необходимо было указать еще ту, которая на основе незначительных различий особей



формирую устойчивые и важные породные признаки.

Ответ на этот вопрос Дарвин нашел в практике селекционеров, которые производили *искусственный отбор* на племя только тех особей, которые обладают интересующими человека признаками. В результате такого отбора от поколения к поколению эти признаки становятся более ярко выраженными. Отбор представляет собой творческую силу, преобразующую частные различия отдельных особей в признаки, характерные для данной породы или сорта.

На более ранних этапах развития человеческого общества, когда люди только начинали одомашнивать полезных животных и возделывать некоторые съедобные растения, первобытные скотоводы и земледельцы вели бессознательный искусственный отбор, оставляя на племя тех животных, которые лучше уживались с человеком и лучше служили его целям. Так формировались первые породы домашних животных.

Дарвин указал **условия**, благоприятствующие проведению искусственного отбора: а) высокая степень изменчивости организмов; б) большое число особей, подвергаемых отбору; в) искусство селекционера; г) устранение случайных скрещиваний среди подвергаемых отбору особей; д) достаточно высокая ценность данных животных или растений для человека.

Необходимо отметить, что, подчеркивая важнейшую эволюционную роль отбора, основывающуюся на неопределенной изменчивости, Дарвин допускал также возможность преобразований на базе определенной изменчивости и, действия упражнения и неупражнения органов, объясняя именно этими факторами относительно меньший вес костей крыла и больший вес костей ног у домашних уток по сравнению с дикими, или большее развитие вымени у коров и коз в тех странах, где этих животных используют для получения не только мяса, но и молока.

Наконец, анализируя породы домашних животных, Дарвин пришел к выводу, что все породы данного вида (например, около 150 пород домашних голубей), как ни велики различия между ними, происходят от одного (или немногих) видов диких предков. Следовательно, путем отбора человек значительно увеличивает разнообразие форм организмов.

Если искусственный отбор был основной силой, используя которую человек смог за относительно короткие сроки создать многочисленные породы домашних животных и сорта растений, существенно отличающиеся от своих диких предков, логично предположить, что подобные процессы могут обуславливать эволюционные преобразования также и в природе.

### **Изменчивость организмов в природе**

Дарвин собрал многочисленные данные, свидетельствующие о том, что изменчивость самых различных видов организмов в природе очень велика, а ее формы принципиально сходны с формами изменчивости домашних животных и растений.

Разнообразные и колеблющиеся различия между особями одного вида образуют как бы плавный переход к более устойчивым различиям между разновидностями этого вида. В свою очередь, последние столь же постепенно переходят в более четкие различия еще более крупных группировок – подвидов, а различия между подвидами – во вполне определенные межвидовые различия. Таким образом, индивидуальная изменчивость плавно переходит в групповые различия. Из этого Дарвин сделал вывод, что индивидуальные различия особей представляют собой основу для возникновения разновидностей. Разновидности при накоплении различий между ними превращаются в подвиды, а те, в свою очередь, – в отдельные виды. Следовательно, ясно выраженная разновидность может рассматриваться как первый шаг к обособлению нового вида (разновидность – «зачинающийся вид»).

Дарвин считал, что между видом и разновидностью нет качественной разницы – это лишь разные этапы постепенного накопления различий между группами особей разного масштаба.

Большей изменчивостью характеризуются более широко распространенные виды, обитающие в более разнообразных условиях. В природе так же, как и в одомашненном состоянии, основной формой изменчивости организмов является неопределенная, служащая универсальным материалом для процесса видообразования.

Если породы домашних животных и сорта растений, выведенные человеком с помощью искусственного отбора, целесообразно приспособлены к потребностям человека, то любые виды организмов в природе приспособлены к жизни в определенных условиях внешней среды; особенности строения и функций организмов способствуют их выживанию.

Здесь необходимо подчеркнуть, что Дарвин впервые поставил в центре внимания эволюционной теории не отдельные организмы (как это было характерно для его предшественников-трансформистов, включая Ламарка), а биологические виды, т.е., говоря современным языком, популяции организмов. Только популяционный подход позволяет правильно оценить масштабы и формы изменчивости организмов и прийти к пониманию механизма естественного отбора.

### **Борьба за существование и естественный отбор**

Сопоставляя все собранные сведения об изменчивости организмов в диком и прирученном состоянии и о роли искусственного отбора для выведения пород и сортов одомашненных животных и растений, Дарвин подошел к открытию той творческой силы, которая движет и направляет эволюционный процесс в природе, – **естественного отбора**: «Так как рождается гораздо более особей каждого вида, чем, сколько их может выжить, и так как, следовательно, постоянно возникает борьба за существование, то из этого вытекает, что всякое существо, которое в сложных и нередко меняющихся условиях его жизни, хотя незначительно, изменится в направлении, для него выгодном, будет иметь более шансов выжить и, таким образом, подвергнется *естественному отбору*. В силу строгого принципа наследственности отобранная разновидность будет стремиться размножаться в своей новой и измененной форме».

Другими словами, естественный отбор, или переживание наиболее приспособленных, представляет собой сохранение полезных индивидуальных различий или изменений и уничтожение вредных. Изменения, нейтральные по своей ценности (неполезные и невредные), не подвергаются действию отбора, а представляют непостоянный, колеблющийся элемент изменчивости.

Разумеется, отдельные особи, обладающие каким-то новым полезным признаком, могут погибнуть, не оставив потомства, по чисто случайным причинам. Однако влияние случайных факторов уменьшается, если полезный признак появляется у большего числа особей данного вида – тогда возрастает вероятность того, что, по крайней мере, для части этих особей достоинства нового полезного признака сыграют свою роль в достижении успеха в борьбе за существование.

Отсюда следует, что естественный отбор является фактором эволюционных изменений не для отдельных организмов, рассматриваемых изолированно друг от друга, а лишь для их совокупностей, т. е. популяций. Понимание этого вероятностного аспекта действия естественного отбора, эффективного только на достаточно больших выборках, и является важнейшим результатом популяционного подхода Дарвина.

Естественный отбор сам по себе не вызывает изменчивости организмов, которая стимулируется изменениями внешних условий.

Важнейшее место в теории естественного отбора занимает концепция **борьбы за существование**. Согласно Дарвину, борьба за существование является результатом тенденции любого вида организмов к безграничному размножению. Приведя многочисленные примеры невозможности выживания всего потомства у различных видов организмов, Дарвин заключает: «Так как производится более особей, чем может выжить, в каждом случае должна возникать борьба за существование либо между особями того же вида, либо между особями различных видов, либо с физическими условиями жизни».

Термин «борьба за существование» (struggle for existence) не вполне точно соответствует тому значению, которое вкладывал в него сам Дарвин, предлагая понимать этот термин «в широком и метафорическом смысле».

Во-первых, Дарвин включал в понятие «существование» не только жизнь данной особи, но и успех ее в оставлении потомства.

Во-вторых, словом «борьба» обозначалась не столько борьба как таковая (т.е. как прямое столкновение), сколько конкуренция, часто происходящая в пассивной форме.

В сущности, Дарвин понимал под борьбой за существование совокупность всех сложных взаимодействий между организмом и внешней средой, определяющих успех или неудачу данной особи, в ее выживании и оставлении потомства.

Подчеркивая роль **перенаселения** как фактора, обуславливающего борьбу за существование, Дарвин сделал вывод, что наиболее ожесточенной должна быть внутривидовая борьба как конкуренция между особями одного вида, которые обладают сходными жизненными потребностями.

Если, например, рассматривать модель взаимоотношений между видом-хищником и видом-жертвой (скажем, лисы и зайцы), то, по Дарвину, важнейшим фактором, определяющим отбор, будет для лис конкуренция между разными лисами, а для зайцев – между самими зайцами.

Действию естественного отбора благоприятствуют:

- 1) длительность времени;
- 2) высокая изменчивость;
- 3) большое число особей данного вида;
- 4) обширность его ареала (области распространения);

5) изоляция групп особей данного вида, уменьшающая их скрещивание с обитателями других частей ареала.

Дарвин подчеркнул, что естественный отбор должен действовать с гораздо большей эффективностью, чем искусственный, поскольку,

во-первых, природа располагает неизмеримо большим временем, чем человек;

во-вторых, человек, ведущий искусственный отбор, обращает внимание, главным образом, на внешние признаки животных и растений, тогда как для естественного отбора важна любая особенность организмов;

в-третьих, искусственный отбор ведется для нужд человека, а естественный отбирает признаки, важные для самого организма;

наконец, в-четвертых, естественный отбор действует гораздо более жестко, так как человек обычно не истребляет всех менее пригодных домашних животных, сохраняя их для различных нужд.

### **Результаты действия естественного отбора**

Естественный отбор является неизбежным результатом борьбы за существование и наследственной изменчивости организмов. По Дарвину, естественный отбор представляет собой важнейшую творческую силу, которая направляет эволюционный процесс и закономерно обуславливает возникновение приспособлений организмов, прогрессивную эволюцию и увеличение разнообразия видов.

Возникновение **приспособлений (адаптации)** организмов к условиям их существования является непосредственным результатом естественного отбора, поскольку самая сущность его – дифференцированное выживание и преимущественное оставление потомства именно теми особями, которые в силу своих индивидуальных особенностей лучше других приспособлены к окружающим условиям. Накопление отбором от поколения к поколению тех признаков, которые дают преимущество в борьбе за существование, и приводит постепенно к формированию конкретных приспособлений.

Дарвин подчеркивал, что любая конкретная степень приспособленности организмов **относительна**. Это доказывается многочисленными примерами чрезвычайно быстрого размножения и широкого распространения целого ряда видов животных и растений в совершенно новых для них районах земного шара, куда они были случайно или преднамеренно завезены человеком (кролики в Австралии, крысы, кошки, собаки, свиньи на островах Океании, канадская элодея в водоемах Европы и т. п.). Все эти виды, возникшие в совершенно других географических районах, оказались лучше приспособленными к условиям новых для себя областей, чем виды животных и растений, издавна населявшие эти области и обладавшие достаточно совершенными приспособлениями к их условиям.

Теория естественного отбора позволяет объяснить развитие самых сложных и совершенных приспособлений, в том числе таких, как взаимное приспособление друг к другу двух разных видов, взаимодействие которых выгодно для обоих. Таковы, например, взаимные приспособления цветковых растений и опыляющих их насекомых.

Действуя в видовых популяциях, естественный отбор способствует формированию и распространению особенностей, важных и **полезных для вида в целом**: при этом может возникнуть противоречие между «интересами» вида и отдельных особей. В этом случае закрепляются признаки, полезные для вида, несмотря на их отрицательную роль для отдельных особей. Так развиваются взаимные приспособления особей в общинах и колониях различных организмов, причем во многих случаях особь теряет свое прежнее значение дискретной и самостоятельной единицы, становясь частью целого (колониальные организмы гидроидных полипов, сифонофор, «семьи» общественных насекомых – термитов, муравьев, пчел и др., в которых наблюдается сложнейшая дифференциация особей, выполняющих различные функции и неспособных существовать и давать потомство как самостоятельные индивиды).

Вторым (после возникновения адаптации) важнейшим следствием борьбы за существование и естественного отбора является, по Дарвину, закономерное повышение **разнообразия форм** организмов, носящее характер **дивергентной эволюции**. Поскольку наиболее острая конкуренция ожидается между наиболее сходно устроенными особями данного вида в силу сходства их жизненных потребностей, в более благоприятных условиях окажутся наиболее уклонившиеся от среднего состояния индивиды. Эти последние получают преимущественные шансы в выживании и оставлении потомства, которому передаются особенности родителей и тенденция изменяться дальше в том же направлении (**длящаяся изменчивость**).

Идея дивергентной эволюции объясняет не только повышение разнообразия форм орга-

низмов, но и существование в природе групп сходных видов – родов, группировок сходных родов – семейств и таксонов более высоких категорий. Все эти группировки сходных форм представляют собой совокупности родственных видов, возникших от общего предка; роды, семейства, отряды, классы – разные этапы дивергентной эволюции. Сходство видов, принадлежащих к одному таксону («единство типа»), является результатом родства, общие признаки унаследованы от общего предка. В концепции Ламарка этот важный вопрос, в сущности, просто обойден.

Наконец, третье важнейшее следствие естественного отбора – постепенное усложнение и усовершенствование организации, т.е. **эволюционный прогресс**. Согласно Ч. Дарвину, это направление эволюции является результатом приспособления организмов к жизни в постоянно усложняющейся внешней среде. Усложнение среды происходит, в частности, благодаря дивергентной эволюции, увеличивающей число видов. Усовершенствование реакций организмов на усложняющуюся среду приводит к постепенному прогрессу организации.

При этом Дарвин подчеркивал, что естественный отбор сам по себе отнюдь не предполагает обязательно прогрессивного развития, действуя «только посредством сохранения и накопления изменений, благоприятных для организма при тех органических и неорганических условиях, в которых он существует во все периоды своей жизни». Если для данного вида совершенствование организации почему-либо невыгодно, естественный отбор отнюдь не будет способствовать его прогрессивной эволюции.

Частным случаем естественного отбора является **половой отбор**, который связан не с выживанием данной особи, а лишь с ее воспроизводительной функцией. По Дарвину, половой отбор возникает при конкуренции между особями одного пола в процессах размножения. Важность воспроизводительной функции самоочевидна; поэтому в некоторых случаях даже само сохранение данного организма может отступить на второй план по отношению к оставлению им потомства.

Для сохранения вида жизнь данной особи важна лишь постольку, поскольку она участвует (прямо или косвенно) в процессе воспроизводства поколений. Половой отбор как раз и действует на признаки, связанные с различными аспектами этой важнейшей функции (взаимное обнаружение особей противоположного пола, половая стимуляция партнера, конкуренция между особями одного пола при выборе полового партнера и т. п.).

Половой отбор определяет различное участие разных особей в размножении: некоторые индивиды получают лучшие шансы оставить потомство (и передать ему свои признаки, обеспечившие этот успех), чем другие.

Механизмами полового отбора являются, с *одной стороны*, активное соперничество между особями одного пола (обычно между самцами), с *другой же* – предпочтение, оказываемое определенным особям другого пола при выборе полового партнера. Следствием полового отбора является развитие внешних признаков, различающих самцов и самок (*вторичные половые признаки*).

Среди наиболее ярких примеров действия полового отбора можно назвать развитие рогов оленей, используемых как «турнирное оружие» при столкновениях самцов во время гона, ярких окрасок и причудливого оперения самцов фазанов, знаменитого хвоста самцов павлинов и т. п.

Заканчивая краткое рассмотрение теории Дарвина, перечислим важнейшие ее **положения**:

1. Организмам как в прирученном, так и в диком состоянии свойственна наследственная изменчивость. Наиболее обычной и важной формой изменчивости является **неопределенная**. Стимулом для возникновения изменчивости организмов служат изменения внешней среды, но характер изменчивости определяется спецификой самого организма, а не направлением изменений внешних условий.

2. В центре внимания эволюционной теории должны находиться не отдельные организмы, а биологические виды и внутривидовые группировки (**популяции**).

3. Все виды организмов в природе вынуждены вести жестокую борьбу за свое существование. **Борьба за существование** для особей данного вида складывается из их взаимодействия с неблагоприятными биотическими и абиотическими факторами внешней среды, а также из их конкуренции между собой. Последняя является следствием тенденции всякого вида к безграничному размножению и огромного «перепроизводства» особей в каждом поколении. По Дарвину, важнейшей является именно внутривидовая борьба.

4. Неизбежным результатом наследственной изменчивости организмов и борьбы за су-

ществование является **естественный отбор** – преимущественное выживание и обеспечение потомством лучше приспособленных особей. Хуже приспособленные организмы (и целые виды) вымирают, не оставляя потомства.

5. Следствиями борьбы за существование и естественного отбора являются: развитие **приспособлений** видов к условиям их существования (обуславливающее «целесообразность» строения организмов), **дивергенция** (развитие от общего предка нескольких дочерних видов, все большее расхождение их признаков в эволюции) и **прогрессивная эволюция** (усложнение и усовершенствование организации).

6. Частным случаем естественного отбора является **половой отбор**, который обеспечивает развитие признаков, связанных с функцией размножения.

7. Породы домашних животных и сорта сельскохозяйственных растений созданы посредством искусственного отбора, аналогичного естественному отбору, но ведущегося человеком в своих интересах.

Таким образом, Дарвин первым доказал реальность эволюционных изменений организмов. Взаимоотношения организма и внешней среды в его теории имеют характер **диалектического взаимодействия**. Дарвин подчеркивал роль изменений среды как стимула изменчивости организмов, но, с другой стороны, специфика этих изменений определяется самими организмами, и дивергентная эволюция организмов изменяет среду их обитания.

Учение о естественном отборе и борьбе за существование представляет собой, в сущности, анализ этих сложных взаимоотношений организма и среды, в которых организм не противопоставляется среде как саморазвивающаяся автономная единица, но и не следует пассивно за изменениями среды (как трактуются взаимоотношения организма и среды в теории Ламарка). Согласно теории Дарвина, эволюция представляет собой результат **взаимодействия** организма и изменяющейся внешней среды.

\*Современная эволюционная теория сложилась на основе теории Дарвина. В принципе признавая это и оценивая конкретное место идей Дарвина в совокупности современных эволюционных взглядов, нередко впадают в одну из двух крайностей: либо считают, что ныне концепция Дарвина как таковая имеет уже только исторический интерес – от нее в современной науке осталась лишь сама идея естественного отбора; либо, напротив, утверждают, что со времени Дарвина основы теории не претерпели существенных изменений. В действительности, как это нередко бывает, истина находится между этими крайними точками зрения. Хотя, несомненно, современная теория эволюции является развитием основных идей Дарвина, но в процессе их развития выявлены многие неизвестные во времена Дарвина факторы, механизмы и закономерности эволюционного процесса и сформировались новые представления, значительно отличающиеся от классической теории Дарвина.

Необходимо упомянуть о некоторых **нечеткостях и отдельных ошибочных утверждениях Дарвина**. К ним относятся:

- 1) признание возможности эволюционных изменений на основе определенной изменчивости и упражнения и неупражнения органов;
- 2) переоценка роли перенаселения для обоснования борьбы за существование;
- 3) преувеличенное внимание к внутривидовой борьбе в объяснении дивергенции;
- 4) недостаточная разработанность концепции биологического вида как формы организации живой материи, принципиально отличающейся от подвидовых и надвидовых таксонов;
- 5) непонимание специфики макроэволюционных преобразований организации и их соотношений с видообразованием.

\*Однако все эти не вполне отчетливые или даже неверные представления по некоторым вопросам отнюдь не умаляют исторической значимости гениального труда Дарвина и его роли для современной биологии. Указанные неточности соответствуют уровню развития науки во время создания теории Дарвина.

Так, допущение Дарвином прямой эволюционной роли определенной изменчивости и наследования результатов упражнения и неупражнения органов было связано с господствовавшими в его время представлениями о наследственности. Тогда наследственность рассматривали как своего рода «общее свойство» всего организма, присущее ему как целому («слитная наследственность»). С этим связано одно из возражений против теории естественного отбора, выдвинутое Ф. Дженкином и казавшееся самому Дарвину очень серьезным.

Суть этого возражения сводилась к следующему. Пусть Дарвин прав, и эволюция организмов основывается на незначительных изменениях отдельных особей, первоначально неопределенных по отношению к изменениям внешней среды. Однако поскольку новые полезные

признаки первоначально появляются у немногих особей и притом слабо выражены, то при скрещивании с другими особями того же вида, подавляющее большинство которых еще не имеет данного нового признака, неминуемо должно происходить как бы «разбавление» полезного новоприобретения вдвое в каждом последующем поколении. И постепенно новый признак практически исчезнет, распределившись между множеством особей, и будет поглощен консервативным состоянием. Возражения Дженкина были одной из причин, побудивших Дарвина в более поздних изданиях «Происхождения видов» и других сочинениях в большей мере, чем прежде, склоняться к признанию эволюционной роли определенной изменчивости, т.е. наследования признаков, приобретаемых организмами под прямым воздействием изменяющихся внешних условий.

#### 1.4. РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ УЧЕНИЙ В ПОСЛЕДАРВИНОВСКИЙ ПЕРИОД

##### Неоламаркизм

При анализе различных эволюционных концепций последарвиновского времени нередко возникает вопрос: почему после широкого признания теории Дарвина, успешного приложения ее выводов в научной практике и дальнейшего развития ее основных положений идеи ламаркизма все же с удивительной регулярностью вновь воскресают, находя себе новых сторонников? Можно назвать несколько причин этого положения.

Прежде всего, это простота и кажущаяся очевидность (особенно для малоосведомленного в вопросах теории эволюции человека) некоторых постулатов ламаркизма. Особенно это относится к идее наследования изменений (модификаций), приобретенных организмами под прямым воздействием изменяющихся внешних условий, и последствий упражнения и неупражнения органов. Эти модификации, являющиеся целесообразной приспособительной реакцией организма на различные внешние условия, представляют собой самые обычные и легко наблюдаемые изменения организмов. Стоит лишь допустить их наследование – и готов чрезвычайно простой «механизм эволюционных изменений», вполне удовлетворяющий «профана».

Изучая ряды последовательных форм по ископаемым остаткам различных групп организмов, палеонтологи обращали внимание на существование некоторых общих тенденций и закономерностей филогенеза (параллельная эволюция родственных филогенетических линий, пульсирующий характер темпов макроэволюции, эволюционный прогресс и др.). Для неодарвинистской синтетической теории эволюции характерна концентрация внимания на процессах микроэволюции и видообразования, с чем связана тенденция рассматривать макроэволюцию просто как сумму микроэволюционных изменений, игнорируя ее специфику.

Однако попытки такого редуccionистского решения проблем макроэволюции наталкивались на серьезные трудности. Это создавало благоприятную почву для их истолкования в духе неоламаркизма.

Наконец, еще одной причиной, определяющей склонность некоторых исследователей к идеям ламаркизма, является отсутствие «популяционного мышления», т. е. ясных представлений о сущности и структуре биологического вида и понимания вероятностного характера действия естественного отбора. В связи с этим такие исследователи склонны недооценивать эффективность естественного отбора и рассматривать модификационные изменения, наблюдаемые в онтогенезе организмов, как «направленную изменчивость», принимаемую за основу эволюционного процесса.

##### Основные направления неоламаркизма

Неоламаркизм не представляет собой единой целостной концепции: различные ученые, разделяющие ламаркистские идеи, чаще всего принимают лишь одну из двух сторон теории Ламарка – либо **автогенетический подход** к объяснению прогресса и направленности эволюции, либо **эктогенетические взгляды** на развитие приспособлений организмов к изменяющимся условиям внешней среды. При этом у многих авторов неоламаркистские взгляды маскируются использованием собственной терминологии и принятием некоторых отдельных положений теории Дарвина. Такие авторы иногда называли себя «дарвинистами», а систему своих взглядов – **«творческим дарвинизмом»**, претендуя на дальнейшее развитие дарвиновской теории, хотя на деле эти взгляды представляют собой эклектическое соединение теории естественного отбора с ламарковской эктогенетической концепцией, включающей постулат изначально целесообразной реакции организмов на изменения внешних условий и «закон» наследования приобретаемых признаков.

Автогенетические идеи в духе ламаркизма выдвигали Э. Коп (1840-1897) («**батмогенез**» – стремление организмов к прогрессу), Г. Осборн (1857-1935) («**аристогенез**»), О. Шиндевольф (1896-1971), П. Тейяр де Шарден (1881-1955). К этому же кругу идей принадлежат теории **ортогенеза** Т. Эймера (1843-1898) и **нomoгенеза** (или «эволюции на основе закономерностей») Л.С. Берга (1876-1950). Во всех этих концепциях в разных вариантах организмам приписывается «стремление» к прогрессу, к усложнению, к усовершенствованию и т.п.

Сущность этих взглядов принципиально не отличается от идеи Ламарка о градации: это телеологические и метафизические концепции, подменяющие объяснение наблюдаемых в природе процессов и явлений декларированием неких «изначальных свойств» живой материи.

Гораздо большее число сторонников находят эктогенетические взгляды, согласно которым эволюционные изменения организмов являются результатом целесообразной их реакции на изменения внешних условий.

В более позднее время наивные формулировки Ламарка и его предшественников обычно заменяют более «современными», хотя сущность их остается прежней. Таково, например, учение **Т.Д. Лысенко**, согласно которому организмы в процессе обмена веществ **«ассимилируют условия внешней среды»**, которые после этого сами становятся частью наследственности, понимаемой в духе представлений середины XIX в. – как некое общее свойство организма, как «эффект концентрирования воздействий условий внешней среды, ассимилированных организмами в ряде предшествующих поколений». Если отбросить словесную шелуху, очевидно, что здесь в «оригинальных» терминах излагается ламарковское объяснение изменений растений под влиянием изменений внешних условий.

\*Что, собственно, такое «ассимиляция внешних условий», как она происходит, и что именно изменяется при этом в организме, Лысенко и его последователи не разъясняли.

В разных вариантах эктогенетические идеи высказывали такие известные ученые, как Э. Геккель, Э. Коп, Г. Спенсер, К. Негели, Ф. Вайденрайх, Е.С. Смирнов, Л.Ш. Давиташвили и некоторые другие.

### **Неоламаркизм и основные проблемы эволюционной теории**

Ламаркизм в любой его форме не дает объяснения ни прогрессивной эволюции, ни возникновению адаптации (приспособлений) организмов, поскольку «стремление к прогрессу», «эволюция на основе закономерностей», «изначальная способность организмов к целесообразной реакции», «ассимиляция условий внешней среды» и другие подобные концепции подменяют научный анализ постулированием неких метафизических свойств, якобы присущих живой материи.

Ламаркизм не способен объяснить появление в эволюции организмов с какими бы то ни было качественными новообразованиями: никакое «прямое влияние измененных внешних условий» не может объяснить, например, замену хорды позвоночником в эволюции позвоночных животных, или развитие легких, или возникновение сердца, если, конечно, не считать объяснением ламарковское **«усилие внутреннего чувства»**. Ламаркизм беспомощен и в анализе причин, обусловивших возникновение колониальных и общественных организмов и развитие приспособлений у неразмножающихся особей таких видов (например, у рабочих пчел или муравьев).

В самом деле, как понять с ламаркистских позиций **«воздействия измененных условий»** или архаического **«упражнения или неупражнения органов»** развитие и усовершенствование сложных приспособлений для добывания пищи, строительства гнезда, заботы о потомстве у тех категорий особей данного вида, которые сами не оставляют никакого потомства (рабочие пчелы и т.п.) и уже поэтому не могут передать следующему поколению какие бы то ни было приобретенные ими признаки?

Необъяснимы для последовательно ламаркистских концепций и многие другие эволюционные явления – такие, например, как возникновение любого рода покровительственных окрасок. Покровительственные окраски делают незаметными жертву для хищника и хищника для его добычи (например, зимняя белая окраска зайцев, песцов, горностаев, куропаток и т. п.

Своеобразный вариант покровительственной окраски представляет собой мимикрия – подражательное сходство какого-либо незащищенного вида животных (имитатор) с хорошо защищенным от врагов видом (модель). Таково, например, сходство мух-пчеловидок *Eristalis tenax* с пчелами, самок бабочек-парусников *Papilio dardanus* с несъедобными бабочками-данаидами рода *Ataуris* и т. п.

Все эти и подобные им приспособления никак не могут возникнуть под влиянием «измененных внешних условий» или «упражнения органов», если только опять-таки не предполагать

таинственных «**усилий внутреннего чувства**» у вида-имитатора.

Точно так же необъяснимо с ламаркистских позиций развитие сложных структур, образованных мертвыми тканями (различные панцири, раковины и другие защитные образования; роговые структуры, подобные, например, перьям птиц).

Для решения всех этих проблем некоторые неоламаркисты вынуждены прибегать к теории естественного отбора, в результате чего взгляды многих из них (Т.Д. Лысенко и его последователи, Л.Ш. Давиташвили и др.) представляют собой эклектическое объединение ламаркистских (или, правильнее, трансформистских) и дарвинистских идей.

### **Кризис классического дарвинизма**

Несмотря на признание учения Ч. Дарвина большинством биологов, многие ведущие биологи либо не приняли (Р. Оуэн, К. Бэр), либо принимали учение об эволюции путем естественного отбора с оговорками, либо выдвигали серьезные возражения (Л. Агассиц, А. Келликер, К. Негели и др.).

Этому в немалой степени способствовало то, что взгляды Ч. Дарвина на всемогущество отбора и особенности возникновения новых видов встретились с рядом трудностей (например, в природе редко находились переходные формы, присутствие которых постулировал Дарвин). Возникновение органов очень сложного строения и сложных форм поведения также, на первый взгляд, было трудно объяснить посредством аккумуляции мелких изменений; недостаточным казался принцип отбора и для объяснения первых стадий развития полезных уклонений, неясным оставалось возникновение общего плана строения в крупных группах организмов и т. п.

Критика дарвинизма особенно усилилась в период возникновения генетики. Этот период условно можно назвать **периодом отрицания дарвинизма**. В это время (конец XIX-начало XX в.) не только в биологии, но и в других областях естествознания нападки на материалистические взгляды усилились.

Судьбы эволюционного учения и теории естественного отбора разошлись. Эволюционное учение распространялось все шире и шире, а теория естественного отбора – центральное звено всей эволюционной теории – стала подвергаться все более жесткой критике. Причин тому было несколько, но основная – отсутствие достаточно строгих научных представлений о двух важнейших явлениях жизни и общих характеристиках живого на Земле – **наследственности и изменчивости**.

Вскоре после выхода «Происхождения видов...» **Ф. Дженкин** выдвинул серьезное возражение против предполагаемой Ч. Дарвином возможности действия отбора как эволюционного фактора в природе. Ход его рассуждений был следующим. Возникшее случайное наследственное изменение, которое должно быть поддержано отбором, всегда единично. Вероятность встречи двух особей с одинаковыми наследственными изменениями и оставлением ими потомства чрезвычайно мала. Поэтому если один из родителей имеет признак **A**, то у его детей количественное выражение признака будет **A/2**, у внуков – **A/4**, у правнуков – **A/8** и т. д., т. е. произойдет **«растворение признака в скрещивании»**.

Для опровержения возражения Дженкина необходимо было знание генетики, а генетика как наука возникла лишь в 1900 г., в год переоткрытия замечательных работ Г. Менделя. Правда, уже тогда были известны многочисленные факты, свидетельствовавшие против «растворения признаков в скрещивании».

Например, характерная горбинка на носу у представителей королевского дома Бурбонов сохранилась даже у восьмого по счету поколения. По расчетам Ф. Дженкина, признак должен был уменьшиться в 128 раз. Четырнадцатый по счету поколений герцог Шрюсбери имел, как и основоположник рода (500 лет назад), сросшиеся первые и вторые фаланги на пальцах рук. Но эти факты (как и аналогичные известные, тогда факты из области селекции) оставались вне внимания исследователей-эволюционистов.

Существовал и другой фронт исследований, прямо или косвенно противопоставляемый дарвинизму в конце XIX-нач. XX в. В работах **В. Иоганнсена** (1903) была показана неэффективность отбора в чистых линиях (в потомстве одной самооплодотворяющейся особи, гомозиготной по большинству признаков). И хотя такие гомозиготные группы особей в природе не встречаются, веру в могущество отбора эти эксперименты подрывали.

Крайне неудачная **«временная гипотеза пангенезиса»**, предложенная Дарвином, расходилась с наблюдаемыми фактами наследственной передачи признаков в экспериментах. Это было, по-видимому, одной из причин выдвижения **Г. де Фризом** (1889) гипотезы эволюции, согласно которой новые виды возникают сразу, скачкообразно, посредством появления отдельных крупных изменений наследственности (*мутаций*) без ведущего участия естественного



отбора.

Причиной указанных трудностей дарвинизма, как уже отмечалось, было отсутствие достаточно строгих доказательств наследственной изменчивости, теории отбора «не хватало» генетической основы.

Такие достижения генетики, как мутационная теория, учение о чистых линиях и принцип корпускулярной наследственности, использовались для обоснования антидарвиновских взглядов. Эти данные генетики на самом деле укрепляли учение Ч. Дарвина, внося ясность в понимание механизма действия естественного отбора.

Генетики того периода вместо расплывчатых представлений Ч. Дарвина и его сторонников о наследственности пытались предложить твердые законы и основанные на экспериментах гипотезы. Этот подход «просмотрели» сторонники взглядов Ч. Дарвина, которые, в свою очередь, предпринимали безуспешные попытки опровергнуть ранних генетиков. Генетики, со своей стороны, увлеченные успехами, «и не заметили» положительное в учении Ч. Дарвина. Это и было причиной конфликта.

### Неодарвинизм

Сокрушительный удар по ламаркизму нанес **А. Вейсман** (1834-1914). Он показал, что клетки зародышевого пути у животных очень рано обособляются от остальных (соматических) клеток организма. Поэтому, сколько ни упражняй соматический орган, результат упражнения (пусть даже каким-то образом запечатленный хромосомами соматических клеток) физически не может быть учтен хромосомами половых клеток. Отсюда неумолимо вытекало, что (по крайней мере, для животных) никакой индивидуальный опыт особей не может наследоваться. Тем самым Вейсман возродил дарвинизм в его очищенной от ламаркизма форме – **неодарвинизма (вейсманизм)**.

### Период синтеза генетики и классического дарвинизма

Первым шагом на этом пути может считаться вскрытие закономерностей распределения хромосом при клеточном делении. Основываясь на этих фактах, **А. Вейсман** (1834-1914) формулирует основные положения хромосомной теории наследственности и впервые выдвигает *принцип невозможности передачи по наследству «благоприобретенных» признаков*.

**Переход к популяционному мышлению.** В потоке разнообразных генетических исследований формируется знаменитый «**принцип Харди**» (1908): **без внешнего давления каких-либо факторов частоты генов в бесконечно большой панмиктической популяции стабилизируются уже после одной смены поколений**. Другими словами, при отсутствии внешних давлений частоты генов в популяции должны быть постоянными.

В 1926 г. была опубликована работа С.С. Четверикова «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики», в которой была показана высокая генетическая гетерогенность природных популяций организмов, их насыщенность разнообразными мутациями. При этом многочисленные рецессивные мутации не проявляются фенотипически – фенотипы особей в популяции зачастую различаются меньше, чем их генотипы. Четвериков подчеркивал, что фенотипические проявления активности любого отдельного гена определяются его взаимодействиями с другими генами в целостном генотипе, представляющем своего рода «**генетическую среду**». Генетическая гетерогенность популяции является основой для ее эволюционных преобразований. Работы С.С. Четверикова заложили основы популяционной генетики.

Проведенные в 1928-1930 гг. исследования (Р.А. Фишер, Н.П. Дубинин и Д.Д. Ромашов, С. Райт и др.) показали, что в эволюции большую роль играет не только появление новых мутаций, но и изменение частоты встречаемости существующих аллелей (гена) благодаря случайным процессам – колебаниям численности популяции, утраты генов и т. д.

Все эти достижения привели к созданию Ф.Г. **Добржанским** и **Н.В. Тимофеевым-Ресовским** в 1937-1939 гг. *учения о микроэволюции* – одного из главных разделов современной теории эволюции.

Интеграция дарвинизма и генетики произошла в 30-е гг. XX в. Основными вехами этого процесса принято считать работы Р. Фишера, С. Райта, Н.И. Вавилова, Н.П. Дубинина, Д. Холдейна, Д. Хаксли и др.

В 40-е гг. синтез данных и выводов различных биологических наук (прежде всего, – генетики, систематики, экологии, биогеографии) привел к формированию обобщающей концепции, которую в 1942 г. **Д. Хаксли** назвал *синтетической теорией эволюции*. Основным ядром этой концепции стала теория микроэволюции, представляющая собой анализ эволюционных

преобразований популяций и процессов видообразования.

В развитии *синтетической теории эволюции* большую роль сыграло объединение данных многих отраслей биологии на базе дарвинизма: генетико-экологического изучения структуры популяции (Н.И. Вавилов, Г. Турессон, Е.Н. Синская, Дж. Клаузен, М.А. Розанова и др.), экспериментального и математического изучения борьбы за существование и естественного отбора (В.Н. Сукачев, Дж. В.С. Холдейн, Г.Ф. Гаузе, Г. Кетлуэлл и др.), данных экспериментальной и теоретической генетики (М. Лернер, К. Мазер, И.И. Шмальгаузен, Н.П. Дубинин, Б. Ренш, Е.Б. Форд, Г. Стеббинс и др.), развития теории вида (Н.И. Вавилов, Э. Майр, К.М. Завадский, В. Грант и др.) и ряда других направлений.

В последующие годы синтетическая теория эволюции в определенной степени интегрировала также данные эволюционной морфологии (в первую очередь палеонтологии, в которой особо следует выделить работы Д. Симпсона), однако макроэволюционные исследования в основном остались все же за рамками синтетической теории эволюции.

Важнейшим вкладом в развитие этой области стали основополагающие труды А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена, Н.И. Вавилова, Дж. Г. Симпсона, Б. Ренша, А.Н. Северцова и др., положившие начало системному анализу эволюционного процесса.

В нашей стране активно развивалось исследование эволюции отдельных крупных групп животного и растительного мира: цветковых растений – Б.М. Козо-Полянский, А.Л. Тахтаджян и др.; членистоногих – М.С. Гиляров, Д.М. Федотов и др.; простейших – В.А. Догель, Ю.И. Полянский и др.; многоклеточных – А.В. Иванов, В.Н. Беклемишев, Н.А. Ливанов, А.А. Парамонов и др.; позвоночных – П.П. Сушкин, М.А. Мензбир, Ю.А. Орлов, Л.П. Татаринев и др.

Советские исследователи внесли выдающийся вклад в развитие некоторых «пограничных» эволюционных дисциплин, например, эволюционной физиологии – Л.А. Орбели, Е.М. Крепе и др.; эволюционной палеонтологии – А.А. Борисьяк, Б.С. Соколов и др.; эволюционной биохимии – А.В. Благовещенский, А.Н. Белозерский и др.; эволюционной морфологии – А.Н. Северцов, И.И. Шмальгаузен, А.А. Заварзин, Н.Г. Хлопин и др.; эволюционной экологии и биогеографии – С.С. Шварц, Н.А. Бобринский, В.Г. Гептнер, И.И. Пузанов и др.

**Развитие экосистемного подхода.** Начиная с 20-х годов XX в. благодаря трудам выдающегося естествоиспытателя современности В. И. Вернадского (1864-1945) и ботаников В.Н. Сукачева (1880-1967) и А. Тенсли (1871-1955) развивается новое направление эволюционного учения – *учение об эволюции биогеоценозов и биосферы* в целом.

**Изучение молекулярных основ изменчивости в эволюции.** Начиная с открытия генетического кода **Дж. Уотсоном** и **Ф. Криком** (1953) идет быстрое развитие молекулярной биологии и выяснение особенностей строения молекул ДНК, первично определяющих возникновение наследственных изменений – материала для действия естественного отбора. Были открыты **регуляторные и структурные гены**, состоящие из повторяющихся последовательностей нуклеотидов. Последовательности регуляторных генов, как правило, повторяются, они кодируют белки-ферменты и регулируют транскрипцию структурных генов. Структурные же гены уникальны, кодируют синтез полипептида, определяя последовательность чередования аминокислот.

Наконец, было открыто **явление трансдукции** – переноса генов от одной бактерии к другой посредством вирусов (бактериофагов); тем самым показано, что некоторые признаки могут передаваться в процессе эволюции у прокариот не только в чреде поколений, но и между видами.

Подводя краткие итоги, отметим основные достижения современной эволюционистики по отношению к классической теории Ч.Дарвина.

**В области микроэволюции:**

- 1) выяснена сущность изменчивости и наследственности организмов;
- 2) исследована природа биологического вида, показана его сложная популяционная структура, выяснена роль популяций в эволюционном процессе;
- 3) открыты новые факторы и механизмы эволюционного процесса (дрейф генов, полиплоидизация, гибридизация и др.);
- 4) получила дальнейшее развитие теория естественного отбора.

**В области макроэволюции:**

- 1) выяснена сущность макроэволюции и ее соотношения с элементарными эволюционными изменениями;
- 2) установлен ряд эмпирических закономерностей макрофилогенеза;
- 3) показана эволюционная роль преобразований онтогенеза;
- 4) проделан анализ причин направленности и неравномерности темпов макрофилогенеза.

за;

5) выяснены сущность и причины прогрессивной эволюции.

### ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ

1. Какие идеи о развитии живой природы господствовали в Древности и Средневековье? В чем различие в подходах к познанию природы в эти периоды?
2. В чем состоят характерные черты развития биологии в эпоху Возрождения?
3. Перечислите наиболее крупные достижения биологии XVIII – начала XIX в., сыгравшие определяющую роль в обосновании идеи эволюции органического мира.
4. Охарактеризуйте (с фактами и аргументами) главные направления борьбы вокруг идеи исторического развития живой природы в XVII-XIX вв.
5. В чем заключаются основные положения эволюционной концепции Ж.-Б. Ламарка? Оцените их с естественнонаучной и методологической точек зрения.
6. В чем состояла принципиальная новизна подхода Ч. Дарвина к изучению процесса эволюции органического мира?
7. Какие группы фактов заставили Ч. Дарвина убедиться в реальности процесса эволюции во время путешествия вокруг света?
8. Каково значение практики селекции в обосновании эволюционной теории?
9. Как оценивал Ч. Дарвин учение Ж.Б. Ламарка? В чем принципиальное различие в подходах Ч. Дарвина и Ж.Б. Ламарка к объяснению механизма процесса эволюции?
10. Каковы основные затруднения, которые встретила теория естественного отбора?
11. В чем суть «Кошмара Дженкина» и почему Ч. Дарвин не смог его развеять?
12. Что с чем было синтезировано в синтетической теории эволюции?
13. В чем заключаются основные черты современного этапа развития дарвинизма?
14. Можно ли сказать, что дарвинизм «устарел» во второй половине XX в.?

## РАЗДЕЛ II. ОСНОВНЫЕ УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ

### 2.1. ОРГАНИЗАЦИЯ ЖИЗНИ И ЕЕ ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ

Для понимания закономерностей эволюции органического мира на Земле необходимо иметь общие представления об объекте эволюции, основных свойствах живого. Для этого необходимо, во-первых, охарактеризовать живые существа с точки зрения их некоторых общих особенностей, во-вторых, выделить основные уровни организации жизни.

#### Основные свойства живого

Когда-то считалось, что живое можно отличить от неживого по таким свойствам, как обмен веществ, подвижность, раздражимость, рост, размножение, приспособляемость. Но анализ показал, что порознь все эти свойства встречаются и среди неживой природы, а поэтому не могут рассматриваться как специфические свойства живого. Как это ни странно, но до сих пор нет удовлетворяющего всех определения понятия «жизнь, живое».

#### Аксиомы теоретической биологии

В одной из последних и наиболее удачных попыток живое характеризуется следующими особенностями, сформулированными **Б.М. Медниковым** (1982) в виде *аксиом теоретической биологии*:

1. Все живые организмы оказываются единством фенотипа и программы для его построения (генотипа), передающейся по наследству из поколения в поколение (**аксиома А. Вейсмана**).

2. Генетическая программа образуется матричным путем. В качестве матрицы, на которой строится ген будущего поколения, используется ген предшествующего поколения (**аксиома Н.К. Кольцова**).

3. В процессе передачи из поколения в поколение генетические программы в результате различных причин изменяются случайно и ненаправленно, и лишь случайно такие изменения могут оказаться удачными в данной среде (**1-я аксиома Ч. Дарвина**).

4. Случайные изменения генетических программ при становлении фенотипа многократно

усиливаются (*аксиома Н.В. Тимофеева-Ресовского*).

5. Многократно усиленные изменения генетических программ подвергаются отбору условиями внешней среды (*2-я аксиома Ч. Дарвина*).

Из перечисленных аксиом можно вывести, по-видимому, все основные свойства живой природы. Рассмотрим лишь некоторые свойства, имеющие прямое отношение к процессу эволюционного развития.

**Дискретность и целостность** – два фундаментальных свойства организации жизни на Земле. Живые объекты в природе относительно обособлены друг от друга (особи, популяции, виды). Любая особь многоклеточного животного состоит из клеток, а любая клетка и одноклеточные существа – из определенных органелл. Органеллы состоят из дискретных, обычно высокомолекулярных, органических веществ, которые в свою очередь состоят из дискретных атомов, элементарных (тоже дискретных!) частиц.

В то же время сложная организация немыслима без взаимодействия ее частей и структур – без целостности. Целостность биологических систем качественно отличается от целостности неживого, прежде всего, тем, что целостность живого поддерживается в процессе развития. Живые системы – открытые системы, они постоянно обмениваются веществами и энергией со средой. Для них характерна **отрицательная энтропия** (возрастание упорядоченности), увеличивающаяся, видимо, в процессе органической эволюции. Вероятно, что в живом проявляется способность к самоорганизации материи.

Среди живых систем нет двух одинаковых особей, популяций и видов. Эта уникальность проявления дискретности и целостности живого основана на замечательном явлении конвариантной редупликации.

**Конвариантная редупликация** (самовоспроизведение с изменениями), осуществляемая на основе матричного принципа – это, видимо, единственное специфическое для жизни свойство. В основе его лежит уникальная способность к самовоспроизведению основных управляющих систем (ДНК, хромосом и генов).

Редупликация определяется матричным принципом синтеза макромолекул. Исходные управляющие системы, молекулы ДНК примитивных дискретных живых частиц (вирусы, фаги, бактерии и сходные формы), свободно размножающихся клеток-эукариот, половых клеток многоклеточных организмов обладают относительно высокой степенью стабильности, что обеспечивает возможность идентичного самовоспроизведения (явление наследственности).

При самовоспроизведении управляющих систем в живых организмах происходит не механическое повторение, а воспроизведение с внесением изменений.

Конвариантная редупликация означает возможность передачи по наследству дискретных отклонений от исходного состояния, т. е. мутаций.

### **Эволюция как условие существования жизни. Давление жизни**

Жизнь на Земле выступает как активнейший геохимический фактор. В результате деятельности живых организмов менялись параметры всей Земли (изменялся состав атмосферы, литосферы и гидросферы).

Как бы ни различались виды по продолжительности жизни, плодовитости, репродуктивным циклам и другим особенностям, определяющим прогрессию размножения, во всех без исключения случаях образуется **избыточная численность** потомства. Избыточная численность потомства – это основа геохимической энергии жизни, с одной стороны, и механизм, неизбежно ведущий к естественному отбору, – с другой.

С увеличением численности возрастает вероятность появления новых наследственных изменений и их комбинаций. Эволюция каждого вида и всей биосферы в целом оказывается как бы «часами» с постоянным самозаводящимся устройством.

Прогрессия размножения приводит к двум важным **последствиям**:

- 1) возрастает вероятность появления новых наследственных уклонений;
- 2) создается **давление жизни** (В.И. Вернадский) и, как следствие, возникает *борьба за существование* – фундамент естественного отбора.

Живое вещество с момента своего возникновения становится активным фактором собственного существования.

### **Системность и организованность жизни**

Проявления жизни на Земле чрезвычайно многообразны. Жизнь на Земле представлена ядерными и доядерными, одно- и многоклеточными существами; многоклеточные, в свою очередь, представлены грибами, растениями и животными. Любое из этих царств объединяет раз-

нообразные типы, классы, отряды, семейства, роды, виды, популяции и индивидуумы.

Во всем многообразии живого можно выделить несколько разных **уровней организации живого**: молекулярный, клеточный, тканевый, органнй, онтогенетический, популяционный, видовой, биогеоценотический, биосферный. Перечисленные уровни выделены по удобству изучения.

Если же попытаться выделить основные уровни, отражающие не столько уровни изучения, сколько уровни организации жизни на Земле, то основными критериями такого выделения должны быть признаны наличие специфических элементарных, дискретных структур и элементарных явлений.

При этом подходе оказывается необходимым и достаточным выделять молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой и биогеоценотический уровни (Н.В. Тимофеев-Ресовский и др.).

**Молекулярно-генетический уровень.** Известно, что основные структуры на этом уровне (коды наследственной информации, передаваемой от поколения к поколению) представляют собой ДНК, дифференцированную по длине на элементы кода – триплеты азотистых оснований, образующих гены.

**Гены на этом уровне организации жизни представляют элементарные единицы. Основными элементарными явлениями, связанными с генами, можно считать их локальные структурные изменения (мутации) и передачу хранящейся в них информации внутриклеточным управляющим системам.**

Редупликация, основанная на матричном копировании, сохраняет не только генетическую норму, но и отклонения от нее, т.е. мутации (основа процесса эволюции).

**Онтогенетический уровень.** Прежде чем охарактеризовать явления, происходящие на этом уровне, надо определить понятие «особь». Жизнь всегда представлена в виде дискретных индивидуумов. Это в равной мере присуще микроорганизмам, растениям, грибам и животным.

Одноклеточная и многоклеточная особи обладают системной организацией и регуляцией и выступают как единое целое.

**Индивид** (индивидуум, особь) *элементарная неделимая единица жизни на Земле.* Разделить особь на части без потери «индивидуальности» невозможно.

В ряде случаев вопрос об определении границ индивида, особи не столь прост и самоочевиден. Например, не вполне ясно, можно ли считать особью отдельные организмы, составляющие колонии коралловых полипов, мшанок, сифонофор. Каждая из таких частей хотя и существует в виде отдельного самостоятельного индивидуума, но зависит от других частей; между отдельными «особями» колонии существует разделение функций и взаимосвязь.

Не прост вопрос определения особи у таких комплексных организмов, как лишайники, являющиеся сложным симбиотическим сообществом водорослей, грибов и специфических микроорганизмов.

Вопрос о границах индивида у растений, способных к вегетативному размножению, или у животных, размножающихся фрагментацией (например, гидра), не менее сложен. Тополиная роща, выросшая из черенков с одного родительского дерева, генетически одно и то же существо (пока не произойдет какая-либо соматическая мутация, делающая одно из новых растений генетически отличным от остальных).

С эволюционной точки зрения **особью следует считать все морфофизиологические единицы, происходящие от одной зиготы, гаметы, споры, почки и индивидуально подлежащие действию элементарных эволюционных факторов.**

На онтогенетическом уровне единицей жизни служит особь с момента ее возникновения до смерти. По существу, **онтогенез** – это процесс развертывания, реализации наследственной информации, закодированной в управляющих структурах зародышевой клетки. На онтогенетическом уровне происходит не только реализация наследственной информации, но и апробация ее посредством проверки согласованности в реализации наследственных признаков и работы управляющих систем во времени и пространстве в пределах особи. Через оценку индивидуума в процессе естественного отбора происходит проверка жизнеспособности данного генотипа.

**Элементарными структурами на онтогенетическом уровне организации жизни служат клетки, а элементарными явлениями – какие-то процессы, связанные с дифференцировкой.**

Особи в природе не абсолютно изолированы друг от друга, а объединены более высоким рангом биологической организации на популяционно-видовом уровне.

**Популяционно-видовой уровень.** Объединение особей в популяции, а популяций в ви-

ды по степени генетического и экологического единства приводит к появлению новых свойств и особенностей в живой природе, отличных от свойств молекулярно-генетического и онтогенетического уровней.

**Популяция – элементарная структура на популяционно-видовом уровне, а элементарное явление на этом уровне – изменение генотипического состава популяции; элементарный материал на этом уровне – мутации.**

Выделены элементарные факторы, действующие на этом уровне: *мутационный процесс, популяционные волны, изоляция и естественный отбор.*

На популяционно-видовом уровне особую роль приобретают отношения между особями внутри популяции и вида. При этом **популяции** выступают как элементарные, далее не разложимые эволюционные единицы, представляющие собой **генетически открытые системы** (особи из разных популяций иногда скрещиваются, и популяции обмениваются генетической информацией). **Виды**, всегда выступающие как система популяций, являются наименьшими, в природных условиях **генетически устойчивыми системами** (скрещивание особей разных видов в природе в подавляющем большинстве случаев не ведет к появлению плодовитого потомства). Все это приводит к тому, что **популяции оказываются элементарными единицами, а виды – качественными этапами процесса эволюции.** В целом же на популяционно-видовом уровне реально осуществляется в чреде поколений процесс эволюции.

Популяции и виды как надындивидуальные образования способны к существованию в течение длительного времени и к самостоятельному эволюционному развитию. Жизнь отдельной особи при этом находится в зависимости от процессов, протекающих в популяциях.

Популяции и виды, несмотря на то, что состоят из множества особей, целостны. Но их целостность принципиально иного проявления, чем целостность на молекулярно-генетическом и онтогенетическом уровнях. Целостность популяций и видов связана с взаимодействием особей в популяциях и поддерживается обменом генетического материала в процессе полового размножения.

**Биогеоценотический (экосистемный) уровень.** Популяции разных видов всегда образуют в биосфере Земли сложные сообщества – *биоценозы*. **Биоценоз – совокупность растений, животных, грибов и прокариот, населяющих участок суши или водоема и находящихся в определенных отношениях между собой.** Вместе с конкретными участками земной поверхности, занимаемыми биоценозами, и прилегающей атмосферой называются **экосистемами**.

Такие экологические системы (экосистемы) могут быть разного масштаба – от капли воды или муравьиной кучи до экосистемы острова, реки, континента и всей биосферы в целом.

**Экосистема – взаимообусловленный комплекс живых и косных компонентов, связанных между собой обменом веществ и энергией** (А. Тенсли, 1935). Экосистема – «безразмерное» понятие, но есть один класс экосистем, имеющий определенные размеры и принципиальное значение как «кирпичики» организации всей биосферы – *биогеоценозы* (В.Н. Сукачев, Н.В. Тимофеев-Ресовский). **Биогеоценоз – это такая экосистема, внутри которой не проходит биоценологических, микроклиматических, почвенных и гидрологических границ.**

Внешне заметные границы биогеоценозов чаще всего совпадают с границами растительных сообществ (*фитоценозов*).

Первичной основой для сложения биогеоценозов служат растения и прокариоты – продуценты органического вещества (**автотрофы**). Растения и прокариоты представляют жизненную среду для животных – **гетеротрофов**.

*Биогеоценозы – среда для эволюции входящих в них популяций.*

Популяции разных видов в биогеоценозах воздействуют друг на друга по принципу прямой и обратной связи. В целом жизнь биогеоценоза регулируется в основном силами, действующими внутри самой системы, т. е. можно говорить о **саморегуляции** биогеоценоза.

*Автономность и саморегуляция биогеоценоза определяют его ключевое положение в биосфере нашей планеты как элементарной единицы на биогеоценотическом уровне.*

Биогеоценозы, образующие в совокупности биосферу нашей планеты, взаимосвязаны круговоротом веществ и энергии. В этом круговороте жизнь на Земле выступает как ведущий компонент биосферы (В.И. Вернадский, В.Н. Сукачев. Обмен веществ между соседними биогеоценозами может осуществляться в газообразной, жидкой и твердой фазах, а также в форме живого вещества (миграции животных).

### РАЗДЕЛ III. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ

#### 3.1. КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О ГЕОХРОНОЛОГИИ ЗЕМЛИ

По степени геологической и палеонтологической изученности история земной коры подразделяется на две неравные части (табл.).

Более молодой интервал времени, охватывающий последние 570 млн. лет, относительно хорошо изучен. Американским геологом **Ч. Шухертом** он назван **фанерозойским эоном** или фанерозоем (от греч. «фанерос» – очевидный, четкий, «зое» – жизнь). К фанерозою относятся кайнозойская, мезозойская и палеозойская эры.

Вторая, более древняя и продолжительная часть названа **криптозойским эоном** (период со скрытым развитием жизни). Он охватывает огромный интервал времени – 4600-570 млн. лет назад. В большинстве случаев организмы криптозооя не имели твердого скелета и оставили довольно скудные следы.

Таблица

Общая геохронология и стратиграфическая шкала Земли

Эон	Эра	Период (система)	Эпоха (отдел)	Изотопные датировки, млн. лет	Характерные формы жизни
Фанерозой	Кайнозой	Четвертичный	Голоцен Плейстоцен	1,8	Развитие рода <i>Homo</i>
		Неоген	Плиоцен	25 ± 2	Возникновение современных семейств млекопитающих, формирование современной флоры
		Палеоген	Миоцен Олигоцен Эоцен Палеоцен	66 ± 3	Расцвет млекопитающих и птиц
	Мезозой	Мел		136 ± 5	Развитие цветковых растений, расцвет насекомых, вымирание многих рептилий
		Юра		190—195 ± 5	Господство рептилий на суше, в воде и воздухе. Возникновение покрытосеменных и птиц
		Триас			230 ± 10
	Палеозой	Пермь		280 ± 10	Появление голосеменных, распространение рептилий
		Карбон			345 ± 10
		Девон		400 ± 10	
		Силур		435 ± 10	Выход растений и беспозвоночных на сушу
		Ордовик		490 ± 15	Появление первых позвоночных — бесчелюстных
		Кембрий		570 ± 20	Развитие беспозвоночных, появление высших растений
	Криптозой	Венд		650—690 ± 20	Появление кишечнорастных, членистоногих, иглокожих
Протерозой		Рифей	1650 ± 50		Появление эукариот, многоклеточных растений и животных
		Карелий		2500 ± 100	Развитие низших растений
Архей			Более 3500	Зарождение жизни, появление прокариот. Господство бактерий и синезеленых, появление зеленых водорослей	

Геологическая и палеонтологическая летописи тесно взаимосвязаны. В осадочных тол-

щах разного возраста встречаются ископаемые остатки животных и растений. Однако ранние стадии развития Земли не фиксированы в каменных документах геологической летописи, так как первичные горные породы уничтожены последующими геологическими процессами, а следы первичных форм организмов – в ходе развития верхних слоев планеты.

Признаки существования организмов, живших в прошлом, можно подразделить на морфологические, биохимические и изотопно-геохимические.

**Морфологические остатки** наиболее очевидны. Они выражаются в естественной мумификации останков, окаменелостях и отпечатках. Хотя естественная мумификация наиболее полно сохраняет организм, тем не менее, она встречается редко и характерна для самых молодых геологических формаций.

После гибели организмов часто остаются их скелеты. Однако и мягкие части тела могут перейти в окаменелость. Иногда они состоят из хитина, но значительно чаще из неорганических веществ. При этом различные минеральные вещества, находящиеся в водных растворах, проникают в тело погибшего организма и замещают собой вещества, первоначально составлявшие органические остатки, которые оказались неустойчивыми.

Процессу окаменения (**фоссилизации**), кроме остатков животных, могут подвергаться также остатки растений, когда их ткани, в частности древесина, замещаются кремнеземом. В иных условиях (высоком давлении, при недостатке кислорода), стволы и стебли растений превращаются в уголь, а листья – в углистые пленки. Аналогичным процессам фоссилизации подвергаются и микроорганизмы. Но это происходит в исключительных условиях, когда их остатки захороняются и консервируются в тонкодисперсных осадках либо в коллоидных отложениях кремнезема. Морфологические остатки дают возможность реставрировать древние формы с максимальной полнотой и проводить их систематику подобно тому, как это делается для современных форм растений и животных.

**Биохимические следы** существования древних организмов представлены в виде наиболее устойчивых химических соединений в осадочных горных породах земной коры. В целом органическое вещество биологического происхождения широко распространено в различных породах. Его подавляющая часть находится в рассеянном состоянии.

Концентрированное органическое вещество в виде углей, горючих сланцев и нефтей составляет в общем небольшую долю по отношению к рассеянному веществу. Если не происходит минерализации остатков растений и их ткани относительно хорошо сохраняются, то совершается процесс обугливания.

В состав органического вещества земной коры входят в разной пропорции углеводы, углеводороды, белки, жиры, аминокислоты. В основной своей массе они вскоре превращаются в гумусовое вещество. В целом в горных породах установлено свыше 500 органических соединений.

Аминокислоты в ископаемых органических скоплениях отражают бывшее присутствие белковых тел. Большинство аминокислот имеет только один асимметрично расположенный атом углерода в молекуле, что приводит к образованию двух возможных оптических изомеров – *D* (правый) и *L* (левый), вращающих луч проходящего через них света.

Аминокислоты биологического происхождения, находимые в земных геологических объектах, представлены *L*-изомерами. Но в то же время аминокислоты, синтезированные неорганическим путем, представляют собой смеси оптических *D*- и *L*-изомеров в равных количествах и поэтому оптически неактивны. Основными источниками этих органических соединений биологического происхождения были растительные остатки, как продукты фотосинтеза, ранее обитавшие в различных зонах древних водоемов в виде фитопланктона.

В процессе метаморфизма горных пород часть органического вещества превращается в графит, который встречается в древних докембрийских породах – **гнейсах** и **сланцах** – в виде прослоек и включений.

Особое место в современной геохимии занимают **изотопные методы исследования**, позволяющие установить следы жизнедеятельности организмов в самых древних метаморфизованных породах криптозооя. В процессе жизнедеятельности при обмене с внешней средой изменяется изотопный состав биофильных элементов, в частности таких, как сера и углерод, что было предсказано еще В.И. Вернадским.



## 3.2. ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ И ЭТАПЫ ИСТОРИИ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

### Альтернативные гипотезы возникновения жизни на Земле

#### Креационизм

Согласно этой теории, жизнь возникла в результате какого-то сверхъестественного события в прошлом; ее придерживаются последователи почти всех наиболее распространенных религиозных учений.

В 1650 г. архиепископ Ашер из г. Арма (Ирландия) вычислил, что бог сотворил мир в октябре 4004 г. до нашей эры и закончил свой труд 23 октября в 9 часов утра, создав человека. Ашер получил эту дату, сложив возрасты всех людей, упоминающихся в библейской генеалогии, – от Адама до Христа («кто кого родил»). С точки зрения арифметики это разумно, однако при этом получается, что Адам жил в то время, когда, как показывают археологические находки, на Ближнем Востоке существовала хорошо развитая городская цивилизация.

Вера признает вещи, которым нет доказательств в научном смысле слова. Это означает, что логически не может быть противоречия между научным и богословским объяснением сотворения мира, так как эти две сферы мышления взаимно исключают одна другую. Для ученого научная истина всегда содержит элемент гипотезы, предварительности, но для верующего теологическая истина абсолютна.

Процесс божественного сотворения мира мыслится как имевший место лишь единожды и потому недоступный для наблюдения; этого достаточно, чтобы вынести всю концепцию божественного сотворения за рамки научного исследования. Наука занимается только теми явлениями, которые поддаются наблюдению, а поэтому она никогда не будет в состоянии ни доказать, ни отвергнуть эту концепцию.

#### Самопроизвольное (спонтанное) зарождение

Эта теория была распространена в древнем Китае, Вавилоне и Египте в качестве альтернативы креационизму, с которым она сосуществовала. **Аристотель** (384-322 до н.э.), которого часто провозглашают основателем биологии, придерживался теории спонтанного зарождения. Согласно гипотезе Аристотеля о спонтанном зарождении, определенные «частицы» вещества содержат некое «активное начало», которое при подходящих условиях может создать живой организм. Аристотель был прав, считая, что это активное начало содержится в оплодотворенном яйце, но ошибочно полагал, что оно присутствует также в солнечном свете, тине и гниющем мясе.

С распространением христианства теория спонтанного зарождения жизни оказалась не в чести; ее признавали лишь те, кто верил в колдовство и поклонялся нечистой силе, но эта идея все же продолжала существовать где-то на заднем плане в течение еще многих веков.

**Ван Гельмонт** (1577-1644), весьма знаменитый и удачливый ученый, описал эксперимент, в котором он за три недели якобы создал мышей. Для этого нужны были грязная рубашка, темный шкаф и горсть пшеницы. Активным началом в процессе зарождения мыши ван Гельмонт считал человеческий пот.

В 1688 г. итальянский биолог и врач **Франческо Реди**, живший во Флоренции, подошел к проблеме возникновения жизни более строго и подверг сомнению теорию спонтанного зарождения. Реди установил, что маленькие белые червячки, появляющиеся на гниющем мясе, – это личинки мух. Проведя ряд экспериментов, он получил данные, подтверждавшие мысль о том, что *жизнь может возникнуть только из предшествующей жизни (концепция биогенеза)*.

В 1765 г. **Ладзаро Спалланцани** провел следующий опыт: подвергнув мясные и овощные отвары кипячению в течение нескольких часов, он сразу же их запечатал, после чего снял с огня. Исследовав жидкости через несколько дней, Спалланцани не обнаружил в них никаких признаков жизни. Из этого он сделал вывод, что высокая температура уничтожила все формы живых существ, и что без них ничто живое уже не могло возникнуть.

В 1860 г. проблемой происхождения жизни занялся Луи Пастер. Он показал, что бактерии вездесущи и что неживые материалы легко могут быть заражены живыми существами, если их не простерилизовать должным образом.

Пастер доказал справедливость теории биогенеза и окончательно опроверг теорию спонтанного зарождения.

Однако подтверждение теории биогенеза породило другую проблему: «Откуда же взялся самый первый живой организм?»

### **Теория стационарного состояния**

Согласно этой теории, Земля никогда не возникала, а существовала вечно; она всегда способна поддерживать жизнь, а если и изменялась, то очень мало; виды также существовали всегда.

Оценки возраста Земли сильно варьировали от примерно 6000 лет по расчетам архиепископа Ашера до  $5000 \cdot 10^6$  ( $\approx 4,5-4,6$  млрд. лет) по современным оценкам, основанным на учете скоростей радиоактивного распада. Первые же водоемы появились 3,8-4 млрд. лет назад. Более совершенные методы датирования дают все более высокие оценки возраста Земли, что позволяет сторонникам теории стационарного состояния полагать, что Земля существовала всегда. Согласно этой теории, виды также никогда не возникали, они существовали всегда и у каждого вида есть лишь две возможности – либо изменение численности, либо вымирание.

Сторонники этой теории не признают, что наличие или отсутствие определенных ископаемых остатков может указывать на время появления или вымирания того или иного вида, и приводят в качестве примера представителя кистеперых рыб – латимерию. По палеонтологическим данным кистеперые вымерли в конце мелового периода, 70 млн. лет назад. Однако это заключение пришлось пересмотреть, когда в районе Мадагаскара были найдены живые представители кистеперых. Сторонники теории стационарного состояния утверждают, что, только изучая ныне живущие виды и сравнивая их с ископаемыми остатками, можно делать вывод о вымирании.

Используя палеонтологические данные для подтверждения теории стационарного состояния, ее сторонники интерпретируют появление ископаемых остатков в экологическом аспекте. Так, например, внезапное появление какого-либо ископаемого вида в определенном пласте они объясняют увеличением численности его популяции или его перемещением в места, благоприятные для сохранения остатков. Большая часть доводов в пользу этой теории связана с такими неясными аспектами эволюции, как значение разрывов в палеонтологической летописи, и она наиболее подробно разработана именно в этом направлении.

### **Теория панспермии**

Эта теория не предлагает никакого механизма для объяснения первичного возникновения жизни, а выдвигает идею о ее внеземном происхождении. Поэтому ее нельзя считать теорией возникновения жизни как такового; она просто переносит проблему в какое-то другое место во Вселенной.

Теория панспермии утверждает, что жизнь могла возникнуть один или несколько раз в разное время и в разных частях Галактики или Вселенной.

Накопленные факты в пользу этой теории можно разделить на три группы:

1. Для обоснования этой теории используются многократные появления НЛО («неопознанных летающих объектов»), наскальные изображения предметов, похожих на ракеты и «космонавтов», а также сообщения якобы о встречах с инопланетянами.

2. При изучении материала метеоритов и комет в них были обнаружены многие «предшественники живого» – такие вещества, как цианогены, синильная кислота и органические соединения, которые, возможно, сыграли роль «семян», падавших на голую Землю. Появился ряд сообщений о нахождении в метеоритах объектов, напоминающих примитивные формы жизни, однако доводы в пользу их биологической природы пока не кажутся ученым убедительными.

3. Земля, проходя в космосе через пылевое облако в течение  $10^5-10^6$  лет, могла получить вместе с космической пылью  $10^8-10^{10}$  т органического материала, что превосходит в количественном отношении современную биомассу нашей планеты. Органическое вещество Земли пополнялось и за счет извержения вулканов. Так, подсчитано, что одно извержение вулкана выбрасывает на Землю до 1000 т органического вещества.

Так вот именно благодаря оседанию на поверхности ультрамикроскопических пылинок разные компоненты космической или вулканической органики могли вступить между собой в реакции, образуя своеобразную оболочку из аминокислот, мочевины и других веществ, используя энергию УФ-лучей. Подобные процессы создавали необходимую концентрацию веществ пространственно и могли способствовать быстрому возникновению живых существ в первичном океане.

### **Биохимическая эволюция**

На определенной стадии развития материи жизнь может возникнуть как результат естественных процессов, совершающихся в самой материи.

Элементарные химические процессы на начальных этапах возникновения и развития жизни могли происходить не только на Земле, но и в других частях Вселенной и в различное

время. Поэтому не исключается возможность занесения жизни на Землю из Космоса. Однако в изученной пока человеком части Вселенной только на Земле они привели к формированию и расцвету жизни.

### **Предпосылки и этапы возникновения жизни**

Признаки деятельности живых организмов обнаружены многократно в *докембрийских* породах, рассеянных по всему земному шару. В Южной Африке (местечко Фиг-Три) обнаружены породы со следами деятельности микроорганизмов, возраст которых более 3,5 млрд. лет.

Процессы, предшествовавшие возникновению жизни на Земле, несомненно, совершались на основе тех же физических и химических законов, которые действуют на Земле и ныне. Этот естественно-научный **принцип актуализма** позволяет утверждать, что происхождение жизни связано с последовательным и вероятным протеканием определенных химических реакций на поверхности первичной планеты, физические и химические свойства воды (высокий дипольный момент, вязкость, теплоемкость и т. д.) и углерода (способность к восстановлению и образованию линейных соединений) определили то, что они оказались у колыбели жизни. Химические и физические свойства различных атомов и молекул делали обязательными взаимодействия между ними. Говоря о возникновении жизни путем сложных химических преобразований молекул, важно иметь в виду, что эти процессы не имели единичного и неповторяемого характера, а могли протекать, и, видимо, протекали в неодинаковых условиях и на разных участках поверхности Земли.

### **Химическая эволюция живого**

Среди астрономов, геологов и биологов принято считать, что возраст Земли составляет примерно 4,5-5 млрд. лет.

По мнению многих биологов, в далеком прошлом состояние нашей планеты было мало похоже на нынешнее: по всей вероятности, температура ее поверхности была очень высокой (4000-8000°C), и по мере того, как Земля остывала, углерод и более тугоплавкие металлы конденсировались и образовали земную кору; поверхность планеты была, вероятно, голой и неровной, так как на ней в результате вулканической активности, непрерывных подвижек коры и сжатия, вызванного охлаждением, происходило образование складок и разрывов.

В силу слабой гравитации легкие соединения (водород, гелий, азот, кислород и аргон) улетучивались. Однако простые соединения, содержащие эти элементы, должны были удерживаться; к ним относятся вода, аммиак, двуокись углерода и метан. До тех пор пока температура Земли не упала ниже 100°C, вся вода, вероятно, находилась в парообразном состоянии.

Атмосфера была, вероятно, «восстановительной», о чем свидетельствует наличие в самых древних горных породах Земли металлов в восстановленной форме, таких как двухвалентное железо. Более молодые горные породы содержат металлы в окисленной форме, например трехвалентное железо. Отсутствие в атмосфере кислорода было, вероятно, необходимым условием для возникновения жизни; лабораторные опыты показывают, что, как это ни парадоксально, органические вещества (основа живых организмов) гораздо легче создаются в восстановительной среде, чем в атмосфере, богатой кислородом.

Из водорода, азота и углерода при наличии свободной энергии на Земле должны были возникать сначала простые молекулы: аммиак, метан и подобные соединения. В дальнейшем эти несложные молекулы в первичном океане могли вступать в новые связи между собой и с другими веществами.

С особым успехом, видимо, протекали процессы роста молекул при наличии группы  $-N=C-N-$ . Эта группа таит в себе большие химические возможности к росту как за счет присоединения к атому углерода атома кислорода, так и путем реагирования с азотистым основанием.

С определенного этапа химической эволюции участие кислорода в этом процессе стало необходимым. В атмосфере Земли кислород мог накапливаться в результате разложения воды и водяного пара под действием ультрафиолетовых лучей Солнца. Для превращения **восстановленной** атмосферы первичной Земли в **окисленную** потребовалось не меньше 1-1,2 млрд. лет. С накоплением в атмосфере кислорода восстановленные соединения начали окисляться, а именно:  $MH_3$  – до  $NO_3$ ,  $CH_4$  – до  $CO_2$ ,  $H_2S$  – до  $SO_3$ . В ряде случаев при окислении  $CH_4$  образовались метиловый спирт, формальдегид, муравьиная кислота и т. д., которые вместе с дождевой водой попадали в первичный океан. Эти вещества, вступая в реакции с аммиаком и цианистым водородом, дали начало аминокислотам и соединениям типа аденина.

В ходе таких и аналогичных им реакций воды первичного океана насыщались разнообразными веществами, образуя **первичный бульон**.

Имеются предположения о наличии кислорода до зарождения жизни. Так, кислород вначале мог образовываться путем терморазложения силикатной матрицы при ударах твердых тел о поверхность планеты (это могло приводить к разогреву твердой поверхности до температуры 30 000 К). В породах коры содержание кислорода составляет около 40 % массы. Подсчеты показывают, что для обогащения коры с массой  $2,4 \cdot 10^{25}$  г требуется  $(1 \pm 3) 10^{24}$  г кислорода. Предполагается, что такое количество кислорода не могло поступить за счет фотосинтеза.

Возможность синтеза аминокислот и других низкомолекулярных органических соединений из неорганических элементов и соединений доказана экспериментально. Так, пропуская электрические разряды через смесь газов метана и аммиака при наличии водяного пара, удалось получить ряд таких сравнительно сложных соединений, как глицин, аланин, аспарагиновая кислота,  $\gamma$ -аминомасляная, янтарная и молочная кислоты и другие низкомолекулярные органические соединения. Возможность такого синтеза была доказана в многочисленных экспериментах с использованием других соотношений исходных газов и видов источника энергии.

Эксперименты в этом направлении оказались перспективными и для выяснения происхождения других веществ.

В 1923 г. **А.И. Опарин** высказал мнение, что атмосфера первичной Земли была не такой, как сейчас, а примерно соответствовала сделанному выше описанию. Исходя из теоретических соображений, он полагал, что органические вещества, возможно углеводороды, могли создаваться в океане из более простых соединений; энергию для этих реакций синтеза, вероятно, доставляла интенсивная солнечная радиация (главным образом ультрафиолетовая), падавшая на Землю до того, как образовался слой озона, который стал задерживать большую ее часть.

В 1953 г. **Стэнли Миллер** в ряде экспериментов моделировал условия, предположительно существовавшие на первобытной Земле. В созданной им установке, снабженной источником энергии, ему удалось синтезировать многие вещества, имеющие важное биологическое значение, в том числе ряд аминокислот, аденин и простые сахара, такие как рибоза. После этого **Орджел** в Институте Солка в сходном эксперименте синтезировал нуклеотидные цепи длиной в шесть мономерных единиц (простые нуклеиновые кислоты).

Осуществлен синтез аденина, гуанина, аденозина, аденозинмонофосфата, аденозиндифосфата и аденозинтрифосфата. Путем реакции полимеризации из простых молекул могли быть образованы и более сложные молекулы – белки, липиды, нуклеиновые кислоты и их производные.

Теория Опарина завоевала широкое признание, но она оставляет нерешенными проблемы, связанные с переходом от сложных органических веществ к простым живым организмам.

Не останавливаясь на других особенностях начальных стадий химической эволюции, заметим, что одной из наиболее важных ее ступеней следует признать **объединение способности к самовоспроизведению полинуклеотидов с каталитической активностью полипептидов**. При возникновении жизни необходимо было участие как полинуклеотидов, так и полипептидов. Свойства каждого из них нуждались в дополнении свойствами другого. Каталитические способности молекул РНК (А.С. Спирин), которые, вероятно, сыграли важную роль в ходе предбиологической эволюции, были усилены каталитическими функциями молекул белков. К тому же синтез самих белков путем удлинения пептидной цепочки не имел бы большого успеха без передачи стабильности хранением о нем «информации» в нуклеиновых кислотах. Наибольшие шансы на сохранение имели в ходе **предбиологического отбора** те комплексы, у которых способность к обмену веществ сочеталась со способностью к **самовоспроизведению**.

Для этого этапа добиологической эволюции в качестве элементарного объекта эволюции выделяют фракцию макромолекул полинуклеотидов или полипептидов, а в качестве элементарной эволюционирующей единицы – устойчивый комплекс макромолекул (связанных между собой процессами синтеза, катализа и др.).

В дальнейшем усложнении обмена веществ в таких системах существенную роль должны были играть катализаторы (различные органические и неорганические вещества) и пространственно-временное разобщение начальных и конечных продуктов реакции. Все это не могло возникнуть до появления мембран. Образование мембранной структуры считается самым «трудным» этапом химической эволюции жизни. Хотя объединением полинуклеотидов и полипептидов в какой-то степени и была достигнута возможность самосборки системы, однако истинное существо (в виде клетки, пусть даже самой примитивной) не могло оформиться до возникновения мембранной структуры и ферментов.

Биологические мембраны, как известно, составляют агрегаты белков и липидов, способ-

ные разграничить вещества от среды и придать упаковке молекул прочность. Мембраны могли возникнуть или в ходе формирования **коацерватов**, образующихся в воде при соприкосновении двух слабо взаимодействующих полимеров, или при адсорбции полимеров на поверхности глины.

**Начальные этапы биологического обмена. Коацерватная гипотеза.** Полагают, что в начальных этапах предбиологической эволюции коацерваты, в которых возникла концентрация определенного набора металлов и простых органических веществ, стали основой для перехода к биогенным синтезам. Эти синтезы усиливались и принимали более направленный характер с появлением в коацерватах и АТФ, синтезированной первоначально абиогенным путем. Даже первые живые организмы могли получать АТФ из окружающей среды.

С другой стороны, каталитическая активность коацерватов могла быть усилена и при возникновении комплексов между металлами и органическими соединениями. Так, с внедрением в порфириновое кольцо ионов железа его каталитическая активность возросла в 100 раз по сравнению с ионами железа в растворе. В результате такого сочетания, вероятно, появились коферменты в коацерватах, а затем и субстрат-специфические ферменты, способствовавшие биогенным синтезам. При возникновении ферментов исходно могли быть использованы простые пептиды в комплексе с ионами металлов.

До возникновения истинно живого существа способность к самовоспроизведению не обязательно могла быть связана с точной редупликацией нуклеиновых кислот, так как она осуществлялась очень медленно.

В последующем, видимо, шел предбиологический отбор коацерватов (**А.И. Опарин**) и по способности накопления специальных белковоподобных полимеров, ответственных за ускорение химических реакций. Результаты такого отбора фиксировались в строении нуклеиновых кислот путем преимущественного размножения систем, в которых удвоение нуклеиновых кислот осуществлялось с участием ферментов.

В системе коацерватов не исключен и отбор самих нуклеиновых кислот по наиболее удачному сочетанию смысловой последовательности нуклеотидов, т.е. **отбор по генам**. Системы с удачно работающей (смысловой) последовательностью нуклеотидов в нуклеиновой кислоте вправе называться **живыми**.

**Хиральная чистота живого.** В вопросе о происхождении жизни одним из загадочных остается факт наличия абсолютной **хиральной чистоты** (от греч. Cheir – рука): у живых существ – содержание в молекулах белков только «левых» аминокислот, а в нуклеиновых кислотах – «правых» сахаров. Подобное явление могло возникнуть только вследствие утраты предбиологической средой первичной зеркальной симметрии (равное содержание правых и левых изомеров аминокислот и сахаров). Неживой природе присуща тенденция установления зеркальной симметрии (**рацемации**).

Опыты последних лет показали, что только в хирально чистых растворах практически могли возникнуть биологически значимое удлинение цепочки полинуклеотидов и процесс саморепликации.

Рацемический полинуклеотид не в состоянии реплицироваться, так как его основания направлены в разные стороны и у него нет спиральной организации. Живые системы организованы так, что тРНК из правых сахаров присоединяют к себе только левые аминокислоты. Поэтому возникновение жизни, по-видимому, исключалось до разрушения зеркальной симметрии предбиологической среды (В. Гольданский, Л. Морозов) и появления самореплицирующихся систем. Все живые организмы поддерживают свою хиральную чистоту, и эволюция не снабдила их средствами для обитания в рацемической среде.

В проблеме возникновения биологического обмена на Земле еще много неясного. Занесена ли жизнь на Землю или она здесь возникла? Прошел ли биологический обмен через коацерватное состояние или первоначально возникает генетический код? Почему некоторые редкие элементы в земной коре (молибден, магний) стали играть большую роль в биологическом обмене, чем обычные элементы (кремний, кальций)?

*Научно достоверной остается возможность возникновения жизни из неорганических веществ посредством действия физических факторов среды и действия предбиологического отбора.*

### **Макромутационизм (сальтационизм)**

Сторонники этой теории рассматривают эволюцию как скачкообразный процесс, происходящий в результате крупных наследственных изменений – макромутаций.

### Теория нейтральной эволюции (нейтрализм)

Нейтральная эволюция основана на фактах вырожденности генетического кода – части замещений нуклеотидов в кодоне, не меняющих характера синтезируемой аминокислоты. Замещенные нуклеотидные пары не отражаются на проявлении синтезируемого белка и не контролируются естественным отбором. Но при критическом накоплении таких изменений может происходить изменение качественной структуры белка, что может отразиться на фенотипе.

### 3.3. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Большинство исследователей признают, что вскоре после возникновения жизни она разделилась на три корня, которые можно назвать **надцарствами**. По-видимому, больше всего черт исходных протоорганизмов сохранили **архебактерии**, которых прежде объединяли с настоящими бактериями – **зубактериями**. Архебактерии обитают в бескислородных илах, концентрированных растворах солей, горячих вулканических источниках. Второе мощное надцарство – **зубактерии**. Из третьего корня развилась ветвь организмов, имеющих оформленное ядро с оболочкой, – **эукариоты**. Есть обоснованная (но не всеми разделяемая) гипотеза, что эукариоты возникли в результате симбиоза их предков с предками митохондрий и хлоропластов.

Надцарство эукариот очень рано, по-видимому, более чем миллиард лет назад, разделилось на царства животных, растений и грибов. Грибы более близки к животным, чем к растениям. До сих пор не вполне ясно положение простейших – следует ли их объединить в единое царство или же разделить на несколько?

Наконец, небольшая группа слизевиков настолько своеобразна, что лишь с трудом может быть включена в царство грибов, с которым его традиционно объединяют. По-видимому, многоклеточность возникла независимо у грибов, растений, кишечнополостных и других животных.

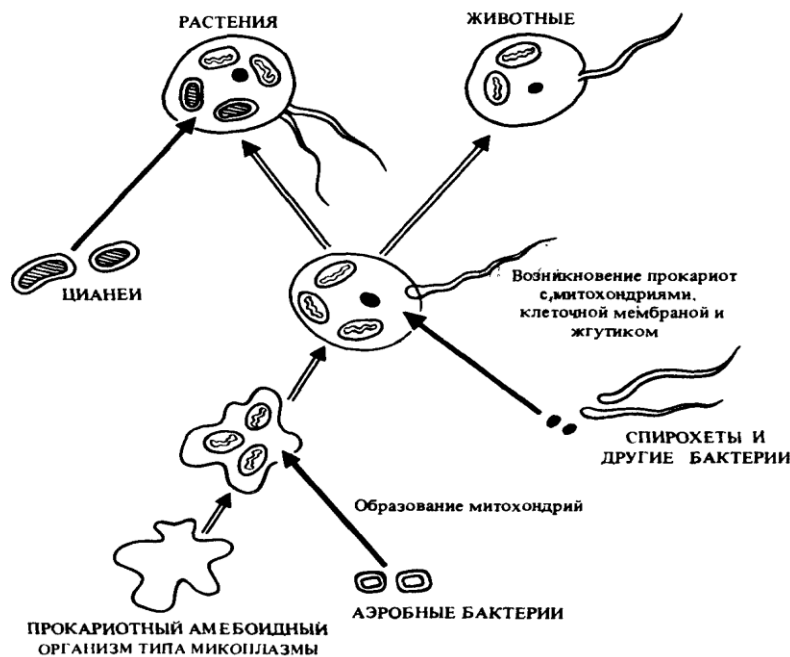


Рис. Схема возможных этапов симбиогенеза при возникновении основных групп живых организмов (по А.Л. Тахтаджяну, 1972)

#### Основные пути эволюции растений.

Число видов ныне существующих растений достигает более 500 тыс., из них цветковых примерно 300 видов. Остатки зеленых водорослей находят в породах архейского возраста (около 3 млрд. лет назад). В протерозое в морях обитало много разных представителей зеленых и золотистых водорослей. В это же время, видимо, появились первые прикрепленные ко дну водоросли.

Первичные фототрофные низшие растения были также разнообразны по составу, среди них были группы с содержанием хлорофилла «а» и «б», с высоким содержанием каротиноидов и хлорофилла «с» и, наконец, группы с преобладанием **фикобилинов**. Вероятно, между этими группами организмов не было генетического единства.

Разнообразие состава первичных фототрофов было вызвано, несомненно, достаточно

разнородными условиями существования и позволяло полнее использовать особенности среды.

В конце силура отмечено появление первых наземных растений – **псилофитов**, которые покрывали сплошным зеленым ковром прибрежные участки суши. Это было важным эволюционным шагом. Происходит перестройка в проводящей системе и покровных тканях: у псилофитов появляются проводящая сосудистая система со слабо дифференцированной ксилемой и флоэмой, кутикула и устьица. Псилофиты оказались и более надежно прикрепленными к субстрату с помощью дихотомически разветвленных нижних осей: у некоторых из них обнаружены примитивные «листья».

Псилофиты занимали промежуточное положение между наземными сосудистыми растениями и водорослями: внешне были похожи на водоросли, тело не было дифференцировано на вегетативные органы и имело большую испаряющую поверхность.

Дальнейшая эволюция растений в наземных условиях привела к усилению компактности тела, появлению корней, развитию эпидермальной ткани с толстостенными, пропитанными восковидным веществом клетками, замене трахеид сосудами, изменению способов размножения, распространения и т. д. Самая примитивная сосудистая система состояла из трахеид. Переход от трахеид к сосудам – приспособление к засушливым условиям; с помощью сосудов создается возможность быстрого поднятия воды на большие высоты. Переход к сосудам начался в корнях, стеблях, затем в листьях.

Начальные этапы эволюции наземных растений связаны с возникновением **археогониальных форм** – мохообразных, папоротникообразных и голосеменных. У всех этих групп женский половой орган представлен **археогонием**, а мужской – **антеридием**. Предполагают, что археогониальные произошли от бурых или зеленых водорослей. При выходе на сушу защита **гаметангиев** водорослей от иссушения обеспечивалась преобразованием их в архегоний и антеридий. Этому способствовали изменение формы гаметангиев и образование у них многослойных стенок.

С момента выхода на сушу растения развиваются в двух основных направлениях: гаметофитном и спорофитном. Гаметофитное направление было представлено мохообразными, а спорофитное – остальными высшими растениями, включая цветковые.

Спорофитная ветвь оказалась более приспособленной к наземным условиям: особого развития достигает корневая система, усложняется и совершенствуется проводящая система, заметно совершенствуются покровные и механические ткани, а также способы размножения и создаются возможности для снижения частоты проявления возникающих летальных и других мутаций (в результате диплоидизации организма). В наземных условиях оказались непригодными для размножения свободно плавающие незащищенные половые клетки, здесь для целей размножения формируются споры, разносимые ветром, или семена.

Уже в девоне встречаются пышно развитые леса из прогимноспермов, папоротников и плаунов. Эти леса еще более распространяются в карбоне, характеризующемся увлажненным и равномерно теплым климатом в течение всего года. Мощные споровые растения – лепидодендроны и сигиллярии – достигали 40 м высоты. В карбоне же получили развитие первые семенные – голосеменные: птеридоспермы, древесные кордаиты и гинкговые, часть из которых вымирает в перми, около 280 млн. назад.

Генеральная линия эволюции папоротникообразных на суше шла по пути преобразования спорофита (бесполое поколение). Он достиг совершенства как по разнообразию форм (деревья и травы), так и по строению.

В засушливых условиях гаметофит (половое поколение) стал уже помехой из-за необходимости капельно-жидкой воды для переноса гамет. Поэтому происходит редукция гаметофита и значительное развитие спорофита в ходе дальнейшей эволюции наземных растений.

Одним из важных эволюционных приобретений считается появление разноспоровых папоротников, предвестников семенных растений. Начиная с лепидодендрона у некоторых плауновидных (селагинелла), папоротников и семенных папоротников закрепляется разноспоровость; в пазухах спорофитов развиваются **мега-** и **микроспорангии**. Такое событие отмечено в силуре–девоне, т.е. примерно 400 млн. лет назад.

Мегаспорангии имели 4 мегаспоры, а микроспорангии – множество микроспор. Дифференциация спорангиев и спор привела к появлению разных размеров гаметофитов (включая и очень мелких) и разобщению мужского и женского гаметофитов, что в конечном итоге оказало влияние на редукцию гаметофита (гаплоидного тела). Редукция гаметофита способствовала удлинению диплоидной фазы развития организма, удлинению и усложнению процессов дифференциации и онтогенеза. Не случайно, что первые разноспоровые достигали гигантских

размеров; это сигиллярии, лепидодендроны, гигантские папоротники, каламиты.

Важнейшее событие в жизни голосеменных – превращение мегаспорангия в семязачаток, семяпочку с защитными покровами – интегументами и полное освобождение у всех семенных процесса полового размножения от воды. Микроспорангии у голосеменных превращаются в гнезда пыльника. Спермии большинства голосеменных неподвижны, и перенос их к архегониям осуществляется пыльцевой трубкой. Потеря мужским гаметофитом самостоятельности привела к редукции его до пыльцевой трубки с вегетативным ядром и двумя сперматозоидами.

Опыление у голосеменных осуществляется ветром и нередко насекомыми, после оплодотворения семязачаток превращается в семя. Заметим, что семя появляется у семенных папоротников еще в девоне, т.е. задолго до развития цветка. Переход к семенному размножению связан с рядом эволюционных преимуществ; диплоидный зародыш в семенах защищен от неблагоприятных условий наличием покровов и обеспечен пищей, а семена имеют приспособления для распространения животными и др. Эти и другие преимущества способствовали широкому распространению семенных растений.

Считается, что покрытосеменные происходят от бен-нетитовых (С.В. Мейен). С последними примитивные покрытосеменные сходны наличием общих черт в строении древесины, устьица, пыльцы, энтомофилии и т. п. Прародиной покрытосеменных считают районы с семиаридным или сезонно сухим климатом, где они имели наибольшие шансы обживать нарушенные экосистемы благодаря высоким темпам генеративного развития и формирования зародыша (Г. Стеббинс). Аналогичными признаками как раз обладали раннемеловые беннетитовые и цикадовые.

Цветковые растения, постепенно распространяясь, завоевывают обширные пространства.

В процессе эволюции покрытосеменных цветов (основной отличающий их орган) претерпевает значительные изменения. Ось цветка – цветоложе – постепенно укорачивается, междоузлия сближаются, спиральное расположение частей цветка переходит в циклическое, происходит процесс уменьшения числа гомологичных частей (**олигомеризация**).

Первые примитивные **энтомофильные** цветки привлекали насекомых обилием пыльцы, что одновременно способствовало перекрестному опылению.

В дальнейшем отбор растений пошел по пути привлечения опылителей с помощью нектара, аромата, окраски и специализации цветков на опыление определенными видами насекомых.

Таким путем происходило взаимоприспособление растений и животных по соответствующим признакам. При опылении насекомыми повышается возможность свободного скрещивания растений одного вида, что и служит одной из причин высокой эволюционной пластичности цветковых растений.

В начале кайнозоя (66 млн. лет назад) вся Европа была покрыта пышными лесами теплого и умеренного климатов, включающими дуб, березу, сосну, каштан, бук, виноград, орех и др. В это время леса достигали наибольшего распространения на Земле. В тропической флоре этого периода были представлены фикусы, лавровые, гвоздичные, эвкалипты, виноград и др.

В четвертичном периоде кайнозойской эры (2 млн. лет назад) увеличилось количество осадков и наступило оледенение значительной части Земли, вызвавшее отступление теплолюбивой третичной растительности на юг (а местами полное ее вымирание), возникновение холодоустойчивых травянистых и кустарниковых растений. На огромных территориях завершается начатая в миоцене смена лесов степью. Формируется ксерофитная и эфемерная растительность с выраженной сезонностью в цикле развития, складываются современные фитоценозы.

Таким образом, растительность нашей планеты постоянно менялась, приобретая все более современные черты.

**Основные черты эволюции царства растений** следующие:

1. Переход от гаплоидности к диплоидности. С диплоидизацией организма снижался эффект проявления неблагоприятных мутаций, усиливались морфогенетические потенции организма.

У многих водорослей все клетки (кроме зиготы) гаплоидны.

У более высокоорганизованных водорослей (бурые и др.) наряду с гаплоидными существуют и диплоидные особи.

У мхов преобладает гаплоидное поколение при сравнительно слабом развитии диплоидного.

У папоротников преобладает диплоидное поколение, однако и у них гаплоидное поколе-



ние (гаметофит) еще представлено самостоятельным образованием.

У голосеменных и покрытосеменных наблюдается почти полная редукция гаметофита и переход к диплоидной фазе.

2. Утрата связи процесса полового размножения с наличием капельножидкой воды, потеря подвижности мужских гамет, заметная редукция гаметофита и сильное развитие спорофита, переход от наружного оплодотворения к внутреннему, возникновение цветка и двойного оплодотворения.

3. Дифференциация тела с переходом к наземным условиям: деление на корень, стебель и лист, развитие сети проводящей системы, совершенствование покровных, механических и других тканей.

4. Специализация опыления (с помощью насекомых) и распространение семян и плодов животными. Усиление защиты зародыша от неблагоприятных условий: обеспечение пищей, образование покровов и др.

### **Основные пути эволюции животных.**

Царство животных по числу видов животные превосходят растения. Известно более 2 млн. видов животных.

Возникновение животных в ископаемых остатках не прослеживается. Первые останки животных находят в морских отложениях протерозоя, возраст которых превышает 1 млрд. лет. Первые многоклеточные животные представлены сразу несколькими типами: губки, кишечно-полостные, плеченогие, членистоногие.

В морях **кембрийского периода** уже существовали все основные типы животных. Облик фауны определяли многочисленные хелицеровые (похожие на современных мечехвостов), губки, кораллы, иглокожие, разнообразные моллюски, плеченогие, трилобиты.

После кембрия эволюция животных характеризовалась лишь специализацией и совершенствованием основных типов. Исключение составляют позвоночные, останки которых обнаружены в ордовике. Это были так называемые щитковые – существа, отдаленно сходные с современными круглоротыми (миноги, миксины), но покрытые со спинной стороны мощно развитыми костными пластинами. Предполагают, что они защищали первых мелких (около 10 см длиной) позвоночных от огромных хищных ракообразных.

В теплых и мелководных морях ордовика обитали многочисленные кораллы, значительного развития достигали головоногие моллюски – существа, похожие на современных кальмаров, длиной в несколько метров.

**Силурийский период** ознаменовался важными событиями не только для растений, но и для животных. Появились животные, дышащие воздухом. Первыми обитателями суши были паукообразные, напоминавшие по строению современных скорпионов. Тем временем в водоемах происходило бурное развитие разнообразных, низших позвоночных, прежде всего, панцирных рыб. Предполагается, что первые позвоночные возникли в мелководных пресных водоемах.

Постепенно, в течение **девона**, эти пресноводные формы завоевывают моря и океаны. В девоне же возникают двоякодышащие, кистеперые и лучеперые рыбы. Все они были приспособлены к дыханию в воде. До наших дней дожили некоторые виды двоякодышащих, лучеперые дали начало современным костистым рыбам, а кистеперые – первичным земноводным (стегоцефалам). Стегоцефалы появились в верхнем девоне; примерно в это же время возникает другая чрезвычайно прогрессивная группа животных – насекомые.

В развитии линий позвоночных и беспозвоночных проявились две разные тенденции в решении одних и тех же задач. Переход в воздушную среду из водной потребовал укрепления основных несущих органов и всего тела в целом.

У позвоночных роль каркаса играет внутренний скелет, у высших форм беспозвоночных – членистоногих – наружный скелет.

Развитие в среде, требовавшей все более сложных поведенческих реакций, решалось в этих двух ветвях древа жизни двумя принципиально разными способами. У насекомых чрезвычайно сложная нервная система, с разбросанными по всему телу огромными и относительно самостоятельными нервными центрами, преобладание врожденных реакций над приобретенными. У позвоночных – развитие огромного головного мозга и преобладание условных рефлексов над безусловными.

В **каменноугольном периоде** появляются первые пресмыкающиеся, что определило начало активного завоевания суши позвоночными. Рептилии благодаря сухим прочным покровам, яйцам, покрытым твердой скорлупой и не боящимся высыхания, были мало связаны с водо-

емами. В этом периоде возникают и достигают значительного развития такие древнейшие группы насекомых, как стрекозы и тараканы.

В **пермском периоде** начинают исчезать стегоцефалы и широко распространяются различные рептилии. От примитивных рептилий из группы цельночерепных в это время развивается ветвь пеликозавров, приведшая несколько позже – через терапсид – к возникновению млекопитающих.

В **конце палеозоя** происходит значительное иссушение климата. Поэтому бурное развитие претерпевают разнообразные рептилии; до наших дней из триасовых рептилий дожили гаттерия и черепахи. Некоторые рептилии становятся хищниками, другие – растительноядными, третьи – вторично возвращаются в водную среду, обеспечивающую им пищу в виде многочисленных форм костистых рыб и головоногих моллюсков. Однако особенно сильного развития достигают морские рептилии в **юр**е (ихтиозавры, плезиозавры). Тогда же пресмыкающиеся осваивают и воздушную среду – возникают птерозавры, видимо, охотившиеся на многочисленных и крупных насекомых. В **триасе** от одной из ветвей рептилий возникают птицы; первые птицы причудливо сочетали признаки рептилий и птиц.

В **меловом периоде** продолжается специализация рептилий: возникают гигантские растительноядные динозавры, встречаются летающие ящеры с размахом крыльев до 20 м. Знаменательные события происходят и в мире насекомых – начинается активная сопряженная эволюция энтомофильных растений и насекомых-опылителей. Происходит процесс вымирания аммонитов, белемнитов, морских ящеров. В связи с сокращением пространств, занятых богатой прибрежной растительностью, вымирают растительноядные динозавры, а следом – и охотившиеся на них хищные динозавры. Лишь в тропическом поясе сохраняются крупные рептилии (крокодилы). В условиях похолодания исключительные преимущества получают теплокровные животные – птицы и млекопитающие, которые пышно расцветают лишь в следующем периоде – кайнозое.

**Кайнозой** – время расцвета насекомых, птиц и млекопитающих. В конце **мезозоя** возникают плацентарные млекопитающие. В **палеоцене** и **эоцене** от насекомоядных происходят первые хищники. В это же время или несколько позже первые млекопитающие начинают завоевывать море (китообразные, ластоногие, сиреновые). От древних хищных происходят копытные, от насекомоядных обособляется отряд приматов. К концу **неогена** встречаются уже все современные семейства млекопитающих, на обширных открытых пространствах саванн Африки появляются многочисленные формы обезьян, многие из которых переходят к прямохождению. Одна из групп таких обезьян – австралопитеки – дала ветви, ведущие к роду **Номо**.

В кайнозое особенно четко проявляются тенденции в развитии самых прогрессивных ветвей древа жизни животных, ведущих к возникновению стайного, стадного образа жизни (что стало ступенькой к возникновению социальной формы движения материи).

В **четвертичном**, или антропогеновом, периоде кайнозоя наблюдались резкие изменения климата нашей планеты, в основном связанные с постепенным похолоданием. На этом общем фоне неоднократно повторялись фазы особенно резкого похолодания, при которых в средних широтах Северного полушария возникали значительные оледенения суши.

Максимального распространения материковые оледенения достигали во время **среднего плейстоцена** – около 250 тыс. лет назад. На территории Европы в плейстоцене насчитывалось, по крайней мере, пять таких ледниковых периодов.

Огромное значение для эволюции современной фауны имело то обстоятельство, что одновременно с наступлением ледниковых периодов происходили значительные колебания уровня Мирового океана: в разные периоды этот уровень понижался или повышался на сотни метров сравнительно с современным. При таких колебаниях уровня океана могла обнажаться большая часть материковой отмели Северной Америки и Северной Евразии. Это, в свою очередь, вело к появлению сухопутных «мостов» типа Берингской суши, соединявшей Северную Америку и Северную Евразию, соединению Британских островов с европейским материком и т.п.

В Европе 5-6 тыс. лет назад климат был заметно теплее современного. Однако эти изменения климата уже не играли столь значительной роли в изменении видового состава животного мира, какую стал играть Человек, не только уничтоживший многие виды животных и растений (по некоторым подсчетам, человек к середине XX в. уничтожил более 200 видов животных), но и создавший новых домашних животных и ставящий сейчас грандиозную задачу управления эволюционным процессом.

В эволюции животных можно наметить несколько магистральных **направлений развития адаптации**:

1. Возникновение многоклеточности и все большее дифференцирование всех систем органов.
2. Возникновение твердого скелета (наружного – у членистоногих, внутреннего – у позвоночных).
3. Развитие центральной нервной системы двумя способами: у позвоночных развитие головного мозга, основанного на обучении и условных рефлексах, и возрастание ценности отдельных особей; у насекомых – развитие нервной системы, связанной с наследственным закреплением любого типа реакций по типу инстинктов.
4. Развитие социальности в ряде ветвей древа животных, с разных сторон подходящих к рубежу, отделяющему биологическую форму движения материи от социальной формы движения. Перешагнуть этот рубеж смогла лишь одна ветвь приматов – род Человек.

### **Возникновение биосферы и основные этапы ее развития**

Живое вещество всегда, в течение всего геологического времени, было и остается составной частью биосферы, источником энергии, ею захватываемой из солнечных излучений, – веществом, находящимся в активном состоянии, имеющим основное влияние на ход и направление геохимических процессов химических элементов во всей земной коре (*В.И. Вернадский*).

По мнению целого ряда исследователей, на ранних этапах своего развития жизнь не была связана с отдельными живыми организмами, а выражалась в **едином живом веществе**. Согласно В.И. Вернадскому, *происхождение жизни сводится к происхождению биосферы, которая с самого начала была сложной саморегулирующейся системой*. Большое разнообразие геохимических функций живого вещества вытекало хотя бы из того, что любая, самая примитивная клетка, находясь в водной, морской среде, имела теснейший контакт со всеми химическими элементами таблицы Менделеева. Эти примитивные организмы, естественно, выбирали в процессе жизнедеятельности не все элементы, а в первую очередь, те, которые благоприятствовали их росту и совершенствованию целого ряда физиологических процессов.

В этом отношении **В.И. Вернадский** (1940) отмечал;

«Вывод о необходимости одновременной чрезвычайно разнообразной геохимической функции в биосфере представителей жизни является основным условием ее появления. Каково бы это появление ни было, оно должно быть представлено не совокупностью неделимых одного вида, а совокупностью многих видов, морфологически принадлежащих к разным резко разделенным классам организмов, или же гипотетически особой, отличной от видов, неизвестной нам формой живого вещества... Таким образом, первое появление жизни при создании биосферы должно было произойти не в виде появления какого-нибудь вида организма, а в виде совокупности, отвечающей геохимическим функциям жизни. Должны были сразу появиться биоценозы».

Детальное изучение фотосинтеза показало, что он имеет сложный характер. Этот процесс не мог быть первым в истории живого вещества. Поэтому в свете современных данных складывается представление о **первичности гетеротрофной формы** обмена веществ в первичных организмах. Они были способны утилизировать самые различные восстановленные субстраты, которых должно было быть немало 4-4,5 млрд. лет назад на поверхности Земли ( $H_2$ ,  $H_2S$ ,  $F^{++}$ ,  $NH_3$ ,  $NO^{-2}$ , абиогенная органика).

Первичная биосфера нашей планеты, **во-первых**, ограничивалась водной средой, **во-вторых**, была насыщена гетеротрофными организмами, которые питались растворенными в воде органическими веществами, ранее возникшими преимущественно в космохимических условиях. Длительность существования подобной биосферы, скорее всего, занимала небольшой отрезок геологического времени.

Первичные гетеротрофные организмы, обладая свойствами живого вещества, быстро размножились и, естественно, быстро исчерпали свою питательную базу. Поэтому, достигнув максимальной биомассы, они должны были вымирать или перейти к автотрофному фотосинтетическому способу питания. Этот новый способ питания способствовал быстрому расселению организмов у поверхности первичных водоемов. Однако первичная поверхность новорожденной Земли, лишенная свободного кислорода, облучалась ультрафиолетовой радиацией Солнца. Поэтому **Г. Гаффон** допустил, что первичные фотохимические механизмы, принимавшие участие в последовательном синтезе органических веществ, а позже и живых организмов, первоначально использовали радиацию в ультрафиолетовой области спектра.

Только после возникновения озонового экрана в связи с появлением свободного кисло-

рода как побочного продукта того же фотосинтеза автотрофный фотосинтетический процесс начал использовать излучение в видимой части солнечного спектра.

По мнению видного советского биолога **М.М. Камшилова**, жизнь, по всей вероятности, развивалась как круговорот веществ при тесном взаимодействии гетеротрофных и автотрофных организмов. Солнечное излучение было главным энергетическим фактором жизни, и ее возникновение заключалось в установлении круговых обменных процессов с использованием фотонов света.

Первичные гетеротрофные микроорганизмы обитали в древних водоемах лишь некоторое время. Затем их оттеснили фотоавтотрофные организмы, создавшие свободный кислород, который стал настоящим разрушителем для гетеротрофов. Можно полагать, что в раннем океане происходила борьба между первичными и вторичными организмами. В воде, обогащенной сероводородом, было мало свободного кислорода. Он уходил на хемосинтез некоторых организмов и поглощался минеральными недоокисленными веществами океана и первичной литосферы. Борьба за существование шла между фотосинтезирующими организмами планктона в освещенной части моря и организмами, поглощающими кислород при хемосинтезе и разложении органических остатков.

В ранней гетеротрофной биосфере Земли вскоре зародились организмы, способные поглощать углекислый газ, используя энергию солнечных лучей. По **Л. Маргелис**, биосинтетическая фиксация углекислого газа, столь обильного в первичной атмосфере Земли, происходила тремя способами.

**Первая**, наиболее примитивная фиксация была свойственна большой группе микроорганизмов, не чувствительных к видимому свету. **Вторая** возникла при участии **фосфоснолпируват-карбоксилазы**, которая наблюдается у анаэробных фотосинтезирующих бактерий. **Третья** фиксация  $\text{CO}_2$  совершалась при участии **рибизозобиофосфат-карбоксилазы**. Она присуща многим аэробным организмам и типична для большинства фотосинтетиков и хемоавтотрофов.

Фотосинтетические пигментные системы образовались у прокариот еще до того, как последние в результате симбиоза стали пластидами эукариот. Можно полагать, что фотосинтез с выделением свободного кислорода возник первоначально вовсе не у зеленых растений, а у выделяющих его фотосинтезирующих бактерий и сине-зеленых водорослей.

Это стало одной из главных причин, определивших количество свободного кислорода в биосфере. 2,5 млрд. лет назад с возникновением цианобактерий в результате фотосинтеза впервые стал возникать и накапливаться в атмосфере Земли кислород.

Благодаря фотосинтезу в каждый последующий этап в органическом веществе, находящемся на поверхности Земли, накапливалось все больше и больше энергии солнечного света. Это способствовало ускорению биологического круговорота веществ и ускорению эволюции в целом.

Около 2 млрд. лет назад концентрация кислорода в атмосфере достигла 1 % от современной. Это сделало возможным появление более крупных, чем бактериальные, эукариотных организмов (Б.М. Медников).

Фотосинтезирующие автотрофные организмы оттеснили анаэробную микрофлору в зону формирования глубоководных илов. В общем, эволюция окислительных функций проходила при возрастании окислительно-восстановительного потенциала.

Почти одновременно выработалась фиксация атмосферного азота. Это идущий с затратой энергии анаэробный процесс, обнаруженный только у прокариот.

При формировании первичных атмосферы и океана находящиеся в ранней мантии довольно сложные органические вещества были в тесном контакте с твердыми частицами силикатов, которые в дальнейшем могли играть роль сильных катализаторов в процессе образования все более сложных соединений.

Данные по вулканическим газам указывают, что в ходе извержения выделялся молекулярный азот, но не аммиак; следовательно, аммиак никогда не был главной составной частью земной атмосферы.

Первичную атмосферу Земли, с которой, так или иначе, была связана ранняя жизнь, можно восстановить, сравнив ее с таковой других планет земной группы, таких, как Венера или Марс (табл.). С появлением фотосинтеза и свободного кислорода первоначальная атмосфера Земли коренным образом изменилась.

Атмосфера Земли и Венеры

Компонент	Земля		Венера
	Сейчас	Первоначально *	
N <sub>2</sub> , %	78	1,5	1,8
O <sub>2</sub> , %	21	Следы	Следы
Ar, 10 <sup>-4</sup> %	9000	190	200
CO <sub>2</sub> , %	0,03	98	98
H <sub>2</sub> O, км **	3	3	Следы
Давление, бар	1	70 ***	80±3

\* Первичный вариант Земли соответствует условиям отсутствия фотосинтеза и карбонатов на Земле.

\*\* Средняя глубина Мирового океана.

\*\*\* Для корового углерода с распространенностью  $9 \cdot 10^{22}$  г.

Радиоактивность создавала естественный радиационный фон, в котором протекала химическая эволюция как в космосе, так и на ранней Земле. Еще в 1926 г. было установлено, что при облучении метана происходит полимеризация углеводородов с образованием все более сложных многоатомных молекул.

По всем данным, на нашей планете наиболее благоприятные условия для развития жизни создавались в морской воде – естественном растворе, содержащем все химические элементы. Сама радиоактивность морской воды ранней Земли определялась главным образом растворенными изотопами <sup>40</sup>K, <sup>235</sup>U, <sup>238</sup>U. Учитывая только скорость их распада, нетрудно подсчитать, что сама морская вода была в 20–30 раз более радиоактивной, чем сейчас. Возможно, что дополнительную радиоактивность вносил быстро вымирающий <sup>129</sup>J, мизерные количества которого могли вызвать различные радиационные и ионизационные эффекты в связи с его сильной удельной радиоактивностью.

Воздействие радиоактивности на живые организмы уменьшалось в ходе геологического времени. Просто организованные водоросли и бактерии переносят значительно более высокие дозы радиации, чем высокоорганизованные формы животных и растений. Отсюда можно высказать предположение, что меньшая чувствительность к радиоактивности простых форм жизни связана с возникновением их в ранние эпохи развития биосферы, когда радиоактивность окружающей среды была выше современной,

Среди металлов, входящих в состав организмов и преимущественно растений, калий наиболее распространенный и обильный элемент. **А. И. Перельман** высказал предположение, что биофильное поведение калия связано с его радиоактивностью в историческом аспекте. На заре своего развития жизнь, полностью еще не освоив механизм фотосинтеза, нуждалась в источниках энергии. Усваивая калий, первичные организмы получали не только вещество с нужными химическими свойствами, но и дополнительный источник свободной энергии. Это могло определить более интенсивное биологическое усвоение, которое закреплялось наследственностью. Поглощение калия передавалось и более высокоорганизованным формам жизни, для которых радиоактивность уже не имела существенного значения. Однако установившаяся физиологическая роль калия заставляла поглощать его в повышенных количествах.

В процессе размножения новые организмы занимали все пространство, пригодное для жизни, что явилось важным условием завершения формирования биосферы в целом.

В.И. Вернадский выдвинул **принцип постоянства биомассы живого вещества**, распространив его на всю историю планеты. Однако следует подчеркнуть, что он имеет относительное значение. Величайшая напряженность жизни, выражающаяся в высоких темпах размножения мельчайших организмов, приводит к планетарному равновесию между естественной продукцией живого вещества и его разложением. Поэтому сейчас правильнее говорить о вековой тенденции к установлению постоянства биомассы для определенных, может быть даже значительных, интервалов геологического времени.

Для первых организмов характерным был процесс ферментативного превращения орга-

нических веществ – брожение, где акцепторами электронов были другие органические вещества. Осуществление таких превращений в промежуточном обмене едва ли не во всех организмах на современном этапе служит аргументом в пользу древности этих процессов.

В процессе эволюции биосферы очень скоро определилась ее **«двухслойная» структура** – бактериально-микробное «основание» и эукариотная «надстройка» (Г.А. Заварзин). «Основание» неизмеримо более устойчиво, и даже в наше время, спустя 3,5 млрд. лет после начала эволюции биосферы, мы обнаруживаем точно такие же микробные сообщества, которые были характерны для ранних этапов эволюции биосферы (в основном вокруг горячих источников – гидротермов – на суше и в глубинах океана). Это бактериально-микробное основание биосферы было преобладающим на протяжении сотен миллионов лет.

Развитие биосферы Земли можно рассматривать как последовательную смену трех этапов.

**Первый этап – восстановительный** – начался еще в космических условиях и завершился на Земле появлением гетеротрофной биосферы. Для первого этапа характерно появление малых сферических анаэробов. Присутствуют только следы свободного кислорода. Ранний способ фотосинтеза был, по существу, анаэробным. Развилась фиксация азота, поскольку часть ультрафиолетовой радиации проникала через атмосферу и быстро разлагала присутствующий аммиак.

**Второй этап – слабоокислительный** – отмечен появлением фотосинтеза. Он продолжался до завершения осадконакопления полосчатых железистых формаций докембрия. Аэробный фотосинтез начался предками цианобактерий. Кислород производился организмами, строящими строматолиты. Но кислород мало накапливался в атмосфере, так как реагировал с железом, растворенным в воде. При этом окислы железа осаждались, образуя полосчатые железистые формации докембрия. Только когда океан освободился от железа и других поливалентных металлов, концентрация кислорода начала возрастать по направлению к современному уровню.

**Третий этап** характеризуется развитием **окислительной** фотоавтотрофной биосферы. Он начался с завершения отложений полосчатых железистых кварцитов около 1800 млн. лет назад, в эпоху Карельско-Свекофенского орогенеза. Для этого этапа развития биосферы характерно наличие такого количества свободного кислорода, которого достаточно для появления и развития животных, потребляющих его при дыхании.

Некоторые организмы раннего докембрия, относящиеся к сине-зеленым водорослям и цианобактериям, мало изменились в ходе геологической истории. Можно полагать, что простейшие организмы обладали наиболее устойчивой **персистентностью** (от латинского *persisto* – упорствую). В течение всей истории Земли не было причин для того, чтобы некоторые морские микроорганизмы, в частности сине-зеленые водоросли и бактерии, сильно изменились.

Первые растения – зеленые водоросли – обнаружены в отложениях **архея** (около 3 млрд. лет назад). Первые животные пока в ископаемом виде не обнаружены, и в верхнем протерозое, особенно в венде (около 1,5 млрд. лет назад), появляются многоклеточные кишечнорастворимые, членистоногие и иглокожие. В венде же появились первые растительные организмы (амебы, инфузории, грибы), что сразу же усложнило существовавшие прежде экосистемы **консументами первого порядка**.

**Возникновение многоклеточных организмов сопровождалось повышением устойчивости экосистем** и открыло возможности для их развития в разных направлениях.

В начале **палеозоя, в кембрии**, сразу в нескольких группах организмов возникают минерализованные скелеты (из кремния, стронция, кальция, апатита, хитина, спонгина). Эта «скелетная революция» (Б.М. Медников) могла означать только появление в экосистемах **консументов второго порядка** – хищников, что было одной из главных причин резкого увеличения многообразия экосистем. Другая возможная причина – появление более совершенных организмов-фильтраторов (А. Г. Пономаренко). Без существования таких живых фильтров водоемы, включая Мировой океан, были бы очень мутными, с совершенно иными физико-химическими характеристиками.

Органическое вещество, транспортируемое в фекалиях (**пеллетах**) на дно водоемов, в результате работы фильтраторов обогащало донные осадки, создавало условия для развития богатых донных экосистем. Это было причиной развития многообразия трилобитов и приапулид.

Только начиная с **ордовика** – следующего за кембрием подразделения палеозоя – начинает формироваться разнообразная фауна экосистем, связанная с освоением самой толщи воды.

С освоением водоемов живыми организмами гидросфера планеты превращается из косной в **биокосную**.

Появление и распространение сосудистых растений в силуре и девоне сыграло важную роль не только для дальнейшего изменения газового состава атмосферы, но и для уменьшения эрозии суши и стабилизации линии раздела суши и водоемов. Возникновение наземных растений, способных к вертикальному росту, позволило фотосинтезирующим структурам биосферы располагаться в трехмерном пространстве, что резко интенсифицировало весь процесс фотосинтеза. Развитие наземной растительности привело к существенному усложнению наземных экосистем (развитие почвы, корневой системы, гниющей растительной подстилки, накопление больших запасов биомассы).

Но в то же время потребовались сотни миллионов лет, чтобы в экосистемах того периода возникло достаточное число **консументов зеленой массы**. Поэтому *огромное количество органического вещества* оказывалось непотребленным и *выводилось из биотического круговорота* в виде дошедших до нас биогенных горючих ископаемых – каменного угля, нефти, горючих сланцев.

Одним из революционных моментов в дальнейшем развитии экосистем биосферы Земли явилось, по-видимому, возникновение в середине мелового периода однолетних травянистых растений. Они в сочетании с быстро эволюционировавшими вслед за ними животными и грибами способствовали **резкому ускорению круговорота биогенов** в экосистемах.

На границе **мезозоя** и палеозоя произошло резкое сокращение биоразнообразия морской биоты – число семейств морских организмов уменьшилось за несколько десятков миллионов лет вдвое. Причины этого пока неясны, тем более что такого кризиса в это время не прослеживается в наземных экосистемах.

Впоследствии, в **мезозое и кайнозое**, неоднократно наблюдались кризисы биоразнообразия меньшего масштаба. Тогда на протяжении исторически коротких отрезков времени (нескольких миллионов лет) исчезло до четверти ранее встречавшихся таксонов.

В процессе эволюции жизни на Земле важным успехом было образование **биотического круговорота** – создание таких экосистем, в которых одна и та же порция вещества могла многократно использоваться. Это стало возможным, когда экосистемы включили не только организмы-автотрофы (хемо- и фотосинтетиков), но и гетеротрофы. Так возникла вся **триада: продуцентов** (производителей) – **консументов** (потребителей) – **редуцентов** (разрушителей, минерализаторов).

Важнейшим направлением дальнейшей эволюции экосистем стало уменьшение потери вещества из биотических круговоротов, а также интенсификация миграции химических элементов. Такая интенсификация биологического круговорота веществ у животных выражается, например, в возникновении теплокровности (млекопитающие затрачивают на создание своей биомассы всего около 1 % потребленного ими вещества) и в возникновении однолетних травянистых растений (В.А. Межжерин, 1976; А.П. Хохряков, 1973).

Как бы то ни было, **в процессе развития жизни на нашей планете в целом произошло усложнение экосистем**, сопровождающееся возрастанием числа одновременно существующих видов, экспансией жизни, охватывающей ныне всю поверхность планеты, усиливающейся дифференциацией этой живой оболочки на биогеографические области, биомы, формации.

Результатом миллиардов лет эволюции экосистем является современная биосфера Земли, дифференцированная на множество биогеоценозов и включающая более десятка миллионов ныне живущих видов.

В целом, можно сказать, **основными чертами эволюции биосферы Земли** были следующие:

1. общее усложнение экосистем и возрастание «суммы жизни»;
2. возникновение биотического круговорота веществ, осуществляемого с помощью цепи взаимосвязанных продуцентов – консументов – редуцентов;
3. накопление массы органического вещества;
4. все более полное освоение живым веществом косного, возникновение биокосных экосистем (почва, современный океан);
5. циклический и периодический характер нарастания биоразнообразия.

## РАЗДЕЛ IV. ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Рассмотрим главнейшие из методов изучения эволюционного процесса, представляемых биологическими дисциплинами в последовательности, которая отражает проникновение эволюционных идей в эти дисциплины: палеонтологические, биогеографические, морфологические, эмбриологические, систематические, генетические, биохимические, молекулярной биологии.

### Палеонтологические методы

Главнейшими палеонтологическими методами изучения эволюции являются: выявление ископаемых промежуточных форм, восстановление филогенетических рядов и обнаружение последовательности ископаемых форм.

#### 1. Ископаемые переходные формы – формы организмов, сочетающие признаки более древних и молодых групп.

Яркий представитель переходных форм – ископаемая *Ichthyostega*, позволяющая связать рыб с наземными позвоночными. Наиболее древние наземные позвоночные из группы стегоцефалов также сохраняли некоторые рыбообразные черты.

Переходными формами от рептилий к птицам являются юрские первоптицы *Archaeopteryx* с длинным, как у рептилии, хвостом, несросшимися позвонками и брюшными ребрами, развитыми зубами. Но это были уже настоящие птицы: тело покрыто хорошо развитыми перьями, передние конечности превращены в типичные крылья.

Последний из рассматриваемых в этой связи примеров – звероподобная рептилия *Lycanops* из группы терапсид. Развитие большой зубной кости, вторичного костного нёба, типичная для млекопитающих дифференцировка зубов на клыки, резцы и зарезцовые зубы, как и многие другие черты, делали общий облик этого животного похожим на хищных млекопитающих. Но по ряду основных черт строения и образу жизни это были настоящие рептилии.

В настоящее время описаны и многие другие ископаемые переходные формы не только крупных (типы, отряды, классы), но и более мелких (отряды, семейства) групп животного и растительного мира.

#### 2. Палеонтологические ряды – ряды ископаемых форм, связанные друг с другом в процессе эволюции и отражающие ход филогенеза.

По числу найденных промежуточных звеньев такой ряд может быть более или менее подробным, но во всех случаях это должен быть именно ряд форм, близких не только основными, но и частными деталями строения и, несомненно, генеалогически связанных друг с другом в процессе эволюции.

К настоящему времени известно довольно много палеонтологических рядов: лошадей, носорогов и слонов. Анализ эволюционного ряда лошадей начат, например, основателем эволюционной палеонтологии **В.О. Ковалевским** (1842-1883).

#### 3. Последовательность ископаемых форм.

Палеонтологические ряды конструируются на основании анализа отдельных разрозненных находок, относящихся к разным территориям. При анализе таких находок можно получить истинную последовательность и тенденцию возникновения и изменения форм в эволюции (лево- и правозакрученность раковины моллюсков одного вида на разных территориях, или их уплощение или вытянутость).

При анализе последовательности ископаемых форм возникает возможность определить реальную скорость протекания эволюционного процесса (**И.И. Шмальгаузен** (1884-1963)).

#### 4. Изучение смены флор и фаун, эволюции экосистем.

Различные методы позволяют создать целостную картину прошлых эпох.

Методы растворения окружающей породы позволяют восстанавливать даже очень тонкое строение вымерших микроскопических организмов.

Применение современных палеомагнитных, палеохимических, радиоавтографических и других методов исследования позволяет выяснить особенности прошлых климатов и условий существования, например соленость того или иного участка океана, температуру воды, газовый состав атмосферы.

Все это существенно увеличивает «полноту геологической летописи», хотя, конечно, не ликвидирует ее полностью.

На этой основе возникает реальная возможность детальной реконструкции экосистемы прошлого, выяснения их последовательной смены в процессе эволюции конкретных участков Земли.

Являясь ведущими при изучении процессов макроэволюционных (текущих обычно в масштабах сотен тысяч – сотен миллионов лет), *палеонтологические методы не могут быть*



применены, как правило, при изучении микроэволюционных процессов – во временных масштабах сотен и тысяч лет.

### Биогеографические методы

Биогеография позволяет проанализировать общий ход эволюционного процесса в самых разных масштабах.

**1. Сравнение флор и фаун.** О масштабах эволюции, связанных с возникновением флор и фаун, можно говорить на основании изучения особенностей развития современных континентов Земли в сопоставлении с анализом их населения.

В конце триасового периода **Пангея** начала раскалываться на два суперконтинента: северный – **Лавразию**, южный – **Гондвану**. Гондвана в свою очередь разделилась на Южноамериканско-африканский континент, Австралию вместе с Антарктидой и огромный остров, который много лет спустя «причалит» к Азии, образуя Индостан.

В конце юрского периода Лавразия начинает раскалываться на Северную Америку и Евразию. Но Южная Америка и Африка (вместе с Мадагаскаром) еще образуют монолит. Следы этого бывшего единства сохраняются в современной фауне. Таковы ящерицы – игуаны Мадагаскара и Южной Америки, многочисленные сомовые и харациновидные рыбы Южной Америки и Африки. Ближайший родственник африканской шпорцевой лягушки (*Xenopus*) (строго говоря, это не настоящая лягушка) – суринамская жаба (*Pipa*), вынашивающая на спине развивающиеся икринки.

В конце мела – начале палеоген-неогена расположение материков начинает приближаться к современному. Возникает Атлантический океан, пока еще не очень широкий (через него на плавучих деревьях из Африки в Южную Америку перебираются примитивные обезьяны и древесные дикобразы).

Начинает намечаться разрыв между Австралией и Антарктидой. Мадагаскар отрывается от Африки и становится заповедником древних форм. Индостан движется на север, чтобы, в конце концов, столкнувшись с Азией, закрыть древнее море **Тетис** и породить Гималаи.

Но Лавразия еще не разделилась окончательно, и обмен организмами между Старым и Новым Светом продолжается.

Фауна млекопитающих, характерная для Восточной Европы, сохраняется в основном такой же и за Уралом – в Северной Азии. Это объясняется тем, что на всей огромной территории Северной Евразии нет особых преград для расселения крупных и средних по величине млекопитающих. Фауна млекопитающих Северной Африки очень близка к таковой Северной Азии, и различие не превышает, как правило, родового ранга.

Для фауны Северной Америки, так же как и для фауны Северной Евразии, характерны такие млекопитающие, как лоси, куницы, норки, россомахи, белые медведи, пищухи, летяги, бурндуки, сурки, суслики и многие другие близкие формы. Сходство фауны рассматриваемых территорий определяется тем обстоятельством, что сравнительно недавно существовал широкий «мост» между отделенными ныне континентами Евразии и Северной Америки – **Берингия**. Всего лишь миллион лет назад, как показывают палеогеографические данные, эти континенты были связаны друг с другом.

Несмотря на большую территориальную близость Северной и Южной Америки, различия между фаунами оказываются огромными: если в Северной Америке только три эндемичных семейства, то в Южной Америке – более 10, а число эндемичных родов достигает 80 %. Только здесь живут ленивцы (*Bradypodidae*), муравьеды (*Mirmecophagidae*), броненосцы (*Dasypodidae*) – представители отряда неполнозубых млекопитающих.

Не меньшие отличия и орнитофауны Южной Америки. Такое своеобразие животного населения этой части планеты объясняется тем, что на протяжении десятков миллионов лет Южная Америка была полностью изолирована от остальных континентов. Несколько раз возникавший узкий Панамский перешеек не мог обеспечить широкого обмена фауной.

В сходном положении оказалась и Австралия: на протяжении более 120 млн. лет она не соединялась с другими материками. За это время на австралийском материке самостоятельно, без влияния со стороны других фаун, развивались сумчатые и клоачные млекопитающие.

В современной фауне Австралии можно выделить как бы четыре этапа вселения:

На **первом этапе** туда проникли (или сохранились?) сумчатые и однопроходные, давшие к настоящему времени множество разнообразных видов, родов, семейств.

На **втором этапе**, во время одного из сильных понижений уровня Мирового океана (несколько миллионов лет тому назад), по цепочке островов из Южной Азии туда проникли некоторые грызуны. К настоящему времени эти грызуны представлены 26 видами мышей, а также

шестью эндемичными родами (бобровые мыши, цепкохвостые крысы, тушканчикообразные крысы и др.).

**Третий этап** вселения млекопитающих в Австралию – дикая собака **динго** (*Canis dingo*), попавшая на континент, видимо, вместе с человеком несколько десятков тысяч лет назад.

Наконец, уже **в наше время** в Австралию с помощью человека попали и хорошо прижились кролики, олени и некоторые другие млекопитающие.

Такой же анализ возможен и для растений. Все это показывает, как *тесно связаны особенности видового состава отдельных районов планеты с историей этих территорий.*

**2. Особенности распространения близких форм.** В некоторых реках Англии и Ирландии в настоящее время встречаются три вида пресноводных сига рода *Coregonus*.

В недавнем прошлом вся Северо-Западная Европа была несколько приподнята над уровнем океана (по сравнению с современным положением). На месте Ирландского моря тогда должна была располагаться большая долина с огромным пресным водоемом, образованным стекающими в эту долину реками. В этом водоеме и жил исходный прародительский вид современных сига. Из-за проникновения морской воды в центральный водоем отдельные питающие его реки были изолированы друг от друга. На протяжении последующей самостоятельной эволюции группы изолированных сига превратились в три разных вида. Этот пример показывает, как с помощью зоогеографических данных можно не только восстановить возможный ход эволюционного процесса, но и получить данные о темпах эволюции.

**3. Островные формы.** Фауна и флора островов оказывается тем более своеобразной, чем глубже и дольше эти острова были изолированы от основной суши.

Так, например, сравнительно недавно потерявшие связь с материком Британские острова имеют фауну с небольшим числом **автохтонных** (возникших именно здесь) видов. К последним относятся куропатка-граус (*Lagopus scoticus*), два вида полевок, несколько уже упоминавшихся пресноводных сига, ряд улиток и некоторое число видов мелких насекомых.

С другой стороны, давно обособившийся (десятки миллионов лет) от африканского материка остров Мадагаскар имеет фауну настолько своеобразную, что выделяется в особую зоогеографическую подобласть: из 36 родов млекопитающих 32 рода эндемичны; из 127 родов птиц эндемична почти половина.

В понятие «**островных форм**» могут быть включены и обитатели глубоких пещер, изолированных гор и водоемов. В пещерной фауне встречаются формы, появление которых хорошо объяснимо недавней эволюцией от родственных форм, живущих в окрестностях пещер.

Так, например, ближайшие родственники европейского протей (*Proteus anguinus*) из подземных вод Югославии – амфибии из рода *Necturus*, обитающие в Северной Америке.

Сходное положение складывается при обитании организмов в изолированных горных районах, равнинах водоемах и т.д.

Во всех случаях развития островных фаун и флор проявляется действие **пространственной изоляции** как эволюционного фактора.

Много примеров анализа начальных стадий эволюции островных населений можно собрать и в наше время. При изменении биосферы человеком возникают новые водные бассейны, изолирующие ранее единые территории, появляются новые искусственные моря с островами разной величины и степени изоляции от окружающих материковых берегов.

Сейчас возникло и интенсивно развивается новое направление – островная биогеография, изучающая закономерности эволюции островных форм (Р. МакАртур, Е.О. Вильсон).

**4. Прерывистое распространение.** В истории нашей планеты обычными были случаи, когда организмы, населявшие большие территории, исчезали на большей части прежнего ареала, не приспособившись к темпам изменения среды. Такие виды сохранялись лишь в некоторых ограниченных участках, имеющих условия, близкие к прежним.

Примером такого рода для Европы является Альпийская фауна – комплекс видов, широко распространенных во время ледниковых периодов. Сейчас эти виды населяют лишь отдельные высокогорные участки Альп, Пиренеев и более низменные районы Северной Европы.

Другой пример – майский ландыш (*Convulluria majalis*), широко распространенный по лесной зоне Европы. В лесах Кавказа обитает очень близкий вид *C. transcaucasica*, на Дальнем Востоке – *C. keiskei*.

Возможно, что прежде ландыш был широко распространен по всем лесным умеренным районам Северной Евразии, но во время наступления ледника сплошной ареал был разорван; ландыши сохранились лишь в немногих более теплых местообитаниях (Маньчжурия, Закавказье, Средиземноморье). После отступления ледника отдельные части прежде единого вида стали развиваться самостоятельно.

**5. Реликты.** О флоре и фауне далекого прошлого Земли свидетельствуют и реликтовые формы. **Реликты – отдельные виды или небольшие группы видов с комплексом признаков, характерных для давно вымерших групп прошлых эпох.**

Среди животных одной из наиболее ярких реликтовых форм является, несомненно, **гаттерия** (*Sphenodon punctatus*) – единственный представитель целого подкласса рептилий. В ней отражены черты рептилий, живших на Земле десятки миллионов лет назад – в мезозое.

Другой известный реликт – кистеперая рыба **латимерия** (*Latimeria chalumnae*), сохранившаяся малоизмененной с девона в глубоководных участках прибрежных вод Восточной Африки.

Среди растений реликтом может считаться **гинкго** (*Ginkgo biloba*), ныне распространенное в Китае и Японии только как декоративное растение. Облик этого растения дает нам представление о древесных формах, вымерших в юрском периоде.

Эпоха существования Лавразии и Гондваны оставила много реликтовых форм с разорванным ареалом. Таковы осетровые, в первую очередь **веслоносы** (один вид в Китае, другой – в Миссисипи, этих пресноводных рыб теперь разделяют океаны), а также целый ряд амфибий.

**Гигантская саламандра** сейчас обитает в Китае (в Японию, по-видимому, завезена человеком), а ее ближайший родственник **скрыто-жаберник** – в Северной Америке. Но когда-то они населяли всю Лавразию (останки гигантской саламандры обнаружены в Швейцарии).

Изучение реликтовых форм позволяет строить обоснованные предположения об облике давно исчезнувших групп, их образе жизни, условиях, существовавших миллионы лет назад.

Таким образом, биогеографические методы дают возможность изучения как макроэволюционных процессов, так и процессов микроэволюции. В XX в. это нашло свое выражение в возникновении специальных направлений **динамической биогеографии** (М. Удварди) и **гео(фено)географии** (А.С. Серебровский).

### **Морфологические методы**

Использование морфологических (сравнительно-анатомических, гистологических и др.) методов изучения эволюции основано на простом принципе: **глубокое внутреннее сходство организмов может показать родство сравниваемых форм.**

**1. Гомология органов.** **Органы с общим планом строения, развивающиеся из сходных зачатков, находящиеся в сходном соотношении с другими органами и выполняющие как сходные, так и различные функции, называются гомологичными.**

Различные по внешнему виду и функциям конечности млекопитающих состоят из сходных элементов: лопатки, костей плеча, предплечья, запястья, пясти, фаланг пальцев. Во всех случаях сохраняются единый план строения, сходства во взаимоотношении конечностей с остальными органами и онтогенетического развития.

Установление гомологии органов позволяет сделать вывод о родстве исследуемых организмов. Крупным успехом сравнительной анатомии в прошлом веке было, например, установление гомологии слуховых косточек позвоночных.

Сравнение строения черепа в ряду низших и высших позвоночных показывает, что у акуловых рыб центральная из костей – будущая наковальня – занимает в черепе важное конструктивное положение, являясь одной из мощных костей черепа.

У костистых рыб она резко сокращается в размерах, сохраняя, однако, важное значение в конструкции черепа.

У рептилий она резко изменена и служит рычагом при подвеске челюсти, а у млекопитающих занимает место в системе слуховых косточек.

**2. Явление гомологии, или гомологического сходства, необходимо отличать от явления аналогии, или аналогичного сходства.** Аналогичные органы лишь внешне сходны, что вызвано, как правило, выполнением сходных функций, а не общим происхождением (колючки акации, барбариса, боярышника и ежевики). Все эти органы аналогичные и не свидетельствуют о родстве рассматриваемых форм, показывая лишь сходные направления приспособления, вызываемые в процессе эволюции действием естественного отбора (сохранялись и получали развитие формы растений, защищенные от поедания крупными растительноядными позвоночными).

Иногда сходство аналогичных органов бывает столь глубоким, что для выявления их характера требуются специальные сравнительно-анатомические и эмбриологические исследования. Строение глаза наземных позвоночных и головоногих моллюсков, несмотря на удивительное сходство, является аналогичным. Глаз кальмара и глаз позвоночного развиваются из раз-

ных зачатков, сходство же определяется физической природой света. Недаром конструкция любого фотографического аппарата в точности повторяет строение глаза: хрусталик – объектив, радужка – диафрагма, сетчатка – чувствительная пленка, механизм аккомодации – наводка на резкость.

Выявление характера сходства (гомология или аналогия) позволяет выяснить пути эволюционного развития, установить родство групп и, наконец, может показать направление действия естественного отбора.

**3. Рудиментарные органы и атавизмы.** Данных гомологии недостаточно для восстановления пути развития той или другой группы, при этом трудно определить, например, какая из сравниваемых гомологичных форм родоначальная.

В строении практически любого организма можно найти органы или структуры, сравнительно недоразвитые (лишенные каких-либо важных частей по сравнению с гомологичными структурами близких форм) и утратившие былое основное значение в процессе филогенеза; такие органы или структуры называются *рудиментарными*.

Рассмотрим несколько классических примеров 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.

У новозеландского нелетающего киви от крыльев остались лишь едва заметные выросты-рудименты, свидетельствующие, что у предков киви были настоящие крылья.

Много рудиментарных органов у человека: ушные мышцы и мелкая мускулатура, поднимающая основание волосяных фолликулов (у человека осталась лишь способность образования «гусиной кожи»). У диких млекопитающих поднятие волос и сейчас имеет важное терморегуляционное значение, у человека же эта функция кожной мускулатуры, несомненно, рудиментарна.

Иногда рудиментарные органы могут достигать (у некоторых особей внутри вида) таких значительных размеров, что напоминают особенности строения предковых форм. **Орган или структура, показывающие «возврат к предкам», называются атавистическими** (от лат. *atavus* – предок).

У человека атавизмами являются хвост, мощный волосяной покров на поверхности тела, наличие не двух, а нескольких пар сосков и т.п.

Развитие у лошади вместо грифельных косточек (рудиментарных пальцев) настоящих боковых пальцев, так же как и развитие у китообразных выступающих на поверхность тела задних конечностей, – примеры атавизмов.

**Отличие** рудиментарных органов от атавизмов состоит в том, что первые встречаются почти у всех членов данной популяции, вторые – лишь у немногих особей. Каким бы незначительным ни был рудиментарный орган, он всегда выполняет в организме определенную функцию.

Тазовые кости китообразных служат местом прикрепления мышц, обеспечивающих нормальную работу анального отверстия и половых органов, аппендикс у человека – органом лимфотворения, крыло у нелетающих птиц (например, страусов) – турнирным оружием и помогает птице при беге и т. п.

Атавизмы же – все без исключения – не несут каких-либо специальных функций, важных для вида.

Рудиментарные органы и атавизмы — убедительные доказательства процесса эволюции.

**4. Сравнительно-анатомические ряды.** При сравнении конечностей современных непарнокопытных млекопитающих: тапира, носорога, лошади, – показывающего путь эволюции, приведший к возникновению однопалой ноги у лошади.

При переходе от обитания во влажных тропических лесах (тапир) к жизни в саванне (носорог) происходит редукция пальцев до трех. При переходе к жизни на открытых пространствах (лошадь) редукция пальцев идет еще дальше – до сохранения лишь единственного центрального пальца. С биомеханической точки зрения хождение на одном пальце чрезвычайно выгодно для обеспечения мгновенного отталкивания и быстрого бега.

Сравнение современных однопроходных, сумчатых и плацентарных млекопитающих позволяет представить основной путь эволюции зверей – от откладывания яиц (ехидна и утконос)

к рождению живых, но очень недоразвитых детенышей (сумчатые) и, наконец, к соединению организма зародыша с организмом матери (плацентарные).

Морфологические методы изучения эволюции основаны на принципе «**чем ближе родство, тем больше сходство**».

**5. Популяционная морфология. Популяционно-морфологические методы позволяют улавливать направления естественного отбора по изменению характера распределения значений признака в популяции на разных стадиях ее существования или при сравнении разных популяций.**

Морфологические методы позволяют выделять среди однородной группы признаков те, которые находятся под большим или меньшим давлением со стороны отбора, хотя в этом случае само адаптивное значение признака может быть вскрыто лишь дополнительными эколого-физиологическими исследованиями.

Одной из трудностей в применении морфологических методов к изучению процесса микроэволюции является сложность разграничения действия современных эволюционных факторов от изменчивости, определяемой широкой **нормой реакций**.

Изучение микроэволюционного процесса с помощью морфологических методов является содержанием нового направления в современной морфологии – *популяционной морфологии*, дисциплины, тесно связанной с популяционной генетикой и экологией.

### **Эмбриологические методы**

Эмбриология располагает двумя главными методами изучения эволюционного процесса: выявлением зародышевого сходства и изучением рекапитуляции.

**1. Выявление зародышевого сходства.** В первой половине XIX в. выдающийся натуралист **К. Бэр** сформулировал «**закон зародышевого сходства**»: **чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства обнаруживается между различными организмами.**

Например, на ранних стадиях развития эмбрионы позвоночных не отличаются друг от друга. Лишь на средних стадиях развития в сравниваемом ряду у зародышей появляются особенности, характерные для рыб и амфибий; на еще более поздних стадиях – особенности рептилий, птиц и млекопитающих.

Вскоре после открытия К. Бэром явления зародышевого сходства **Ч. Дарвин** показал, что оно свидетельствует об общности происхождения и единстве начальных этапов эволюции сравниваемых форм.

**2. Принцип рекапитуляции.** Явление зародышевого сходства позволило **Ч. Дарвину** и **Э. Геккелю** заключить, что в процессе онтогенеза как бы повторяются (рекапитулируют) многие черты строения предковых форм: на ранних стадиях развития повторяются признаки более отдаленных предков (менее родственных форм), а на поздних стадиях – близких предков (или более родственных современных форм).

Все многоклеточные организмы проходят в развитии одноклеточную стадию, что указывает на происхождение многоклеточных от одноклеточных. Они проходят также стадию однослойного «шара» – ей соответствует строение некоторых современных простых организмов (например, вольвокса). Следующая стадия развития животных – обычно двухслойный мешок, или «шар»; этой стадии онтогенеза соответствует строение современных кишечнорастных (например, гидры). У всех позвоночных животных на определенной стадии развития существует хорда (спинная струна); вероятно, у предков позвоночных хорда существовала всю жизнь.

Строение личиночных форм нередко позволяет устанавливать родственные связи взрослых организмов, порой неузнаваемо различающихся. Для многих низших ракообразных характерна личинка науплиус с тремя парами конечностей и одним глазком. Взрослая форма может быть непохожа на ракообразное, но науплиус отличается только роговидными выступами. Такие же «рожки» у науплиуса саккулины (*Sacculina*). Это усоное во взрослом состоянии паразитирует в тканях высших ракообразных, прорастая в них корневидными выростами, полностью теряя облик ракообразного.

Принцип рекапитуляции отнюдь не ограничивается лишь морфологическими изменениями. В процессе эволюции позвоночных происходит постепенная утрата ферментов, необходимых для распада мочевой кислоты (конечного продукта обмена пуринов). Так, у некоторых рептилий и птиц конечный продукт такого обмена – мочевая кислота, у земноводных и большинства рыб – мочевина, у беспозвоночных – аммиак.

Эмбриобиохимические исследования показали, что зародыш птиц на ранних стадиях развития выделяет аммиак, на более поздних – мочевину, а на последних стадиях развития – мо-

чевую кислоту. Сходным образом у головастика – личинки бесхвостых амфибий – конечный продукт обмена – аммиак, а у взрослых лягушек – мочевины.

Эти факты показывают на действие принципа рекапитуляции и среди физиолого-биохимических признаков.

Концепция рекапитуляции помогает восстановить ход эволюционного развития многих групп и органов, палеонтологические материалы по которым отсутствуют или недостаточны.

### Методы систематики

Задача систематики, посвященной классификации организмов, – создание их естественной филогенетической системы. **Поэтому выяснение систематического положения той или другой формы относительно других форм всегда связано с решением эволюционных проблем восстановления генеалогии, путей эволюционного развития сравниваемых групп.**

**1. Переходные формы.** Несмотря на то, что между крупными естественными группами животных, растений и микроорганизмов, как правило, существуют глубокие разрывы, вызванные вымиранием промежуточных форм, в ряде случаев мы обнаруживаем переходные формы.

**Существование форм**, сочетающих в своем строении признаки разных типов организации и занимающих, поэтому **промежуточное систематическое положение, определяется общим родством организмов.**

Одним из примеров переходных форм между оболочниками (наиболее примитивной группой хордовых) и позвоночными животными служит род ланцетников, для которых характерны все основные признаки хордовых, но развиты они незначительно (**А.О. Ковалевский**).

Существование промежуточных форм в современном органическом мире – свидетельство единства организации крупных стволов древа жизни и единства их происхождения.

**2. Микросистематика.** Начиная с классических работ **П.П. Семенова-Тян-Шанского** в случае хорошо изученных групп видов возникла возможность выявления их внутривидовой структуры – **подвидов, рас** и других группировок (микросистематика). Такое изучение имеет важное значение для понимания особенностей микроэволюции. В системе вида могут существовать сложные иерархические взаимоотношения популяций и их групп.

При этом выявление истинного филогенетического родства таких группировок, необходимое для определения внутривидовых таксономических категорий, оказывается в то же самое время и восстановлением их.

## VI. Экологические методы

**Весь эволюционный процесс является адаптогенезом – процессом возникновения и развития адаптаций;** экология вскрывает значение этих адаптации.

Например, экологи показали, что при колонизации островов виды с высокой скоростью размножения (r-стратегия) имеют больше преимуществ. На поздних стадиях колонизации по мере «насыщения» фауны и флоры преимущества получают виды с меньшими потенциальными возможностями размножения, но обладающие высокой конкурентной способностью (K-стратегия).

Эволюционные изменения хорошо прослеживаются и на примере взаимоприспособленности видов друг к другу, что играет важную роль в создании динамического равновесия и устойчивости экосистемы.

В Центральной Америке и Мексике при отсутствии муравьев (*Pseudomyrmex ferruginea*), обычно поселяющихся колониями во вздутых шипах акации (*Acacia cornigera*), это дерево погибает из-за объедания ее листы другими насекомыми.

Бабочка-монарх (*Danaus plexippus*) делается несъедобной для хищников из-за накопления в теле при поедании листы ядовитых растений высокотоксичных гликозидов. Примеров такого рода множество.

Для обоснования теории естественного отбора чрезвычайно важными оказались опыты экологов на модельных популяциях по изучению роли окраски, поведения и формы тела у некоторых.

### Генетические методы

Генетические методы изучения эволюции разнообразны.

Это и прямое определение генетической совместимости сравниваемых форм (например, посредством гибридизации), и анализ цитогенетических особенностей организмов.

Изучением повторных инверсий в определенных хромосомах у разных популяций одного и того же или близких видов можно с большой точностью восстановить последовательность возникновения таких инверсий, т.е. восстановить микрофилогенез таких групп.

Анализ числа и особенностей строения хромосом в группах близких видов часто позволяет выявлять направления возможной эволюции генома таких форм.

Разработка современного эволюционного учения немыслима вне генетических подходов и методов.

### **Методы биохимии и молекулярной биологии**

Рассмотрим лишь некоторые из методов молекулярной биологии, широко применяющихся ныне для изучения эволюционного процесса.

**1. Выяснение строения нуклеиновых кислот и белков.** На молекулярном уровне процесс эволюции связан с изменением состава нуклеотидов (в ДНК и РНК) и аминокислот (в белках). На современном этапе развития молекулярной биологии можно анализировать число различий в последовательностях элементов нуклеиновой кислоты или белка разных видов, судить по этому показателю о степени их отличий.

Другое важное преимущество изучения эволюции методами молекулярной биологии – возможность сравнения сколь угодно далеких организмов – растений и животных, грибов и микроорганизмов.

Данные, полученные таким способом, хорошо совпадают с выводами классической систематики.

**2.** Другим методом изучения эволюционного процесса на молекулярном уровне является оценка эволюционных изменений по степени сходства первичной структуры нуклеиновых кислот у различных групп организмов посредством **гибридизации ДНК**. Расщепленная на отдельные нити ДНК одного организма «гибридизируется» с молекулами ДНК другого вида и в зависимости от того, насколько различаются последовательности нуклеотидов, гибридизация захватывает большие или меньшие участки нитей ДНК.

ДНК человека оказывается гомологичной ДНК макаки на 66 %, быка – на 28, крысы – на 17, лосося – на 8, бактерии кишечной палочки – на 2 %.

ДНК растений из разных семейств отличается в такой же степени, как ДНК животных разных классов. У растений в ходе эволюции очень быстро могут меняться и повторяющиеся, и уникальные последовательности нуклеотидов в молекулах ДНК.

### **Иммунологические методы**

Биохимия располагает специальными методами исследования, позволяющими с большой степенью точности выяснить «**кровное родство**» разных групп. При сравнении белков крови используется способность организмов вырабатывать (в ответ на введение в кровь чужих белков) антитела, которые затем можно выделить из сыворотки крови и определить, при каком разведении эта сыворотка будет реагировать с другой, сравниваемой сывороткой (**реакции преципитации**).

Такой анализ показал, например, что ближайшие родственники человека – высшие человекообразные обезьяны, а наиболее далекие среди приматов – лемуры.

Обнаружено серологическое сходство крови хищных млекопитающих с ластоногими, близость птиц к крокодилам и черепахам (птицы оказываются филогенетически ближе к крокодилам, чем крокодилы к змеям).

Показаны глубокие серологические различия между хвостатыми и бесхвостыми амфибиями; найдены черты сходства по реакции преципитации между хордовыми и иглокожими и т. д.

Подобные методы исследований применимы и к растениям.

### **Биохимический полиморфизм**

Начиная с 60-х годов в практику микроэволюционных исследований широко входит метод изучения вариаций белков, обнаруживаемых с помощью электрофореза (**Р. Левонтин**). С помощью этого метода можно с большей точностью, чем прежде, определять уровень генетической изменчивости в популяциях, а также степень сходства и различия между популяциями по сумме таких вариаций.

При биохимических сравнениях ныне живущих организмов показано, что ранние метаболические звенья синтеза стерина, каротиноидов, вторичных метаболитов, реакции гликолиза и дыхания у многих растений и животных сходны и не нуждаются в участии кислорода.

Завершающие же стадии многих метаболических путей, особенно у высокоорганизованных существ, протекают с его участием. Это свидетельствует об их эволюционной молодости и

сложении в аэробной фазе истории Земли.

Таким образом, с помощью биохимических методов (и в том числе молекулярно-биологических) можно исследовать эволюционные процессы самого разного масштаба.

### Методы моделирования эволюции

Под моделированием понимается метод опосредованного оперирования объектов, при котором исследуется не сам объект, а вспомогательная система (модель), способная заменять объект на определенных этапах познания. Такое исследование в конечном счете может дать информацию о самом моделируемом объекте.

Моделирование эволюционного процесса позволяет, в частности, исследовать возможные влияния отдельных факторов на ход эволюции, их взаимодействие, выяснить в некоторых случаях возможные направления и результаты процесса эволюции.

При применении быстродействующих ЭВМ с большой памятью возникает возможность как бы резко ускорить «процесс эволюции» и составить прогноз развития эволюционных событий при различном сочетании условий. Отдельные эволюционные факторы, влияющие на популяцию и вид в целом поддаются моделированию. Пока такое моделирование неизбежно связано с принятием целого ряда упрощающих условий.

### Другие методы изучения эволюции

1. На основании данных, полученных **сравнительной физиологией**, можно проследить эволюционное развитие тех или иных функций. Так, по обмену веществ, грибы ближе стоят к животным, чем к растениям (**А.Н. Белозерский**), что служит еще одним основанием для выделения их в самостоятельное царство.

2. Значительный интерес для выяснения тонких особенностей протекания процесса эволюции представляет *изучение поведения животных (этология)*. У близких видов, недавно дивергировавших от общего предка, сохраняется множество общих мелких черт поведения (**К. Лоренц, Н. Тинберген** и др.). Некоторые характерные древние черты поведения у птиц и млекопитающих могут быть не менее важными показателями происхождения от общих предков, чем гомологичные органы или другие классические сравнительно-анатомические доказательства.

3. В некоторых случаях эффективным оказывается использование **паразитологического метода** изучения эволюции. Многочисленными исследованиями доказано, что эволюция паразитов и хозяев протекает сопряженно. Известно также, что в некоторых группах паразиты оказываются специфическими для видов, родов или семейств. Поэтому по присутствию определенных паразитов порой можно с большой точностью судить о филогенетических связях видов-хозяев этих паразитов.

### ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ

1. Сопоставьте предполагаемые пути возникновения жизни на Земле. В чем состоят нерешенные вопросы разных гипотез происхождения жизни?
2. Почему приходится говорить о неизбежности эволюционного развития жизни? В чем состоит геохимическая функция жизни на Земле?
3. Перечислите характерные особенности жизни, выделяя наиболее важные для протекания процесса эволюции.
4. В чем проявляются системность и организованность жизни на Земле?
5. Охарактеризуйте основные уровни организации жизни на Земле.
6. Как можно доказать объективность процесса эволюции жизни на Земле?
7. Какими методами можно изучать эволюционные события в масштабе миллиардов лет? миллионов лет? десятков лет? В чем различие между методами изучения макро- и микроэволюционных процессов?
8. Перед нами находятся лошадь, мышь, черепаха, бабочка, сосна. Какими методами наиболее надежно можно установить филогенетические взаимоотношения (родство) этих форм?
9. Какие эволюционные процессы поддаются изучению методами популяционной биологии?
10. Можно ли с помощью методов молекулярной биологии изучать эволюционные процессы внутривидового масштаба?
11. Можно ли палеонтологическими методами изучать микроэволюцию? Какова разрешающая сила современных палеонтологических методов?



12. Как доказать, что сравниваемые структуры гомологичные или аналогичные в случае их значительного внешнего сходства (например, вибриссы у млекопитающих и щетинки на теле насекомых, колючки у шиповника и колючки у барбариса)?
13. В чем принципиальное отличие рудиментов от атавизмов?
14. Какие немногие особенности организации живого на Земле необходимы и достаточны для моделирования процесса эволюции?
15. Можно ли предсказать направления эволюции жизни на Земле в будущем, опираясь на ее результаты в прошлом? Каковы здесь предполагаемые подходы и перспективы?
16. Перечислите характерные черты эволюции растений и животных, выделяя общие и специфические моменты.
17. Покажите взаимосвязь эволюции растений и животных на примере развития жизни в каком-либо геологическом периоде.
18. Оцените вклад методов разных наук в изучение процесса эволюции и возможные изменения в этом направлении в будущем.
19. Какова связь развития методов изучения эволюции с доказательствами объективности эволюционного процесса в живой природе?

## РАЗДЕЛ V. УЧЕНИЕ О МИКРОЭВОЛЮЦИИ

Учение о микроэволюции – центральный раздел современного эволюционного учения – рассматривает механизм эволюционного процесса, факторы эволюции, структуру вида, возникновение различных адаптаций и способы видообразования.

Микроэволюция изучает факторы и механизмы внутривидовой дифференциации, завершающиеся видообразованием. Именно здесь реализуется механизм всего грандиозного эволюционного процесса на Земле.

### 5.1. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ

Эволюционные изменения признаков и свойств организмов обусловлены изменением генотипов. Успехи генетики позволили классифицировать и изучить основные формы наследственной изменчивости, а также выяснить значение изменчивости разных типов для протекания эволюционного процесса. Изучение роли разнообразных проявлений изменчивости в эволюции позволило сформулировать представление о генетических основах эволюции.

#### **Изменчивость – свойство органической природы**

В основе изменчивости как всеобщего явления живой природы лежит конвариантная репликация. Именно в процессе матричного копирования ДНК и РНК происходят ошибки последовательности расположения нуклеотидов, связанные с заменой одного нуклеотида другим или сдвигом рамок считывания. Эти процессы лежат в основе изменчивости на молекулярном уровне. Общие причины генетической изменчивости чрезвычайно разнообразны. Изменения наследственного материала – **мутации** – представляют собой элементарный эволюционный материал.

**Фенотипическая, генотипическая и паратипическая изменчивость.** Генетика показала, что ненаследственных признаков нет: **все признаки и свойства организма в той или иной степени наследственно обусловлены.** В процессе размножения от поколения к поколению передаются не признаки, а код наследственной информации, определяющий лишь возможность развития будущих признаков в каком-то диапазоне. Наследуется не признак, а норма реакции развивающейся особи на действие внешней среды.

Известно, что водный лютик (*Ranunculus delphinifolius*) и стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*) формируют различные листья под водой и в воздушной среде. Выяснилось, что фактором, определяющим развитие «подводных» листьев, служит не водная среда, а затемнение: «пусковым механизмом», определяющим реализацию того или иного варианта в пределах наследственно обусловленной нормы реакций, была закреплена интенсивность света (погруженные в воду листья всегда менее освещены).

Поэтому если водный лютик будет развиваться на суше в полутемном помещении, то листья у него будут такими же, какими бывают под водой. Многие растения имеют «световые» и «теневые» листья.

У рачка *Artemia salina* с изменением солености воды меняется число члеников брюшка.

Во всех подобных случаях возможные пределы изменения не случайны, а определяются генотипом, его индивидуальной наследственной программой развития – нормой реакции.

Вся наблюдаемая изменчивость какого-либо признака или свойства в пределах нормы реакции называется **фенотипической**.

**Фенотип** – совокупность всех внутренних и внешних структур и функций данной особи, развивающаяся как один из возможных вариантов реализации нормы реакции в определенных условиях.

В общей фенотипической изменчивости популяции могут быть выделены две ее формы: **генотипическая**, или наследственная, и **паратипическая**, или модификационная, вызванная внешними условиями. Доля общей изменчивости, которая определяется генотипическими различиями между особями по данному признаку, характеризует **наследуемость** этого признака.

Известно, что жирность молока, содержание белка в молоке и общая молочная продуктивность особей в стаде рогатого скота (*Bos taurus*) обнаруживают высокую фенотипическую изменчивость. Генетические исследования показали, что величина наследуемости для первых двух признаков высока и колеблется от 60 до 70 %, тогда как наследуемость общей продуктивности (величина удоя) не превышает 33 %.

Аналогичные результаты наблюдаются при анализе признаков продуктивности кур (*Callus domestica*): яйценоскости и массы яйца. У большинства пород (популяций) кур генотипическая составляющая (наследуемость) яйценоскости невелика (12-30 %), а наследуемость массы яйца значительна (60-74 %). Поэтому отбор в направлении увеличения яйценоскости обычно неэффективен, тогда как отбор на повышенную массу яйца сразу же дает положительные результаты.

Внутрипопуляционная изменчивость складывается из разнообразных выражений нормы реакции по любому признаку или свойству.

**Норма реакции, модификационная изменчивость.** Наследственный аппарат сам по себе кодирует только синтез специфических белковых молекул, а отнюдь не признаки целого сформированного организма. Синтез специфических белков в зародышевых клетках и взаимодействие этих клеток друг с другом определяют общее направление морфогенетических процессов в ходе эмбрионального развития организма. Все морфогенетические процессы протекают в разных условиях несколько по-разному. Генотип программирует лишь общее направление морфогенетических процессов, а условия внешней среды оказывают существенное влияние на их конкретную реализацию.

В результате каждый ген имеет несколько разных вариантов своего фенотипического проявления, т.е. разных состояний того признака или признаков, которые контролируются этим геном. Всякий конкретный генотип в разных условиях обеспечивает развитие разных фенотипов, т.е. разных совокупностей морфологических, физиологических и поведенческих признаков организма. Все эти фенотипы составляют **норму реакции** одного и того же генотипа на различные внешние условия.

По формулировке **М.М. Камшилова**, фенотипы наследственно обусловлены, но, как таковые, не наследуются: наследственна лишь норма реакции всякого конкретного генотипа на внешние воздействия.

Поскольку норма реакции обеспечивает формирование тех или иных фенотипов в соответствии с определенными условиями среды, она имеет огромное значение для выживания вида и, следовательно, подвергается действию естественного отбора.

Эти разные фенотипические проявления одних и тех же генов представляют собой изменчивость, не являющуюся для вида чем-то новым, поскольку все ее варианты запрограммированы в норме реакции генотипа, чтобы обеспечить выживание организмов данного вида в разных условиях. Это и есть **модификационная изменчивость**.

Вариации строения и функций соматических структур приобретают приспособительный характер только в результате эволюции под контролем естественного отбора. Если организм подвергается воздействию необычных для данного вида экстремальных условий, возникающие при этом модификации нередко теряют приспособительный характер, получая облик уродства; такие модификации называются **морфозами**.

Изменения внешних условий могут вызвать и такие нарушения в геноме соматических клеток, которые приведут к возникновению качественных новообразований – **соматических мутаций**. Однако эти изменения, как и все мутации, не являются приспособительными (целесообразными) – их фенотипические проявления имеют случайный характер по отношению к факторам, вызвавшим их появление.

### Мутации – элементарный эволюционный материал

Важнейшими с эволюционной точки зрения характеристиками мутаций признаны частота возникновения, встречаемость их в природных популяциях и влияние мутаций на признаки особей.

**Типы мутаций.** Как известно *мутации – дискретные изменения наследственной информации особи – могут быть генными, хромосомными, геномными, а также вне-ядерными.*

**Генные мутации** – изменения молекулярной структуры генов, возникающие в результате замен, вставок или выпадения нуклеотидов. Генные мутации могут затрагивать любые признаки организма.

**Хромосомные мутации** – структурные изменения хромосом, возникающие вследствие перемещения или выпадения отдельных частей хромосом. В зависимости от типа воссоединения разорванных частей хромосом среди хромосомных мутаций различают **инверсии, транслокации, нехватки и дупликации.**

**Геномные мутации** представляют изменение числа хромосом. При этом может произойти либо изменение числа наборов хромосом, например, **полиплоидия** или **гаплоидия**, либо уменьшение или увеличение числа отдельных хромосом в обычном геноме (**гетероплоидия**).

Кроме ядерных структур в передаче свойств последующим поколениям могут принимать участие пластиды и митохондрии, содержащие ДНК и РНК. По сравнению с «настоящими» ядерными мутациями роль **неядерных мутаций** в эволюции невелика.

В целом мутации разных типов вызывают изменения любых наследственных признаков и свойств.

**Особенности проявления мутаций.** Проявление мутаций зависит прежде всего от той генетической среды, в которую попадает мутантный аллель. Один и тот же мутантный ген у разных особей может обладать неодинаковым фенотипическим проявлением: **экспрессивностью** (выраженностью степени развития определяемого этим геном признака) в зависимости от условий, в которые он попадает, и **пенетрантностью** (частота проявления) аллеля, определяемой по проценту особей популяции из числа несущих данный аллель (у которых он проявился с любой экспрессивностью).

Любой признак – это результат взаимодействия генетической программы и той среды, где происходило развитие особи. Наследственность определяет спектр возможных состояний данного признака – его норму реакции, но возникновение вариантов этой нормы определяет взаимодействие генотипа и среды.

Например, мутация **bar** («лентовидная») вызывает формирование глаз у дрозофилы в виде вертикальной полоски фасеток. Степень проявления этой мутации строго зависит от температуры: чем ниже температура, при которой развивались личинки мутантных дрозофил, тем большее число фасеток остается в глазу.

В пределах нормы реакции наследственная реализация каждого признака или свойства определяется не одним, а, как правило, очень многими генами (**принцип полимерии** в действии генов). С другой стороны, любой ген оказывает влияние не на один, а на многие признаки (**принцип плейотропии** в действии гена).

Спектр мутантных признаков, затрагиваемых мутациями, очень широк. **Нет признаков и свойств, которые в той или иной степени не затрагивались бы мутациями.** Наследственной изменчивости подвержены все морфологические, физиологические, биохимические, этологические и признаки и свойства. Эти вариации выражаются как в качественных различиях, так и количественных. Мутации могут происходить в сторону увеличения, и в сторону уменьшения выраженности определенного признака или свойства. Они могут быть выражены резко (вплоть до летального исхода) или представлены незначительными отклонениями от нормы. Мутации затрагивают важные биологические признаки: жизнеспособность, способность к размножению, плодовитость, скорость роста и т.д.

### Генетические процессы в популяциях

**Частоты генов, генотипов и фенотипов.** В основе генетической изменчивости популяций лежат закономерности наследования признаков, определяемые механизмом распределения хромосом и генов в мейозе и случайным сочетанием гамет при оплодотворении.

Начало генетического изучения популяций положила работа **В. Иоганссена** «О наследовании в популяциях и чистых линиях» (1903), экспериментально доказавшая эффективность действия отбора в гетерогенной смеси генотипов (все природные популяции). Одновременно

была продемонстрирована неэффективность действия отбора в *чистых линиях* – генетически однородном (гомозиготном) потомстве, получаемом исходно от одной самоопыляющейся или самоплодотворяющейся особи.

Все природные популяции гетерогенны, они насыщены мутациями. Генетическая гетерогенность любой популяции при отсутствии давления внешних факторов должна быть неизменной, находиться в определенном равновесии.

Оценивать относительную частоту генотипов и фенотипов в популяции позволяет формула **Харди-Вайнберга**:  $q^2 + 2q(1 - q) + (1 - q)^2$ , или  $[q + (1 - q)]^2$ ;  $1 - q = p$ .

Например, предположим, что в популяции каких-либо жуков обнаружены красные формы с частотой 25 % (или 0,25) и черные с частотой 75 % (или 0,75); **черный цвет** определяется доминантным аллелем **A**, а **красный** – рецессивным аллелем **a**. При этом частота встречаемости генотипов **aa** составит  $(1 - q) = 0,25$ , а частота встречаемости аллеля **a** будет  $\sqrt{(1 - q)^2} = \sqrt{0,25} = 0,5$ .

Согласно той же формуле, частота доминантного аллеля **A** составит  $1 - 0,5 = 0,5$ , а частота гомозиготных доминантных генотипов **AA** составит в популяции  $q^2 = 0,5^2 = 0,25$ .

Формула Харди-Вайнберга пригодна лишь для предельно упрощенной ситуации, для идеальной бесконечно большой популяции и при отсутствии давления каких-либо факторов.

На частоту фенотипа оказывает влияние не только частота данного аллеля, но и такие его свойства, как доминантность, рецессивность, пенетрантность и экспрессивность.

При анализе природных совокупностей особей (популяций) необходимо различать понятия **частота гена** (количественное соотношение аллелей одного какого-либо локуса), **частота генотипа** (количественное соотношение разных генотипов) и **частота фенотипа** (количественное соотношение разных фенотипов).

**Дрейф генов (эффект Сьюэлла Райта) – изменение аллельных частот в генофонде популяции за счет случайного характера формирования конечного числа зигот из гаметного фонда, не зависящее от естественного отбора.**

Преждевременная гибель особи, бывшей единственной обладательницей какого-то аллеля, приведет к исчезновению этого аллеля в популяции. Если данный аллель встречается в популяции из 100 особей с частотой в 1 %, то этот аллель будет иметься только у одной особи, так что вероятность его утраты в данной популяции очень высока.

Точно также, этот редкий аллель может повыситься чисто случайным образом и, если в результате естественного отбора усилится дивергенция от родительской популяции, может стать обычным.

Небольшую популяцию дрейф генов может привести к гибели, а может сделать приспособленной к конкретным условиям.

С дрейфом генов связано явление, называемое **принципом основателя**. Оно состоит в том, что при отделении (заселении островов) от родительской популяции небольшой ее части последняя случайно может оказаться не вполне типичной по своему аллельному составу. Некоторые аллели в ней будут отсутствовать, а другие будут представлены с непропорционально высокой частотой. Постоянное скрещивание (в течение многих поколений) внутри такой **пионерной популяции** приведет к созданию генофонда в этой популяции, отличающегося по частотам аллелей от генофонда исходной популяции.

Дрейф генов обычно снижает генетическую изменчивость в популяции за счет утраты редких аллелей. Длительное близкородственное скрещивание уменьшает долю гетерозигот и увеличивает долю гомозигот.

Дрейф генов может привести и к видообразованию, если небольшие изолированные популяции приобретут нетипичные для основной популяции селективные признаки.

**Генетический груз.** В любой природной популяции всегда присутствуют вредные аллели, снижающие уровень ее приспособленности. Очищающий отбор "стремится" эти аллели удалить, но они снова появляются за счет вечно идущего процесса мутирования.

Некоторые рецессивные аллели, вредоносные в гомозиготном состоянии, могут сохраняться в гетерозиготных генотипах и при некоторых условиях среды доставлять селективное преимущество (серповидноклеточность эритроцитов способствует стойкости против малярии).

Повышение частоты рецессивных аллелей в популяции в результате мутаций увеличивает ее генетический груз.

Распределение вредоносных мутаций по гаметам равносильно распределению капелек дождя по плиткам мостовой. Пусть дождь был слабым, и на одну плитку в среднем упала одна капля, но это не означает, что на каждую плитку попало в точности по одной капле. Ясно, что на некоторые плитки упали две, на иные три капли, а часть плиток вообще осталась сухой.

В теории вероятностей такая ситуация хорошо описывается законом Пуассона. В соответствии с ним доля сухих плиток равна  $e^{-u}$ . Здесь  $e$  – основание натуральных логарифмов,  $u$  – среднее число капель дождя, приходящееся на одну плитку.

В нашем генетическом случае  $u$  – это число вредных мутаций, возникающее в среднем в одной гамете, поэтому доля гамет, счастливо избежавших мутаций, равняется  $e^{-u}$ , а доля зигот, возникших от слияния бездефектных гамет, составляет  $e^{-2u}$ . Отсюда следует, что для сохранения средней приспособленности популяции бездефектные особи должны размножиться в  $e^{2u}$  раз больше.

Вредные мутации удаляются **очищающим отбором**. Например, если вредная мутация рецессивна, то в гетерозиготном состоянии она не сказывается на приспособленности. Поэтому отбор "видит" только мутантную гомозиготу и, удаляя ее, освобождает генофонд сразу от двух экземпляров вредного аллеля. Если вредящий эффект мутации ощущается уже у гетерозиготы, то ее гибель унесет один вредный аллель, но заодно и один хороший.

Следовательно, учитывая широкое распространение слегка вредящих полудоминантных мутаций, природные популяции должны быть обременены весьма существенным генетическим грузом. Средством для его снижения может быть **кооперативный характер** взаимодействия вредных аллелей разных локусов, когда вредящий эффект одной и той же мутации тем выше, чем больше подобных мутаций уже присутствует в геноме. При этом приспособленность особи по мере добавления мутаций резко падает. Получается, что геном особи как бы накапливает вредные мутации, а при достижении какого-то порогового значения происходит резкое падение приспособленности; особь с таким геномом гибнет, освобождая генофонд популяции сразу от нескольких вредных мутаций.

**Внутрипопуляционный полиморфизм. Существование двух (или более) генетически различных форм в популяции в состоянии длительного равновесия в таких соотношениях, что частоту даже наиболее редкой формы нельзя объяснить только повторными мутациями, называется полиморфизмом.**

Примерами такого внутрипопуляционного полиморфизма могут быть существование в популяции хомяков (*Cricetus cricetus*) Украины обычных и меланистических (черных) форм; черной и красной форм у двухточечной божьей коровки; трех форм цветков у примулы и др.

Все многообразные случаи полиморфизма по механизму возникновения и поддержания разделяются на две большие группы: *гетерозиготный полиморфизм* и *адаптационный полиморфизм*.

**Гетерозиготный полиморфизм** может быть проиллюстрирован следующим примером. Была создана численно равновесная экспериментальная популяция *Drosophila melanogaster* из мух, содержащих в своем генотипе мутацию **ebony** (потемнение тела). Через несколько поколений от начала наблюдений процент мух с мутацией **ebony** начал резко сокращаться и примерно к 10-му поколению стабилизировался на уровне около 10 % – наступило состояние устойчивого полиморфизма.

Генетический анализ показал, что причина снижения числа мух с мутацией и установления их концентрации на стабильном уровне определялась тем, что выживали преимущественно лишь гетерозиготы. Гомозиготы по мутации **ebony** и гомозиготы без мутации в данных условиях разведения оказывались менее жизнеспособными. При расщеплении же гетерозигот в потомстве в каждом поколении появились гомозиготные мутантные особи, гомозиготные, не несущие мутацию, и гетерозиготные, несущие мутацию **ebony** в скрытом состоянии. Из этих трех возможных вариантов выживали по преимуществу гетерозиготы, и цикл повторялся снова.

Из этого примера ясно, что **гетерозиготный полиморфизм устанавливается в результате давления на популяцию положительного отбора гетерозигот**. Полиморфизм же является автоматическим следствием менделевского расщепления в популяции отбираемой формы.

При естественном отборе возникает и вторая форма полиморфизма – **адаптационный полиморфизм**.

**В этом случае две или несколько генетически различных форм внутри популяции подвергаются отбору в разных экологических условиях.** Один из наиболее изученных примеров этого рода – случай с красными и черными формами двухточечных божьих ко-

ровок. В изученной популяции осенью на протяжении 10 лет **черных форм** было более 50 % (от 50 до 70 %), а весной – при выходе из зимовки – от 30 до 45 %. **Красных форм** осенью было меньше 50 %, а весной – всегда больше. Красные формы лучше переносят зимой холод, а черные – интенсивнее размножаются летом. Поэтому отбор направлен на сохранение большего числа красных жуков зимой и черных – летом. Так разнонаправленное давление отбора в отдельные периоды жизни популяции приводит к выработке устойчивого адаптационного полиморфизма.

**Гомологическая изменчивость.** Для познания генетических основ эволюции большое значение имеют факты гомологической изменчивости. Дарвин неоднократно в своих трудах упоминает о такой изменчивости, когда одинаковые признаки время от времени проявляются у разных разновидностей, а то и разных видов.

В 1920 г. выдающийся отечественный генетик **Н.И. Вавилов** сформулировал **правило гомологических рядов в наследственной изменчивости**. И у мягкой, и у твердой пшеницы, и у ячменя существуют остистые, короткоостые, инфлянтные (вздутые) и безостые колосья. Зная о том, что в генотипе одного из членов близких видов закодирована возможность образования того или иного признака, с высокой степенью вероятности можно предполагать наличие подобного признака и у других видов данной группы. **Чем ближе между собой виды и роды, тем больше сходство в изменчивости их признаков.** Правило Вавилова имеет общеприкладное значение.

Все случаи гомологической изменчивости можно разделить на три категории: *полной, неполной и ложной гомологии* (Б.М. Медников).

При **полной гомологии** сходные признаки у близких видов возникают в результате действия одинакового измененного гена. Независимое возникновение одной и той же мутации происходит относительно редко, поэтому полностью гомологичные гены обычно унаследованы от вида-родоначальника (например, группы крови одинаковы у человека и человекообразных обезьян).

При **неполной гомологии** один и тот же признак возникает в результате разных мутаций одного и того же гена (например, широко распространенные в тропиках аномальные гемоглобины у человека, обеспечивающие носителям этих мутаций иммунитет к малярии).

**Ложная гомология** определяется разными генами с одинаковым фенотипическим эффектом. Так как каждый признак организма обуславливается действием целого ряда последовательно «включающихся» генов, мутация в каждом из них может привести к обрыву этой цепи и изменению признака. Например, широкое распространение такого признака, как альбинизм – следствие нарушения многостадийности синтеза меланинов и транспорта их в соответствующие ткани.

*Т.о. в результате спонтанного мутационного процесса наследственная изменчивость неизбежна и затрагивает все без исключения признаки и свойства живых организмов, являясь, таким образом, неотъемлемым свойством живого.*

*Мутации – генные, хромосомные, геномные и внеядерные – оказываются элементарным эволюционным материалом. Однако каким бы разнообразным ни был элементарный эволюционный материал, он сам по себе не может обеспечить протекание эволюционного процесса: этот материал должен попадать под действие факторов эволюции, и все события должны происходить в определенных совокупностях особей. Такими совокупностями оказываются популяции.*

## 5.2. ДВИЖУЩИЕ СИЛЫ ЭВОЛЮЦИИ. ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

Общее число эволюционных факторов может быть очень велико, так как бесчисленное множество событий тем или иным путем в состоянии повлиять на генотипический состав популяций.

**Элементарное эволюционное явление – изменение генотипического состава популяции.**

Одно из основных свойств популяции – генетическая гетерогенность. Гетерогенность определяется не только постоянным давлением мутационного процесса, но в большей степени комбинаторикой, рекомбинацией генотипов в процессе **панмиксии**. При отсутствии давлений со стороны среды или сохранении постоянства условий генетический состав популяций, слегка флуктуируя, будет оставаться в среднем статистически неизменным долгое время.

Если же популяция испытывает сильное давление со стороны каких-либо внешних фак-

торов, то неизбежно произойдет изменение генотипического состава популяции. Оно возможно благодаря отбору, дрейфу генов, накоплению селективно нейтральных мутаций и другим процессам. Однако эволюционно значимым окажется не флуктуация около среднего значения, а длительное изменение генофонда. Если изменение генофонда окажется не только длительным, но и векторизованным (направленным) и необратимым, то можно говорить о происходящем эволюционно значимом событии – элементарном эволюционном явлении. **Элементарное эволюционное явление – длительное, необратимое и векторизованное изменение популяционного генофонда. Без изменения генотипического состава популяции немислимо протекание любого эволюционного процесса.**

Устойчивое изменение генотипического состава популяции возникает лишь в результате естественного отбора – единственного известного направляющего фактора эволюции.

### 1. Мутационный процесс как элементарный фактор эволюции

Значительная часть (от нескольких до нескольких десятков %) особей в популяции – носители вновь возникших мутаций. Постоянно идущий в природе мутационный процесс ведет к изменению в популяции частоты одного аллеля по отношению к другому.

**Генетическая комбинаторика.** В результате постоянных скрещиваний в популяции возникает множество новых сочетаний аллелей. Эта генетическая комбинаторика многократно изменяет значение мутаций: они входят в новые геномы, оказываются в разной генотипической среде. Потенциально число генетических комбинаций в любой популяции невообразимо велико, но реализуется лишь ничтожная часть из этого теоретически возможного числа вариантов. Реально осуществленная часть комбинаций определяет то обстоятельство, что практически любая особь оказывается генетически уникальной. Это важно для действия естественного отбора.

Комбинативная изменчивость, связанная с механизмом распределения хромосом в мейозе, случайной встречей гамет при оплодотворении и процессом кроссинговера, – мощный фактор, повышающий гетерогенность популяций.

Безграничная изменчивость, однако, вредна для организма, так как не позволяет закрепляться полезным комбинациям генов. Поэтому в эволюции выработались механизмы, не только ведущие к увеличению изменчивости, но и снижающие генотипическую изменчивость.

**На уровне ДНК** генетическая стабильность поддерживается **механизмами репарации, на уровне особи** – механизмом **митоза** и распределением генов в геноме по **группам сцепления** в определенных хромосомах, а **на уровне популяции** – нарушением **панмиксии** (панмиксия никогда не бывает абсолютной) и гибелью части особей в процессе борьбы за существование.

Обычно по любому признаку или свойству в природных популяциях наблюдается достаточная степень изменчивости, обеспечивающая потенциальную возможность изменения данного признака или свойства в чреде поколений под давлением эволюционных факторов.

**«Обезвреживание» мутаций в эволюции.** Значительная часть вновь возникающих мутаций биологически «хуже» исходной нормы. Нормальный комплекс генотипов природной популяции – результат длительного отбора лучших комбинаций. В то же время изменчивость позволяет новым поколениям приспосабливаться к изменяющимся условиям среды.

Это противоречие решается возникновением в эволюции полового процесса, ведущего к **обезвреживанию мутаций путем перевода их в гетерозиготное (нейтральное) состояние.**

Известно, что многие мутации в гетерозиготном состоянии повышают относительную жизнеспособность особей. Механизм, поддерживающий гетерозиготность особей, связан с возникновением полового размножения. Половой процесс, с одной стороны, позволяет сохранять в популяциях вновь возникающие мутации, которые служат необходимым материалом для дальнейшего протекания процесса эволюции. С другой стороны, половой процесс обезвреживает последствия возникновения мутаций, «скрывая» их в гетерозиготном состоянии. Поэтому можно сказать, что **возникновение разнополовости – одно из крупнейших эволюционных приобретений на заре развития жизни.**

Известно, что существуют живые организмы с гаплоидным набором хромосом, не имеющие типичного полового процесса (бактерии, цианеи). Поэтому каждая новая мутация сразу же проявляется в фенотипе. Они выживают только благодаря высоким темпам размножения. Высокая численность и способность к размножению позволяют им приспосабливаться во всех встречающихся на планете условиях существования за счет выживания лишь немногих мутантных особей.

Мутации, вредные в одних условиях, могут оказаться полезными в измененных условиях (бескрылые формы островных дрозофил).

В природе мутации встречаются всегда в комбинациях друг с другом. Эффект комбинирования может быть положительным для особи в целом, повышая ее жизнеспособность.

Спонтанный мутационный процесс статистичен и ненаправлен. Поэтому невозможно с точностью предсказать, где и когда произойдет та или иная мутация, но можно сказать, что такая мутация с определенной вероятностью появится в данном локусе.

**Значение мутационного процесса как элементарного эволюционного фактора.** Эволюционное значение мутационного процесса определяется, прежде всего, тем, что он постоянно поддерживает высокую степень гетерогенности природных популяций – основу для действия других факторов эволюции, прежде всего естественного отбора.

**Мутационный процесс – это фактор-поставщик элементарного эволюционного материала.**

Мутационный процесс ведет к возникновению части того «резерва» наследственной изменчивости, который определит в будущем возможность приспособления популяций к тем или иным изменениям условий среды. Образно говоря, груз мутаций, непрерывно пополняемый мутационным процессом, – это цена, которую «платит» популяция сегодня за возможность сохранения в измененных условиях завтра, приобретения новых признаков и свойств и освоения ранее недоступных условий существования.

## 2. Популяционные волны как элементарный эволюционный фактор

При характеристике популяции как элементарной эволюционной единицы одной из важных особенностей является колебания ее численности – **волн жизни** (популяционные волны).

Периодические или непериодические колебания численности характерны для всех без исключения видов живых организмов. Конкретные причины таких флуктуаций могут быть бесконечно разнообразны и относиться к действию как биотических, так и абиотических факторов среды. Действие волн жизни как эволюционного фактора предполагает неизбежное, случайное уничтожение особей, благодаря чему редкий перед колебанием численности генотип (аллель) может сделаться обычным и подхвачен в дальнейшем естественным отбором.

**Классификация популяционных волн.** В природе встречается множество популяционных волн. Рассмотрим основные примеры.

1. **Периодические колебания численности короткоживущих организмов** характерны для большинства насекомых, однолетних растений, большинства грибов и микроорганизмов (весенние и осенние волны простудных заболеваний, определяемые массовым размножением ряда вирусов). У растений и животных сезонные колебания численности не одинаково отражаются на разных возрастно-половых группах популяции.

2. **Непериодические колебания численности**, зависящие от сложного сочетания разных факторов. В первую очередь, они зависят от благоприятных для данного вида (популяции) отношений в пищевых цепях: ослабление пресса хищников для популяций жертв или, например, увеличение кормовых ресурсов для популяций хищников. Обычно такие колебания численности касаются не одного-двух, а многих видов животных и растений в биогеоценозах и порой ведут к коренным перестройкам всего биогеоценоза.

3. **Вспышки численности видов в новых районах**, где отсутствуют их естественные враги. Примерами колебаний численности в XIX-XX вв. служат кролики в Австралии, домовые воробьи в Северной Америке, канадская элодея, американская норка и ондатра в Евразии и др.

В XVI-XVII вв. вспышки численности испытывали расселявшиеся с мореплавателями по всему миру крысы (*Rattus norvegicus*). Неимоверно увеличилась численность домовая муха (*Musca domestica*) в связи с распространением помоек и гниющих пищевых запасов около поселений человека.

4. **Резкие непериодические колебания численности, связанные с природными «катастрофами»** (разрушением биогеоценозов или целых ландшафтов). Несколько засушливых лет могут быть причиной серьезных изменений в облике больших территорий (наступление луговой растительности на болотистые места, увеличение площади сухих лугов, выгорание большого числа торфяниковых залежей и т.д.).

Виды с подвижными особями (крупные млекопитающие, насекомые, птицы) или живущими в глубоких слоях почвы страдают меньше неподвижных и малоподвижных форм, живущих в лесу на почве. Другие формы гибнут в огромном числе (растения, моллюски, рептилии, амфибии и др.).



**Эволюционное значение популяционных волн.** Если численность какой-либо популяции резко идет на убыль, то от многочисленной популяции случайно могут остаться немногие особи. В популяции, пережившей катастрофическое сокращение численности, частоты аллелей будут иными, чем до начала спада численности.

Если вслед за сокращением численности следует новая волна жизни и резкий подъем численности, то новой вспышке численности дает начало оставшаяся немногочисленная группа. Генотипический состав этой группы и определит новую генетическую структуру всей популяции. При этом некоторые ранее присутствовавшие в малых концентрациях мутации могут совершенно исчезнуть из популяции, а концентрация других мутаций может случайно резко повыситься.

В целом произойдет **случайное колебание концентраций разных генотипов и мутаций в популяции**. В этом и состоит основное эволюционное значение волн численности.

При определенных условиях это случайное и кратковременное колебание численности может превратиться в элементарное эволюционное явление – изменение на протяжении ряда поколений генотипического состава популяции.

Влияние популяционных волн может быть особенно заметно в популяциях очень малой величины обычно при численности размножающихся особей не более 500. Именно в этих условиях *популяционные волны могут подставлять под действие естественного отбора редкие мутации*, внося их в увеличенных концентрациях в популяционный генофонд или *устранять уже довольно обычные варианты*.

*Действие популяционных волн, так же статистично и ненаправленно. Популяционные волны служат «поставщиком» эволюционного материала.* Теоретически давление популяционных волн, особенно в малых по численности популяциях, должно заметно превышать давление мутационного процесса.

Популяционные волны и мутационный процесс даже при совместном действии еще не могут обеспечить протекания эволюционного процесса. Для этого нужны факторы, длительно действующие в одном направлении. Один из них – изоляция.

### 3. Изоляция как элементарный эволюционный фактор

**Изоляция – возникновение любых барьеров, ограничивающих панмиксию.** Значение изоляции в процессе эволюции сводится к нарушению свободного скрещивания, что ведет к увеличению и закреплению различий между популяциями и отдельными частями всего населения вида. Без такого закрепления эволюционных различий невозможно никакое формообразование.

Разнообразие форм и проявлений изоляции в природе очень велико.

**Классификация явлений изоляции.** В природе существуют *пространственная* и *биологическая изоляции*.

**1. Пространственная изоляция** может существовать в разных формах: водные барьеры разделяют население «сухопутных» видов, а барьеры суши изолируют население видов-гидробионтов, возвышенности изолируют равнинные популяции, а равнины – горные популяции и т.д.

Возникновение территориально-механической изоляции объясняется историей развития видов на определенных территориях. В некоторых случаях причиной изоляции было наступление ледников. Полной изоляции на протяжении жизни десятков тысяч поколений обычно бывает достаточно для возникновения новых видов.

В настоящее время в связи с деятельностью человека в биосфере все чаще и чаще возникает подобная пространственная изоляция отдельных популяций внутри очень многих видов. Типичным примером стало возникновение в Евразии к началу XX в. разорванного ареала у соболя (*Martes zibellina*) – результат интенсивного промысла.

Пространственная изоляция может возникнуть внутри видов малоподвижных животных и растений, не разделенных заметными физико-географическими барьерами.

Изоляция расстоянием определяется значением **радиуса репродуктивной активности** для особей вида, обитающих на удалении друг от друга и невозможностью их спаривания.

Радиус репродуктивной активности наземных моллюсков обычно равен нескольким десяткам метров, а чирков – тысяче километров. Значение физико-географических барьеров в пространственной изоляции связано с биологическими особенностями вида в целом.

**2. Биологическую изоляцию** обеспечивают две группы механизмов: устраняющие скрещивание (докопуляционные) и изоляция при скрещивании (послекопуляционные). Первые механизмы предотвращают потерю гамет, вторые связаны с потерей гамет и зигот (Э. Майр).

**А. Докопулятивная изоляция.** Спариванию близких форм препятствуют различия во время половой активности и созревания половых продуктов. Известно существование «ярвых» и «озимых» рас у миног (*Lampetra*) и некоторых лососевых рыб (*Oncorhynchus*). Среди растений известны случаи генетически обусловленного сдвига в период цветения, создающего биологическую изоляцию этих форм – явление **фенологического полиморфизма**.

В природе обычна **биотопическая изоляция**, при которой потенциальные партнеры по спариванию не встречаются, так как они чаще обитают в разных местах. Так, часть зябликов (*Fringilla coelebs*) гнездится в Московской области в лесах таежного типа, а другая – в невысоких и редких насаждениях с большим числом полей. Потенциальная возможность перекрестного спаривания особей этих групп несколько ограничена.

Интересный пример биотопической изоляции – симпатрические внутривидовые формы у обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*). В Европе обитает несколько «биологических рас» кукушек, различающихся генетически закрепленной окраской яиц. В Восточной Европе одни откладывают голубые яйца в гнезда обыкновенной горихвостки и лугового чекана, другие – светлые в крапинку яйца – в гнезда мелких воробьиных птиц. Изоляция между этими формами кукушек поддерживается за счет уничтожения видами-хозяевами недостаточно замаскированных яиц. У многих видов предпочтение биотопа – эффективный изоляционный механизм.

Большое значение в возникновении и поддержании биологической изоляции у близких форм имеет **этологическая изоляция** – осложнения спаривания, обусловленные особенностями поведения. Возможно, у животных этологические механизмы – наиболее обширная группа из докопуляционных изолирующих механизмов. Небольшие отличия в ритуале ухаживания и обмене зрительными, звуковыми, химическими раздражителями будут препятствовать продолжению ухаживания.

Различие характера световых вспышек у северо-американских светляков рода *Photurus* между близкими видами, а иногда и разными группами популяций внутри вида определяется длительностью, частотой и интенсивностью вспышек.

Затрудняющим скрещивание близких видов, оказывается возникновение морфофизиологических различий в органах размножения (**морфофизиологическая изоляция**), также специализация в опылении у растений.

У животных близких видов различия копулятивных органов особенно характерны для некоторых легочных моллюсков, насекомых, а среди млекопитающих – некоторых грызунов.

**Б. Посткопулятивная изоляция.** Вторая большая группа изолирующих механизмов в природе связана с возникновением изоляции после оплодотворения (**собственно-генетическая изоляция**), включающей высокую абортивность зигот, развитие полностью или частично стерильных гибридов, а также пониженную жизнеспособность гибридов.

При межвидовом спаривании часто образуются вполне жизнеспособные гибриды, но у них, как правило, не развиваются нормальные половые клетки. В случае же нормального развития гамет гибриды оказываются малоплодовитыми.

В природе есть случаи такой «изоляции посредством гибридизации»: на границе обитания двух близких форм постоянно существует зона, населенная вполне жизнеспособными гибридными особями, но их потомство либо ослаблено и не выдерживает конкуренции с более сильными особями родительских видов, либо нежизнеспособно. Такие гибридные зоны известны для некоторых насекомых, серой и черной ворон в Зап. Европе.

**Значение изоляции в эволюции.** Изоляция как эволюционный фактор не создает новых генотипов или внутривидовых форм. **Значение изоляции в процессе эволюции состоит в том, что она закрепляет и усиливает начальные стадии генотипической дифференцировки**, а также в том, что разделенные барьерами части популяции или вида неизбежно попадают под различное давление отбора. Изоляция ведет к сохранению специфичности генофонда дивергирующих форм.

Важная характеристика действия изоляции как фактора эволюции – это ее длительность. Действие изоляции на эволюционный материал по существу статистично и ненаправленно, и в этом изоляция сходна с другими эволюционными факторами (мутационный процесс и популяционные волны). Существенный результат изоляции на микроэволюционном уровне – возникновение и усиление **гомозиготизации** на окраинах ареала.

Давление изоляции обычно превосходит давление мутационного процесса и, видимо, близко к величине давления волн жизни.

Оценивая роль трех элементарных эволюционных факторов, можно сказать, что первые два фактора (мутационный процесс и волны жизни) – **факторы-поставщики** элементарного

эволюционного материала (хотя и действуют совершенно по-разному), а изоляция оказывается **фактором-усилителем** генетических различий между группами особей.

Механизм действия трех факторов различен, но общими для них являются ненаправленность, неопределенность и стохастичность действия. В природе три эволюционных фактора действуют совместно, однако роль каждого может усиливаться в зависимости от конкретной обстановки. Даже совместное действие трех элементарных факторов не обеспечивает устойчивого протекания направленного процесса эволюции. Направленность эволюции придает действие естественного отбора.

### **Естественный отбор – движущая и направляющая сила эволюции**

Эволюция в целом не хаотический, а направленный процесс, связанный с выработкой новых приспособлений, возникновением одних и вымиранием других видов, возникновением иерархической системы таксонов, осуществлением прогрессивного развития живой природы. Известен лишь один направленный эволюционный фактор, обеспечивающий эти процессы – естественный отбор.

### **Предпосылки естественного отбора**

Ч. Дарвин обосновал принцип естественного отбора, исходя из двух основных предпосылок: во-первых, характерной для всех живых существ наследственной гетерогенности особей, во-вторых, изначальной, избыточной численности потомства при стационарной общей численности вида в целом.

**Гетерогенность особей.** Известно, что во всех популяциях особи отличаются друг от друга по многим наследственным особенностям. Постоянное действие мутационного процесса и генетической комбинаторики при скрещивании сделали наследственную гетерогенность характерным свойством популяции и важнейшей предпосылкой действия естественного отбора.

Прогрессия размножения – другая необходимая предпосылка естественного отбора, обеспечивающая исходную, всегда избыточную численность каждого вида, поскольку на свет появляется гораздо больше особей, чем их доживает до взрослого состояния. На это явление геометрической прогрессии размножения обращали внимание Ж. Бюффон, К. Линней, Т. Мальтус, А. Бекетов и др., подчеркивая, что каждый вид при реализации его потенциальных возможностей к размножению в состоянии за короткие сроки покрыть всю планету. Однако никто до Ч. Дарвина не понял значения этого явления для эволюции: создания условий для борьбы за существование, с одной стороны, и повышения спектра появляющихся на свет наследственно разнообразных особей – материала для естественного отбора – с другой.

**Борьба за существование.** Термин «борьба за существование» со времен Ч. Дарвина понимается **в метафорическом смысле как любые взаимоотношения особей с окружающими абиотическими и биотическими условиями.**

Борьба за существование охватывает все формы активности особей, направленные на поддержание жизни и размножение. Особь вступает в определенные отношения с другими организмами, фактически соревнуясь в добывании пищи и защите от врагов.

Например, заяц спасается от волка и других хищников бегством, но заяц, захвативший зимой при недостатке корма осиную ветку, соревнуется в этом с другими зайцами. Это примеры проявления **прямой борьбы за существование**, как **межвидовой** (зайцы – волки), так и **внутривидовой** (зайцы – зайцы).

Встречается еще **косвенная** (или соревнование) борьба за существование. Например, особи одного вида соревнуются между собой в устойчивости против действия неблагоприятных факторов среды – голода, холода, засухи, засоленности и т.д. (**конституциональная борьба**).

Примеры борьбы за существование не сводятся к борьбе в прямом смысле слова. Даже внутривидовые отношения в разные периоды и в зависимости от среды могут быть конкурентными, нейтральными или играть роль взаимопомощи. Так, например, на личинках дрозофилы показано, что при небольшой плотности отношения между ними нейтральны, при средней плотности они помогают друг другу использовать среду, предотвращая высыхание ее и развитие бактерий и плесени. При очень высоких плотностях отношения между личинками дрозофилы оказываются явно конкурентными в использовании среды.

Точно так же в зависимости от освещенности и насыщения почвы элементами питания взаимоотношения между видами даже бобовых и злаковых переходят от сотрудничества к конкуренции.

При более подробной классификации форм борьбы за существование выделяют (И.И.

Шмальгаузен и др.) **внутригрупповую** (которая в свою очередь может быть **активной** и **пассивной**), **межсемейную** и **межгрупповую** (также **активную** и **пассивную**).

Борьба за существование связана с гибелью (**элиминацией**) особей. Различают такие типы элиминации: общая, индивидуальная, прямая и косвенная, семейная и групповая.

Ч. Дарвин рассматривал борьбу за существование скорее как **предпосылку** действия естественного отбора. Единственным объективным **мерилом** борьбы за существование служит соотношение между числом родившихся особей и числом особей из них, достигших половой зрелости и принявших участие в продолжении рода.

Но это не что иное, как естественный отбор – дифференциальное размножение особей в популяциях. Поэтому правильнее считать борьбу за существование не самостоятельным фактором эволюции, а экологической предпосылкой естественного отбора (две другие – наследственная гетерогенность особей в популяциях и давление жизни).

### **Определение понятия «естественный отбор»**

Ч. Дарвин пришел к принципиальному заключению о **неизбежности в природе процесса избирательного размножения одних и гибели других особей – наличия процесса естественного отбора**. Особи одного вида неизбежно отличаются друг от друга какими-либо наследственными особенностями. В процессе борьбы за существование ничтожные на первый взгляд отличия могут дать преимущества в размножении одним особям и определить неудачу других. В конечном итоге в живых остаются (и, оставляют больше потомства) лишь те особи, которые обладают определенными, благоприятными в данных условиях преимуществами. В ходе борьбы за существование проверяются достоинства **каждой** особи.

Ч. Дарвин определил естественный отбор как сохранение особей с полезными и гибель с вредными индивидуальными отклонениями – «переживание наиболее приспособленных».

В процессе естественного отбора важны не столько выживание или гибель особей, сколько их **дифференцированное размножение**. Главное значение в эволюции имеет не само выживание особей, а вклад каждой особи в генофонд популяции. В генофонд популяций большой вклад внесет та особь, которая оставит более многочисленное потомство.

Сам факт выживания вплоть до достижения старости без оставления потомства (если даже особь индивидуально очень жизнеспособна) не будет иметь последствий для эволюции; без размножения вклад особи в генофонд популяции равен нулю. Только успех в распространении и закреплении определенных аллелей (или целых генных комплексов) в популяциях ведет к возникновению элементарного эволюционного явления, лежащего в основе всякого эволюционного процесса. Успех в размножении разных особей может служить объективным генетико-эволюционным критерием естественного отбора.

Следовательно, **под естественным отбором нужно понимать избирательное (дифференцированное) воспроизведение генотипов (или генных комплексов)**. Приведенная формулировка применима к микроорганизмам, грибам, растениям и животным независимо от способа их размножения и продолжительности жизни индивида.

**Объект отбора.** Под отбор могут попасть либо отдельные индивиды, либо целые группы: семьи, популяции, группы популяций, виды, наконец, целые сообщества. Соответственно этому различают **индивидуальный** и **групповой отбор**. Любой групповой отбор всегда сводится в конце концов к отбору тех или иных индивидов, первично действуя в пределах популяций. Отсюда популяция – это **поле действия отбора** как элементарного фактора эволюции. В пределах популяций отбираются (т.е. преимущественно оставляют потомство) индивиды, обладающие какими-то достоинствами перед другими. Эти достоинства выражены наличием или отсутствием каких-либо признаков или свойств, рассматриваемых как **точки приложения отбора**.

Борьба за существование происходит не между генами и признаками, а между их носителями – особями. Именно индивиды – **элементарные объекты отбора**.

Сфера действия естественного отбора как элементарного фактора эволюции затрагивает все жизненно важные признаки и свойства особи. Успех в размножении в первую очередь зависит от общей жизнеспособности особи. Чрезвычайно существенно, что отбор всегда идет по фенотипам. **Принцип отбора по фенотипам** означает, что непосредственной точкой приложения отбора может быть лишь конкретный результат реализации генетической информации в виде определенного признака или свойства. В фенотипе особи отражаются особенности генотипа, поэтому в чреде поколений отбор по фенотипам сводится к отбору определенных генотипов.

Отбор по одному-единственному признаку практически невозможен. В процессе развития

каждый ген оказывается связанным с многими признаками. Проявление этого принципа называется **полифенией** или **плейотропией**.

**Единицей отбора всегда оказывается не отдельный признак или свойство, а весь генотип, вся особь в целом.** Признак оказывается лишь точкой приложения отбора.

Существует одно **ограничение сферы действия отбора**. Естественный отбор не может изменить организацию какого-либо вида без пользы для него самого и лишь на пользу другому виду. Отбор часто направлен на создание взаимоприспособлений видов друг к другу. Иногда такие приспособления оказываются удивительно тонкими и сложными и *никогда не направлены против данного вида*.

Однако отбор часто ведет к созданию признаков и свойств, невыгодных для отдельной особи и полезных для популяции и вида в целом. Примером такого приспособления является гибель некоторых лососевых рыб сразу после нереста. Предполагают, что гибнущие рыбы вносят в водоемы большое количество органического вещества, что способствует успешному развитию следующего поколения. **Групповые приспособления** – результат действия естественного отбора на группы особей внутри вида.

### **Эффективность и скорость действия естественного отбора**

Эффективность и скорость действия естественного отбора зависят от ряда факторов: условий существования, конкретных признаков и, в первую очередь, от величины **давления отбора** (т.е. степени количественного воздействия). Для оценки величины давления отбора необходимо познакомиться с понятием **адаптивная ценность генотипа**.

**Способность генотипа к выживанию и воспроизведению по сравнению с другими генотипами в популяциях называется адаптивной ценностью генотипа.**

Она характеризует степень относительной приспособленности генотипа и обозначается обычно буквой **W**, которая колеблется в пределах от **0** до **1**. При **W = 0** передача генетической информации индивиду следующему поколению отсутствует, и аллель исчезает из популяции; при **W = 1** возможно образование максимального числа гамет с данным наследственным признаком (полностью реализуются потенциальные возможности к размножению).

Адаптивная ценность генотипа определяется всем комплексом генов, поэтому даже генотипы, гомозиготные по одному и тому же гену, могут обладать различной адаптивной ценностью. Количественно адаптивную ценность выражают в % частот аллелей до и после отбора, т.е. с учетом их частот в поколениях, что, в свою очередь, зависит от коэффициента отбора.

**Коэффициент отбора** характеризует интенсивность элиминации или снижение воспроизведения мутантного аллеля по сравнению с исходной формой. Обозначается он буквой **S** и представляет величину, обратную адаптивной ценности генотипа: варьирует от **1** до **0**. Чем больше адаптивная ценность генотипа, тем ниже коэффициент отбора. Если **W = 1**, то **S = 0**.

Если из 100 родившихся особей с определенным признаком до размножения доживут все, а с другим признаком – лишь 99 особей, то можно сказать, что в первом случае коэффициент отбора равен 0, а во втором – 0,01. В природных условиях коэффициент отбора обычно не превышает 0,10-0,20, чаще имеет меньшие значения. По отношению к летальным мутациям, резко понижающим жизнеспособность организмов, коэффициент отбора может достигать 1,0.

Коэффициент отбора может выражать как возрастание, так и убывание концентрации аллеля. В первом случае имеет место размножение носителя, во втором – его элиминация.

В природе оценка адаптивной ценности генотипа по отдельным признакам происходит редко, обычно отбор идет по комплексу признаков. Для характеристики адаптивной ценности всех генотипов в популяции определяют **среднюю приспособленность W**. Она равна сумме частот генотипов после отбора и определяется по формуле Харди-Вайнберга:

$$W = p^2 W_0 + 2pqW_1 + q^2 W_2$$

При этом среднюю приспособленность доминантной гомозиготы принимают за 1, а приспособленность остальных генотипов соотносят к ней в процентах:

Чем значительнее коэффициент отбора, тем интенсивнее отбор против каких-либо генотипов, т.е. выше **давление отбора**. Давление отбора за отрезок времени всегда приводит к достижению определенного положительного результата (изменению частот генов). В этом выражается **эффективность отбора**.

Отбор особенно эффективен против доминантных мутаций при условии их полного проявления. При **S = 1** популяция за одно поколение избавляется от доминантных летальных.

Например, отсутствие насыщения популяций человека мутацией одной из форм карликовости (ахондроплазия) объясняется ее доминантностью и устранением в результате отбора.

Особь, несущие ее, умирают в раннем возрасте, и по этой причине она не накапливается в популяциях человека.

Отбор против рецессивных генов при неполном доминировании, наоборот, затруднен. В гетерозиготном состоянии (под «прикрытием» нормального фенотипа) они как бы ускользают от действия отбора. Особенно трудно избавиться от рецессивных мутаций большие популяции, где их перевод в гомозиготное состояние происходит очень медленно.

При очень низких и очень высоких концентрациях отбираемого признака (гена) отбор действует слишком медленно, при средних концентрациях – очень быстро даже при низких значениях коэффициента отбора.

Отсутствие отбора ( $S = 0$ ) вряд ли возможно в природных популяциях. Различные генотипы обязательно отличаются друг от друга, и при постоянном давлении жизни у них разные вероятности достижения репродуктивного возраста.

### Основные формы естественного отбора

Выделяется более 30 различных форм отбора. Однако основных форм отбора в популяциях только три: *стабилизирующий*, *движущий* и *дизруптивный*.

**Стабилизирующий отбор – форма естественного отбора, направленная на поддержание и повышение устойчивости реализации в популяции среднего, ранее сложившегося значения признака или свойства.**

При стабилизирующем отборе преимущество в размножении получают особи со средним выражением признака. Эта форма отбора как бы усиливает установившуюся характеристику признака, устраняя от размножения, все особи, фенотипически заметно уклоняющиеся в ту или другую сторону от сложившейся нормы.

Действие стабилизирующего отбора можно пояснить на многих примерах. Так, после снегопада и сильных ветров в Северной Америке было найдено 136 оглушенных и полуживых домовых воробьев (*Passer domesticus*), 72 из них выжили, а 64 погибли. У погибших птиц были очень длинные или очень короткие крылья. Особи со средними – «нормальными» – крыльями оказались более выносливыми.

Другой пример – размеры и форма цветков у энтомофильных растений. Исследование ветро- и насекомоопыляемых растений показало, что размеры и форма цветков у энтомофильных растений более стабильны, чем у анемофильных. Устойчивость цветков энтомофилов обусловлена сопряженной эволюцией растений и их опылителей, «выбраковкой» уклонившихся форм. Шмель не может проникнуть в слишком узкий венчик цветка, хоботок бабочки не может коснуться слишком коротких тычинок у растений с длинным венчиком. Только растения с цветками, строго соответствующими «стандартам», выработанным в течение миллионов лет совместной эволюцией цветковых растений и насекомых-опылителей, могут оставить потомство.

Известно, что обычно наибольшее число особей в каждой популяции обладает средней выраженностью любого признака. Этот факт, подтвержденный многими тысячами исследований разнообразных признаков, служит косвенным доказательством всеобщности действия стабилизирующей формы отбора.

Один из результатов действия стабилизирующего отбора – биохимическое единство («биохимическая универсальность») жизни на Земле. Так, аминокислотный состав низших позвоночных и человека почти один и тот же, почти одинаков состав ферментов у разных растений и т. д. Биохимические основы жизни, возникшие на заре биологической эволюции, оказались надежными для воспроизведения организмов независимо от уровня их организации.

Стабилизирующая форма отбора действует до тех пор, пока условия жизни, при которых данный признак или свойство выработано, существенно не меняются. Стабилизирующая форма отбора оберегает норму от разрушающего влияния мутационного процесса, выбраковывая отклонения от приспособительной нормы. Без него не было бы устойчивости в живой природе. В этом состоит важная **консервативная роль естественного отбора**, необходимая также для сохранения и усиления результатов движущей формы отбора.

Необходимо подчеркнуть два аспекта действия стабилизирующего отбора. С одной стороны, **негативный аспект**, т.е. элиминация всех особей, отклоняющихся от «стандартного» фенотипа; иногда эта форма отбора определяется как **нормализующий отбор**. С другой стороны, можно выделить и **позитивный аспект** стабилизирующего отбора, который часто обозначается термином **канализующий отбор** (К. Уоддингтон), – отбор индивидов с генами, способными стабилизировать процесс онтогенеза и снижать его чувствительность ко всяким помехам (внутренним и внешним).

**Движущий отбор.** *Движущей (или направленной) формой отбора принято называть отбор, способствующий сдвигу среднего значения признака или свойства.* Такой отбор способствует закреплению новой нормы взамен старой, пришедшей в несоответствие с условиями. Изменение признака при этом может происходить как в сторону усиления, так и ослабления.

Утрата признака – обычно результат действия движущей формы отбора. Например, в условиях функциональной непригодности органа (или его части) естественный отбор способствует их редукции. Утрата крыльев у части птиц и насекомых, пальцев у копытных, конечностей у змей, глаз у пещерных животных, корней и листьев у растений-паразитов – примеры действия движущего отбора в направлении редукции органов. Материал для действия отбора в направлении редукции органов доставляется разного рода мутациями, которые ведут к дезинтеграции организма и нарушению системы его корреляций.

**Дизруптивный отбор.** Эта форма отбора существует в тех случаях, когда ни одна из групп генотипов не получает абсолютного преимущества в борьбе за существование из-за разнообразия условий, одновременно встречающихся на одной территории. При этом в одних условиях отбирается одно качество признака, в других – другое.

Дизруптивный отбор направлен против особей со средним и промежуточным характером признаков и ведет к установлению полиморфизма в пределах популяций. Популяция как бы «разрывается» по данному признаку на несколько групп. Поэтому дизруптивный отбор называется также разрывающим или расчленяющим.

Итак, **дизруптивной называется форма отбора, благоприятствующая более чем одному фенотипу и действующая против средних промежуточных форм.**

Рассмотрим пример действия такого отбора по закреплению полиморфизма по окраске раковин у земляной улитки (*Cerpea nemoralis*).

Эти улитки различаются по количеству полос на раковине и степени пигментированности входного отверстия раковины в зависимости от окраски фона. Так, в лесах, где почвы коричневого цвета, чаще встречаются особи с коричневой и розовой окраской раковин, на участках с грубой и желтой травой преобладает желтая окраска и т. п. Подобные различия в окраске раковин явно приспособительны, так как предохраняют животных от истребления птицами.

Полиморфизм улиток по окраске – результат действия дизруптивного отбора против средней нормы: единая популяция распадается на несколько форм и ни одна из них не имеет решающего преимущества перед другой.

Общий результат дизруптивного отбора – формирование **гетерозиготного полиморфизма**. Результат дизруптивного отбора (и возникновение его) можно представить в виде совместного и попеременного действия ведущего и стабилизирующего отбора.

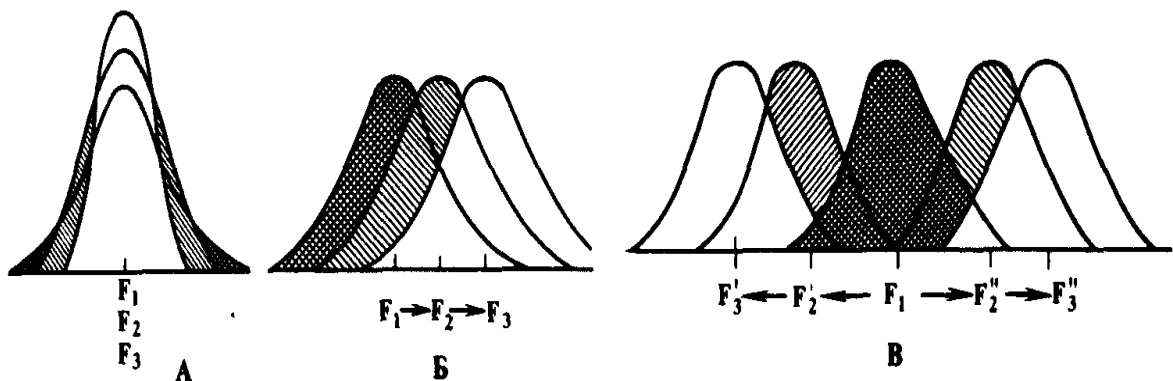


Рис. Схема действия стабилизирующего (А), движущего (Б), дизруптивного (В) отбора; F – поколения

### Половой отбор

**Естественный отбор, касающийся признаков особей одного пола, называется половым отбором.** Обычно половой отбор вытекает из борьбы между самцами (а в более редких случаях – между самками) за возможность вступить в размножение.

В теории естественного отбора Ч. Дарвин столкнулся с трудностью объяснения фактов **полового диморфизма**. Казалось бы, яркая окраска самцов многих птиц, зазывающие брачные крики и специфические запахи самцов действуют демаскирующе, но они имеют смысл для размножения, для успеха в половом отборе, так как повышают возможность участия в воспроизведении потомства. У самцов сильно развиты орудия для турнирного боя (рога, клыки, шпоры и т. п.). Эти органы вначале возникли как средство защиты в ходе борьбы за существование.

ние, а затем «подхватывались» половым отбором.

В половом отборе большую активность обычно проявляют самцы, что выражается в боях, пении, ухаживании, демонстративном поведении. Наиболее активные самцы чаще занимают типичные для вида территории и тем самым у них больше шансов найти самку для спаривания. Развитие яркой окраски и привлечение внимания к самцам в период брачного сезона для вида выгодно в целом, так как самки остаются в относительной безопасности в трудный и ответственный период жизни, связанный с оставлением потомства.

Половой отбор – не самостоятельный фактор эволюции, а всего лишь частный случай внутривидового естественного отбора.

### **Индивидуальный и групповой отбор**

**Индивидуальный отбор сводится к дифференциальному размножению отдельных особей**, обладающих преимуществами в борьбе за существование в пределах популяций. Индивидуальный отбор основан на соревновании особей внутри популяций.

Естественный отбор, «перерабатывая» незначительные наследственные различия особей и «складывая» их в определенном направлении, способствует постепенному отклонению потомков от предков. Любые признаки и свойства видов и более крупных таксонов формируются в процессе отбора особей на основе оценки их индивидуальных различий. На этом постоянном фоне индивидуального отбора в природе и осуществляется **групповой отбор – преимущественное размножение особей какой-либо группы**.

При групповом отборе в эволюции закрепляются признаки, благоприятные для группы, но не всегда благоприятные для особей. В групповом отборе группы особей соревнуются друг с другом в создании и поддержании целостности надорганизменных систем.

Родственные особи обладают большим сходством генотипов, чем неродственные. Поэтому если какой-либо признак у части родственных особей будет содействовать выживанию ближних, то такой признак может закрепиться в эволюции даже при условии его отрицательно-го влияния на непосредственного носителя.

Например, особь, предупреждающая криком о появлении хищника своих родичей, чаще всего оказывается жертвой нападающего. Однако все остальные особи этой группы будут спасены, а поскольку альтруистический признак характерен хотя бы и для некоторых из них тоже, этот признак будет распространяться естественным отбором (**отбором сородичей**).

Предполагается, что именно групповым отбором закреплены в эволюции свойства, связанные с регуляцией численности популяции. Групповой отбор может привести к вытеснению одной из конкурирующих групп и тем самым к уменьшению группового разнообразия либо к возникновению новых различий между формами и тем самым к понижению давления отбора. Наблюдения показали, что виды антилоп африканских саванн поедают разные части травянистых растений (одни едят только мягкие верхушки трав с цветками, другие – только сухие соломинки трав, третьи – колючие листья и т.п.). Такое положение – результат **группового межвидового отбора**, способствующего увеличению «суммы жизни» на единице площади.

Во всех без исключения случаях групповой отбор основан на внутривидовом естественном отборе. Это и понятно, так как конкуренция видов в процессе эволюции осуществляется через конкуренцию их индивидов. Возникновение эволюционных новшеств происходит только при индивидуальном отборе бесчисленных вариантов, а групповой отбор выбирает уже из готовых приспособлений, возникших на внутривидовом уровне. Промежуточное положение занимает **групповой внутривидовой отбор** — отбор разных семей, популяций, групп популяций.

### **Творческая роль естественного отбора**

Оппоненты теории естественного отбора иногда говорят о тавтологичности этой концепции: «выживают наиболее приспособленные, так как они наилучше приспособлены», т.е. отбор «выискивает» в популяциях уже приспособленных и их-то оставляет для размножения. На самом деле признаки (адаптации) никогда не появляются в готовом виде. Естественный отбор ответствен за суммирование мелких отклонений. Антидарвинисты приписывали отбору роль механического сита. Согласно такому мнению, отбор не создает, а лишь «сортирует» имеющиеся в популяциях изменения. Подобные суждения об отборе основаны на учете лишь элиминирующей его функции.

Определение отбора как дифференциального размножения особей с разными генотипами тесно связано с признанием его **творческой роли**. Один и тот же материал (наследственная изменчивость) в зависимости от условий и направления отбора может привести к различ-



ным адаптациям.

В этом отношении действие отбора по праву сравнивают с деятельностью скульптора. Как он из бесформенной глыбы гранита создает чудесные творения, «лишь» отсекая ненужное, так и отбор, складывая бесчисленные изменения, создает приспособления и виды, устраняя от размножения «лишь» менее удачные особи. Аналогия со скульптором, конечно, неполная: у человека-творца всегда есть план будущего творения, и, отсекая те или иные куски от глыбы гранита, он идет к осуществлению цели. У отбора такой цели нет, направленность в действии отбора возникает стихийно. Но у отбора есть практически неограниченное время действия (миллионы и миллиарды лет) и огромное разнообразие материала для работы.

Формирование любого генотипа происходит под действием естественного отбора, что преобразует всю наследственную изменчивость. Это, в свою очередь, ведет к изменению фенотипа, т. е. к возникновению всех признаков и свойств организма.

Предположим, что из большой выборки вырезанных букв алфавита, представленных в равном числе, предстоит сложить слово «кот». Для этого можно извлечь буквы по 2 и 3 и практически никогда не получить нужного сочетания. Но если из множества вынутых букв вернуть в ящик К, О и Т (со временем в ящике останутся только эти буквы), то это повысит вероятность получения нужного сочетания букв. Изменим еще одно условие: некоторые из вынутых букв вернем в ящик попарно (КО, КТ, ОТ), а другие оставим одиночными. Такие комбинации из двух букв легко могут быть дополнены третьей недостающей буквой и приведут к получению слова «кот». Хотя мы и не создали букв, но добились их смыслового сочетания.

Точно так же и признаки (приспособления) могут «складываться» под влиянием отбора в результате сочетания разных генов. К этому следует добавить, что каждый ген отбирается и накапливается не сам по себе, а в системе с другими генами в целостном генотипе, как буквы в словах и слова в предложениях.

***Отбор формирует признаки и свойства путем интегрирования отдельных случайных уклонений с незначительной адаптивной ценностью.***

### 5.3. ВОЗНИКНОВЕНИЕ АДАПТАЦИЙ – РЕЗУЛЬТАТ ДЕЙСТВИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Все закрепляющиеся в ходе эволюции особенности представляют собой те или иные **адаптации** (приспособления). Возникновение приспособленности к среде – основной результат эволюции. Поэтому эволюцию можно рассматривать как процесс возникновения адаптаций – **адаптациогенез**.

#### **Примеры простых адаптаций**

Приведем лишь некоторые яркие примеры, характеризующие адаптивность живой природы на разных уровнях ее организации.

***Средства пассивной защиты.*** К средствам пассивной защиты относятся такие структуры и особенности, которые лишь своим присутствием определяют большую вероятность сохранения жизни особи в борьбе за существование.

**А) Твердые покровы** – своеобразные защитные образования типа панцирей. Хитиновый покров членистоногих (у жуков и ряда ракообразных); прочные раковины моллюсков; костный покров рептилий, формирующий настоящие панцири у черепаха; богатые кремнеземом оболочки клеток у многих злаков, кристаллы щавелевокислого кальция встречаются внутри клеток некоторых растений.

**Б) Защитные образования в виде игл и колючек:** у растений (кактусы, шиповник, боярышник и др.); такие образования служат эффективной защитой от поедания травоядными животными, у животных (ежи, дикобразы и др.) – защитой от ряда хищников. Эту же роль выполняют волоски на поверхности листьев и стеблей, например у крапивы, борщевика, дубровника, шалфея и др. Волоски нередко содержат органические кислоты, алкалоиды и другие, сильно действующие вещества, которые вызывают воспалительные процессы либо в пищеварительном тракте у животных (при поедании), либо в кожных покровах при прикосновении (стрекаательные клетки крапивы).

***Приспособительная (криптическая) окраска*** – одно из важных пассивных средств защиты организмов. Приведем лишь примеры покровительственной и предостерегающей окраски и мимикрии – подражательной окраски и соответствующего поведения.

**А) Для защиты организма на ранних этапах онтогенеза** – яиц, личинок, птенцов и т.д. Яйца у птиц, открыто гнездящихся в траве или на земле, всегда имеют пигментированную

скорлупу, соответствующую по цвету окружающему фону. У крупных птиц, хищников, а также у видов, чьи яйца находятся в закрытых гнездах или закапываются в почву (как у рептилий), покровительственная окраска не развивается.

**Б) В сезонно меняющихся условиях:** многие животные средних и высоких широт зимой бывают белой окраски, что делает их незаметными на снегу (песец, заяц, горностаи, белая куропатка и т.д.).

**В)** У ряда животных наблюдается **быстрое** (в течение нескольких минут) приспособительное **изменение окраски тела**, что достигается перераспределением пигментов в хроматофорах кожи или других покровах тела у камбалы (*Pleuronectes platessa*), агамовой ящерицы (*Calotes versicolor*), хамелеона (*Chamaeleo chamaeleon*) и других животных.

**Г)** Разновидностью криптической (скрывающей) окраски является **расчленяющая окраска**, связанная с чередованием на теле темных и светлых пятен. Например, зебры (*Equus grevyi*, *E. bohme*, *E. zebra*) и тигр (*Panthera tigris*) незаметны на расстоянии 50-70 м даже на открытой местности. Расчленяющая окраска нарушает впечатление о контурах тела. При этом не только контур животного сливается с окружающим фоном, но и затрудняется определение очертания жизненно важных органов, например, глаз у позвоночных животных.

Эффект любой формы покровительственной окраски повышается при сочетании ее с соответствующим поведением. Например, выпь (*Botaurus stellaris*) гнездится в камышах. В минуты опасности она вытягивает шею и поднимает вверх голову. В позе настороженности выпь трудно обнаруживается даже на близком расстоянии. В момент опасности многие насекомые, рыбы, амфибии, птицы замирают, принимая позу покоя.

Это в большей мере характерно для животных, не обладающих средствами активной защиты от врагов.

**Предостерегающая (апосематическая) окраска.** Очень яркая окраска обычно бывает характерна для хорошо защищенных, ядовитых, обжигающих, жалящих и т. п. форм. Яркая окраска заранее предупреждает хищника о несъедобности объекта их нападения. Отбор способствовал не только выработке ядовитых секретов, но и сочетанию их с яркой (обычно красной, желтой, черной) окраской.

**Мимикрия.** Интересные примеры адаптации дает изучение подражания – мимикрии (от греч. *Mimikos* – подражательный) животных и растений, определенным предметам неживой и живой природы.

Нередко подражание выступает в виде простой маскировки – наличия не только защитной окраски, но и подражательного сходства с какими-либо предметами. Например, гусеницы пяденицы в позе покоя удивительно сходны с сухой веткой.

**Мимикрия – сходство беззащитного и съедобного вида с одним или несколькими представителями генетически не родственного вида, хорошо защищенного от нападения хищников.**

При мимикрии различают **модель** (объект, которому подражают) и **имитатор** (подражатель). При **бейтсовской мимикрии** модель должна быть или несъедобной, или иметь какие-либо другие защитные свойства, включая предостерегающую окраску.

Например, пестрые ярко окрашенные (апосематическая окраска) бабочки семейства геликонид неприятного запаха и поэтому несъедобны для большинства птиц. В тех же районах встречаются представители семейства белянок, которые не имеют неприятного запаха, но обладают окраской, сходной с таковой геликонид. Птицы принимают их за несъедобных геликонид и не трогают. Другие примеры – божьи коровки, клопы солдатики, колорадский жук и т.д.

Для этой формы мимикрии важно, чтобы численность имитатора была меньше численности модели. В противном случае мимикрия не приносит пользы для имитатора, так как хищник быстро обнаруживает подлог. Это общее правило иногда нарушается.

Так, в подмосковных лесах численность имитаторов-мух в первую половину лета, когда молодые слетки насекомоядных птиц обучаются различать съедобных и несъедобных насекомых, может превышать численность моделей (ос и шмелей). Когда же во второй половине наступает массовое размножение мух-имитаторов, птицы уже вполне «обучены» неудачной охотой на ос и шмелей.

При **мюллеровской мимикрии** возникает сходство между двумя (и более) несъедобными видами. Если окраска двух несъедобных видов окажется в чем-то сходной, то такое сходство бывает полезным для обоих видов: хищник, не особенно различающий эти виды, будет скорее «выучиваться» избегать мимитических форм. Примеры: сходство между собой многих видов ос.

Например, среди бабочек *Danaidae*, *Neotropidae*, *Heliconidae*, *Acraeinae*, встречающихся

совместно в некоторых местах Южной Америки, наблюдается взаимное подражание. Такие кольца мимикрии играют важную роль в выживании каждого из входящих в них видов. До выработки условных рефлексов о несъедобности бабочек каждого из указанных семейств, так или иначе, происходит истребление какого-то количества особей всех видов. Однако при наличии мимикрии каждый из видов подвергается меньшему истреблению.

В последние годы вскрыто немало интересных примеров мимикрии. Один из них – пример мюллеровской мимикрии у рыб. Морская собачка (*Meiaeanthus nigrolineatus*) на ранних стадиях развития выглядит как молодь рыб-кардиналов из семейства *Arogonidae*, единственный способ защиты которых – образование стаи. На ранних стадиях окраска молоди у морской собачки близка к окраске кардиналов: темные полосы на светлом фоне по бокам тела и темное пятно с яркой окантовкой у основания хвостового плавника. У взрослых особей собачки окраска серо-голубая и монотонная. Взрослые собачки очень ядовиты, тогда как молодь слабо ядовита. Молодь собачки спасается только в стаях кардиналов, а взрослые формы образуют собственные стаи.

### **Сложные адаптации.**

В развитии эволюционного учения особое значение имело материалистическое объяснение возникновения некоторых чрезвычайно сложных адаптации путем накопления мелких наследственных уклонений. Среди таких адаптации ниже рассматриваются способность к насекомоядности у растений, развитие глаза как органа зрения, энтомофилия у растений.

**Насекомоядность и способность к движению у растений.** Хищничество для таких автотрофных организмов, как растения, является исключением, но, тем не менее, даже среди цветковых встречаются сотни видов насекомоядных растений.

У росянки (*Drosera rotundifolia*) листья покрыты чувствительными волосками, у основания которых расположены секреторные клетки, выделяющие липкую и ароматную жидкость. Стоит насекомому сесть на листовую поверхность, как оно прилипает. Пытаясь вырваться, насекомое бьется, вызывает раздражение чувствительных волосков: раздражение передается по пластинке и вызывает ее. Вслед за этим шаровидные кончики волосков на верхней стороне пластинки выделяют жидкость, богатую ферментом пепсином, под влиянием которого насекомое переваривается и растворенные вещества всасываются листовой пластинкой, затем листовая пластинка расправляется и готова вновь схватить насекомых.

У других насекомоядных растений для ловли насекомых есть специальные органы – «кувшины» и «капканы». Так, венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*) ловит мух движением половинок листа. При этом зазубренные концы правой и левой половинок пластинки заходят друг за друга, образуя своеобразный капкан.

Развитие насекомоядности у растений первоначально было связано с поглощением продуктов распада мертвых организмов, случайно попавших на поверхность какого-либо органа. Разложение мертвых организмов могло происходить под влиянием бактерий или гидролитических ферментов растения. В дальнейшем эти возможности растений были не только усилены, но и дополнены ловлей живых насекомых, привлекаемых ароматом выделений или окраской растения. Отбор на насекомоядность у растений был связан с развитием и усовершенствованием способов ловли насекомых, т. е. усовершенствованием ловчего аппарата и ферментов.

Не менее интересны приспособления растений к разнообразным движениям (тропизмы, лазание и т.п.). Способность к движениям, присуща многим растениям.

**Развитие органа зрения.** Глаз как орган зрения возник не сразу, его развитие проходило путем постепенного усовершенствования. У части одноклеточных организмов нет восприятия света, у других – на переднем конце тела появляется светочувствительное пятно, насыщенное пигментом.

Эволюция в сторону многоклеточной организации связана с усложнением аппарата восприятия света. Уже у планарий (плоские черви) появляются примитивные «глазки» – чашевидные углубления, заполненные пигментом родопсином.

У более высоко организованных существ строение глаза усложняется. У членистоногих появляются глаза фасеточного типа. Отдельно взятая фасетка, хотя и снабжена группой светочувствительных клеток и неподвижной линзой, – неэффективный орган зрения. Разрешающая способность фасеточного глаза усилена путем увеличения числа фасеток в сотни и тысячи раз. Фасеточные глаза в целом дают мозаичное изображение предметов по их мельчайшим движениям без конкретизации деталей.

По иному пути пошла эволюция органа зрения в группах, где происходило образование глазного пузыря с жидкостью и подвижного хрусталика – линзы. Эти изменения способствова-

ли собиранию лучей позади линзы и тем самым повышению чувствительности глаза к свету. Разрешающая способность глаза еще более усилилась с образованием в нем сетчатки – группы светочувствительных клеток. Дальнейшая эволюция привела к еще большему увеличению возможности восприятия глазом световых импульсов. Этому способствовали увеличение кривизны хрусталика, возникновение соответствия между главным фокусным расстоянием и расстоянием от хрусталика до сетчатки, развитие зрачка, глазной мускулатуры, светочувствительных клеток типа колбочек и палочек и т.д. Такие глаза характерны для головоногих моллюсков (кальмаров и осьминогов) и позвоночных.

Доказательством развития глаз под влиянием естественного отбора служат упрощение его строения и даже редукция (у пещерных животных – **троглобионтов**, у обитателей мутных потоков, роющих животных).

**Физиологические адаптации.** Многочисленны примеры физиологических (функциональных) адаптаций. Например, для растений известен комплекс физиолого-биохимических мутаций, приведших к выработке приспособлений, которые связаны с устранением недостатка кислорода: использование кислорода фотосинтеза, нитратов и органических кислот как дыхательного материала, переключение путей метаболизма и т.д. Разнообразны и физиологические механизмы приспособления растений и животных к недостатку воды или неблагоприятным температурам.

Эти и другие аналогичные примеры не дают основания для сомнения в том, что приспособления любого масштаба всегда возникают в природе в процессе естественного отбора в пределах вида.

При формировании адаптации происходит превращение случайного (элементарного адаптационного явления) в необходимое для популяции и вида формирование признаков и свойств.

### **Механизм возникновения адаптаций и их классификация**

В широком смысле слова под адаптацией понимается гармония организмов (в том числе и популяций, видов) со средой обитания. **В узком смысле под адаптацией понимают специальные свойства, способные обеспечить выживание и размножение организмов в конкретной среде.** Из этого ясно, что адаптации являются **относительными**: адаптация к одним факторам среды не обязательно останется приспособлением в других условиях.

Для возникновения адаптации необходимо наличие элементарного эволюционного материала – наследственной изменчивости – и элементарных эволюционных факторов, прежде всего отбора.

Появление в популяции и биогеоценозе нового удачного фенотипа или особей – носителей удачных мутаций – еще нельзя рассматривать как адаптацию.

По происхождению различают преадаптивные, комбинативные и постадаптивные адаптации.

В случае **преадаптивных** адаптации возникают, опережая существующие условия. При этом нередко используются прежние особенности организма, возникшие ранее в иных условиях.

Например, наличие швов в черепе млекопитающих облегчает роды, хотя их возникновение не было связано с живорождением.

При **комбинативном** пути новые мутации взаимодействуют друг с другом и с генотипом в целом. Это приводит к изменению эффекта проявления мутаций. При этом может быть либо усиление (**комплиментация**), либо подавление (**эписказ**) его выраженности в фенотипе. Видимо, такой путь формирования адаптаций наиболее распространенный в природе.

При **постадаптивном** пути новые адаптации возникают посредством использования ранее существовавших структур в случае смены их функций. Так, висцеральный скелет у предков позвоночных состоял из жаберных дуг, представленных нерасчлененными кольцами и охватывавших передний конец пищеварительной трубки. Они служили как бы распоркой для пищеварительной трубки, препятствуя ее спадению. Однако в ходе дальнейшей эволюции с усилением функции дыхания жаберные дуги становятся частью системы нагнетания жидкости. В дальнейшей эволюции жаберные дуги принимают на себя функции хватания и превращаются в челюсти.

### **Вид и способы видообразования**

**Формулировка понятия «вид».** Разнообразие видов в природе велико, а наши знания в области изучения этого разнообразия малы. На планете научно описано около 1,2 млн. видов

животных и около 500 тыс. растений. Процесс описания новых видов непрерывно продолжается (каждый год описываются сотни и тысячи новых видов насекомых и других беспозвоночных животных, микроорганизмов) и общее число существующих видов составляет, по видимому, несколько миллионов.

Виды распределяются неравномерно по классам, семействам и родам, есть группы с огромным числом видов и группы – даже высокого таксономического ранга, – представленные немногими видами в современной фауне и флоре.

Например, целый подкласс рептилий представлен лишь одним видом – гаттерией (*Sphenodon punctatus*), тогда как другой подкласс того же класса рептилий представлен несколькими тысячами видов.

**Вид – это совокупность особей, обладающих общими морфофизиологическими признаками и объединенных возможностью скрещивания друг с другом, формирующих систему популяции, которые образуют общий (сплошной или частично разорванный) ареал; в природных условиях виды обычно отделены друг от друга и представляют генетически устойчивые системы.**

Любой вид представляет также систему популяций, формирующих совокупность экологических ниш в соответствующих биогеоценозах. Эта система популяций обладает общей эволюционной судьбой. Наконец, большинство видов **политипично**, т.е. представлены группами разнообразных по многим морфофизиологическим признакам особей (иногда эти группы достигают ранга подвидов).

Практически же виды в природе могут различаться либо морфологическими, либо физиологическими, либо экологическими или это-логическими признаками, либо, наконец, географическим распространением. Теоретически важнейшим признаком вида служит его генетическая устойчивость в природных условиях, обуславливающая независимость эволюционной судьбы.

### **Критерии вида**

В одном случае виды внутри одного рода различаются морфологически, в другом – по особенностям географического распространения, в третьем – по особенностям поведения. Возникает вопрос: каковы же критерии для разделения видов?

**Морфологические различия.** Одни близкие виды заметно отличаются морфологически, другие мало, часто неуловимо. Примеров первого рода очень много. Интереснее многочисленные случаи глубокого морфологического сходства разных видов.

При экспериментально-генетическом исследовании была обнаружена полная репродуктивная самостоятельность двух рас (подвидов) у вида *Drosophila pseudoobscura* в Северной Америке. Тщательные исследования позволили сделать вывод о том, что эти «подвиды» представляют различные виды: *D. pseudoobscura*, *D. persimilis*.

Они различаются лишь числом зубчиков на половых гребешках гениталий у самцов, формой слюнных желез и относительными размерами крыльев. Выяснилось также, что эти виды имеют и несколько отличные экологические характеристики: одни из них распространены в более северных (или на больших высотах в горных областях) районах и предпочитают более низкие температуры. Определелись и некоторые физиологические различия: так, особи одного из видов достигают половой зрелости через 32-36 ч после вылупления из куколок, а второго – через 44-48 ч; различаются они и ритмом суточной активности, реакцией на свет и т. д.

Другой пример относится к комплексу видов-двойников, прежде объединяемых под названием «малярийный комар» (*Anopheles maculipennis*). В одних регионах он предпочитает кормиться на человеке, а в других – исключительно на домашних животных; в одних районах он размножается в солоноватой воде, в других – только в пресной и т.д. Изучение показало, что существует не один, а шесть видов-двойников. Внешне они почти неразличимы, известные пока различия касаются особенностей структуры яиц, числа и ветвистости щетинок у личинок.

В настоящее время число описанных видов-двойников, т.е. видов с малой степенью морфологических различий, непрерывно увеличивается во всех группах. Например, более 50% видов североамериканских светляков было определено благодаря изучению издаваемых ими световых вспышек (практически при полном внешнем сходстве). Виды-двойники в большом числе известны для многих групп птиц, амфибий, рептилий, даже млекопитающих. В нашей стране в результате специальных исследований удалось выявить ряд видов-двойников среди мелких грызунов.

Итак, степень видимых морфологических различий между видами не может служить надежным критерием их видовой самостоятельности.

**Физиолого-биохимические различия** между близкими видами обычно меньше, чем ме-

жду видами, филогенетически более далекими. Известно, что синтез определенных высокомолекулярных органических веществ свойствен лишь для отдельных групп видов. Так, например, по способности образовывать и накапливать алкалоиды различаются виды растений в пределах семейств пасленовых, сложноцветных, лилейных и орхидных.

Развитие молекулярной биологии позволило установить тонкое строение молекул гемоглобина и других пигментов и выяснено большое сходство в этих структурах у систематических близких видов. Этот же вывод оказался справедлив и для многих других изученных высокомолекулярных структур у животных.

Например, инсулин обнаружен только у хордовых животных. По последовательности расположения в молекуле инсулина аминокислот все изученные виды млекопитающих сходны и различия касаются лишь небольшого участка молекулы. Аналогичные результаты получены в последние годы при сравнении строения ДНК разных видов животных методом молекулярной «гибридизации».

Однако существует значительная внутривидовая изменчивость практически всех физиолого-биохимических показателей, начиная от теплоустойчивости тканей, характерных для данного вида, до последовательности аминокислот и отдельных участков ДНК.

Одним из примеров такой внутривидовой изменчивости биохимических показателей является резко повышенное выделение мочевой кислоты в мочу только у одной из пород собак (выделение мочевой кислоты, а не аллантаина характерно лишь для высших приматов). Из этого примера видно, что биохимический признак, свойственный подотряду, может оказаться нехарактерным для группы популяций одного из видов, входящих в этот подотряд. Известно также, что биосинтез одних и тех же аминокислот (например, гистидина, аргинина) может осуществляться одинаковыми путями у столь далеких организмов, как *Escherichia coli* и *Neurospora crassa*, а синтез другой аминокислоты (лизина) может осуществляться различными путями даже среди очень близких видов животных.

Итак, степень физиолого-биохимических различий между видами также не может служить надежным критерием их видовой самостоятельности.

**Географические различия** между видами основаны на относительной самостоятельности ареала каждого вида. Несомненно, что размер ареала, его форма, расположение в биосфере – важные видовые признаки.

Однако существуют причины, по которым географический критерий не может считаться достаточно универсальным для характеристики видов в природе.

Во-первых, существует множество видов с практически совпадающими ареалами. Например, ареал кедрового стланика (*Pinus pumila*) совпадает с ареалами березы Миддендорфа (*Betula middendorffii*), лиственницы (*Larix daurica*), душистого тополя (*Populus suaveolens*). Эти виды тесно связаны биогеоценотически, входят в состав одних и тех же растительных сообществ, и их историческое развитие шло совместно.

Во-вторых, для видов-космополитов, ареал которых охватывает огромные территории (дельфин-косатка, дрозофилы) характеристика ареала теряет смысл.

В-третьих, определенность ареала отсутствует у некоторых быстрорасселяющихся видов, поскольку очертания ареала у них быстро изменяются и непостоянны (домовая муха, городской воробей, рудеральные растения).

**Генетический критерий** – главный критерий вида. Характеризующий генетическое единство вида. Как бы не были изолированы отдельные популяции и подвиды, поток генетической информации между ними всегда существует благодаря миграциям отдельных особей.

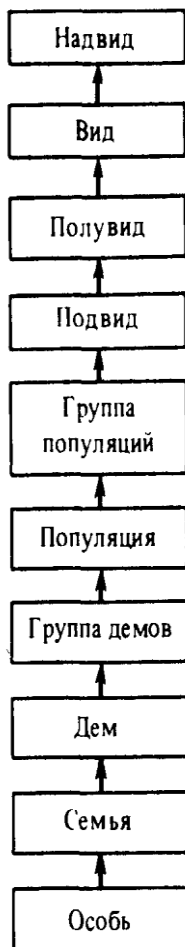
Это обеспечивает интеграцию относительно изолированных генофондов отдельных популяций.

Единство вида не нарушается даже и в том случае, если иногда по каким-то причинам границы между соседними видами оказываются нечеткими. Это связано с тем, что особи близких видов в определенных условиях иногда могут успешно скрещиваться друг с другом и давать плодовитое потомство в некоторых комбинациях. В таких случаях оказывается, что, за исключением некой гибридной зоны, между такими видами нарушения строения обоих видов как самостоятельных генетических систем не происходит: **виды оказываются не генетически закрытыми системами, а генетически устойчивыми системами.**

Единство и эволюционная «судьба» вида определяют его специфическое место в биогеоценозах. В природе нет двух видов с одинаковым набором адаптации: это разнообразие адаптации делает каждый вид уникальным и определяет возможность формирования каждым видом своей экологической ниши как суммы экологических ниш отдельных, составляющих вид популяций.

### Структура вида

Население любого вида распадается на относительно изолированные группы особей. Внутри популяции можно всегда выделить недолговечные группы особей, объединенных более тесным генетическим родством. У животных такие группы часто называют **демами**, у растений – **биотипами**.



Р и с . 12.2. Схема строения вида как многоуровневой иерархической системы (по А.С. Баранову, 1986)

ваются генетическим материалом в результате миграции отдельных особей или других зачатков. Этот незначительный на первый взгляд поток генов цементирует вид в единую сложную иерархическую систему популяций, не позволяет накопиться серьезным различиям между популяциями и их группами.

Если же возникает непреодолимый изоляционный барьер, то внутри одной генетически открытой популяционной системы возникают две, каждая из которых оказывается генетически устойчивой по отношению к другой. С возникновением нового вида завершается один этап постоянно текущего в живой природе процесса эволюции и начинается новый этап.

Итак, можно сделать вывод, что основной критерий вида – генетическое единство. Любой вид представляет собой репродуктивно изолированный генофонд. Эта интегрированная система всегда занимает в биосфере определенное, присущее только данному виду место.

### Видообразование – результат микроэволюции

Под влиянием давления различных элементарных эволюционных факторов внутри видового ареала то в одной, то в другой популяции возникают устойчивые изменения генотипического состава популяций. Некоторые из этих элементарных эволюционных явлений могут в дальнейшем углубляться. При более сильной изоляции такие эволюционные явления могут накапливаться в популяциях под действием отбора.

В результате возникновения сильного давления изоляции поток генетической информации может прерваться. Тогда оказавшиеся в изоляции части видового населения, накопив изменения под влиянием действующих эволюционных факторов, могут перестать скрещиваться

Если рассматривать внутривидовые структуры выше популяционного уровня, то у животных таковыми оказываются **расы, подвиды**, а у растений – **экотипы и подвиды**.

Любой вид – это не конгломерат популяций, а сложная система с многоуровневой иерархией биохорологических групп. С эволюционно-генетической точки зрения эта система интегрирована время от времени происходящим генетическим обменом между группами.

### Вид – качественный этап эволюционного процесса

Вид – центральный и главнейший качественный этап процесса эволюции. Вид рассматривается как качественный этап эволюционного процесса, потому что это наименьшая неделимая генетически устойчивая система в живой природе. Основным биологическим смыслом вида состоит в том, что он образует защищенный генофонд.

С одной стороны, вид как результат эволюции целостен, приспособлен к данной среде, генетически обособлен от всех других таких же видов, стабилен; с другой стороны, как этап эволюционного процесса он динамичен, имеет расплывчатые границы, лабилен.

В природе любой вид как бы «рассыпается» на множество составляющих его популяций, каждая из которых входит в свои конкретные биогеоценозы, занимает определенное место в цепях питания и потоках энергии. Но эти, казалось бы, дискретные, совершенно самостоятельные, с собственной эволюционной судьбой популяции невидимыми, но теснейшими генетическими «нитями» связаны друг с другом и время от времени (пусть даже не в каждом поколении, а через несколько поколений) обмениваются генетическим материалом в результате миграции отдельных особей или других зачатков.

при последующих встречах, станут генетически самостоятельными. Возникновение такой изоляции между разными частями видового населения означает разделение одного вида на два – процесс видообразования.

**Видообразование – это разделение во времени и пространстве прежде единого вида на два или несколько, т.е. – разделение генетически открытой системы на генетически закрытые или устойчивые системы.** Видообразование происходит в результате постоянно совершающихся внутри вида процессов микроэволюции.

### **Основные пути и способы видообразования**

Видообразование может быть рассмотрено в территориальном и филогенетическом аспектах. Новый вид может возникнуть из одной или группы смежных популяций, расположенных на периферии ареала исходного вида. Такое видообразование называется **аллопатрическим** (от греч. *allos* – иной, *patris* – родина) или географическим.

В других случаях новый вид может возникнуть внутри ареала исходного вида, как бы внутри вида; этот путь видообразования называется **симпатрическим** (от греч. *syn* – вместе, *patris* – родина) или экологическим.

Новый вид может возникнуть посредством постепенного изменения одного и того же вида во времени, без какой-либо дивергенции исходных групп. Такое видообразование называется **филетическим**.

Новый вид может возникнуть путем разделения единого предкового вида – **дивергентное видообразование**.

Наконец, новый вид может возникнуть в результате гибридизации двух уже существующих видов – **гибридогенное видообразование**.

Кратко опишем эти основные пути видообразования.

При **аллопатрическом видообразовании** новые виды могут возникнуть путем фрагментации, распада ареала широко распространенного родительского вида. Примером такого процесса может быть возникновение видов ландыша. Другой способ аллопатрического видообразования – видообразование при расселении исходного вида, в процессе которого все более удаленные от центра расселения периферийные популяции и их группы, интенсивно преобразуясь в новых условиях, становятся родоначальниками видов. Аллопатрическое видообразование всегда связано с историей формирования видового ареала.

При видообразовании **симпатрическим путем** новый вид возникает внутри ареала исходного вида.

**Первый способ** симпатрического видообразования – возникновение новых видов при быстром изменении кариотипа, например при автополиплоидии. Известны группы близких видов (обычно растений) с кратными числами хромосом.

Так, например, в роде хризантем (*Chrysanthemum*) все формы имеют число хромосом, кратное 9, 18, 27, 36, 45, ..., 90. В родах табака (*Nicotiana*) и картофеля (*Solanum*) основное, исходное, число хромосом равно 12, но имеются формы с 24, 48, 72 хромосомами. В таких случаях можно предположить, что видообразование шло путем **автополиплоидии** – посредством удвоения, утроения, учетверения и т.д. основного набора хромосом предковых видов. Возникшие полиплоидные особи могут давать жизнеспособное потомство лишь при скрещивании с особями, несущими то же число хромосом (или при самоопылении). Полиплоидные формы, как правило, крупнее и способны существовать в более суровых физико-географических условиях. Именно поэтому в высокогорьях и в Арктике число полиплоидных видов растений резко.

Среди животных полиплоидия при видообразовании играет несравненно меньшую роль, чем у растений, и во всех случаях связана с партеногенетическим способом размножения (например, у иглокожих, членистоногих, аннелид и других беспозвоночных).

**Второй способ** симпатрического видообразования – путем гибридизации с последующим удвоением числа хромосом – **аллополиплоидия**.

Наконец, последним способом симпатрического видообразования является возникновение новых форм в результате **сезонной изоляции**. Известно существование ярко выраженных сезонных рас у растений, например у погремка *Alectorolophus major*, раннецветущие и поздноцветущие формы которого полностью репродуктивно изолированы друг от друга. Аналогично положение с яровыми и озимыми расами проходных рыб; возможно, что эти формы уже являются разными видами, очень схожими морфологически, но изолированными генетически (виды-двойники).

Особенность симпатрического пути видообразования – возникновение новых видов, морфофизиологически близких к исходному виду. Так, при полиплоидии увеличиваются разме-



ры, но общий облик растений сохраняется, как правило, неизменным; при хромосомных перестройках наблюдается та же картина; при экологической (сезонной) изоляции возникающие формы также обычно оказываются морфологически слабо различимыми. Лишь в случае гибридного возникновения видов появляется новая видовая форма, отличная от каждого из родительских видов (но также имеющая признаки, характерные для двух исходных видов).

**Гибридогенное видообразование.** Этот тип видообразования обычен у растений: по некоторым подсчетам, более 50 % видов растений представляют собой гибридогенные формы – **аллополиплоиды**.

Укажем лишь на некоторые. Культурная слива (*Prunus domestica*) с  $2n = 48$  возникла путем гибридизации терна (*P. spinosa*,  $2n = 32$ ) с алычой (*P. divaricata*,  $2n = 16$ ) с последующим удвоением числа хромосом. Некоторые виды пикульника, малины, табака, брюквы, полыни, ириса и других растений – такие же аллополиплоиды гибридогенного происхождения.

Интересен случай возникновения нового симпатрического вида у *Spartina townsendii* ( $2n = 120$ ) на основе гибридизации с последующим удвоением числа хромосом местного английского вида *S. stricta* ( $2n = 50$ ) и завезенной в 70-х годах XIX в. из Северной Америки *S. alternifolia* ( $2n = 70$ ). Сейчас ареал этого вида интенсивно расширяется за счет сокращения ареала местного европейского вида.

Другой пример гибридогенного вида, возникшего симпатрически, – рябинокизильник (*Sorbo cotaneaster*), сочетающий признаки рябины и кизильника и распространенный в середине 50-х годов в лесах южной Якутии по берегам среднего течения р. Алдан.

В результате гибридогенного видообразования особенно часто могут образовываться комплексы видов (или так называемых полувидов), связанных между собой гибридизацией, – **сингамеоны** (В. Грант).

При **филетическом видообразовании** вид, весь в целом изменяясь в череде поколений, превращается в новый вид, который можно выделить, сопоставляя морфологические характеристики этих групп. В «чистом виде» филетическая эволюция, видимо, возможна лишь как идеализированное и упрощенное отражение эволюционного процесса на одном из отрезков жизни вида (**фратрии**).

Заметим, что границы между отдельными видами в филетическом ряду форм провести невозможно – она всегда будет условной.

### **Принцип основателя и видообразование**

Новая популяция может возникнуть всего от нескольких исходных особей, попавших каким-то образом в благоприятные условия. Эти немногие особи-основатели должны нести лишь часть генетической изменчивости родительской популяции. Поэтому популяция, которая образуется от этих особей, будет менее разнообразной, гено- и фенотипически однородной (до тех пор, пока не произойдет обогащение генофонда за счет новых мутаций или пополнения за счет иммиграции).

При возникновении новых видов может наблюдаться та же картина: изолированные отдельные популяции неизбежно должны обладать меньшим спектром генетической (и фенотипической) изменчивости, чем вид в целом. Возникающий в этих условиях новый вид будет также обладать сравнительно небольшой изменчивостью. К этому добавится и **эффект гомозиготизации**, происходящий в результате неизбежного инбридинга внутри небольшой по размерам популяции. Какие-то гены в маленькой популяции могут быть потеряны в результате действия волн численности. Одновременно с этими явлениями утрата генетической изменчивости неизбежно и резко сокращает число генов, вредных в гомозиготном состоянии, уменьшает генетический груз. Популяция – основатель нового вида – получает «хороший старт» (О. Майр).

По-видимому, принцип основателя в той или иной форме действует при видообразовании. Описано множество случаев, когда от немногих особей происходили многочисленные популяции (так, миллионы австралийских кроликов ведут начало от 24 особей). Миллионы золотистых хомячков (*Mesocricetus auratus*) в лабораториях всего мира происходят от одной-единственной самки.

Во всех этих случаях наличный запас генетической изменчивости был достаточен для поддержания возникающих от основателей групп особей в жизнеспособном состоянии. Возможны только два пути решения этой эволюционной задачи: либо удачное сочетание внешних условий, определяющее достаточно слабое давление естественного отбора в новых условиях, либо вспышка индивидуальной изменчивости, сразу же дающая достаточный материал для действия отбора и образования новой формы.

## ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ

1. В чем состоят существенные черты популяционного мышления в современной биологии?
2. Почему ни особь, ни надвидовые таксоны не могут считаться элементарными единицами эволюционного процесса?
3. В каком отношении к современным взглядам на изменчивость находятся представления Ч. Дарвина об определенной и неопределенной изменчивости?
4. Роль внешних условий в изменении организмов в ходе эволюции признается многими. В чем состоят принципиальные различия в оценке разными исследователями роли внешних условий в эволюции?
5. Каково место концепции борьбы за существование среди механизмов эволюционного процесса?
6. В чем состоит вклад генетики в развитие теории естественного отбора?
7. Какова связь между процессами элиминации и естественного отбора?
8. Каковы принципы выделения элементарных факторов эволюции? Попробуйте добавить иные, новые факторы.
9. Обоснуйте тезис «эволюция – это процесс адаптациогенеза».
10. В чем различие между представлениями о виде как генетически закрытой и генетически устойчивой системах?
11. В чем трудности определения вида у агамных и облигатно-партеногенетических форм?
12. Можно ли определить границы вида на палеонтологическом материале при филетическом видообразовании?
13. Всегда ли совпадают понятия «биологический вид» и «таксономический вид»?
14. В чем состоит методологическое значение выделения микро- эволюционного уровня исследования процесса эволюции? В чем главное отличие между исследованием микро- и макроэволюционных процессов?
15. Перед вами поставлена задача: изучить ход микроэволюционного процесса у бабочек-брюквенниц, обыкновенной полевки, озерной лягушки. Как бы вы спланировали ход такого исследования? Какими бы воспользовались методами?

## РАЗДЕЛ VI. МАКРОЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ

### 6.1. ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА

Эволюционные изменения связаны не только с образованием и вымиранием видов, преобразованием органов, но и с перестройкой онтогенетического развития.

**Онтогенез** – развитие особи с момента образования зиготы или другого зачатка до естественного завершения ее жизненного цикла (до смерти или прекращения существования в прежнем качестве); процесс развертывания, реализации наследственной информации, заложенной в зародышевых клетках.

Без возникновения онтогенеза эволюция жизни была бы невысказима или остановилась бы на стадии «примитивной и бессмертной» слизи, однородного сгустка.

Филогенез невысказим без изменения отдельных особей в онтогенезе, поскольку филогенез – цепь или поток генетически связанных между собой онтогенезов. Онтогенез – не только результат филогенеза, но и его необходимая предпосылка. Все это и определяет исключительную важность изучения проблемы соотношения онто- и филогенеза для понимания эволюционного учения.

#### **Общие представления об онтогенезе разных организмов и специфика его эволюции**

Онтогенез особей различных видов неодинаков по продолжительности, темпам и характеру дифференцировок. Обычно его делят на про-эмбриональный, эмбриональный и постэмбриональный периоды. У животных обычно дифференцировками богат эмбриональный период, у растений – постэмбриональный. Каждый из этих периодов онтогенеза может быть подразделен на последовательные качественные этапы. Онтогенез может характеризоваться прямым развитием или развитием путем метаморфоза.

С переходом к многоклеточности (Metazoa) онтогенез усложняется по форме и удлиняет-

ся во времени, но в процессе эволюции онтогенеза наблюдаются также случаи и упрощения развития, связанного с возникновением более совершенных способов реализации наследственной информации. В ходе эволюции у растений и животных возникают сложные циклы развития, каждая фаза которых приспособлена к определенным условиям среды.

Иногда в процессе эволюции происходит вторичное упрощение жизненных циклов, в результате чего качественно меняется весь процесс онтогенетического развития. Одним из последствий упрощения жизненного цикла является переход от гаплоидной фазы развития к диплоидной и от развития с метаморфозом (например, у амфибий) к прямому развитию (у рептилий и других высших позвоночных). При прямом развитии новорожденное животное обладает чертами организации взрослого существа, отличаясь лишь размерами. Развитие с метаморфозом идет через ряд личиночных стадий; из яйца выходит личинка, которая обретает черты взрослого животного путем сложного превращения. Переход от метаморфоза к прямому развитию – один из важнейших итогов последних этапов эволюции жизни на Земле.

Специфичен онтогенез у растений. С одной стороны, в эмбриональном периоде у них слабо выражены дифференцировки, с другой – в ходе жизненного цикла происходит смена нескольких жизненных форм. У многолетних растений в онтогенезе чередуются малые и большие жизненные циклы, отличающиеся по продолжительности, морфологии и функционально. У некоторых растений между оплодотворением, образованием семян и их прорастанием существует разрыв; иногда эти фазы отделены друг от друга годами. Иногда развитие зародыша происходит под влиянием не материнского организма, а стенок спорангиев и спорофиллов. Оплодотворение идет на материнском растении, а развитие зародыша – вне его. Такое развитие, рассматриваемое как примитивный тип, было характерно для лепидодендронов, каламитов, семенных папоротников. Оно встречается и у цветковых (например, у женьшеня, некоторых паразитических форм).

Несмотря на сложную расчлененность индивидуума у деревьев, кустарников и многолетних трав, по уровню организованности онтогенеза они уступают одно-, двулетним и эфемерным цветковым.

Онтогенез у растений в целом больше зависит от условий среды, чем у животных.

Общими чертами онтогенеза всех организмов являются запрограммированность онтогенеза, направленность его дифференцировок, последовательность смены программ развития под влиянием факторов среды.

Разнообразие онтогенеза у разных групп организмов (даже у представителей одного вида) свидетельствует об особой роли экологических факторов в стабилизации дифференцировок и жизненных циклов. Хотя отбор идет по целостному онтогенезу, отдельные его этапы выступают как необходимые предпосылки реализации всей программы и потока информации между поколениями.

У представителей разных царств, типов, классов и т. д. онтогенез отличается и по масштабам дифференциации. У одноклеточных он примитивен в смысле процессов дифференциации. У растений процессы дифференциации растянуты и не ограничены периодом эмбрионального развития. Закладка метамерных органов у растений происходит в течение всего онтогенеза. У животных процессы дифференциации и органогенеза ограничены преимущественно эмбриональным периодом.

Ограничение продолжительности жизни наступлением естественной смерти даже при наличии благоприятных внешних условий представляет собой важный результат эволюции, позволяющий осуществлять смену поколений.

У одноклеточных онтогенез завершается с образованием дочерних клеток, смерть не фиксирована морфологически.

У грибов и растений старение разных органов происходит неравномерно. У грибов более или менее строго можно судить о продолжительности жизни плодового тела, тогда как сама «грибница» живет в субстрате долго (у лугового опенка (*Marasmius oreades*) – до 500 лет!). Среди грибов есть эфемерные организмы, живущие неделями и месяцами (*Clavaria gyromitra*).

Растения так же довольно разнообразны по продолжительности жизни индивида, как и животные.

Для онтогенеза характерно наличие последовательной дифференцировки. **Онтогенетической дифференцировкой называется процесс возникновения структурного и функционального разнообразия в ходе развития исходного зачатка и специализации образующихся при этом структур.**

Дифференциация повышает устойчивость организма путем нарастания функционального разнообразия структур. Любые адаптации непосредственно (или опосредованно) связаны с он-

тогенетическими дифференцировками, выражаясь в том или ином изменении онтогенеза особей, составляющих вид.

Онтогенетические дифференцировки легко наблюдаются при развитии оплодотворенной яйцеклетки (зиготы). В общих чертах у растений и животных можно различить несколько этапов онтогенеза: эмбриональный, период роста, период зрелости (размножения), период старости. Любой из указанных этапов, в свою очередь, может быть подразделен на более дробные стадии, которые отличаются спецификой проявления у разных видов.

Так, самые ранние этапы развития у животных делятся на стадии 2, 4, 8, ..., 64 бластомеров, бластулы, гастролы, нейрулы и т. д. Эмбриогенез у амфибий делится на зародышевый и личиночный периоды, а у высших позвоночных – на зародышевый, предплодный и плодный периоды. У растений в эмбриональном развитии выделяются такие этапы, как предзародышевый, зародышевый и т. д.

Рассмотрим основные тенденции, проявляющиеся в ходе эволюции онтогенеза: целостность, эмбрионизация и автономизация.

### **Целостность и устойчивость онтогенеза**

Особь всегда развивается как целое. Структурная и функциональная целостность особи основана на взаимосвязи и взаимодействии онтогенетических дифференцировок. Этапы онтогенетической дифференцировки взаимосвязаны и дополняют друг друга, предыдущие этапы служат основой для последующих. В ходе эволюции наблюдается интеграция организма – установление все более тесных динамических связей между его структурами. Этот принцип отчасти отражается и в ходе эмбриогенеза.

Любой бластомер при сохранении связи с другими бластомерами развивается как часть целого. При разделении бластомеров на ранних стадиях они могут дать начало другим особям. По прошествии же нескольких делений функциональные связи между отдельными бластомерами настолько усложняются, что отдельно взятый бластомер уже не способен дать начало другому организму.

В процессе онтогенетической дифференциации частей между ними устанавливаются все новые и новые связи. Например, образование гастролы у позвоночных приводит к формированию экто- и эндодермы, их активное взаимодействие дает начало нервной трубке, хорде и т. д.; последние, в свою очередь, играют роль индукторов при закладке других органов. Нарушение одного из звеньев дифференцировки приводит к дефектам в онтогенезе.

В целом эволюция жизни сопровождалась постепенным усилением дифференциации и целостности онтогенеза. В связи с этим можно говорить не только об усилении целостности, но и об увеличении устойчивости онтогенеза в ходе эволюции жизни.

Для углубления представлений о целостности и устойчивости онтогенеза в индивидуальном и историческом развитии важное значение имеет рассмотрение роли корреляций и координации в формообразовательных процессах.

**Корреляции. Наличие функциональной и структурной взаимозависимости между структурами развивающегося организма, при котором изменения в одних органах приводят к изменениям в других, называется корреляцией, а связи между такими органами – коррелятивными.**

Корреляции между органами проявляются в различных формах:

1. Исходными в процессах индивидуального развития являются **геномные корреляции**, основанные на взаимодействии и сцеплении генов в генотипе.

Примеры геномных корреляций многочисленны: горох с пурпурными цветами имеет красные пятна в пазухах листьев и серую семенную кожуру; развитие короткого клюва у голубей (турман) сопровождается развитием оперения на ногах; скороспелость у злаков связана с низкой урожайностью и т. д. Подобные корреляции обуславливают сцепленное развитие многих признаков и тем самым объясняют возможность закрепления признаков, непосредственно не имеющих приспособительного значения (на что обращал внимание еще Ч. Дарвин).

2. **Морфогенетические корреляции** основаны на взаимодействии клеток или частей друг с другом в процессе их дифференциации в эмбриогенезе.

Значение морфогенетических корреляций для поддержания целостности можно видеть на примере взаимного влияния глазного бокала и хрусталика. Удаление первого у эмбрионов лягушек приводит к недоразвитию второго. Развитие центральной нервной системы у позвоночных происходит только при взаимодействии хорды и мезодермы.

3. Геномные и морфогенетические корреляции подвергаются шлифовке **эргонтическими** (от греч. ergon – работа) **функциональными корреляциями**. При эргонтических корреляциях

устанавливаются функциональные зависимости между уже сформированными (дефинитивными) структурами.

Например, нормальное развитие нервных центров и нервов положительно сказывается на развитии периферических органов, и, наоборот, удаление периферических органов или их пересадка вызывают соответственно инволюцию или увеличение размеров определенных нервных центров. Развитие скелетных мышц неминуемо сказывается на структуре костей скелета.

Эргонические корреляции играют важную роль в развитии полноценного организма, дополняя формообразовательные процессы, основанные на геномных и морфогенетических корреляциях.

Наличие разных форм корреляций, действующих взаимосвязанно, имеет большой биологический смысл для обеспечения онтогенетических дифференцировок. Эти корреляции, контролируя друг друга по результатам, обеспечивают нормальное протекание формообразовательных процессов в онтогенезе. Любая мутация в той или иной степени оказывает влияние на формообразовательные процессы. Как развитие новых органов, так и редукция и рудиментация старых начинаются с нарушения процессов нормальной дифференцировки. Мутации, приводящие к задержке развития индуктора или преждевременному развитию реагирующей ткани, нарушая сложившиеся морфогенетические корреляции, отражаются на ходе дифференцировки органа.

**Координации.** Целостность организма предполагает согласованное изменение его органов и частей не только в онтогенезе (корреляции), но и в филогенезе. **Сопряженное изменение органов в историческом развитии называется координациями.**

Координации делятся на топографические, динамические и биологические (И.И. Шмальгаузен):

1. **Топографические координации** – пространственные связи органов, согласованно меняющихся в процессе филогенеза, но не объединенных единой функцией (А.Н. Северцов). К этому типу относится, например, соотношение размеров и расположения органов в полости тела.

2. **Динамические координации** – изменение в процессе филогенеза функционально связанных между собой органов и их систем. Так развивались в процессе эволюции, например, связи между рецепторами и соответствующими центрами нервной системы.

3. **Биологические координации** – эволюционные изменения в органах, непосредственно не связанных между собой корреляциями.

Например, развитие клыков и зубов у хищников координировано с развитием височной мышцы и образованием челюстного сустава. У животных, передвигающихся на четырех ногах, наблюдается соответствие между длиной передних и задних конечностей, между длиной конечностей и длиной шеи, что важно для передвижения и добывания пищи. У змей одновременно с редукцией конечностей произошло удлинение тела (приспособление к передвижению). У китообразных редукция волосяного покрова привела к развитию подкожного слоя жира (приспособление к терморегуляции в водной среде). Биологические координации разнообразны, и с изменением условий среды одни из них разрушаются, а другие складываются заново.

Координации и корреляции связаны между собой, последние служат основой для первых. Корреляции касаются морфофизиологических взаимозависимостей формообразования в индивидуальном развитии, тогда как координации складываются исторически как приспособительная норма вида. Эволюция системы корреляции приводит к усилению целостности особи в историческом развитии.

### **Эмбрионизация онтогенеза**

**Эмбрионизация онтогенеза – это возникновение в процессе эволюции способности к прохождению части стадий развития под защитой материнского тела или специальных (семенных или яйцевых) оболочек.**

Эмбриональное развитие – не изначальное свойство живого, а результат эволюции. Эмбрионизация при этом отражает тенденцию развития все усложняющегося зародыша в более защищенной и постоянной внутренней среде.

В приспособительном значении эмбрионизации можно убедиться на примере эволюции разных типов эмбрионального развития у животных: первично-личиночного, неличночного и вторично-личиночного.

1. Исходным в эволюции является **первично-личиночный тип развития**, характерный для животных, откладывающих мелкие яйца с небольшим запасом желтка (кишечнополостные,

губки, полихеты, ракообразные, пресноводные костистые рыбы, амфибии). Личинка у этих животных свободная и может существовать самостоятельно.

2. При переходе к образованию крупных яиц, содержащих больше желтка, личиночный тип сменяется **неличиночным развитием** (голово-ногие моллюски, акулы, миксины, некоторые земноводные, рептилии, птицы, яйцекладущие млекопитающие и др.). При неличиночном развитии зародыш долгое время находится под защитой яйцевых оболочек, потребляя запасы пищи из яйца.

У рептилий и птиц по сравнению с амфибиями эмбрионизация онтогенеза усиливается за счет добавления плодного периода и приводит к освобождению начальных стадий развития от водной среды путем создания необходимых условий для развития зародыша в яйце. Запасы пищи в яйце (белки и жиры) увеличиваются, формируются амнион, желточный мешочек, аллантоис, хорион-сероза, изменяются способ дробления и тип эмбриогенеза. Все это определяет возможность развития яиц на суше и выход из них особи, способной к активной самостоятельной жизни.

3. В условиях, когда зародыш развивается в теле другого вида (паразитизм) или матери, отбор идет в направлении измельчения яиц и возникновения **вторично-личиночного типа развития** (пиявки, дождевые черви, жуки, муравьи, скорпионы, сальпы, сумчатые и плацентарные млекопитающие).

Вторично-личиночный тип отличается от первично-личиночного большей независимостью от среды по способу питания, в том числе и возможностью утилизации разнообразных продуктов питания. У цветковых паразитов наблюдается своеобразная редукция зародыша и семян (**дезэмбрионизация**). Из-за узкой специализации зародыш у них выполняет только функцию присоски-внедрения в тело хозяина.

В целом эмбрионизация онтогенеза сопровождается у растений и животных многими изменениями и приводит к усилению роли внутренней среды в развитии зародыша и эмансипации его от внешней среды.

Одно из важных результатов эмбрионизации – снабжение зародыша необходимой пищей и достижение быстрого его развития. В связи с защищенностью зародыша при усилении эмбрионизации отбор идет на уменьшение числа яиц и зародышей, повышение выживаемости зародышей. Высшим этапом эмбрионизации является живорождение, связанное с плацентацией и вскармливанием детенышей молоком.

Эмбрионизация способствует усилению целостности онтогенеза в эволюции, явлениям неотении и фетализации.

**Неотения. Возникшая в ходе эволюции способность к размножению на ранних (личиночных) стадиях онтогенеза называется неотенией.** Для неотенических форм характерно преждевременное созревание (**акселерация**). Особи, достигающие половой зрелости, сохраняют при этом ювенильный облик.

Неотения бывает **облигатной** и **факультативной**. У обыкновенного аксолотля (*Ambystoma mexicanum*) личинки, не претерпевая метаморфоза, становятся половозрелыми. Они всю жизнь могут сохранять наружные жабры и хвостовой плавник, хотя аксолотль еще не потерял способности к метаморфозу.

У постоянножаберных амфибий, в том числе у большого сирена (*Siren lacertina*), способность к метаморфозу полностью утрачена и половозрелость всегда наступает в личиночной стадии, что закреплено наследственно.

Неотения могла играть важную роль в эволюции крупных систематических групп (Р. Гарстанг, Г. де Бир). Предполагается, что через неотению путем **педоморфоза** насекомые произошли от личинок многоножек, разные группы травянистых растений – от древовидных.

У трав ювенильные признаки деревьев закреплены как дефинитивные. Среди примитивных покрытосеменных (*Magnoliales*, *Trochodendrales*) травянистые формы встречаются редко, тогда как в филогенетически молодых ветвях (*Asterales*, *Lamiales*, *Poales*) – это господствующие формы.

Важным эволюционным последствием неотении является «снятие» результатов узкой специализации. При неотении происходит утрата более специализированных поздних этапов онтогенеза и сокращение времени, необходимого для смены поколений. У неотенических форм за тот же отрезок астрономического времени может смениться большее число поколений, т. е. убыстриться биологическое время.

И ускорение смены поколений, и деспециализация, которые могут происходить при неотении, облегчают образование новых приспособлений при изменяющихся условиях среды. Следовательно, неотения способствует повышению эволюционной пластичности группы.

Акцелерация может быть результатом не только неотении. В эволюции растений акцелерация связана с возникновением на побегах придаточных корней, потерей связей у ветвей с материнским организмом и дезэмбрионизацией у паразитических форм. Все эти явления ведут к реализации общей стратегии в эволюции. Следовательно, один и тот же результат в эволюции может быть достигнут разными путями.

**Фетализация – способ эволюционных изменений организмов, характеризующийся замедлением темпов онтогенеза отдельных органов или их систем и в результате этого сохранением у взрослого организма эмбрионального состояния соответствующих признаков.**

Например, сохранение эмбриональной скелетной ткани (хряща) в скелете земноводных, хрящевых рыб и круглоротых, преобладание мозговой коробки над челюстным отделом в голове человека.

По аналогии с фетализацией, вероятно, можно выделить и такую эволюционную особенность онтогенеза в некоторых группах, как **адультизация** (от лат. *adultus* – взрослый) – **возникновение дефинитивных черт на ранних стадиях онтогенеза**. Примером этого может служить опережающее формирование к моменту родов ушной кости и всей слуховой системы по сравнению с остальными органами чувств у лас-тоногих.

Итак, один из важнейших результатов эволюции онтогенеза – усиление эмбрионизации. Оно привело к большей защите и интенсификации процессов размножения, стабилизации развития. Но еще большую устойчивость процесс развития получает при автономизации онтогенеза.

#### **Автономизация – главное направление эволюции онтогенеза**

В процессе эволюции онтогенеза происходит возникновение разнообразных регуляторных механизмов и повышение устойчивости онтогенетического развития в целом. Наблюдается постепенное сокращение детерминирующей роли физико-химических факторов внешней среды в индивидуальном развитии. В процессе эволюции постоянно повторяющиеся факторы среды из факторов, детерминирующих развитие, превращаются в условия нормального развития. Организм постепенно «освобождается» от влияния случайных и кратковременных изменений среды; в процессе эволюции он становится все более автономным, внешние факторы его развития заменяются внутренними.

**Процесс сокращения детерминирующего значения физико-химических факторов внешней среды, ведущий к возникновению относительной устойчивости развития, называется автономизацией онтогенеза в ходе эволюции (И.И. Шмальгаузен).**

Часто для реализации в онтогенезе унаследованной программы требуется наличие лишь минимума внешних условий. Так, образование хлорофилла у растений идет при коротких световых вспышках, а индукция цветения наступает при наличии минимума благоприятных условий (фотопериод, низкие температуры, минеральное питание).

**Механизм индивидуального развития, зависящий от минимума интенсивности внешнего фактора, дающего лишь первый толчок к развертыванию формообразования, называется авторегуляторным механизмом развития (И.И. Шмальгаузен).**

При таком развитии роль большинства изменений внешних условий сводится к «пуску» внутренних механизмов морфогенеза. Это происходит в тех случаях, когда за долгую эволюцию отбор бывает направлен на установление связи развития организма с частыми колебаниями физических условий среды. С появлением авторегуляции устойчивость онтогенеза в целом возрастает и он может протекать даже при относительно неблагоприятных условиях.

В идеальном случае автономизация онтогенеза сопровождается полной заменой внешних факторов развития внутренними.

Онтогенез развертывается по генетической программе, по принципу прямой (от ядра к дифференцирующимся структурам) и обратной информации. Такое развитие называется самонастраивающимся.

Автономизация чаще всего связана с усилением роли внутренней среды, возникновением регуляторных механизмов. Одним из выражений ее является способность организма поддерживать гомеостаз.

Лабильность отдельно взятого звена в цепи сложных процессов развития (в том числе на молекулярном уровне) не приводит к преобразованию или заметному нарушению деятельности всей системы в целом. Например, при нарушении фосфорного и азотного питания у растений «срабатывают» альтернативные пути синтеза, ведущие к устранению отрицательных последствий минерального голодания.

По одной из гипотез (**К. Уоддингтон**), фенотип может быть представлен в виде эпигенетической траектории, ведущей от яйца до взрослого организма. Но это не «прямой как стрела» путь развития, а самый сложный процесс, на который влияют как внутренние факторы (в первую очередь взаимодействие генов и их комплексов, гормонов, а также взаимодействие развивающихся частей организма), так и разнообразные внешние факторы.

Эпигенетическая траектория целой особи складывается из множества частных траекторий, определяющих появление тех или иных конкретных морфофизиологических признаков и свойств дефинитивного организма. Но эти траектории не независимы друг от друга, хотя каждая и обладает определенной степенью автономности и **канализованности**. Канализованная траектория, которая «притягивает» близлежащие траектории, называется **креодом** (К. Уоддингтон).

Развитие в креоде можно представить в виде мяча, движущегося вниз по наклонной поверхности. Средовые и генетические (мутации) воздействия стремятся отклонить мяч от прямолинейной траектории. Но степень отклонения у разных организмов окажется неодинаковой ввиду различий в числе возможных каналов. Поэтому и средовые влияния не в равной мере в состоянии перевести движения мячика в соседний канал, где существует генетический потенциал в «менее предпочтительном» виде. Представляется возможным проведение отбора по каналам такого развития.

Автономизация и регуляция онтогенеза – разные, хотя и тесно взаимосвязанные феномены эволюции. Они могли возникнуть в ходе эволюционного процесса лишь потому, что существует возможность наследственных изменений процессов онтогенеза каждого из видов. Эти наследственные изменения онтогенеза служат основой перестройки филогенеза любого масштаба.

## 6.2. ОНТОГЕНЕЗ – ОСНОВА ФИЛОГЕНЕЗА

Онтогенез – основа филогенеза уже по той причине, что именно индивидуальные онтогенезы (особи) – объект действия естественного отбора. Эволюционные изменения, которые аккумулируют мелкие видовые адаптации, состоят в устойчивом изменении хода онтогенеза отдельных особей – **филэмбриогенезов**. Филэмбриогенез – эволюционные изменения хода онтогенеза.

Эволюционные изменения в онтогенезе могут происходить на ранних, средних и поздних стадиях развития. Среди них различают изменения типа архаллаксов (от греч. Arche – начало, allaxis – изменение), девиации (от позднелат. deviatio – отклонение) и анаболии (от греч. anabole – подъем).

**Анаболия** – эволюционное изменение формообразования на поздних стадиях развития. Такие изменения широко распространены в онтогенезе и ведут к удлинению развития какого-либо органа или структуры.

Например, изменения в строении скелета позвоночных, дифференцировке мышц и в распределении кровеносных сосудов связаны с надставками на поздних стадиях развития. Так, грудные плавники у морского петуха (*Trigla*) вначале развиваются, как и у других близких видов рыб, а затем происходит анаболия – передние три луча разрастаются и отрастают как пальцеобразные придатки.

Анаболии встречаются и у растений. Так, например, полагают, что крыловидные выросты у семян многих растений образовались как анаболии, связанные с возобновлением роста тканей завязи или чашелистиков на конечных стадиях формирования семян. Плодовые тела у грибов появляются как надставка развития для лучшего распространения спор.

Анаболия приводит к возникновению новых эволюционных дифференцировок конечных стадий онтогенеза.

**Девиация** – эволюционное отклонение в развитии органа на средних стадиях его формирования.

Примером девиации служит развитие чешуи у акул и рептилий. Закладка чешуи у тех и других начинается с местного уплотнения нижнего слоя эпидермиса и скопления под ним соединительной ткани в виде сосочка. У акул сосочек по мере роста в дальнейшем покрывается костным веществом, выделяемым сосочком. У рептилий же после скопления соединительной ткани под эпидермисом начинается процесс ороговения чешуи (приспособление к наземным условиям). Вероятно, клубни и луковицы у растений сформировались также путем девиации из первичной эмбриональной почки.

**Архаллакис** – эволюционное изменение в начальных стадиях формообразовательных



процессов или изменения самих зачатков органов. При этом наблюдается коренная перестройка в развитии органа, отклонение в развитии предков и потомков с самого.

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

У растений путем архаллакисов шло, например, превращение двудольного зародыша в однодольный.

Архаллакисы вызывают заметную перестройку системы корреляций в онтогенезе. Вероятно, по этой причине они встречаются в филогенезе реже, чем другие способы эмбриональных изменений.

Мутации могут изменить любую из стадий эмбриогенеза. Поэтому эволюционные изменения в онтогенезе также могут возникать на любых этапах.

Еще Э. Геккель показал, что изменения в онтогенезе в процессе эволюции могут возникать посредством **гетерохронии** (смещение времени закладки того или иного органа или структуры; **акселерации** – ускорения закладки, **ретардации** – замедления или запаздывания закладки) и **гетеротопии** – топографического смещения места закладки структуры).

В качестве примеров гетеротопий можно указать на изменение места закладки легких и плавательного пузыря, которые первично возникли из выростов, лежащих по бокам кишечника; у потомков легкие переместились на брюшную, а плавательный пузырь – на спинную сторону кишечника.

Тщательные исследования ряда форм показали, что прогрессирующие органы закладываются рано и развиваются быстрее и, наоборот, органы, исчезающие в процессе эволюции, развиваются все медленнее, а закладка их отодвигается на более поздние стадии онтогенеза. Обычно органы, которые закладываются в онтогенезе позже, исчезают при филогенетической редукции раньше.

На каких бы стадиях ни происходили эволюционные изменения, в онтогенезе обычно наблюдается известное повторение (рекапитуляция) развития предков.

### Учение о рекапитуляции

Онтогенез – не только предпосылка филогенетического развития, но и его результат. Изменения группы в филогенезе возникают лишь посредством преобразований в онтогенезе. Обычно эти изменения индивидуального развития касаются поздних стадий развития. **Самые же ранние стадии сохраняют значительное сходство с соответствующими стадиями развития предковых и родственных форм** – гласит закон зародышевого сходства **К.М. Бэра**.

Таким образом, процесс онтогенеза представляет собой известное повторение (рекапитуляцию) многих черт строения предковых форм: на ранних стадиях развития – более отдаленных предков (или более отдаленных современных родственных форм), на более поздних стадиях развития – более близких или более родственных современных форм.

Зародыш человека на ранних стадиях развития похож на зародыш рыб, амфибий (вплоть до развития образований, напоминающих жаберные щели рыб), на более поздних стадиях развития – на зародышей других млекопитающих, на самых поздних стадиях – на плод человекообразных обезьян.

Однако в онтогенезе наблюдается не такая строгая последовательность повторения этапов исторического развития, как это следует из биогенетического закона. Так, зародыш человека никогда не повторяет взрослых стадий рыб, амфибий и рептилий, а сходен только с их зародышами. Ранние стадии эмбриогенеза отличаются консервативностью, что обеспечивает сохранение значительного сходства зародышей филогенетически далеких, но родственных форм.

Возможность сохранения в эмбриональном развитии предковых структур определяется тем, что они играют прямую или косвенную роль при формообразовании в онтогенезе. Так, хорда сохранилась не ради рекапитуляции, а служит индуктором формообразования развивающегося зародыша. Предпочка у птиц играет такую же роль в закладке настоящих почек.

Впоследствии многими исследователями и особенно А.Н. Северцовым и Г. де Биром было показано, что биогенетический закон следует уточнить: в процессе онтогенеза могут и не повторяться особенности соответствующих стадий развития предковых форм.

Учение о рекапитуляции разработано в основном применительно к морфологическим особенностям животных. В целом у растений рекапитуляция слабо проявляется из-за ограниченности эмбриональных дифференцировок (Б.М. Козо-Полянский).

У растений в соответствии с эволюционной последовательностью в онтогенезе сменяется кутикулярная транспирация на устьичную. Система регуляций у растений (ионная, трофическая, гормональная) в онтогенезе формируется в той последовательности, в какой она возникла в филогенезе.

Основные тенденции эволюции онтогенеза – прогрессивное нарастание сложности и интегрированности в развитии, увеличивающее целостность индивида, и автономизация онтогенеза. На этом пути могут происходить усложнения и упрощения развития, эмбрионизация или любые другие изменения хода онтогенеза.

### **Формы филогенеза**

Среди форм филогенеза можно выделить первичные (филетическую эволюцию и дивергенцию), лежащие в основе любых изменений таксонов, и вторичные (параллелизм и конвергенцию).

**Филетическая эволюция** – это изменения, происходящие в одном филогенетическом стволе (без учета всегда возможных дивергентных ответвлений). Филетическую эволюцию можно считать одной из элементарных форм эволюции.

подавляющее большинство палеонтологически изученных стволов древа жизни дают примеры именно филетической эволюции.

Развитие предков лошадей по прямой линии: фенакодус — зогиппус — миогиппус — парагиппус — плиогиппус — современная лошадь – пример филетической эволюции.

Филетическая эволюция происходит в пределах любой ветви древа жизни: любой вид развивается во времени, и как бы ни были похожи между собой особи вида (разделенные, скажем, несколькими тысячами поколений в неизбежно меняющейся среде), вид в целом должен за это время в чем-то измениться. Это филетическая эволюция на микроэволюционном уровне. Проблемы филетической эволюции на макроэволюционном уровне – изменение во времени близкородственной группы видов.

В «чистом» виде (как эволюция без дивергенции) филетическая эволюция может характеризовать лишь сравнительно короткие периоды эволюционного процесса. Но она показывает, что процесс эволюции не может быть приостановлен.

**Дивергенция** происходит в результате изменения направления отбора в разных условиях от единого ствола предков.

Начальные стадии дивергенции можно наблюдать на внутривидовом (микроэволюционном) уровне. Так, дивергенция популяций может приводить к видообразованию.

Примером дивергенции форм может служить возникновение разнообразных по морфофизиологическим особенностям вьюрков от одного или немногих предковых видов на Галапагосских островах и многих видов бокоплавов (*Gammaridae*) в Байкале.

Механизм дивергентной эволюции основан на действии элементарных эволюционных факторов. В результате изоляции, волн жизни, мутационного процесса и в особенности естественного отбора популяции и группы популяций приобретают и сохраняют в эволюции признаки, все более заметно отличающие их от родительского вида. В какой-то момент эволюции (этот «момент» может длиться много поколений) накопившиеся различия окажутся настолько значительными, что приведут к распаду исходного вида на два (и более) новых.

Процессы дивергенции в макроэволюции, в отличие от микроэволюции, необратимы: раз возникший вид не может слиться с прародительским.

Дивергенция и филетическая эволюция – основа всех изменений филогенетического древа и первичные формы протекания процесса эволюции любого масштаба в природе.

**Конвергенция** – это процесс формирования сходного фенотипического облика особей двух или нескольких групп.

Конвергентное сходство в строении возникает при «решении» разными филогенетическими группами одинаковых «задач». Классическим примером конвергентного развития в зоологии считается возникновение сходных форм тела у акуловых (первичноводные формы), ихтиозавров и китообразных (вторичноводные формы).

Не всегда просто отличить конвергентное сходство от дивергентного. Так, например, до середины XX в. считали, что родство зайцеобразных (*Lagomorpha*) с настоящими грызунами (*Rodentia*) основано на дивергенции групп от общих предков. Лишь специальные исследования позволили с уверенностью отнести зайцев, кроликов, пищух в особый отряд, близкий по происхождению к копытным, а не к настоящим грызунам. Сходство зайцеобразных с грызунами конвергентное, а не дивергентное.

Конвергенция как форма эволюции групп характерна для эволюционного процесса на

любом уровне; можно найти конвергенцию видов разных семейств, отрядов, наконец, разных классов (сходство по форме тела акул, ихтиозавров и дельфинов).

Примером конвергентного развития внутри одного класса может служить возникновение одних и тех же биологических форм «волков», «медведей», «кротов» и т.п. среди сумчатых и плацентарных млекопитающих.

При определении характера конвергенции сравниваемых групп основным остается вопрос, насколько глубоко сходство. По форме тела ихтиозавр похож на акулу и дельфина, но по таким существенным чертам строения, как строение кровеносной системы, мускулатуры, черепа, кожного покрова и т.д., эти группы позвоночных различны. Сходство между ними только внешнее, поверхностное, что полностью подтверждается прямым сравнением особенностей строения молекул гемоглобина и ДНК акул и китообразных; различие между ними на этом уровне очень глубоко.

Конвергенция никогда не бывает глубокой (в отличие от сходства, основанного на филогенетическом родстве). Конвергенция – это сходство, обусловленное таковым аналогичных, а не гомологичных структур.

Своеобразной формой конвергентного развития может рассматриваться **параллелизм** – формирование сходного фенотипического облика первоначально дивергировавшими и генетически близкими группами.

Классическим примером параллельного развития считается филогения двух групп копытных млекопитающих: литоптерн (*Utopterna*) в Южной Америке и парнокопытных (*Perissodactyla*) в Арктике. В этих филогенетических ветвях, берущих начало от пятипалых предков типа фенакодуса (*Phenacodus*), происходило сокращение числа пальцев и переход к пальцеходу как приспособление к жизни на открытом пространстве. В этом примере сходные (но независимые) изменения групп происходят на единой генетической основе.

Это пример **синхронного параллелизма**, т.е. независимого развития в сходном направлении одновременно существующих родственных групп.

Чаще палеонтология дает примеры асинхронного параллелизма, т.е. независимого приобретения сходных черт филогенетически близкими группами, но живущими в разное историческое время. Примером может служить развитие саблезубости у представителей разных подсемейств кошачьих; саблезубость возникала в стволе кошачьих (*Felidae*) по крайней мере четырежды в двух независимых стволах.

### 6.3. НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Изучение особенностей развития отдельных стволов филогенетического дерева показывает существование двух главных направлений эволюции филумов в конкретной среде обитания:

1. **Аллогенез** – развитие группы внутри одной адаптивной зоны с возникновением близких форм, различающихся адаптациями одного масштаба.

2. **Арогенез** – развитие группы с существенным расширением адаптивной зоны и с выходом в другие природные зоны в результате приобретения группой каких-то крупных, ранее отсутствовавших приспособлений.

**Аллогенез** происходит на основе общих особенностей строения и функционирования. Аллогенез наблюдается в любой группе. При выделении аллогенеза как типа развития группы принципиален не его масштаб (который может быть и на уровне рода, и на уровне семейства, отряда и т.д.), а характер развития дочерних филогенетических групп; в случае аллогенеза они различаются адаптациями одного и того же уровня, определяющими специализацию в данной адаптивной зоне или ее части. Такие адаптации называются **идиоадаптациями** или **алломорфозом**.

Аллогенез связан с известной специализацией каждой из филогенетических форм к какому-то определенным условиям внутри адаптивной зоны. Иногда такая специализация заходит столь далеко, что говорят о специализации как самостоятельном типе развития группы. Специализация – это крайний вариант аллогенеза, связанный с приспособлением группы к очень узким условиям существования (**сужение адаптивной зоны**).

Пример аллогенеза – илестый прыгун.

Степень специализации видов может быть различна: глубокая специализация затрагивает комплекс важных признаков, тогда как частичная – лишь отдельные признаки. Специализация отдельных органов (а не организма в целом) не мешает дальнейшей эволюции в других направлениях. С изменением среды органы, не подвергавшиеся специализации, могут быть

вновь преобразованы.

Своеобразным путем ликвидации специализации в процессе эволюции является переход к неотении, связанный с выпадением конечных фаз онтогенеза.

**Арогенез.** В процессе филогенеза из одной природной зоны в другую обычно попадают лишь отдельные, сравнительно немногочисленные группы. Этот переход, называемый арогенезом, обычно осуществляется со сравнительно большой скоростью: на пути арогенеза многие промежуточные группы гибнут в «интерзональных» промежутках, не достигнув новых зон. Но та ветвь, которая попадает в новую природную зону, вступает на путь широкого аллогенеза. Крупные, принципиальные адаптации, приводящие группу на путь арогенеза, называются **ароморфозами** (А.Н. Северцов).

В качестве примера арогенеза сравнительно небольшого масштаба можно рассматривать возникновение и расцвет класса птиц. Проникнуть в определенную адаптивную (природную) зону предки современных птиц могли лишь благодаря возникновению крыла как органа полета, четырехкамерного сердца, развитию отделов мозга, координирующих движения в воздухе, теплокровности. Все эти изменения в строении и функционировании и привели какие-то группы триасовых динозавров к арогенезу.

Приспособления же современных пустынных, лесных, водоплавающих и горных птиц определяются возникновением более частных особенностей – **алломорфозов**, а тип эволюции внутри класса птиц должен быть определен как аллогенез.

В эволюции растений возникновение проводящей сосудистой системы, эпидермы, устьиц, а также семязачатков и пыльцевой трубки имело значение для завоевания суши высшими растениями. Все эти изменения, без сомнения, – ароморфозы, а тип эволюции – арогенез.

Эволюция не всегда идет по пути усложнения. Иногда арогенез, ведущий к занятию новой адаптивной зоны, может быть осуществлен на основе возникновения более простого строения – **морфофизиологической дегенерации – регресса**.

Переход к паразитическому образу жизни для многоклеточных организмов связан с резким упрощением строения, вплоть до потери целых систем органов и структур, т.е. с морфофизиологической деградацией. Паразитические формы составляют не менее 4-5 % от общего числа современных видов животных; целые типы и классы беспозвоночных полностью связаны с паразитическим образом жизни.

В природе существует два основных направления эволюции: развитие группы по пути арогенеза и развитие группы по пути аллогенеза. Эти пути тесно связаны, переходят один в другой, постоянно чередуясь. Другие направления эволюции (специализация и регресс), по существу, могут рассматриваться как частные случаи арогенеза и аллогенеза.

### **Темпы эволюции групп**

Скорость, или темп, – одна из самых важных особенностей процесса эволюции в целом. Выяснение конкретной скорости эволюционного изменения групп часто важно, и для решения чисто практических задач, например, связанных с возникновением и распространением новых болезнетворных микроорганизмов, появлением резистентности насекомых к инсектицидам и др.

**В эволюции большее значение имеет не абсолютное, астрономическое, время, а число поколений**, т.к. механизм возникновения адаптации сводится к изменению концентраций аллелей в популяции в чреде поколений.

Однако для многих ископаемых форм мы не можем с достаточной точностью оценивать скорость их эволюции числом поколений.

Существует и другой подход для определения темпа эволюции группы – учет скорости смены видов в одном филогенетическом ряду (Дж. Симпсон).

Определить скорость эволюции не всегда просто. При рассмотрении темпов эволюции часто имеют в виду изменение не только целых групп, но и отдельных признаков.

Теоретически скорость эволюции вида можно определить по темпу его изменения в ходе происходящей филогенетической эволюции. Таким мерилom могло бы быть число элементарных эволюционных явлений в расчете на поколение, а затем число возникших за определенное время (число поколений) адаптаций. Практически определить названные параметры вряд ли возможно для любой группы. Гораздо удобнее определить темп эволюции группы по числу возникающих видов за определенное время.

### **Темпы формообразования.**

**Внезапное видообразование** связано с быстрой перестройкой всего генома, например

при **полиплоидии**. Известно, что возникновение полиплоидного организма происходит в течение считанных минут. Возникшая полиплоидная особь генетически изолирована от всех остальных особей вида.

Часто полиплоидные особи оказываются более устойчивыми по отношению к действию экстремальных факторов внешней среды и получают широкое распространение в условиях, где родительская форма не выживает. Таким образом, новые особи, репродуктивно изолированные от остальных особей в популяции, могут возникнуть за одно поколение. Полиплоидные ряды видов известны для многих растений: картофель, белый клевер, люцерна, тимофеевка и другие.

Другой тип полиплоидии связан с гибридизацией (**аллополиплоидия**), объединением геномов сравнительно близких видов. Г.Д. Карпеченко путем гибридизации капусты и редьки была синтезирована новая форма – редько-капуста (*Raphanobrassica*). Б.Л. Астаурову удалось получить аллополиплоид двух видов шелкопряда: *Bombix mori* и *B. mandarina*.

Причиной быстрого изменения генома, определяющего генетическую изоляцию вновь возникшей особи от исходной формы, могут быть перестройки хромосом (**фрагментация и слияние**). У растений возможность участия межхромосомных перестроек в эволюции была экспериментально подтверждена созданием скерды (*Sceris nova*), отличающейся по морфологии хромосом от родительского вида. У животных роль хромосомных перестроек в эволюции была показана в группе видов дрозофилы (*Drosophila persimilis* – *virilis*).

Следовательно, в природе возможно быстрое (практически внезапное) образование особи, репродуктивно изолированной от остальных особей того же поколения.

В некоторых редких случаях такие особи оказываются способными к размножению и на протяжении последующих поколений могут дать начало целой группе подобных особей. Естественно, что одна единственная особь (или даже несколько особей) новой филогенетической формы видом названа быть не может уже хотя бы потому, что всякий вид – это всегда генетическая система с множеством свойств, присущих именно системе особей, в том числе с собственным ареалом, многомерной экологической нишей и т.д. Получается, что в природе могут существовать особи, уже не относящиеся к старому виду, и еще не образовавшие нового вида.

Решение этой проблемы нашел К.М. Завадский, предложивший называть такие новые формы не видами, а формами видового ранга.

Более обычно в эволюции **постепенное формообразование**. Можно видеть, что подвид часто образуется за несколько тысяч лет, а иногда за сотни или сотни тысяч лет. Полнота палеонтологического материала по отдельным группам в настоящее время настолько велика, что позволяет с уверенностью определять время, необходимое для возникновения новых видов.

Один вид зубра (*Bison*) на Кавказе в среднем плейстоцене существовал примерно 50-60 тыс. поколений, а переход к новому виду занял 10-16 тыс. лет (2-4 тыс. поколений).

Оказалось также, что время существования отдельных видов может значительно колебаться – от 0,5 до 5 млн. лет, а время существования родов значительно различается. У моллюсков средняя длительность существования родов – десятки миллионов лет, у хищных – около 8 млн. лет. Это означает, что темп формообразования у хищных в десяток раз быстрее, чем у двустворчатых моллюсков.

Сравнение большого материала по темпам возникновения и длительности развития новых родов позволило выделить три группы родов. К первой группе принадлежат **брадителические роды** – филогенетические реликты; время их развития превышает 250 млн. лет.

Ко второй группе принадлежат **горотелические роды**, время развития которых составляет от нескольких до нескольких десятков миллионов лет.

К третьей группе относятся **тахителические роды**, время развития которых невелико, много меньше 1 млн. лет (Дж.Г. Симпсон).

Можно сказать, что ни мутационный процесс, ни волны жизни, видимо, не оказывают решающего влияния на скорость протекания процесса эволюции в любой группе. Но очень велико влияние изоляции и особенно естественного отбора. Главнейшим фактором, определяющим как продолжительность существования того или иного филума, так и скорость образования новых форм, является естественный отбор.

### **Филогенетические реликты**

К изучению скоростей эволюции групп прямое отношение имеет проблема так называемых филогенетических реликтов (**персистентных форм**, или «живых ископаемых») – форм, сохраняющих неизменными основные особенности строения на протяжении огромных промежутков времени.

Стабильность окружающей среды и, главное, поддержание характерной организации связей со средой имеют громадное значение для сохранения видов неизменными.

Морское плеченогое лингула (*Lingula*) встречается в неизменном виде начиная с ордовика, т.е. существует на Земле как вид более 500 млн. лет!

Моллюск *Neopilina*, обитающий ныне в Тихом океане, очень похож на виды того же рода, обитавшие в нижнем девоне, т.е. не менее 400 млн. лет назад.

Мечехвост (*Limulus*) – обычный обитатель тропических прибрежных вод Юго-Восточной Азии – в почти неизменной форме существует с силура (около 400 млн. лет).

Знаменитая кистеперая рыба латимерия (*Latimeria*) в почти неизменном виде сохранила строение и форму представителей группы, вымершей 200-300 млн. лет назад.

Во всех случаях оказывается, что сохранение таких персистентных (неизменных) видов возможно при стабильности основных компонентов среды. Так, особенно много филогенетических реликтов в некоторых участках Мирового океана и в тропиках, где условия существования остаются стабильными на протяжении десятков миллионов лет.

### **Вымирание групп и его причины**

Подсчеты палеонтологов показывают, что виды, существующие в настоящее время, составляют лишь ничтожную часть (около 2-5 %) из общего числа видов, образовавшихся на Земле в ходе эволюции: подавляющая часть существовавших видов вымерла.

Следовательно, вымирание – столь же обычный эволюционный процесс, как и возникновение новых видов. Нужно помнить, что вымирание видов не обязательно ведет к бесследному исчезновению всей группы. В процессе филетической эволюции старый вид не исчезает, а превращается в другой, сохраняя не только принципиальное сходство с исходным видом, но и являясь носителем большей части генетической информации филума.

В геноме человека 95 % генов определены геномом наших обезьяноподобных предков, не меньше чем 60-70 % генов – геномом когда-то существовавших насекомоядных форм млекопитающих, стоявших в основе всех приматов, и т.д.

Вымирание как естественный этап, способный завершать эволюцию части филогенетического древа, определяется теми же эволюционными факторами, что и «обычная» эволюция. Но при вымирании все факторы эволюции действуют с обратным знаком.

Например, давления мутационного процесса может «не хватить», чтобы дать достаточно материала для перестройки генома и всего генофонда в соответствии с новыми условиями. Давление изоляции, возможно, оказывается чересчур сильным и превышает допустимые в данных условиях пределы (нарушается единство развивающейся группы). Высокое давление естественного отбора может вести к размножению все меньшего числа особей.

Массовые вымирания бывали в истории Земли неоднократно. Чуть ли не ежегодно возникают различные гипотезы, обычно «космического» происхождения, для объяснения этих грандиозных исторических событий. Однако в геологическом прошлом даже самые массовые и катастрофические вымирания были, во-первых, не одновременными во всей биосфере, а во-вторых, были растянуты на миллионы лет.

В результате освоения человеком биосферы в небывалых прежде масштабах (только около 30 % территории планеты сейчас остаются мало преобразованными деятельностью человека) темпы антропогенного давления на природу превосходят все известные аналогичные процессы в прошлом. Сейчас ежедневно в мире исчезает по одному виду животных и ежедневно – по одному виду растений. Один вид животных скоро будет исчезать ежечасно. В нашей стране один вид позвоночных исчезает в среднем (за последние десятилетия) за 4-5 лет.

Как правило, быстрее вымирают более специализированные формы (О. Марш). Напротив, неспециализированные формы имеют тенденцию существовать на протяжении более длительных периодов. Можно сказать, что к вымиранию ведет расхождение между темпами эволюции группы и темпами изменения среды.

Оценивая значение вымирания в эволюции, нельзя упускать из виду то обстоятельство, что вымирание одних групп часто служит условием возникновения и распространения новых групп организмов, увеличения многообразия жизни на Земле. В то же время вымирание как эволюционный процесс – не обязательный момент в развитии группы, об этом свидетельствуют существующие филогенетические реликты.

#### 6.4. «ПРАВИЛА» ЭВОЛЮЦИИ ГРУПП – ПРАВИЛА МАКРОЭВОЛЮЦИИ

Сопоставления характера развития изученных ветвей древа жизни позволили установить некоторые общие черты эволюции групп. Эти эмпирические обобщения называются «правилами макроэволюции».

##### 1. **Правило необратимости эволюции** (Л. Долло, 1893):

Эволюция – процесс необратимый и организм не может вернуться к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков.

Так, если в эволюции наземных позвоночных на каком-то этапе от примитивных амфибий возникли рептилии, то рептилии, как бы ни шла дальше эволюция, не могут вновь дать начало амфибиям.

Вернувшись в просторы Мирового океана, рептилии (ихтиозавры) и млекопитающие (киты) никогда не становятся рыбами.

Если какая-то группа организмов в процессе эволюции вновь «возвращается» в адаптивную зону существования ее предков, то приспособление к этой зоне у «вернувшейся» группы будет неизбежно иным.

Успехи генетики позволяют говорить о возможности повторного возникновения признаков на основе обратных мутаций. Обратная мутация по признаку может привести к повторному возникновению данного аллеля, но не генотипа в целом; к вторичному появлению данного признака, но не фенотипа в целом.

##### 2. **Правило прогрессирующей специализации** (Ш. Депере, 1876):

Группа, вступившая на путь специализации, как правило, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации.

Если в процессе эволюции, например, летающие рептилии, приобрели адаптации к полету, то на последующем этапе эволюции это направление адаптации сохраняется и усиливается (например, птеродактили в свое время все более приспособлялись к жизни в воздухе), поскольку организм определенного строения не может жить в любой среде; в выборе адаптивной зоны или ее части группа ограничена особенностями строения.

Частный случай этого общего правила прогрессивной специализации – увеличение размеров тела особей в процессе эволюции позвоночных животных. Увеличение размеров тела, с одной стороны, связано с более экономным обменом веществ (уменьшение величины относительной поверхности тела). С другой стороны, дает хищнику преимущества в нападении, а жертве – преимущества в защите. Связь организмов в цепях питания неизбежно вызывает увеличение размеров тела во многих группах.

У представителей других групп происходит уменьшение размеров тела. Например, при переходе к подземному образу жизни и обитанию в закрытых норах многие грызуны вторично стали более мелкими. Интересно, что сопряженной эволюции (уменьшению размеров тела) подверглась ласка (*Mustela nivalis*) – один из потребителей мышевидных грызунов в средней полосе.

##### 3. **Правило происхождения от неспециализированных предков** (Э. Коп, 1896):

Обычно новые крупные группы берут начало не от специализированных представителей предковых групп, а от сравнительно неспециализированных.

Млекопитающие возникли не от высокоспециализированных форм рептилий, а от неспециализированных. Аналогичным образом голосеменные растения возникли от неспециализированных палеозойских папоротникообразных; ныне процветающая группа цветковых растений возникла не от специализированных голосеменных, а от неспециализированных предков, занимающих промежуточное положение между семенными папоротниками и беннетитовыми.

Причина происхождения новых групп от неспециализированных предков в том, что отсутствие специализации определяет возможность возникновения новых приспособлений принципиально иного характера.

Трудно ожидать появления среди паразитических червей каких-то принципиально новых форм. У таких форм скорее могут возникнуть эволюционные изменения, направленные к лучшему прикреплению внутри организма хозяина, лучшему использованию питательных веществ, более эффективному способу размножения и т.п.

Напротив, у такой группы, как практически всеядные средних размеров хищные, живущие в разнообразных условиях, большие потенциальные возможности развития в самых разных.

Правило происхождения от неспециализированных предков далеко не всеобщее. Переход к птицам был осуществлен в группе рептилий, уже способных к лазанию и прыганию по ветвям деревьев, т.е. в специализированной с точки зрения развития приспособлений к пере-

движению группе. Переход к наземному образу жизни среди позвоночных был осуществлен формами, способными, по-видимому, передвигаться по твердому субстрату, заглатывать и использовать для дыхания кислород воздуха, т.е. опять-таки формами, крайне специализированными в этом отношении по сравнению с большинством обитавших в водоемах видов рыб. Признаки, специализированные в одной среде, могут быть ароморфными в иной (М.С. Гиляров).

Как неспециализированные, так и специализированные формы могут при определенных условиях стать родоначальниками новых, прогрессивных ветвей древа жизни.

**4. Правило адаптивной радиации** (Г.Ф. Осборн, 1902): Филогенез любой группы сопровождается разделением группы на ряд отдельных филогенетических стволов, которые расходятся в разных адаптивных направлениях от некоего исходного среднего состояния.

По существу, это правило не что иное, как принцип дивергенции, подробно описанный Ч. Дарвином (1859). Дарвин говорил о внутривидовой приспособительной дивергенции к различной пище, нескольким различным условиям существования и рассматривал ее как обязательный этап образования новых видов.

**5. Правило чередования главных направлений эволюции.**

Ароморфная эволюция чередуется с периодами аллогенной эволюции во всех группах. И.И. Шмальгаузен (1939) сформулировал это правило как чередование фаз адаптациоморфоза.

Эволюция представляет непрерывный процесс возникновения и развития новых и новых адаптаций – адаптиогенез. Одни из вновь возникающих адаптаций оказываются очень частыми, и их значение не выходит за пределы узких условий. Другие дают возможность выхода группы в новую адаптивную зону и непременно ведут к быстрому эволюционному развитию групп в новом направлении. Обычно одна из форм получает какую-то новую адаптацию (или комплекс адаптаций), оказывающуюся основой для следующего быстрого периода филогенетических новообразований.

**6. Правило усиления интеграции биологических систем** (И.И. Шмальгаузен, 1961): Биологические системы в процессе эволюции становятся все более интегрированными, со все более развитыми регуляторными механизмами, обеспечивающими такую интеграцию.

На уровне популяции направление такой интеграции означает поддержание определенного уровня гетерозиготности, которая является основой интеграции всего популяционного генофонда в сложную, лабильную и устойчивую генетическую систему, способную к саморегуляции (численности, структуры), генетико-экологическому гомеостазису.

Межпопуляционные взаимоотношения интегрируют отдельные популяции и их группы в вид как систему.

Интеграция в системе биогеоценоза определяет образование разными видами многих взаимодополняющих друг друга экологических ниш и слаженной работой биогеоценоза как элементарной биохорологической структуры в биосфере нашей планеты с упорядоченными потоками вещества, энергии, информации.

Высший уровень интеграции выражается в эволюции самих механизмов эволюции – проблема, которая только начинает вырисовываться в современном эволюционном учении.

## 6.5. ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНОВ И ФУНКЦИЙ

Говоря об эволюционных изменениях органов и функций, подразумевают, что в процессе филогенеза меняется не орган сам по себе, а группа особей, обладателей тех или иных органов.

Форма (орган, структура) в эволюции неразрывно связана с функцией. Трудно определить, что первично – эволюционное изменение функций или же изменение строения органа, первоначально связанное с другой функцией. Для биолога такой спор в значительной мере схоластичен. С эволюционной точки зрения важен лишь сам факт постоянной взаимообусловленности формы и функции. Именно поэтому большинство из выделяемых ниже принципов относятся к изменениям формы, и к изменениям функции, т.е. являются морфофизиологическими принципами.

### **Две предпосылки филогенетических преобразований органов**

Для каждого органа характерна мультифункциональность, а для функции – способность изменяться количественно. Эти категории и лежат в основе всех принципов эволюционного изменения органов и их функций.

**Мультифункциональность органов.** В настоящее время не известен ни один моно-



функциональный орган. Напротив, число известных функций, присущих тому или иному органу или структуре, имеет тенденцию «увеличиваться».

Даже такой специализированный орган, как крылья летучих мышей, несут функции не только полета, но и схватывания добычи по принципу сачка у настоящих летучих мышей; терморегуляции (особенно хорошо выраженной у тропических летучих лисиц, постоянно обмахивающихся крыльями); продуцента витамина D, образующегося в основном в кожном покрове, и, наконец, органа осязания.

Прежде считалось, что маленький хвост у некоторых оленей действует как шторка, открывающая белое подхвостье, которое служит ориентиром для бегущих сзади оленей в густом лесу. Специальные исследования показали, что еще большее сигнальное значение имеет само помахивание хвостом, при котором развеивается вокруг резко пахнущий секрет хвостовых желез.

Однопалая нога лошади едва ли не самое совершенное приспособление для быстрого бега. Однако в то же время нога лошади – эффективное оружие защиты от нападения хищников, орган рытья, а также несет некоторые этологические функции (движение ноги – «лошадь бьет копытом» – выражает настроение).

Мультифункциональные органы и структуры растений.

Главная функция листа – фотосинтез. Кроме того, он выполняет функции отдачи и поглощения воды, запасающего органа, органа размножения у одних форм, ловчего аппарата – у других и т.д. Даже для колосковых чешуй и остей у злаков характерно несколько функций: защиты, фотосинтеза, выделения, газообмена.

Мультифункциональность проявляется и на молекулярном уровне: молекулы белков полифункциональны.

Равным образом мультифункциональными оказываются не только органы эктосоматические (внешние), но и эндосоматические (внутренние). Селезенка у млекопитающих не только орган кроветворения, но и важнейшая железа внутренней секреции; функции желез внутренней секреции характерны и для половых желез, почек, печени, поджелудочной железы.

У растений сосудистые пучки не только проводящие пути, но и важный архитектурный конструктивный элемент, обеспечивающий поддержание определенной формы.

**Количественные изменения функций.** Любые формы жизнедеятельности имеют не только качественную, но и количественную характеристику. В отношении того или иного органа или структуры это означает, что одна и та же функция может проявляться с большей или меньшей интенсивностью.

Так, в природе всегда существуют те или иные степени проявления каждой из известных нам функций; функция бега выражена сильнее у одних видов млекопитающих и слабее – у других, функция фотосинтеза в большей степени выражена у одних видов растений и в меньшей степени – у других и т. д. То же самое наблюдается и внутри одного вида: по любому из свойств всегда существуют количественные различия между особями вида (например, по остроте зрения, силе, особенностям терморегуляции).

Часто количественные изменения функции обусловлены уменьшением или увеличением числа или размера однородных структур, которым присуща данная функция. Так, интенсивность дыхания клетки зависит от числа митохондрий, интенсивность фотосинтеза – от числа хлоропластов и содержания хлорофилла, интенсивность дыхания у позвоночных – от объема легких. Любая из функций организма количественно меняется и в процессе индивидуального развития особи.

Эти две фундаментальные особенности – мультифункциональность органов и способность количественного изменения функции – и лежат в основе всех принципов филогенетического изменения органов.

### **Способы преобразования органов и функций**

Известно более полутора десятков способов (модусов) эволюции органов и функций. Рассмотрим главнейшие из них.

1. **Усиление главной функции** достигается двумя путями: либо посредством изменения строения органа, либо увеличением числа компонентов внутри одного органа.

Пример первого рода – усиление функции мышечного сокращения в результате замещения гладкой мускулатуры поперечнополосатой или усиление функций фотосинтеза в связи с образованием палисадной ткани и мощности ее развития.

Примеры второго рода – усиление функции хлоропластов с увеличением числа ламелл в них, развитие млечных желез у млекопитающих, идущее по пути значительного увеличения

числа отдельных долек, вместе составляющих более мощную железу.

Другим примером того же рода является увеличение дыхательной поверхности легких наземных позвоночных в процессе филогенеза в результате значительного увеличения числа альвеол. Одновременно с увеличением числа альвеол происходит и их известное гистологическое изменение, т.е. одновременно изменяется структура ткани и увеличивается число компонентов. Вероятно, такое комплексное изменение (строение органа и число компонентов) обычно происходит в процессе филогенетического усиления главной функции.

**2. Ослабление главной функции** – столь же обычный эволюционный процесс, как и ее усиление.

При переходе китообразных к водному образу жизни у их предков ослаблялась терморегуляционная функция волосяного покрова (у современных китообразных волосяной покров практически исчез). Это ослабление было связано с постепенным сокращением числа волос на поверхности тела.

В мире растений эволюция полупаразитических и паразитических форм может иллюстрировать ослабление функций фотосинтеза. Постепенное ослабление проводящей функции стебля наблюдается у водных цветковых растений из-за общего упрощения проводящей системы.

**3. Полимеризация органов.** При полимеризации происходит увеличение числа однородных органов или структур.

Этот принцип осуществляется, например, при вторичном возникновении многочисленных хвостовых позвонков у длиннохвостых млекопитающих, что приводит к усилению подвижности хвоста. В свою очередь, это может иметь многообразное функциональное значение: отмахивание от насекомых, использование хвоста как руля и опоры, для выражения эмоций и т.д.

Процесс полимеризации структур происходит при увеличении числа фаланг в кисти некоторых китообразных (увеличение размеров и прочности плавника как руля глубины и поворотов).

Процессы полимеризации органов особенно характерны для многих групп беспозвоночных животных, строение тела которых имеет четкую повторяемость многих однородных структур (членистоногие и др.), а также для многих групп растений (увеличение числа лепестков или тычинок в цветке и др.).

**4. Олигомеризация органов и концентрация функций** – уменьшение числа многочисленных однородных органов, органоидов, структур, связанное, как правило, с интенсификацией функции.

Например, путем слияния, интеграции разбросанных в разных местах чувствительных клеток и последующего объединения разных клеток в отдельные органы происходит развитие в эволюции органов чувств у беспозвоночных (В.Н. Беклемишев).

У многих групп позвоночных отдельные, прежде самостоятельные крестцовые позвонки сливаются с тазовыми костями в прочный неподвижный блок, обеспечивая усиление опорной функции центрального звена заднего пояса конечностей.

У части китообразных процесс олигомеризации затрагивает шейные позвонки, также превращающиеся в мощный костный блок – прочное основание для группы туловищно-головных мышц. При этом резко усиливается главная функция всего шейного отдела позвоночного столба по поддержанию головы.

Олигомеризация может быть результатом противоположного процесса – редукции гомодинамных органов (например, редукция брюшных ганглиев у насекомых). Олигомеризация может происходить посредством дифференцировки, специализации и выпадения части гомологичных и гомодинамных органов. Так происходит развитие половых щупалец из хватательных у головоногих.

**5. Уменьшение числа функций** наблюдается в процессе эволюции, главным образом, при специализации какого-либо органа или структуры. Конечности предков китообразных несли, по-видимому, много функций (опора на субстрат, рытье, защита от врагов и многие другие). С превращением ноги в ласт большинство прежних функций исчезло.

**6. Увеличение числа функций** можно продемонстрировать на примере возникновения способности запасать воду тканями стеблей или листьев у суккулентов (кактусы, агавы, толстянковые и др.).

Увеличение поверхности оболочки семян у некоторых растений приводит к возникновению специальных летучек, способствующих аэродинамическому распространению семян. При увеличении числа функций главная функция, как правило, не меняется, а дополняется другими.

Так, например, основная функция жабр у пластинчатожаберных моллюсков (*Lamellibranchia*) – дыхание. Но у ряда форм в процессе эволюции жабры выполняют добавочные функции по транспортировке частиц пищи с током воды к ротовому отверстию, а у самок используются как выводковая полость для развития личинок.

**7. Разделение функций и органов** можно проиллюстрировать распадом единого непарного плавника, характерного для далеких предков всех рыб (единая кожная складка по боку тела), на ряд самостоятельных плавников, обладающих определенными частными функциями: передние и брюшные плавники становятся в основном рулями глубины и поворотов.

**8. Смена функций.** Смена главной функции – один из наиболее общих способов эволюции органов.

У ряда насекомых яйцеклад превращается в жало; главная функция, первично связанная с размножением, замещается функцией защиты.

Ярким примером смены функций служит дифференцировка конечностей у десятиногих раков (*Decapoda*). Первоначально главной функцией всех конечностей была плавательная, а второстепенными – ходильная и хватательная. В процессе эволюции происходит расширение функций всех конечностей. При этом у части ног происходит смена главной функции – часть головных и передние грудные пары ног приобретают функции хватания и жевания как главные. Первые две пары головных ног (гомологи пальп полихет) становятся исключительно ходильными, брюшные конечности, оставаясь в основном плавательными, служат для вынашивания икры и транспортировки воды к органам дыхания – жабрам.

Многочисленны примеры смены функций у растений. Венчик цветка образуется из листьев, которые меняют функцию фотосинтеза на функцию привлечения насекомых (или более общо – на функцию, связанную с опылением).

Образование клубней у растений также происходит в результате смены функций соответствующих частей растения: сначала отдельные части стебля или корня, из которых впоследствии развились клубни, были полностью связаны с транспортом и добыванием питательных веществ из почвы. Затем второстепенная функция временного хранения питательных веществ приобрела характер главной и постоянной (столоны картофеля, топинамбура и т.п.). Этот пример смены функций можно рассматривать и как пример фиксации промежуточных фаз.

Способы эволюции органов и функций разнообразны. Принцип смены функций в широком смысле отражает возможность качественного изменения функций того или иного органа, а принцип количественного изменения выражения функции отражает возможность количественного изменения функций. Связь формы и функции в эволюции настолько тесна и неразрывна, что правильнее говорить не об изменении формы и функции порознь, а о морфофизиологических преобразованиях.

### **Взаимосвязь преобразования органов в филогенезе**

Любой организм (и особь в том числе) – координированное целое, в котором отдельные части находятся в сложном соподчинении и взаимозависимости. Взаимозависимость отдельных структур (корреляция) особенно проявляется в процессе онтогенеза. Корреляции, проявляющиеся в процессе филогенеза, обычно обозначаются как координации.

Сложность эволюционных взаимоотношений органов и систем выражается принципами замещения, гетеробатмии и компенсации функций.

**Замещение органов и функций.** Замещение органов происходит в том случае, если в процессе эволюции один орган исчезает, а его функцию у потомков начинает выполнять какой-либо иной орган или структура.

Примером замещения (**субституции**) органов является замена хорды сначала хрящевым, а затем и костным позвоночником. Примером субституции может служить возникновение своеобразного способа дыхания посредством сети кровеносных сосудов на пальцах у безлегочных саламандр (*Plethodontidae*). Функция дыхания, важная для организма, сохраняется, и кислород поступает в кровь этих животных, но не через легкие или жабры, а через иные анатомические образования.

**Гетеробатмия** (от гетеро... и греч. *Bathmos* – степень, ступень) – способ преобразования органов, отражающий неодинаковый темп эволюции органов и означающий разный эволюционный уровень развития различных частей организма (А.Л. Тахтаджян).

В организме существуют органы и целые системы органов, сравнительно слабо связанные между собой функционально (например, система органов движения и органов пищеварения и др.).

Связь органов движения с органами опоры в эволюции животных, например, более тесная, чем органов движения с органами внутренней секреции, а у растений между эволюцией спорангиев и гаметангиев, проводящей системы стебля и цветка, тычинок и плодов нет ясно выраженных функциональных соотношений. Эти системы органов относятся к разным координационным цепям в эволюции, они могут меняться относительно самостоятельно.

В целом такое положение ведет к возможности осуществления разных темпов специализации систем органов в организме. Процесс эволюции, ведущий к возникновению такого положения, обычно называется **мозаичной эволюцией**; организм выступает в известной мере как мозаика относительно независимых частей (Г. де Бир), а результаты такой эволюции – **гетеробатмией** (эволюционной «разноступенчатостью» отдельных систем органов).

Чем теснее связаны между собой те или иные части и органы, тем слабее различия между ними в темпах эволюции.

Резко выражена мозаичность (и соответственно гетеробатмия) в эволюции корня, стебля и листьев, с одной стороны, и цветка, плода и семени – с другой.

Если у эволюционно продвинутых групп происходит развитие по типу регресса, то вновь может наблюдаться усиление гетеробатмии, что отмечено в эволюции полупаразитов и паразитов среди растений.

**Компенсация.** Принципиально сходные с гетеробатмией явления наблюдаются и в эволюции каждой крупной системы органов: быстрое изменение одних органов может компенсировать длительное отставание темпов изменения других органов той же системы (Н.Н. Воронцов, 1961).

Например, у ряда грызунов специализация системы органов пищеварения к определенному образу жизни затрагивает в основном особенности строения желудка и в меньшей степени строения зубной системы. У других видов этой же группы млекопитающих приспособление может пойти в основном по пути изменения зубной системы (при меньших трансформациях кишечной трубки).

Любой организм представляет мозаику из примитивных и продвинутых признаков, из более и менее специализированных черт. Такое положение возникает в результате неизбежно неодинакового давления отбора на разные системы органов и отдельные структуры (Э. Майр). Даже при сравнительно глубокой специализации того или иного вида к определенным условиям существования в каждой системе органов и в организме в целом всегда остаются «резервы» не затронутых специализацией структур, которые могут быть использованы при изменении направления естественного отбора.

Субституция, гетеробатмия и компенсация в конечном итоге также основаны на мультифункциональности органов и их способности изменять выражение той или иной функции количественно. Эти основные эволюционные характеристики органов оказываются исходными и для процесса редукции органов.

## РАЗДЕЛ VII. ПОНЯТИЕ ПРОГРЕССА И ЕГО КРИТЕРИИ

Прогресс – это лучшее, а не простое новое. Однако перечислить признаки, характерные для эволюционно «продвинутых» форм, нелегко, так как они оказываются различными в разных группах.

Прогрессивные изменения, несомненно, различны по масштабам: они могут быть общими и частными, крупными и мелкими.

Нередко прогрессивные изменения ограничиваются совершенствованием отдельных органов (например, появление волосяного покрова и вскармливание детенышей молоком у млекопитающих, переход от актиноморфного к зигоморфному строению цветка, от свободнопестикового к сростнолепестковому венчику у растений).

К более общим прогрессивным изменениям относятся возникновение полового процесса, многоклеточность, дифференциация нервной системы, талломная организация у растений, фотосинтез, аэробное дыхание.

Прогрессивные признаки обычно ведут к «подъему общей организации и энергии жизнедеятельности» (А.Н. Северцов).

Более точные критерии для определения высоты организации выделить трудно. Степень сложности строения – ненадежный критерий. Например, внешне цветок колокольчика кажется более простым, чем цветок магнолии, состоящий из множества однородных частей (лепестков и тычинок). Однако цветок колокольчика, имея меньшее число частей, достиг их большей

дифференциации.

Некоторые головоногие моллюски имеют орган зрения более сложный, чем у млекопитающих. Но это не означает, что вся группа головоногих моллюсков стоит выше, чем млекопитающие. По одному отдельно взятому признаку трудно судить о высоте организации.

Даже степень дифференциации мозга не может быть надежным показателем высоты организации. Например, дельфины не уступают по строению нервной системы обезьянам (по многим другим признакам дельфины уступают высшим приматам).

Поэтому **при оценке «высоты» организации** надо учитывать комплекс фундаментальных признаков, например таких, как рост объема запасаемой информации, степень автономизации онтогенеза, повышение выживаемости индивидов, увеличение общей активности особи и т.д. Предложено более 40 критериев для определения высоты организации. Их можно сгруппировать по категориям системных, энергетических, экологических, информационных. Находит распространение точка зрения о том, что о повышении организации можно судить по возрастанию «степени целесообразности индивида и надындивидуальных систем» (К.М. Завадский).

Относительность – главная характеристика прогрессивных изменений. Ч. Дарвин рассматривал прогресс как неизбежное явление в эволюции природы, связанное с усовершенствованием и постепенным «повышением организации» большей части живых существ. В то же время он подчеркивал, что естественный отбор не обязательно предполагает повышение организации и одновременное существование «низко- и высокоорганизованных» существ, не противоречит теории естественного отбора.

## 7.1. КЛАССИФИКАЦИЯ ЯВЛЕНИЙ ПРОГРЕССА

Чаще всего выделяют следующие основные формы прогрессивного развития: прогресс неограниченный, биологический, морфофизиологический и биотехнический.

**Неограниченный прогресс** – наиболее общая форма прогресса. Его содержание составляет объективно осуществленное в условиях Земли развитие от простейших живых существ до человеческого общества как социальной формы движения материи.

Переход простейших существ до млекопитающих через длинный ряд эволюционных изменений показывает, что в общих чертах неограниченный прогресс – факт неоспоримый.

Линию на Человека как на существо, в котором природа приходит к осознанию самой себя, принято изображать в виде непрерывной цепи превращений от первичного протобионта до позвоночных животных и до возникновения человеческого общества. Переход шел через множество ступеней. Переход к высшей форме движения материи осуществился лишь в одной из ветвей развития живой природы.

Все остальные ветви древа жизни рано или поздно получали (или сохраняли) признаки, «закрывающие» им эту дорогу. Последующая эволюция таких групп лишь увеличила возникшее отклонение.

Так было в эволюции головоногих моллюсков, которые по развитию нервной системы продвинулись очень далеко, но пропасть, отделявшая их от главной линии развития в направлении возникновения сознания, от этого не сократилась. Вторичное приобретение китообразными многих специальных черт строения «закрывает» возможность достижения более высокой организации, привязывая их к сравнительно узким условиям существования.

Главная причина «застоя» группы на пути неограниченного прогресса – это приобретение узкоспециализированных признаков. Отсутствие же узкой специализации прямо определяется частой сменой условий среды: она не позволяет осуществиться глубокой специализации органов и систем.

Продвижение по пути неограниченного прогресса связано не только с морфофизиологическими изменениями особей, но и с изменениями структуры популяций.

Среди одноклеточных организмов связи между особями внутри популяции слабы. Каждая особь выступает как бы самостоятельно, реагирует на любые изменения среды без связи с другими. При возникновении стада или любой другой сложной структуры популяции реакция отдельной особи на изменение среды бывает неодинаковой (например, защита от врагов и добыча пищи не падают в полной мере на молодых особей).

Суть такой сложной структуры популяции в следующем: все более усложняющиеся отношения популяций с внешней средой увеличивают относительную независимость особи от ее случайных, неблагоприятных влияний. Степень «овладения» окружающим миром, поэтому мо-

жет служить одним из критериев при сравнении групп, шедших по пути неограниченного прогресса.

Развитие материи к социальной форме движения осуществлялось в ходе эволюции жизни на Земле по нескольким направлениям. Возникновение разных ступеней социальной структуры известно среди общественных насекомых (пчелы, муравьи, термиты) и в ряде групп позвоночных животных (копытные, зубатые китообразные, приматы и др.). Несомненно, эти группы стоят на разных ступенях самопознания, но все они – эволюционные попытки выхода на более высокий уровень организации материи. По каким-то причинам развитие в направлении социальности оказывалось заторможенным то на одном, то на другом из его этапов. Только в одной из ветвей приматов (человек) социальность привела к развитию общества.

Итак, увеличение относительной независимости от прежних условий существования, освоение новых (более разнообразных) условий, приобретение группой каких-то новых перспективных особенностей типа ароморфозов, более высокая степень овладения окружающим миром – вот некоторые из главнейших критериев неограниченного прогресса.

Другими критериями служат: повышение выживаемости особей, рост объема хранящейся каждой особью информации и совершенствование информационных связей между особями, автономизация онтогенеза, преодоление определенных энергетических барьеров и т.д.

**Биологический прогресс.** Известно много примеров, когда один какой-нибудь вид процветает – широко распространяется, а у другого численность особей сокращается и область распространения постепенно сужается.

При неограниченном прогрессе не всегда наблюдается увеличение численности особей в группах. «Низших» организмов часто оказывается значительно больше по абсолютному количеству, чем высокоорганизованных. Так, например, в 1 м почвы живет до 20 млрд. (!) особей простейших.

«Высокоорганизованные» существа, обладая более совершенными приспособлениями, обеспечивают процветание не увеличением числа особей, а возрастанием выживаемости каждой отдельно взятой особи. Но эта тенденция проявляется лишь при сравнении крупных групп организмов. Успех же конкретного вида в борьбе за существование чаще всего выражается увеличением численности особей в популяциях, числа популяций, расширением ареала вида. Эти особенности и характеризуют биологический прогресс.

Биологический прогресс достигается как усложнением, так и упрощением организации. Для организма паразита, обитающего внутри тела хозяина, большинство систем органов оказываются бесполезными. Упрощение организации при паразитизме бывает обусловлено переходом животных и растений от активного способа питания к пассивному, от подвижного образа жизни к сидячему. При этом у организмов редуцируются органы, несущие активные функции (конечности, нервная система, корни, листья и т.п.), но значительного развития достигают такие органы, как присоски, прицепки, половая система. В результате подобное упрощение организации ведет к увеличению численности вида и его экологическому процветанию.

Например, водные цветковые растения, растения-паразиты и полупаразиты, животные-паразиты, усоногие раки, оболочники и другие организмы, эволюция которых шла по пути упрощения организации, являются биологически процветающими формами.

Увеличение численности вида нельзя рассматривать как абсолютный критерий биологического прогресса. Увеличение числа особей любых видов должно иметь какую-то величину, ограниченную хотя бы пространством Земли. Далеко не просто определить степень биологического прогресса, используя критерий численности при сравнении далеких видов. Естественно, что численность слона несравнима с численностью дизентерийной амебы или домового мухи.

С такими же трудностями мы сталкиваемся при попытке уточнения степени экологического расцвета вида, сравнивая размеры ареала и число подвидов внутри вида. Все эти показатели в качестве критерия биологического прогресса могут быть применены лишь в пределах группы близких видов.

В качестве критерия биологического прогресса внутри семейств и отрядов используется не число особей, а число видов в родах или число родов в разных семействах. Внутри отряда всегда есть отдельные семейства, очень многочисленные по числу входящих в них родов: внутри семейства отдельные роды резко отличаются по числу входящих в них видов. Группы, выделяющиеся численно в данном таксоне, и будут биологически прогрессивными. Таким образом, важным критерием биологического прогресса оказывается число дочерних форм, образовавшихся из родоначальной группы.

Биологический прогресс отражает успех группы в борьбе за существование. Успех может

достигаться упрощением и усложнением организации; следовательно, «носителями» биологического прогресса могут быть как «высоко-, так и низкоорганизованные» формы. На знаменитый вопрос Дж. Хаксли «Кто прогрессивнее, туберкулезная бацилла или человек?» можно дать такой ответ: и туберкулезная бацилла, и человек – формы биологически прогрессивные, поскольку не сокращается занимаемый ими ареал и не падает их численность.

**Групповой (ограниченный) прогресс.** Каждая крупная таксономическая группа отличается от остальных таких же групп определенным планом строения. Возникновение и совершенствование организации, происходящее в процессе эволюции данной крупной группы, составляет содержание группового прогресса.

Этот прогресс отражает главные пути развития групп в разных царствах живой природы. Критерием такого прогресса является совершенствование морфофизиологической организации всей группы при сохранении общего плана строения. Например, критериями группового прогресса для архегониальных растений служат усиление прикрепления к субстрату, переход ведущей роли к спорофиту в онтогенезе, появление сосудов и т.д.

Возникновение проводящей системы, эпидермиса, устьичного аппарата, корневой системы имело важное значение для освоения высшими растениями суши. Этот процесс имел бы ограниченные последствия, если бы одновременно с перечисленными изменениями у растений не произошло освобождение процесса полового размножения от наличия капельно-жидкой воды. Подобные изменения дали возможность потомкам примитивных наземных растений расширить среду обитания и привели группу к биологическому прогрессу.

Кроме подобных морфофизиологических критериев существуют молекулярно-генетические критерии, отражающие изменения в организации популяций и видов, и критерии, отражающие изменения места группы в биогеоценозах.

План строения представителей крупных групп, таких, например, как типы, классы, определяет потенциальные возможности группы к дальнейшей эволюции.

Например, из животных две группы в наибольшей степени освоили сушу – членистоногие и позвоночные. Хитиновый покров, трахейное дыхание, преобладание врожденных рефлексов над приобретенными жестко определяют организацию членистоногих. В биосфере Земли этот план строения группы обеспечил огромное разнообразие форм членистоногих по отдельным деталям, но объединяемых общими принципиальными чертами строения; численность видов только одной группы членистоногих (насекомых) превышает общее число всех остальных животных на Земле.

У позвоночных же основные черты строения (внутренний скелет, развитие центральной нервной системы, преобладание условных рефлексов над безусловными и др.), напротив, оказались менее удачными для создания разнообразия видовых форм, но чрезвычайно перспективными для все возрастающего увеличения степени сложности организации разных групп.

Групповой прогресс определяется не одним признаком, а комплексом их, возникших в процессе эволюции не сразу, а постепенно, на протяжении длительного исторического развития.

Например, млекопитающие как группа характеризуются живорождением, теплокровностью, возникновением совершенной терморегуляции, определенным типом строения зубной системы, черепа, специфическим развитием головного мозга и т. д. Все эти признаки порознь имеются у разных групп рептилий, положивших начало стволу млекопитающих. И только после того как эти признаки, возникшие в разное время и у разных групп, объединились в одной из переходных между рептилиями и млекопитающими группе, выделилась новая группа позвоночных – класс млекопитающих.

**Биотехнический прогресс.** При сравнении филогенетических групп неродственного происхождения можно выделить органы и системы органов, которые с разной степенью эффективности выполняют одни и те же или сходные функции. Биотехнический прогресс выражается в возникновении «биотехнического» совершенства природы.

В процессе эволюции наблюдается дифференциация, централизация органов и функций, что приводит к более эффективному выполнению любой из самых специальных функций; происходит как бы «увеличение, усиление, ускорение» выполнения всех жизненных отправлений. При этом нередко бывает и так, что орган какого-либо более древнего вида функционально (с технической точки зрения) оказывается совершеннее, чем соответствующий орган у представителя молодой группы.

Так, органы, воспринимающие колебания субстрата у ряда рыб, амфибий и рептилий, в морфофункциональном отношении более совершенны, чем такие же органы у птиц и млекопи-

тающих. Точно так же орган обоняния у ряда членистоногих функционирует во много раз эффективнее аналогичных органов у позвоночных.

Основным критерием «биотехнического прогресса» считают энергетические показатели организма, «коэффициент полезного действия» органов и систем (В. Франц).

Так, например, при выходе позвоночных на сушу общий план строения глаза сохраняется, но усиливается его разрешающая способность. Если у рыб и земноводных аккомодация глаза происходит путем перемещения хрусталика-линзы, то у рептилий, птиц и млекопитающих вырабатываются механизмы, быстро изменяющие форму хрусталика, что помогает произвести более точную фокусировку изображения с меньшими энергетическими затратами.

Точно так же переход от стопохождения (у большинства рептилий) к пальцехождению (у многих млекопитающих) признан более эффективным способом передвижения на земле, так как он обеспечивает совершенство толчковой опоры и увеличение скорости передвижения.

Сущность биотехнического прогресса, как и любой другой формы прогресса, состоит в возникновении адаптации под действием естественного отбора.

## 7.2. ВЗАИМОСВЯЗЬ РАЗНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ ПРОГРЕССА

Отдельные формы эволюционного прогресса выступают не изолированно, а находятся в сложном взаимодействии. Часто трудно вычлнить «чистый» результат той или иной формы прогресса, что обусловлено сопряженностью их действия в ходе эволюции и общностью движущих сил – элементарных эволюционных факторов.

Развитие по магистральной линии эволюции, приведшее к появлению социальной формы движения материи (неограниченный прогресс), шло не плавно, а со многими отклонениями.

Для успеха в этом направлении, по-видимому, нужны были, с одной стороны, изменения в разных системах органов, а с другой – существование группы в постоянно усложняющейся и разнообразной среде. Об этом свидетельствуют примеры развития таких групп, как социальные насекомые и некоторые виды зубатых китов (дельфины).

Достигшие изумительной сложности в организации социальной жизни, общественные насекомые не смогли перейти рубеж, отделяющий биологическую и социальную формы движения материи, видимо, потому, что для этого оказалась малоперспективной организация их нервной системы (преобладание инстинктов над индивидуальным обучением).

Другая ветвь древа жизни, близко подошедшая к социальной форме движения материи, – некоторые виды дельфинов, обладающие мозгом, по ряду морфологических особенностей превосходящим человеческий, – не могла перейти рубликон из-за глубокой специализации остальных органов к очень стабильным и сравнительно однородным условиям водной жизни.

И при развитии общественных насекомых, и при развитии дельфинов, как и во всех других случаях возникновения социальности в мире животных, все изменения в этом направлении оказывались в то же время и важными этапами биологического прогресса, определяющего успех группы в конкретных условиях существования.

Обычно изменения в направлении повышения организации не ограничиваются преобразованиями отдельных органов, а касаются организма в целом. Они ведут к коренному изменению образа жизни, эволюционных потенциалов их носителей. Другая особенность прогрессивных морфофизиологических изменений (типа ароморфозов) – это их эволюционная «фундаментальность», стойкость.

Например, для эволюции всей последующей жизни значительным событием, имеющим отношение ко всем формам будущего прогресса живого, оказалось образование эукариотных форм.

Такие эволюционные приобретения, как преобразование ядерного аппарата клеток, интенсификация процессов обмена веществ, связанная с совершенствованием ферментативных внутриклеточных систем, возникновение полового процесса и многоклеточности, нарастающая в ходе эволюции дифференцировка индивидов и многие другие, оказывались одновременно связанными с биотехническими, морфофизиологическими, экологическими и неограниченными формами прогрессивного развития.

Прогрессивному развитию способствует обитание эволюционирующей группы в пограничной зоне, за пределами которой находятся новые и богатые пищей зоны. Выход в новую адаптивную зону способствует крупным эволюционным скачкам. Захват новых адаптивных зон вначале идет медленно, используя уже имевшиеся приспособления в пограничной зоне (преадаптации), но с выходом в новую зону темпы эволюции группы ускоряются, так как при этом ароморфозы дают большие преимущества в смысле использования среды. На основе



достигнутой организации идет экологическая экспансия (биологический прогресс) ароматной ветви.

## ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ

1. Что такое макроэволюция? Как связаны между собой процессы микро- и макроэволюции?
2. В чем основные трудности изучения процессов макроэволюции?
3. Каковы эволюционные предпосылки возникновения стабильности онтогенеза?
4. Каковы основные направления преобразования онтогенеза животных и растительных организмов в эволюции?
5. Опишите возможные механизмы возникновения филогенетических изменений в онтогенезе.
6. Каковы главные направления онтогенетических изменений в филогенезе млекопитающих и двудольных?
7. Перечислите и охарактеризуйте возможности разных методов определения скоростей эволюционного процесса.
8. В чем заключаются общие предпосылки филогенетического изменения органов и функций?
9. В чем причины и каковы механизмы вымирания видов, редукции органов?
10. Проиллюстрируйте на примерах возникновения генетического кода, ядра клетки, семян, органов зрения и т.п. сопряженность изменений структуры и функции в ходе эволюции.
11. Почему понятие «прогресс» всегда относительно? Обоснуйте примерами.

## РАЗДЕЛ VIII. ЧАСТНАЯ ФИЛОГЕНЕТИКА

### 8.1. ТЕОРИЯ АНТРОПОГЕНЕЗА

Проблема антропогенеза относится к числу сложнейших естественнонаучных и философских проблем.

**Биологический (естественнонаучный) аспект** проблемы заключается в происхождении и эволюции рода *Номо*, в определении места человека разумного в животном мире, его родстве с другими приматами и особенно с ближайшими родичами – современными человекообразными обезьянами. Речь, следовательно, идет об эволюции человека как биологического вида и факторах, которые обусловили этот процесс.

**Философская сторона проблемы** состоит в возникновении качественно нового существа в истории органического мира – человека мыслящего, наделенного сознанием и речью; в появлении социальных институтов: труда, общественного производства, общества со всеми присущими ему атрибутами.

#### Место человека в системе животного мира

Тип Хордовые  
 Подтип Позвоночные  
 Класс Млекопитающие  
 Подкласс Плацентарные  
 Отряд Приматы  
 Подотряд Антропоморфные приматы  
 Секция Узконосые обезьяны Старого Света  
 Надсемейство Гоминоиды (Антропоиды)  
 Семейство Гоминиды (Люди)  
 Вид Человек разумный (*Homo sapiens*)  
 Подвид Человек современный (*H. s. sapiens*)

#### Концепции антропогенеза

В 1871 принципиальное решение части проблемы антропогенеза дал Ч. Дарвин, доказав происхождение человека от «некоей нижестоящей животной формы». На основании многочисленных, главным образом сравнительно-анатомических и эмбриологических данных он обосновал идею родства человека и современных человекообразных обезьян (антропоидов), следовательно, и общности их происхождения от древней исходной формы.

Так возникла **симиальная концепция антропогенеза**. Согласно этой концепции человек

и современные антропоиды произошли от общего предка, жившего в отдаленную геологическую эпоху и представлявшего собой, по мнению Ч. Дарвина, ископаемое обезьяноподобное существо (остатки ископаемых приматов и человека при жизни Ч. Дарвина практически не были известны).

Наряду с накоплением палеоантропологических данных **дарвиновской теории антропогенеза**, за последние десятилетия наука получила новые свидетельства теснейшего родства человека и современных антропоидов: физиологические, биохимические, генетические, иммунологические данные. Речь идет о сходстве систем групп крови (особенно АВО), белков, ферментов, кариотипа, ДНК и т.д.

От общей исходной формы в середине третичного периода разошлись две ветви эволюции: первая, **понгидная**, приведшая спустя много миллионов лет к современным человекообразным обезьянам, и вторая, **гоминидная**, развитие которой, в конечном счете, привело к появлению человека современного анатомического типа.

**Ветвь высших обезьян** эволюционировала в направлении приспособления к древесному образу жизни: удлинение передних и укорочением задних конечностей, укорочение большого пальца кисти, удлинение и сужением костей таза, развитие гребней на черепе, резкое преобладанием лицевого отдела черепа над мозговым и т.д.

**Человеческая ветвь**, напротив, развивалась в направлении приспособления к наземному образу жизни – прямохождению, освобождению передних конечностей от функции опоры, использованию их для употребления природных предметов в качестве орудий, а в дальнейшем и к изготовлению искусственных орудий, что и было решающим в выделении человека из природного мира.

Это обусловило удлинение нижних и укорочение верхних конечностей, утрату стопой хватательных функций и превращение ее в орган опоры выпрямленного тела, бурное развитие головного мозга, преобладание мозгового черепа над лицевым, исчезновение гребней, надглазничного валика и других элементов мышечного рельефа черепа, образование подбородочного выступа на нижней челюсти и т.д.

#### **Стадиальная концепция.**

Вся дальнейшая эволюция человека представлялась как ряд последовательно сменявшихся друг друга во времени типов, каждый из которых характеризовался определенными морфологическими чертами, уровнем развития материальной культуры, вероятно, социального поведения, сознания, речи, общественной структуры и т.д.

Отечественные антропологи выделяют четыре стадии антропогенеза:

1. Предшественники человека – австралопитековые;
2. Древнейшие люди – прогрессивные австралопитеки, архантропы (питекантропы, синантропы, атлантропы, мауэровский человек и др.);
3. Древние люди – палеоантропы (неандертальцы разных морфологических типов и разного геологического возраста);
4. Ископаемые люди современного анатомического типа неоантропы (кроманьонцы).

Стадиальная теория антропогенеза в последнее время подверглась серьезной ревизии. Доказано длительное сосуществование гоминид разных эволюционных уровней, многие находки передатированы, морфологические типы гоминид оказались не столь жестко связаны с археологическими культурами.

Актуален вопрос о времени выделения ветви гоминид от общего с человекообразными обезьянами предка. Здесь отмечают два подхода.

Первый связан с **морфологическими свойствами и древностью ископаемых гоминидов** – представителей общей группы гоминид и антропоидов. Палеонтологи настаивают на разделении стволов человеческих и понгид примерно 16 млн. лет назад.

Второй подход – **неонтологический** – основан на древности расхождения двух стволов пропорционально накоплению мутаций в структуре ДНК. Генетики считают, что разделение стволов произошло на более близком промежутке к нашему времени (8-6 млн. лет назад).

Существуют две основные точки зрения, касающиеся происхождения человека современного типа. Согласно одной, *H. sapiens* возник в нескольких местах планеты из разных предковых форм, принадлежащих к палеоантропам (или даже архантропам) – **гипотеза полицентризма**.

Согласно другой, существовало единое место возникновения человечества из какого-то одного общего предкового ствола – **гипотеза моноцентризма**.

Однако в последнее время вырисовывается комплексная, объединяющая все главней-

шие аргументы той и другой концепции гипотеза, получившая название **гипотезы широкого моноцентризма** (Я.Я. Рогинский), согласно которой человек современного типа возник где-то в Восточном Средиземноморье и в Передней Азии. Именно здесь находят наиболее выраженные промежуточные между неандертальцами и ранними ископаемыми формами *H. sapiens* (*кроманьонцами*) костные останки.

## 8.2. СТАДИИ ЭВОЛЮЦИИ ПРИМАТОВ И РОДА *НОМО*

Приматы возникли от примитивных насекомоядных млекопитающих (Insectivora), отдельные группы которых перешли к лазающей древесной жизни. К основанию эволюционного ствола приматов, возможно, близки древесные землеройки – тупайи (Tupaiaidae), обитающие ныне в тропических лесах Малайского полуострова и Филиппинских островов.

Эволюционная ветвь насекомоядных, ведущая к приматам, обособилась, вероятно, еще до конца мезозоя (ок. 60 млн. л. н.). Из поздне меловых отложений известны ископаемые остатки животных, которых ряд палеонтологов рассматривает уже в качестве примитивных приматов. Это были **пургатории** (Purgatorius) – мелкие зверьки с признаками приспособлений к лазающей древесной жизни. Вероятно, они имели ночную активность, как и другие мезозойские млекопитающие, и питались насекомыми и плодами деревьев.

Из самых нижних горизонтов палеоцена известны остатки лемурув (Lemuroidea) – наиболее примитивной группы среди современных приматов. Лемуры ныне обитают в тропических лесах Мадагаскара, Африки и Южной Азии. Они ведут сумеречный и ночной древесный образ жизни.

От ветви лемурув – **дриопитеков** (30 млн. л.н.) – обособились **проконсулы**, которые жили на деревьях и питались плодами, и от которых в первой половине палеогена возникли настоящие обезьяны – антропоиды (Anthropoidea) (25 млн. л. н.).

Вероятно, их обособление от лемурув было связано с переходом к дневной активности, сопровождавшимся усилением роли зрения, увеличением размеров и совершенствованием строения головного мозга, развитием стайного образа жизни и связанных с ним социальных форм поведения. Примерно 17 млн. л. н. они распространились из Африки в Европу, Индию, Центр. Азию. 16 млн. л. н. произошло разделение на африканские и азиатские ветви антропоидов.

До конца 70-х гг. считали, что ископаемая обезьяна рамапитек находится в прямой связи с австралопитеками и, поэтому является общим предком человека и высших обезьян. Позднее предположили, что рамапитек, скорее всего, предшественник орангутана.

На роль предшественника австралопитека выдвигаются различные формы не похожие на орангутана. Например, европейская форма, как **рудапитек**, череп которого найден в Венгрии. Одна из аналогичных находок на территории Греции – **уранопитек** (грекопитек).

На роль предшественника предполагается также **африканский кениапитек**, относимый к «кругу рамапитеков» и живший около 10 млн. лет назад. Названная форма считается потомком более древних африканских человекообразных обезьян проконсулов из таксона дриопитеков.

В Китае найден **люфенгопитек** (люфенский сивапитек или рамапитек). У него также обнаружены черты сходства с австралопитеками.

Из всего сказанного можно сделать вывод: предшественниками гоминид были **высшие миоценовые приматы**, обладавшие чертами сходства с представителями рамапитеков, но не похожие на орангутанов и их предшественников.

Первые прямоходящие существа – **австралопитековые** – признаны наиболее ранними представителями семейства гоминид. Их биологические и культурные достижения столь велики, что некоторые исследователи считают их более значимыми, чем все последующие в истории рода *Номо*. Находки каменных орудий древностью более 2,7 млн. лет в Эфиопии, видимо, могут свидетельствовать об их связи с австралопитеками.

**Рамапитеки.** Ископаемые останки крупной обезьяны – рамапитека найдены в предгорьях Гималаев в Индии, Пакистане, Юго-Восточной Африке, Ближнем Востоке и Центральной Европе; по строению зубов занимают промежуточное положение между современными человекообразными обезьянами и человеком. Рамапитеки жили около 8-14 млн. лет назад. В это время, как показывают палеоклиматические данные, на Земле стало немного холоднее и на месте прежде необъятных тропических лесов стали возникать саванны. Именно в это время рамапитеки «вышли из леса» и стали приспосабливаться к жизни на открытом пространстве. На открытом пространстве преимущество получали те особи, которые могли дольше продержаться на двух ногах – в выпрямленном положении, которое позволяло в высокой траве высматривать

добычу и врагов.

Рамапитеки представляли большую и достаточно многочисленную группу видов. В период около 10-8 млн. лет назад (или раньше) не-многие виды (популяции?) их должны были сделать следующий шаг, начав использовать орудия труда не от случая к случаю, а регулярно и постоянно. Возможно, что именно это обстоятельство послужило причиной возникновения новой ветви форм человекообразных существ – австралопитеков (от лат. *australis* – южный, *pithecus* – обезьяна).

**Австралопитеки.** Наиболее древние находки австралопитековых (их иногда обозначают как «предавстралопитеки»), найденные в Восточной Африке (Кения), представлены большей частью зубами, фрагментами челюстей и отличаются большим абсолютным возрастом: Канопой (4,5 млн. лет), Лотагам (5,5 млн. лет), Лукейно (6,5 млн. лет). Они, как считают, являются переходными между приматами типа рамапитеков и истинными австралопитеками.

Наиболее древние из типичных австралопитеков найдены в Афарском треугольнике (в Эфиопии). Широко известна находка «Люси» – неполный скелет одного из древнейших представителей этого рода, найденный в 1974 г.

Австралопитеки – сравнительно крупные, приблизительно 20-65 кг массой, 100-150 см ростом, ходили на коротких ногах при выпрямленном положении тела. У них изменились пропорции туловища и конечности, получили мощное развитие мышцы ягодич, положение затылочного отверстия было сходно с таковым человека, что также говорит о выпрямленном положении тела.

Значительное сходство с человеком у австралопитековых отмечается в строении зубов и зубной системы: клыки небольшие (отличие от всех обезьян), зубы расположены в виде широкой, как у человека, дуги. У большинства видов предкоренные зубы двубугорковые, как у человека.

Масса мозга была близка к 450-550 г (средняя масса мозга горилл 460 г, но при этом надо учесть, что размеры тела у горилл много больше). Судя по внутренним слепкам мозговой полости черепа (эндокра-нам), при общем значительном развитии мозга, характерном для человека, выпуклости в заднем отделе височной области у австралопитеков еще не было.

Австралопитеки – обитатели открытых пространств. Слабое развитие клыков согласуется с предположением, что функции нападения и защиты у них должны были перейти к свободным рукам. Австралопитеки широко использовали как ударные орудия палки, камни, кости копытных и т.д.

Охотились они и на подобных себе. Были, как и люди, в основном правшами. Судя по строению зубной системы были всеядными.

Развитая передняя конечность с отставленным первым пальцем свидетельствует, что они могли быть способны к примитивной обработке орудий труда. Среди каких-то видов этих существ, по-видимому, началось освоение огня. Во всяком случае, следы длительно существовавшего костра найдены вместе с останками прометеева австралопитека.

Судя по ископаемым находкам, принадлежащим различным видам этих существ, они жили в периоде, видимо, с 8 000 000 до 750 000 лет.

Существовали различные виды австралопитеков: грацильные, массивные и прогрессивные варианты. Грацильные и массивные австралопитеки отличались по массе тела, линейным размерам, многим особенностям черепа (прежде всего, связанным с жевательным аппаратом), что было обусловлено разнообразием питания и местообитания. Грацильные австралопитеки всеядные, а массивные – преимущественно растительноядные.

**Человек умелый.** Первым представителем рода *Ното*, по мнению большинства специалистов, был прогрессивный вариант австралопитека – *H. habilis* («человек умелый»). В 1959-60 гг. на склоне кратера Нгоронгоро (плато Серенгети) в Олдовайском ущелье вместе с останками одного из австралопитеков (зинджантропа) были найдены кости скелета и череп человека умелого. Возраст находок определен в 2 млн. лет.

В 1961-1977 гг. несколько десятков фрагментов сходной формы были найдены здесь же и в других местах Африки (в частности, в районах Хадара, на берегу оз. Туркана, Кения).

Обращает на себя внимание большой размах изменчивости длины тела (109-152 см). Это же можно сказать и о других признаках. С чем мы имеем дело – с сильно выраженным половым диморфизмом или видовой изменчивостью? На этот вопрос пока нет однозначного ответа.

Масса головного мозга *H. habilis* была около 650 г (до 775 г), что заметно выше, чем у австралопитековых. В отличие от человекообразных обезьян и точно так же, как у современного человека, первый палец стопы Человека умелого не был отведен в сторону. Это показывает, что морфологические перестройки, связанные с **прямохождением**, здесь полностью завер-

шились. Концевые фаланги кисти *H. habilis* такие же короткие и плоские, как у настоящего человеческого существа.

Вместе с *H. habilis* были найдены грубые галечные и кости животных, явно расколотые для добывания мозга. Некоторые «рубилы» – кварцитовые гальки. Значение находок таких орудий огромно, так как *трудовая деятельность является границей, отделяющей Человека от остальной природы. H. habilis – творец галечной культуры.*

Первая популяция человеческих существ имеет древность 2-2,5 млн. лет. Но есть сообщения о находках в Китае более древнего человека (2,8 млн. лет). В Кении некоторые находки, относимые к роду Номо, датируются 4,1-5,3 млн. лет. Загадкой в археологии остается открытие в Якутии археологом Ю.А. Мочановым примитивных орудий с датировкой до 2 млн. лет. Можно предположить, что в Восточной Сибири также мог быть древнейший центр гоминизации.

**Архантропы.** К настоящему времени известно около десятка ископаемых форм (представленные останками многих десятков, если не сотен особей), занимающих по многим существенным признакам промежуточное положение между современным человеком, с одной стороны, и австралопитековыми – с другой. Все эти формы, существовавшие одновременно или частично сменявшие друг друга, жили примерно с 2 млн. до 140 тыс. лет назад. С зоологической точки зрения эти формы, названные архантропами (от греч. *archaios* – древний, *anthropos* – человек), видимо, относятся к одному большому виду, или надвиду (комплексу видов), – ***Homo erectus*** .

Внешне они были похожи на современного человека, хотя по таким существенным чертам, как мощное развитие надбровного валика, отсутствие настоящего подбородочного выступа, низкий и покатый лоб и плоский нос, они еще достаточно отличались от более поздних форм человека.

Масса их головного мозга (около 800-1000 г) значительно превосходила таковую *Homo habilis*, т.е. достигала или даже превосходила низшие пределы нормально развитого мозга современного человека (средняя масса мозга *H. sapiens* около 1300 г). В строении мозга древнейших людей были некоторые существенные особенности, отличающие его от мозга более развитых позднейших форм: передний отдел лобных долей имел клювовидную форму, теменная область была уплощена, височные доли – узкие.

Средний рост тела древнейших людей, несомненно, был не одинаков в разных частях Ойкумены. Считается, что средний рост мужчин *H. erectus* в Китае был около 160 см, женщин – 150 см; на Яве жили более рослые существа. О существовании значительного полового диморфизма в строении тела свидетельствуют резкие различия в размерах зубов мужских и женских черепов. Среди древнейших людей, возможно, были и более крупные формы.

Можно довольно подробно представить и образ жизни этих существ. Прежде всего, они отличались развитой орудийной деятельностью. С помощью уже совершенных ручных рубил, обтесанных с двух сторон, и каменных «сечек» – чопперов (разновидность рубила с односторонним рабочим краем; типичные рубила были более распространены в Европе, чопперы – в Азии) – эти люди могли разделывать убитых животных, успешно охотились на слонов, буйволов, носорогов, оленей, грызунов, крупных птиц (страусов и др.). Не упускали случая убить и съесть себе подобных. Значительную роль в пище древнейших людей играли ягоды, плоды, коренья, зелень.

Древние люди жили в основном в пещерах и были способны строить примитивные укрытия из крупных камней (типа «**каменных ящиков**»). На месте постоянных стоянок обычно использовали огонь (скорее всего, они поддерживали его долгие годы, зажженный, например, молнией). Суровая жизнь во многом еще мало отличалась от звериной. Об этом свидетельствует и то обстоятельство, что детская и юношеская смертность была очень высокой.

Трудовая деятельность, стадный образ жизни привели к дальнейшему развитию мозга. Архантропы переступили **рубикон**. Судя по размеру мозга, *они должны были обладать настоящей речью* (рубиконом для этого считается масса мозга, близкая к 750 г; именно при такой массе мозга овладевает речью ребенок современного человека). Речь, несомненно, была очень примитивной, но это была речь, а не отдельные сигналы животных.

Реконструкция мышц и связок и моделирование речевого аппарата показали, что (в отличие от Человека умелого, владевшего еще не всеми гласными) архантропы, жившие в пещерах Южной Франции около 450 тыс. лет назад, были в состоянии издавать такие звуки, как «аах», «чен», «реу», и овладели уже всеми гласными.

Эти прогрессивные в целом формы широко расселились по теплой зоне Африки, Европы и Азии и эволюционировали в нескольких различных направлениях. Сейчас известно значительное число форм древнейших людей. Наиболее известные – *питекантроп* (Ява), *синан-*

*троп* (Китай), *гейдельбергский человек* (Средняя Европа), *атлантроп* (Алжир), *телантроп* (Южная Африка), *олдовайский питекантроп* (Центральная Африка). Самый древний из них – телантроп, которого можно рассматривать как переходную форму существ, похожих на *H. habilis*, к типичным древнейшим людям типа синантропа.

По времени существование телантропа совпадает с существованием поздних австралопитеков и *H. habilis*. Предполагают, что телантроп успешно охотился и на Человека умелого, и на австралопитеков.

После периода максимального расцвета 600-400 тыс. лет назад эти формы быстро исчезли, видимо, дав начало новой группе – палеоантропам, или неандертальцам.

**Неандертальцы (палеоантропы).** Более чем в 400 местах Европы, Африки, Передней, Средней, Центральной и Восточной Азии, в Индонезии обнаружены ныне останки существ, живших от 250 до 40 (возможно, 30-25) тыс. лет назад. Они занимали промежуточное положение между архантропами и ископаемыми формами *Homo sapiens* как по строению тела, так и по развитию культуры. По месту первой находки (долина реки Неандерталь близ г. Дюссельдорфа) их называли неандертальцами.

Для неандертальцев характерны низкий скошенный лоб и затылок, сплошной надглазничный валик, большое лицо с широко расставленными глазами, обычно слабое развитие подбородочного выступа. Крупные зубы, короткая массивная шея, сравнительно небольшой рост (155-165 см). Пропорции тела были близки к таковым современного человека. Руки с широкими кистями и концевыми фалангами с ногтями, более широкими, толстыми и крепкими, чем у современного человека. Масса мозга около 1500 г, причем сильное развитие получили отделы, связанные с логическим мышлением.

На всех стоянках неандертальцев находят остатки мощных кострищ и кости крупных животных; обычно кости разбиты, видимо, для выедания мозга. Многие кости обгорелые, что свидетельствует о широком использовании огня для приготовления пищи. Среди костей животных, находящихся в таких «кухонных отбросах», нередко встречаются и кости самих неандертальцев, следовательно, и в этот период эволюции был обычен каннибализм. Видимо, ко всем людям чужих групп они относились, как к животным, охотились друг на друга. Обычными объектами охоты служили крупные млекопитающие. Орудия неандертальцев – остроконечники и скребла, топоры – были более совершенные, чем примитивные обработанные гальки.

Неандертальцы – неоднородная группа. Более древние по возрасту находки неандертальцев оказываются морфологически более прогрессивными, чем значительно более поздние формы.

Представители одной из прогрессивных ветвей быстро вытеснили своих предков по всей Ойкумене. Эта форма, в свою очередь, распалась на несколько, возможно, на две главные дифференцированные расы. Одна из них – **поздние неандертальцы** – характеризовалась описанными выше признаками; они имели мозг, в котором, как и у архантропов, форма лобных долей была клювовидной. Скелет имел крупные остистые отростки позвонков – свидетельство мощно развитой мускулатуры.

Другая линия – **ранние неандертальцы** – характеризовалась меньшим надбровным валиком, более тонкими челюстями, высоким лбом, заметным подбородком. Все эти грациальные черты в строении скелета определенно свидетельствуют о менее мощном физическом развитии. Отличалось и строение строения мозга – были более развиты передние лобные доли и сокращены клювовидные доли.

Наиболее типичны европейские неандертальцы, которые, видимо, произошли от более древних популяций 300-400 тыс. лет назад или даже раньше. На европейской территории известна целая группа находок ископаемых гоминид, которых в равной степени можно отнести к прогрессивным *H. erectus* и неандертальцам. Известны аналогичные формы и с внеевропейских территорий (Индия, Африка). Вероятнее всего, предшественники неандертальцев проникли в Европу через Гибралтар из Северной Африки.

Предшественники неандертальцев в Европе имели признаки зубной системы, напоминающие аналогичные у древних африканских гоминид и, как это ни парадоксально, у питекантропов Азии (синантропов). Современные материалы по ископаемым гоминидам говорят в пользу того, что в восточном очаге гоминизации потомки синантропа продолжали эволюционировать в направлении *H. sapiens* и, возможно, давали волны миграции на запад. Таким образом, не лишено основания предположение о метисном характере европейских неандертальцев.

В стадах этих ранних неандертальцев были более развиты внутригрупповые связи на охоте, при защите от врагов и от неблагоприятных природных условий. Представители поздних неандертальцев очень небольшими (видимо, семейными) группами могли выживать и побеж-

дать в борьбе за существование. В них был воплощен чрезвычайно обычный эволюционный принцип *мощного физического развития*, приносящий успех группе в борьбе за существование.

Ранние же неандертальцы оказались совершенно на ином эволюционном пути – они выжили в борьбе за существование благодаря **объединению сил отдельных индивидумов**.

**Кроманьонцы (неоантропы)**. Был ли неандерталец предком современного человека? В современной науке нет единого мнения на этот счет.

Одни ученые просто отрицают преемственность этих эволюционных типов.

Другие считают, что только какие-то популяции неандертальцев внесли вклад в формирование современного человека, но поздних «классических европейских» нельзя отнести к их числу. Они представляют собой очередную тупиковую ветвь на эволюционном древе человечества.

Третья точка зрения совсем сложная: в Передней Азии (и некоторых других районах) неандертальцы могли дать начало современному человеку, но в других – эстафета эволюции была передана от *H. erectus* человеку современного анатомического типа. В итоге чаще всего неандертальцы представляются не как стадия эволюции человека, а как раса (ветвь) развития раннего человека разумного.

Последние находки доказывают возможность метисации неандертальцев и сапиенсов. Фактически подтверждено отсутствие резкой интеллектуальной грани между указанными эволюционными типами. Так, в европейском палеолитическом памятнике Сен-Сезер найдены костные остатки неандертальцев вместе с орудиями кроманьонцев. Наконец, доказано существование обряда погребения у неандертальцев.

Кроманьонцы появились в эпоху вюрмского оледенения, около 100 тыс. лет назад. В соответствии с теорией «широкого моноцентризма», разработанной антропологом Я.Я. Рогинским, прародиной неоантропов была сравнительно обширная территория, охватывавшая Северную и Северо-Восточную Африку, Переднюю и Южную Азию.

Кроманьонцы заселили практически всю территорию Старого Света. Их костные останки известны не только в Европе, Азии, Африке, но и в Австралии. Они явились носителями культуры позднего палеолита, более прогрессивной по сравнению с ашельской и мустьерской культурами палеоантропов. Кроме того, переход от палеоантропов к неантропам (кроманьонцам) ознаменовался изменением общественной организации – на смену первобытному стаду пришло родовое общество. В эпоху позднего палеолита достигло расцвета изобразительное (пещерное и наскальное) искусство, ростки которого имелись еще у палеоантропов.

Очень сложен вопрос о возникновении подвида *H. sapiens sapiens*, к которому принадлежит современное человечество. В Европе, по данным палеоантропологии, он возник 35-40 тыс. лет назад. В это время стремительно меняется на более совершенную каменная индустрия, возникают такие человеческие атрибуты, как искусство, религия, родовой строй и т.д. Что послужило причиной столь резких изменений? Высказывались предположения о мутации, вызвавшей к жизни новый подвид, или о приходе нового человека откуда-то извне.

Существует несколько точек зрения на происхождение сапиенсов.

Согласно первой, в пределах Европы произошла трансформация неандертальца в сапиенса. В соответствии со второй сапиенс попал в Европу извне и метисировался с местными неандертальцами. Видимо, можно говорить о миграции человека современного типа из Африки и (или) Азии примерно 40 тыс. лет назад. В пользу данного предположения можно добавить такие важные аргументы, как факты большой древности остатков человека современного типа вне Европы.

Одним из самых значительных достижений мировой палеоантропологии последних лет стоит считать пересмотр взглядов на время возникновения человека современного типа – значительно дальше, чем 40 тыс. лет от наших дней. На территории Израиля найден череп (памятник Кафзех) сложившегося современного типа, который поражает своей древностью – от 92 до 115 тыс. лет. Очень древние датировки имеют африканские находки: танзанийские черепа Летоли-18 – до 120 тыс. лет, Мумба – до 130 тыс. лет; аналогичны датировки кенийских и южноафриканских находок. Таким образом, анатомический тип современного человека сложился вне Европы гораздо раньше.

Существует гипотеза, согласно которой судьба сапиенса выглядит так: он возник в Африке, южнее Сахары, более 100 тыс. лет назад, затем мигрировал в Переднюю Азию, откуда 35-40 тыс. лет назад переселился в Европу. На последнем этапе произошла ассимиляция с местными неандертальцами. Находки ископаемых людей в Передней Азии позволяют предположить, что смешение неандертальцев и современных по типу людей происходило и в этом

регионе, но в небольших масштабах. Однако сосуществование в одно время и на одних территориях гоминид различных типов не подтверждает принятую прежде стадиальную концепцию антропогенеза, которая предполагала существование в каждый конкретный отрезок времени одного вида гоминид.

После длительного сосуществования двух подвидов гоминид, примерно 40 тыс. лет назад, произошел демографический взрыв в популяциях современного по типу человека, который сопровождался увеличением плотности населения и прогрессивными изменениями в области материальной и духовной культуры. Примерно в это же время сапиенсы мигрируют на восток, встречая на своем пути потомков восточных питекантропов и частично с ними смешиваясь. Об этом свидетельствуют находки кроманьонцев смешанного типа на территории Сибири, Дальнего Востока и др.

Анализ мирового распределения изменчивости структуры митохондриальной ДНК, проведенный американскими исследователями, позволил предположить, что все человечество произошло от женщин одной популяции, живших южнее Сахары около 200 тыс. лет назад.

Появление современного подвида людей в Европе совпало с его быстрым распространением в Азии и Австралии. Очевидно, что местные различия в климате способствовали расовой дифференциации человечества, которую мы наблюдаем в настоящее время.

### Основные этапы развития Человека разумного.

В развитии человека разумного можно выделить следующие этапы.

Первый – небывалое духовное, психическое развитие Человека разумного. Только Человек разумный достиг такого понимания природы, такого уровня **самопознания** (человек, по философскому определению, – это «материя, познающая самое себя»), который сделал возможным создание искусства (возраст первых наскальных изображений 40-50 тыс. лет).

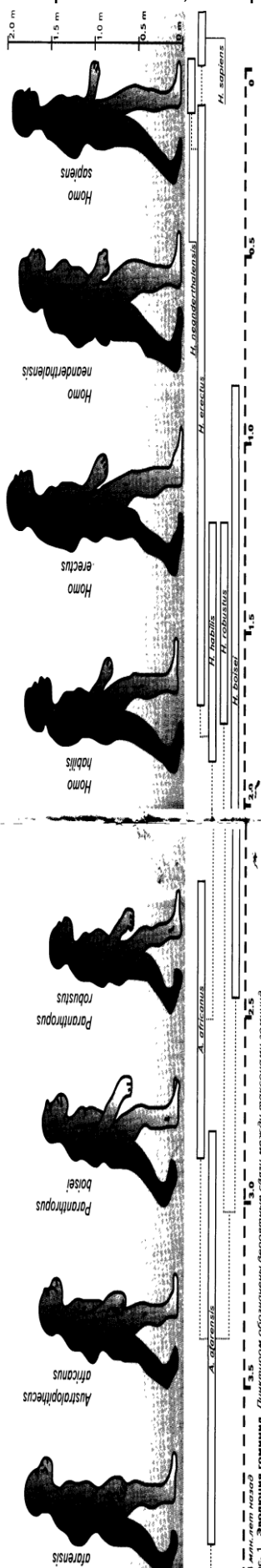
Вторым величайшим достижением эволюции Человека разумного были открытия, приведшие к **неолитической революции** – приручению животных и окультуриванию растений (около 10 тыс. лет назад). До этого человек был полностью зависим от среды при добыче пищи и одежды. Теперь зависимость стала осуществляться через контроль над некоторыми сторонами среды обитания. Практически все домашние животные и культурные растения созданы нашими далекими предками много тысяч лет назад.

Третьим крупнейшим этапом в истории современного Человека была **научно-техническая революция** (в последние 2 тыс. лет и особенно в последние 3-4 столетия). Техническая мощь Человечества ныне такова, что оно может по своему желанию менять условия существования в крупных районах нашей планеты, обеспечивать условия для жизни в районах, прежде совершенно недоступных (Арктика и Антарктика), в воздухе, на воде, наконец, в ближнем Космосе. Одновременно с ростом могущества Человечества **происходит все более полное раскрытие способностей и склонностей каждого отдельно взятого человека.**

*Эволюция Человека вышла из-под ведущего контроля биологических факторов и направляется действием иных – социальных сил.*

### 8.3. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЧЕЛОВЕКА РАЗУМНОГО НА РАСЫ

Все современное человечество принадлежит к единому полиморфному виду – *Homo sapiens*. Единство человечества основано на общности происхождения, социально-психического развития, на неограниченной способности к скрещиванию людей даже очень различных рас, а также на практически одинаковом уровне общего физического и





умственного развития представителей всех рас.

Вид *H. sapiens* распадается на три «большие» расы: австрало-негроидную, европеоидную и монголоидную.

**Австрало-негроидная (негроидная) раса** характеризуется темным цветом кожи, волнистыми или курчавыми волосами, широким и мало выступающим носом, поперечным расположением ноздрей, толстыми губами и рядом черепных признаков.

**Европеоидная (евразийская)** – светлой или смуглой кожей, прямыми или волнистыми мягкими волосами, хорошим развитием волосяного покрова на лице мужчин (борода и усы), узким выступающим носом, тонкими губами и также рядом черепных признаков.

**Монголоидная (азиатско-американская)** – смуглой или светлой кожей, прямыми, часто жесткими волосами, средней шириной носа и губ, уплощенностью лица, сильным выступанием скул, сравнительно крупными размерами лица, заметным развитием эпикантуса («третьего века»).

Эти три главные расы различаются и распространением. До эпохи европейской колонизации австрало-негроидная раса была распространена в Старом Свете к югу от тропика Рака; европеоидная – в Европе, Северной Африке, Передней Азии и Северной Индии; монголоидная – в Юго-Восточной, Северной, Центральной и Восточной Азии, Северной и Южной Америке.

Между этими большими расами, каждая из которых состоит из нескольких меньших, существуют переходные расы.

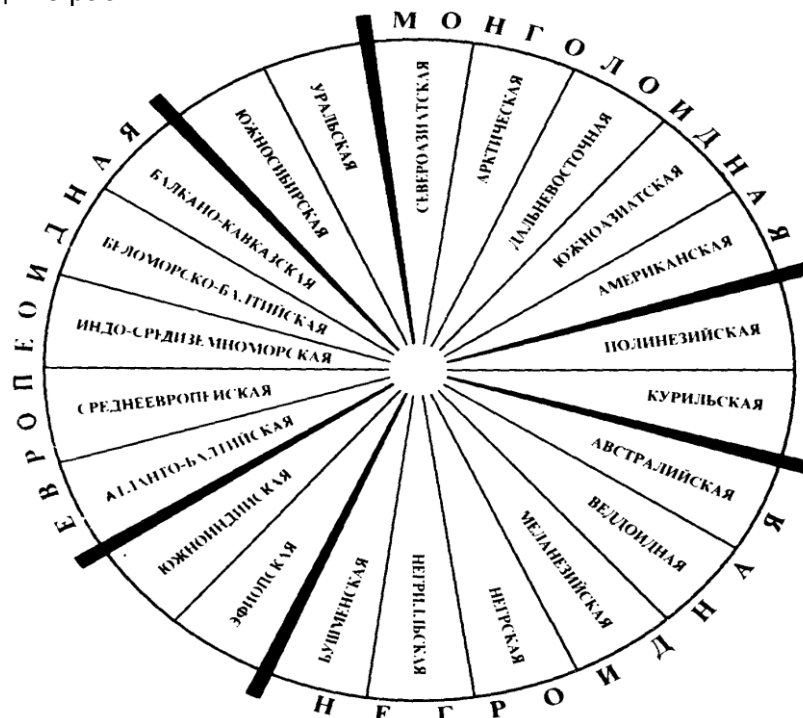


Схема взаимоотношения современных рас человека (по Я.Я. Рогинскому и М.Г. Левину, 1978)

**Доказательства единства рас.** Несомненно, все основные «человеческие» признаки были приобретены нашими предками до расхождения вида на отдельные расы. Различия между расами касаются лишь второстепенных признаков, обычно связанных с частными приспособлениями к конкретным условиям существования

По массе же мозга различия между отдельными территориальными группами оказываются большими, чем между разными большими расами (так, например, средняя масса мозга русских и украинцев 1391 г, а бурятов – 1508 г).

Дополнительными доказательствами единства человечества служат, например, локализация у представителей всех рас кожных узоров типа дуг на втором пальце (у человекообразных обезьян – на пятом), одинаковый характер расположения волос на голове и др.

Рассмотрим некоторые **адаптивные расовые признаки.**

Темный цвет кожи оказывается приспособлением к солнечному облучению; темная кожа менее повреждается лучами солнца, так как слой меланина препятствует проникновению ультрафиолетовых лучей в глубь кожи и предохраняет ее от ожогов. Курчавые волосы на голове негра создают как бы плотную войлочную шапку, надежно защищающую голову от палящих

лучей солнца (в волосах негров больше воздухоносных полостей, чем в волосах монголоидов, что еще более увеличивает термоизоляционные свойства волос). Характерную для тропических рас вытянутую, высокую форму черепа также, видимо, следует рассматривать как своеобразное приспособление, препятствующее перегреванию головы.

Очень крупные размеры носовой полости (характерные для некоторых европеоидных рас), возможно, в прошлом и в своем возникновении были связаны с необходимостью создания своеобразной «нагревающей камеры» для холодного воздуха (крупные носы характерны для коренных жителей Кавказа и центральноазиатских нагорий). Отложение жировой клетчатки на лице у детей монголоидов могло в прошлом иметь приспособительное значение как адаптация против обмерзания в условиях холодных континентальных зим. Узость глазной щели, складка века – эпикантус, характерные для монголоидов, также могут иметь приспособительный характер как особенности, помогающие предохранять глаз от ветра, пыли, отраженного от снегов солнечного света.

Вероятно, многие из адаптивных признаков могли возникать в разных популяциях человека параллельно и поэтому не могут быть доказательствами тесного родства таких популяций. Независимо приобрели некоторые внешне сходные черты меланезийцы и негроиды, бушмены и монголоиды, независимо возникал в разных частях Ойкумена признак невысокого роста (карликовость), характерный для многих племен, попавших под полог тропического леса (например, пигмеи Африки и карликовые племена Новой Гвинеи).

**История формирования рас.** Судя по ископаемым находкам, а также по особенностям биохимического состава крови и другим признакам, можно сказать, что негроидная и европеоидная расы несколько ближе друг к другу и, вероятно, имеют один общий корень. Облик таких «негро-европеоидов» близок к таковому современных австралийских аборигенов – людей со светлой и смуглой кожей, частично европеоидными, частично негроидными чертами лица. Разделение человечества на монголоидную и европеоидно-негроидную расы произошло раньше.

В дальнейшей истории заселения Земли Человечеством важным этапом было проникновение предков современных австралийских аборигенов в Австралию и представителей монголоидной расы сначала в Северную, а затем и в Южную Америку. Все эти события происходили 40-30 тыс. лет назад и отражают последние этапы становления человека современного типа. Интересно, что развивавшиеся затем в условиях сравнительно большой изоляции американские племена утратили часть характерных монголоидных черт (свидетельство вторичности расовых признаков и их сравнительно большой изменчивости).

#### 8.4. ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ЧЕЛОВЕКА В БУДУЩЕМ

*С возникновением человека как социального существа биологические факторы эволюции постепенно ослабляют свое действие и ведущее значение в развитии человечества приобретают социальные факторы.*

Однако человек по-прежнему остается существом живым, подверженным законам, действующим в живой природе. Все развитие человеческого организма идет по биологическим законам. Длительность существования отдельного человека ограничена опять-таки биологическими законами: нам надо есть, спать и отправлять другие естественные потребности, присущие нам как представителям класса млекопитающих. Наконец, процесс размножения у людей протекает аналогично этому процессу в живой природе, полностью подчиняясь всем генетическим закономерностям. Человек как индивид остается во власти биологических законов. Совершенно иное дело оказывается в отношении действия эволюционных факторов в человеческом обществе.

**Естественный отбор** как основная и направляющая сила эволюции живой природы с возникновением общества, с переходом материи на социальный уровень развития **резко ослабляет свое действие** и перестает быть ведущим эволюционным фактором. Было бы, однако, неправильно полностью отрицать существование отбора в человеческом обществе.

Отбор остается в виде силы, сохраняющей достигнутую к моменту возникновения Человека разумного биологическую организацию, выполняя известную стабилизирующую роль. Ранняя абортивность зигот (составляет около 25 % от всех зачатий) является результатом естественного отбора. Другим ярким примером действия стабилизирующего отбора в популяциях людей служит заметно большая выживаемость детей, масса которых близка к средней величине.

**Мутационный процесс** – единственный эволюционный фактор, который **сохраняет прежнее значение** в человеческом обществе. В среднем большинство мутаций возникает с

частотой 1:100000 – 1:10000 000 гамет. Примерно один человек из 40 000 несет вновь возникшую мутацию альбинизма; с такой же (или очень близкой) частотой возникает мутация гемофилии и т.д.

Вновь возникающие мутации постоянно меняют генотипический состав населения отдельных районов, обогащая его новыми признаками. Давление мутационного процесса, как известно, не имеет определенного направления. В условиях человеческого общества вновь возникающие мутации и генетическая комбинаторика ведут к постоянному поддерживанию уникальности каждого индивида. Социальные процессы ведут к увеличению возможности более полного раскрытия этой индивидуальности.

В последние десятилетия темп спонтанного мутационного процесса в ряде районов нашей планеты может несколько повышаться за счет локального загрязнения биосферы сильнодействующими химическими веществами или радиацией.

Создавая и поддерживая разнообразие особей, мутации в то же время являются крайне опасными в условиях ослабления действия естественного отбора из-за увеличения генетического груза в популяциях. Рождение неполноценных детей, общее снижение жизнеспособности особей, несущих вредные (вплоть до полублетальных) гены, – все это реальные опасности на современном этапе развития общества.

**Изоляция** как эволюционный фактор еще недавно играла заметную роль. С развитием средств массового перемещения людей на планете остается все меньше генетически изолированных групп населения. Нарушение изоляционных барьеров имеет большое значение для обогащения генофонда всего человечества. В дальнейшем эти процессы неизбежно будут приобретать все более широкое значение.

Иногда при нарушении изолирующих барьеров наблюдаются вспышки формообразования (например, в Океании в результате встречи европеоидов и монголоидов; на Гавайях, в Южной и Центральной Америке, формирование современного смешанного населения Сибири и т. д.).

Последние из элементарных эволюционных факторов – **волны численности** – еще в сравнительно недавнем прошлом играли заметную роль в развитии человечества. Во время эпидемий холеры и чумы, всего лишь несколько сотен лет назад, население Европы сокращалось в десятки (!) раз. Такое сокращение могло быть основой для ряда случайных, ненаправленных процессов изменения генофонда населения отдельных районов. Ныне численность человечества не подвержена таким резким колебаниям. Поэтому влияние волн численности как эволюционного фактора может сказываться лишь в очень ограниченных локальных условиях.

В современном обществе неизменным, видимо, осталось лишь давление мутационного процесса. Давление естественного отбора, волн численности и изоляции резко сокращается. В связи с этим не приходится ожидать какого-либо существенного изменения биологического облика человека, сложившегося уже у неантропов.

**Текущие в человечестве процессы ведут к усилению коллективного разума** (способов накопления, хранения, передачи информации, овладению все более широким спектром условий среды и т.д.), а **не к преимущественному размножению отдельных гениальных личностей**. Будущее человечества определяется не способностями отдельных гениев, а коллективным разумом всех членов общества.



Рис. Гипотетический облик «человека будущего», сконструированный исходя из предположения о незавершенной морфологической эволюции человека (по А.П. Быстрову, 1957)

Человек как вид возник в условиях чистой атмосферы, минерализованной лишь естественными соединениями пресной воды и т. д. Глобальные изменения некоторых, на первый взгляд несущественных, компонентов среды в современной биосфере могут оказаться основой возникновения совершенно нежелательных биологических последствий, ликвидация которых представит значительные трудности для общества.

Один из примеров – чрезвычайно широкое распространение в последние десятилетия во всем мире аллергических заболеваний. Аллергия – болезненная реакция организма (обычно кожных покровов и слизистых оболочек) на воздействие внешней среды – становится поистине болезнью века. Здесь мы также сталкиваемся с реакцией организма человека на не апробированные в ходе эволюции условия (повышенное содержание в атмосфере больших городов и

целых районов разных стран прежде отсутствовавших химических веществ и их соединений, необычные примеси в питьевой воде, использование в быту множества синтетических препаратов и т.д.).

**Эволюция человека как биологического вида теснее, чем это кажется на первый взгляд, связана с эволюцией множества видов животных, растений и микроорганизмов.**

В данном случае имеется в виду не простая зависимость человека от пищевых продуктов естественного происхождения, а непосредственная связь с другими организмами, обитающими внутри нашего тела, на поверхности кожи, во вдыхаемом воздухе и др. Обычно эти микроорганизмы безвредны, так как на протяжении сопряженной эволюции все они коадаптированы друг с другом и с человеком. Многие из микроорганизмов, населяющих наше тело, – ныне необходимые компоненты того своеобразного биоценоза, которым является тело человека (кишечная флора и фауна, молочнокислые бактерии, некоторые дрожжи и многие другие виды микроорганизмов).

Существуют и патогенные (болезнетворные) микроорганизмы, вызывающие как сравнительно легкие (например, грипп), так и тяжелые инфекционные заболевания (чума, холера, тиф, малярия и др.), которые тоже являются нашими неперенными эволюционными попутчиками. Становится ясным, что **мир будущего – это мир управляемых, а не истребленных инфекций**: человек смог полностью истребить оспу, но «освободившееся» место занимает более грозный вирус обезьяньей оспы, поскольку у нас нет эволюционно выработанного иммунитета к нему.

### ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ

1. Какие причины способствовали возникновению гоминид?
2. Где прародина человечества?
3. Возможно ли «очеловечивание» обезьян в наше время?
4. Объясните различия между расами современного человека с позиций эволюционного учения.
5. Некоторые фантасты считают, что у будущего человека будет огромная голова и небольшое туловище. Возможен ли такой путь эволюционного развития для человека?

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

### Основная литература

1. Биохимия филогенеза и онтогенеза: Уч. пос. / А.А.Чиркин, Е.О.Данченко, С.Б.Бокуть; Под общ. ред. А.А.Чиркина - М.: НИЦ Инфра-М; Мн.: Нов. знание, 2012. - 288 с.: ил.; 60x90 1/16. - (Высшее образование). (переплет) ISBN 978-5-16-006024-8 URL: <http://znanium.com/bookread2.php?book=318147>
2. Еськов Е.К. Эволюция Вселенной и жизни: учебное пособие / Е.К. Еськов. - М.: НИЦ ИНФРА-М, 2015. - 416 с.: 60x90 1/16 (Переплёт 7БЦ) ISBN 978-5-16-009419-9, 300 экз.1. URL: <http://znanium.com/bookread2.php?book=439750>
3. Клягин Н.В. Современная антропология [Электронный ресурс]: учеб. пособие / Н.В. Клягин. - М.: Логос, 2014. - 625 с. - (Новая университетская библиотека). - ISBN 978-5-98704-658-6. URL: <http://znanium.com/bookread2.php?book=468829>

### Дополнительная литература

1. Генетическая одиссея человека / Уэллс С., - 2-е изд. - М.:Альпина нон-фикшн, 2016. - 276 с.: ISBN 978-5-91671-277-3 URL: <http://znanium.com/catalog/product/912678>
2. Еськов Е.К. Биологическая история Земли: учеб. пособие. - М.: Абрис, 2012. - 462 с. URL: <http://www.studentlibrary.ru/book/ISBN9785437200384.html>
3. Михайлова И.А. Палеонтология: учебник / О.Б. Бондаренко, И.А. Михайлова. - 4-е изд., перераб. и доп. - М. : ИНФРА-М, 2018. - 490 с. - (Высшее образование: Бакалавриат). - www.dx.doi.org/10.12737/14551. URL: <http://znanium.com/bookread2.php?book=973609>
4. Печуркин, Н. С. Энергетическая направленность развития жизни на планете Земля (Энергия и жизнь на Земле) [Электронный ресурс] : монография / Н. С. Печуркин. - Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2010. - 405 с. - ISBN 978-5-7638-1954-0 URL: <http://znanium.com/bookread2.php?book=441090>
5. Хейзен Роберт. История Земли: От звездной пыли к живой планете: Первые 4 500 000 000 лет: Научно-популярное / Хейзен Р. - М.:Альпина нон-фикшн, 2016. - 346 с.: 60x90 1/16 (Переплёт) ISBN 978-5-91671-365-7. URL: <http://znanium.com/bookread2.php?book=913174>
6. Янин Б.Т. Система, филогения и эволюция рудистов. - М. : Либрис, 1995. - 228 с.; ил. ISBN 5-86568-085 URL: <http://znanium.com/bookread2.php?book=421709>

### Перечень ресурсов информационно-телекоммуникационной сети "Интернет", необходимых для освоения дисциплины (модуля)

- Scisne? / Теория эволюции - <https://scisne.net/s-15>
- Антропогенез - <http://megabook.ru/article/>
- Антропогенез.ру / Ученые против мифов - <http://antropogenez.ru/>
- Бэкмология / Эволюция. Часть 5 / Синтетическая теория эволюции - <http://becmology.ru/blog/applied/evolution05.htm>
- История и соотношение различных теорий эволюции органического мира - <http://zastav-nkk.ru/istoriya-i-sootnoshenie-razlichnyh-teorij-evolyutsii-organicheskogo-mira/>
- МИФЫ ОБ ЭВОЛЮЦИИ / Антидарвинизм как симптом интеллектуальной деградации - <http://www.ruskolan.com/rasa/evolution.htm>
- Синтетическая теория эволюции - <http://ru.science.wikia.com/wiki/>
- Синтетическая теория эволюции - Читайте подробнее на FB.ru - <http://fb.ru/article/44488/sinteticheskaya-teoriya-evolyutsii>
- Ссылки - <http://evolution.powernet.ru/links/>
- Теория происхождения человека, которую стоит прочитать - <https://xn----gtbdmohbpaitp0i4b.xn--p1ai/human-proishozhdeniya-cheloveka/>
- Теория эволюции - <http://bukvi.ru/estestvoznание/teoriya-evolyucii.html>
- Теория эволюции - <https://urbanculture.in/>

Ученые о теории эволюции - <https://azbyka.ru/uchenye-o-teorii-evolyucii>

Эволюционная теория - история развития, современная концепция, перспективы развития - [http://biomed.szgmu.ru/SZGMU\\_SITE/TL\\_Abstracts\\_of\\_lectures/Evolutionary\\_theory\\_the\\_history\\_of\\_development.html](http://biomed.szgmu.ru/SZGMU_SITE/TL_Abstracts_of_lectures/Evolutionary_theory_the_history_of_development.html)

Эволюция живого - [http://www.limm.mgimo.ru/science/lect\\_12.html](http://www.limm.mgimo.ru/science/lect_12.html)

Эволюция по Дарвину - <http://www.grandars.ru/shkola/geografiya/teoriya-evocyucii-darvina.html>

200 ЗАКОНОВ МИРОЗДАНИЯ / НАУКИ О ЖИЗНИ - [http://elementy.ru/trefil/21133/Teoriya\\_evolyutsii](http://elementy.ru/trefil/21133/Teoriya_evolyutsii)