

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
«Вятский государственный университет»

Биологический факультет  
Кафедра микробиологии

Рекомендовано к использованию  
в учебном процессе

Протокол заседания кафедры  
№ \_\_\_\_\_ от \_\_\_\_\_  
Заведующий кафедрой  
доктор медицинских наук, профессор  
\_\_\_\_\_ И.В. Дармов

И.В.ДАРМОВ

## **ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ**

Модуль 2 дисциплины  
«ГЕНЕТИКА И ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ»

Курс лекций

Киров

2011

Допущено к изданию методическим советом биологического факультета ФГБОУ ВПО «ВятГУ» в качестве учебно-методического пособия для студентов направления 020400.62 «Биология» всех профилей подготовки

Рецензент

доцент кафедры биотехнологии ФГБОУ ВПО «ВятГУ»,

кандидат биологических наук

О. Н. Шуплецова

**Дармов, И. В.**

Теория эволюции. Курс лекций: учебно-методическое пособие / И.В.Дармов (составитель). – Киров: ФГБОУ ВПО «ВятГУ», 2011. – 235 с.

Учебно-методическое пособие предназначено для студентов направления 020400.62 «Биология» всех профилей подготовки (уровень бакалавриата). В курсе лекций представлены теоретические материалы, необходимые для подготовки студентов по дисциплине «Генетика и теория эволюции»; модуль 2 «Теория эволюции».

© ФГБОУ ВПО «ВятГУ», 2011

## СОДЕРЖАНИЕ

1. Эволюционная биология как научная дисциплина. История развития эволюционного учения.....	8
1. Основные проблемы, требующие объяснения	
2. Определение эволюции. Эволюционная биология как наука	
3. История борьбы эволюционных и антиэволюционных взглядов	
4. Антиэволюционные взгляды: их содержание и анализ	
4.1. Креационизм	
4.2. Телеология	
4.3. Трансформизм	
5. Многообразие и классификации эволюционных теорий	
2. Важнейшие эволюционные теории Нового времени.....	20
1. Работы Дж. Рэя и К. Линнея, их значение для создания теории эволюции	
2. Эволюционная теория Ж.Б. Ламарка	
3. Предшественники Ч.Дарвина	
4. Дарвинизм: логическая структура	
5. Формы борьбы за существование	
6. О современной критике дарвинизма	
3. Методы изучения и доказательства эволюционного процесса.....	33
1. Палеонтологические методы	
1.1 Ископаемые переходные формы	
1.2 Палеонтологические ряды	
1.3 Последовательность ископаемых форм	
2. Биогеографические методы	
2.1 Сравнение флор и фаун	
2.2 Особенности распространения близких форм	
2.3 Островные формы	
2.4 Прерывистое распространение	
2.5 Реликты	
3. Методы систематики	

4. Методы изучения и доказательства эволюционного процесса (окончание).....	42
1. Морфологические методы	
1.1 Гомология органов	
1.2 Рудименты и атавизмы	
1.3 Сравнительно-анатомические ряды	
1.4 Сравнительно-анатомические ряды	
2. Эмбриологические методы	
3. Экологические методы	
4. Генетические методы	
5. Методы биохимии и молекулярной биологии	
6. Другие методы	
5. Генетическая изменчивость в природных популяциях.....	52
1. Популяция. Экологические характеристики популяций	
2. Генетические характеристики популяций. Генофонд	
3. Гетерозиготность природных популяций	
4. Закон Харди – Вайнберга. Закон Пирсона	
5. Популяционное равновесие и пол	
6. Синтетическая теория эволюции.....	62
1. Создание синтетической теории эволюции	
2. Основные положения синтетической теории эволюции	
3. Мутационный процесс	
4. Рекомбинации	
5. Популяционные волны	
6. Миграция	
7. Изоляция	
7. Синтетическая теория эволюции (продолжение).....	74
1. Дрейф генов	
2. Современное определение понятия «естественный отбор»	
3. Эксперименты по выявлению действия естественного отбора	
4. Доказательства ведущей роли отбора в возникновении новых признаков	
5. Показатели эффективности и скорости действия естественного отбора	

8. Синтетическая теория эволюции (окончание).....	86
1. Основные формы естественного отбора	
2. Половой отбор	
3. Индивидуальный и групповой отбор	
4. Отбор у агамных форм	
5. Творческая роль естественного отбора	
6. Биологический вид. Критерии вида	
7. Способы и механизмы видообразования	
8. Адаптации и их классификация	
9. Эволюция онтогенеза.....	101
1. Особенности и продолжительность онтогенеза у разных организмов	
2. Значение онтогенетических дифференцировок	
3. Корреляции и координации	
4. Эмбрионизация онтогенеза	
5. Неотения и фетализация	
6. Автономизация — главное направление эволюции онтогенеза	
7. Онтогенез — основа филогенеза	
8. Учение о рекапитуляции	
10. Эволюция филогенетических групп.....	116
1. Первичные формы филогенеза	
2. Вторичные формы филогенеза	
3. Главные направления эволюции	
4. Иерархия и темпы эволюции филогенетических групп	
5. Вымирание групп и его причины	
6. «Правила» макроэволюции	
11. Эволюция органов и функций.....	130
1. Предпосылки филогенетических преобразований органов	
2. Способы преобразования органов и функций	
3. Взаимосвязь преобразования органов в филогенезе	
4. Темпы эволюции органов и функций	

12. Эволюционный прогресс. Эволюция экосистем.....	141
1. Эволюционный прогресс и его формы	
2. Методы изучения эволюции экосистем	
3. Возможные механизмы и закономерности эволюции экосистем	
4. Анализ вековых сукцессий и филоценогенезов	
5. Закономерности формирования видового состава экосистем в процессе эволюции	
6. Особенности естественного отбора экосистем	
13-14. Основные этапы истории жизни на Земле.....	150
1. Основные теории возникновения жизни	
2. Теория биопоэза	
2.1. Образование органических веществ и комплексов макромолекул	
2.2. Возникновение и отбор протобионтов	
2.3. Возникновение генетического кода	
2.4. Нерешенные вопросы в объяснении происхождения жизни	
3. Эволюция протобионтов	
4. Основные этапы эволюции биосферы в целом	
5. Основные пути эволюции растений	
6. Основные пути эволюции животных	
15. Антропогенез.....	178
1. Место человека в системе животного мира	
2. Непосредственные предшественники человека	
3. Основные этапы эволюции рода <i>Homo</i>	
4. Пути эволюции Человека разумного	
4.1. Гипотеза широкого моноцентризма	
4.2. Особенности ранней стадии эволюции Ч. разумного	
4.3. Основные достижения в развитии Ч. разумного	
4.4. Роль труда в процессе возникновения Ч. разумного	
4.5. Социальная эволюция	

16. Расогенез.....	196
1. Классификации рас	
2. Гипотезы о происхождении рас	
3. Этапы расообразования	
4. Факторы расогенеза	
5. Расизм и его критика	
6. Возможные пути эволюции человека в будущем	
17. Проблемы и перспективы эволюционного учения.....	216
1. Нейтрализм	
2. Направленность эволюции и ограниченность изменчивости	
3. Монофилия и полифилия. Сетчатая эволюция	
4. Проблема вида	
5. Современный сальтационизм	
6. Концепция автоэволюции	

## Лекция № 1

**Тема лекции:** Эволюционная биология как научная дисциплина.  
История развития эволюционного учения

### План лекции:

1. Основные проблемы, требующие объяснения
2. Определение эволюции. Эволюционная биология как наука
3. История борьбы эволюционных и антиэволюционных взглядов
4. Антиэволюционные взгляды: их содержание и анализ
  - 4.1. Креационизм
  - 4.2. Телеология
  - 4.3. Трансформизм
5. Многообразие и классификации эволюционных теорий

### 1. Основные проблемы, требующие объяснения

Мир живых существ обладает рядом общих свойств, которые всегда вызывали у человека чувство изумления. Первая из них — необычайная *сложность строения*. Вторая — очевидная *целесообразность*, или приспособительный характер многих признаков живых организмов. И наконец, третья ярко выраженная общая черта — огромное *разнообразие* форм жизни.

Во все века человек пытался найти удовлетворяющие его ответы на эти вопросы. В донаучных обществах объяснения воплощались в мифах и некоторые из них вошли в различные религии. Научные объяснения легли в основу теории эволюции. Однако прежде чем рассматривать эволюционную теорию, очертим подробнее те проблемы, которым эта теория должна дать объяснение.

#### *Сложность строения живых организмов*

Наиболее сложно организованной формой материи по праву считается живая. Для её изучения потребовалось привлечь все достижения других естественных наук, но и это не привело к познанию её сущности. Даже одноклеточный организм с этой точки зрения представляется микрокосмом.

#### *Разнообразие органического мира*

Общее число известных видов живых существ в современном мире вместе с вымершими составляет примерно **2 миллиона**.

Сложнейшая задача таксономического изучения и описания довольно хорошо решена для таких групп, как птицы и млекопитающие, но далека от

завершения для большинства остальных групп. Значительное число морских беспозвоночных, цветковых растений и представителей других групп всё ещё ждет своего таксономического описания. По оценкам ихтиологов, общее число видов современных рыб приближается к 40 000, из которых пока описано лишь 20 000. Объем работы, которую предстоит проделать систематикам насекомых, ещё больше. По мнению энтомологов, описанные до сих пор виды *насекомых* (около **750 000**) составляют лишь небольшую долю, возможно одну десятую, всех видов насекомых, действительно обитающих на Земле в настоящее время.

По другим оценкам, реальное число ныне живущих видов составляет не менее **5 млн**, а возможно и **30 млн**. Были сделаны также две независимые оценки числа видов как ныне живущих, так и вымерших, существовавших на Земле за всю её геологическую историю. Согласно этим оценкам (а они приблизительно одного порядка), общее число видов за всю историю жизни на Земле составляет от одного до нескольких миллиардов.

### ***Приспособленность (адаптация) живых организмов***

Многие признаки организмов обеспечивают им преимущества для обитания в той или иной среде. Эти признаки называют приспособительными (*адаптивными*).

Следует различать *общие и специальные адаптации*. Первые позволяют организму существовать в широко варьирующих условиях среды, а вторые представляют собой адаптации к тому или иному особому образу жизни. Так, например, крыло птиц — это общая адаптация, а долотообразный клюв и приспособленная к лазанию задняя конечность дятлов — адаптации специальные. Общие адаптации входят в число отличительных признаков крупных групп организмов.

Но можно ли считать адаптацию *универсальным явлением*? Или же существуют также неприспособительные признаки, и как часто они встречаются? В настоящее время биохимики считают, что, например, некоторые *варианты белков* не являются приспособительными.

Как же обстоит дело в реальности? Возможно, что неприспособительные признаки действительно существуют. Однако очень трудно с уверенностью отнести тот или иной конкретный признак к неприспособительным. Сегодня он считается неприспособительным, а завтра выясняются обстоятельства, которые позволят отнести его к адаптивным.

Так, например, на первый взгляд может показаться, что различие между окрашенным и белым луком не связано с адаптациями. На самом же деле *красный* и *желтый* лук устойчивы к *антракнозу* — грибковому заболеванию, а белый лук к этому возбудителю чувствителен. Устойчивость к заболеванию обусловлена наличием в луковицах катехина и протокатеховой кислоты, токсичных для гриба, а эти соединения связаны с содержащимися в луковицах красными или желтыми пигментами.

## 2. Определение эволюции. Эволюционная биология как наука

«*Эволюция*» в широком смысле – это *последовательные изменения исходного состояния какого-то объекта во времени, ведущие к возникновению чего-то нового*. Говорят об эволюции атомов, Вселенной, общества, методов познания и т.д. Биологическая эволюция существенно отличается от других «эволюций».

**Биологическая эволюция** - необратимое и направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом (А.В.Яблоков, А.Г.Юсупов).

Само слово «эволюция» (от лат. *evolutio* – разворачивание, развитие) впервые использовал в биологии швейцарский натуралист **Шарль Бонне** в 1762 г.

**Цель эволюционной биологии** - выявление закономерностей развития органического мира для последующего управления этим процессом.

Известно, что за короткий срок из-за неразумного вмешательства человека произошло нарушение природного равновесия. Если не принять срочные меры – возможна глобальная катастрофа. Необходимо выяснить закономерности эволюции биосферы в прошлом и применить эти знания, чтобы предотвратить катастрофу в настоящем и будущем.

Эволюционная теория – это **теоретический фундамент** современной биологии и её **методологическая основа**.

Любой вновь полученный фактический материал в конкретном разделе биологии должен быть объяснен с эволюционных позиций. Любые теории и гипотезы в биологии приобретают законную силу только тогда, когда они удовлетворяют эволюционному принципу.

Эволюционное учение противостоит дроблению биологии, объединяет различные отрасли. Поэтому можно сказать, что эволюционное учение является связующим звеном, *стержнем* современной биологии.

Эволюционные взгляды являются составной частью *мировоззрения* человека, без них невозможны философские и религиозные системы, литература и искусство.

*Практическое значение* теории эволюции: знания закономерностей эволюции используются для *прогнозирования последствий* в современной селекции и генетической инженерии (по образному выражению Н.И. Вавилова «...селекция представляет собой эволюцию, направляемую волей человека»), а также при решении проблем экологии и сохранения биоразнообразия.

### *Основные разделы эволюционной биологии:*

- история эволюционного учения;
- частная филогенетика, воссоздающая пути исторического развития каждой группы живых организмов;
- микроэволюция и видообразование;
- макроэволюция.

### **3. История борьбы эволюционных и антиэволюционных взглядов**

Еще в глубокой древности люди пытались ответить на вопрос: как возник окружающий их мир. Различные ответы на этот вопрос оформились как системы эволюционных и антиэволюционных взглядов.

Понятие «*антиэволюционизм*» объединяет множество бытовых представлений, религиозных, философских, научных концепций, отрицающих историческое развитие органического мира Земли под влиянием *естественных причин*. Само развитие зачастую не отрицается, но для объяснения его причин и механизмов привлекаются всегда *внешние* по отношению к природе и человеку силы (идеи, Бог, Боги, Создатель, Космический разум и т.д.)

Положительное значение антиэволюционных взглядов в истории биологии заключается в том, что в полемике с антиэволюционистами формировались первые, часто наивные и экспериментально не подтвержденные эволюционные теории (например, система взглядов древнеримского мыслителя **Лукреция Кара**, изложенная в его «Поэме о природе вещей», I век до н.э.).

Антиэволюционные послышки использовались эволюционистами в качестве доказательств от противного (*argumentum ex contrario*).

Антиэволюционные взгляды широко распространены и в наше время. Они наиболее популярны в слоях общества, далеких от науки и, в том числе, биологии. Иногда (особенно на бытовом уровне) при пропаганде антиэволюционных взглядов допускаются логические ошибки, основанные на невежестве аудитории, поэтому важно знать теорию эволюции и активно бороться с невежеством при любых обстоятельствах.

#### 4. Антиэволюционные взгляды: их содержание и анализ

Рассмотрим некоторые наиболее распространенные антиэволюционные концепции.

##### 4.1. Креационизм

**Креационизм** – это учение о творении (от лат. *creatio* – создание). Стихийный креационизм обнаруживается уже в самых примитивных мировоззренческих системах: в сказках и мифах. С момента возникновения на Земле разума люди пытались ответить на вопрос: как возник окружающий их мир. Интуитивно подразумевалось, что когда-то нашего мира не было, кто-то каким-то образом создал его из ничего (*creatio ex nihilo*). Однако, как известно, «из ничего не происходит ничего» (*ex nihilo nihil fit*). Поэтому даже в креационистских построениях акт творения начинается не с нуля.

Античный философ **Платон**, создатель объективного идеализма, был по сути креационистом: «совершенны и вечны лишь идеи, а их материальные воплощения несовершенны и преходящи».

В биологию креационизм проник в XVII–XVIII вв. Ирландский архиепископ **Ашер** в 1650 г. с помощью арифметического расчёта, используя сведения из Ветхого Завета, определил точные даты сотворения мира, растений, животных и человека (дата сотворения человека – 23.10.4004 г. до н.э.).

Современный креационизм претерпел существенные изменения по сравнению с креационизмом Нового времени. В частности, в роли Творца рассматривается не обязательно Бог (или богоравные существа) в библейском смысле. Функции Творца может выполнять любая сверхъестественная Сила, недоступная нашему пониманию: идеальный Всемирный Разум, различные фантастические структуры, например, волновые или фторуглеродные формы жизни, инопланетные цивилизации.

Креационизм в биологии представлен множеством вариантов.

**Теизм** – это учение об *однократном акте творения*, после которого однажды созданные виды не изменяются: «виды являются совершенно постоянными», «не возникает новых видов» (**Карл Линней**). Однако даже сторонники классического теизма допускали *частичное изменение видов* под влиянием *почвенно-климатических условий* и *одомашнивания* (доместикации); допускалось также возникновение новых видов путем *гибридизации*.

Концепция *непрерывного творения* (*creatio continua*). В биологии представлена различными формами *катастрофизма*. **Катастрофизм** (*теория катастроф*) – это учение о *множественных актах творения*. Теория катастроф рассматривает историю органического мира как чередование эпох относительно стабильного существования определенных таксономических комплексов (фаун и флор), разделенных их вымиранием и созданием новых групп организмов. Общие принципы теории катастроф сформулировал основоположник палеонтологии **Жорж Кювье**. Интересно, что его ученик палеонтолог - стратиграф **Альсид д'Орбиньи**, изучая слои осадочных пород, насчитал в истории Земли 27 катастроф, после которых организмы вновь возникали в результате актов творения. Различные формы *неокатастрофизма* широко распространены и в настоящее время.

Концепции *инволюции* (*обратного развития*). Эта группа антиэволюционных взглядов основана на представлении о том, что созданные Творцом организмы наиболее совершенны и разнообразны, а в ходе развития органического мира происходит деградация организмов, снижение уровня видовой разнообразия. В результате должна наступить гибель нашего мира.

**Деизм** – это учение об *однократном акте творения*, *после которого мир развивается по естественным законам, независимо от воли Творца*. Таким образом, Творец рассматривается лишь как Создатель, Ремесленник, Демиург, который в дальнейшем утратил контроль над миром. Философской основой деизма является **томизм** и **агностицизм**, провозглашающие примат веры над наукой. Деизм – наиболее распространенная форма современного креационизма; деистами являются большинство современных ученых.

Автором *концепции томизма* является средневековый философ-схоласт **Фома (Томас) Аквинский** (1225–1274). Концепция томизма сложна и противоречива. С одной стороны, признается (XIII век!) необходимость развития *науки* как инструмента познания мира. Более того, Фома Аквинский предлагает использовать эксперимент, практику в качестве критерия истины. Фома Аквинский много сделал для популяризации трудов античных философов, в частности, Аристотеля. В то же время, томизм провозглашает **примат веры**

над разумом: это означает, что, если научные и религиозные взгляды по какому-то вопросу не совпадают, то предпочтение следует отдать религиозным догмам. В настоящее время томизм широко распространен в виде *неотомизма*.

Сущность *агностицизма* заключается в невозможности познания мира (*ignoramus et ignorabimus* – не знаем и не узнаем). В биологии широко распространен частичный агностицизм: можно познать современные механизмы развития органического мира, но невозможно проникнуть в прошлое, например, нельзя ответить на вопрос «Как возникла жизнь на Земле?».

Концепции *духовного креационизма*. Эта группа религиозных теорий рассматривает Бога как изначальную причину и конечную цель эволюции. В частности, признается *естественное происхождение человека* как биологического существа, но *сознание и духовная деятельность* рассматриваются как результат божественного творения. Философской основой подобных теорий также является *неотомизм*.

#### 4.2. Телеология

*Телеология* – это учение о конечной цели развития. Философские основы телеологии заложил **Аристотель** (384 – 322 г. до н. э.). В основе телеологии лежит принцип *конечных причин* (*causa finalis*) – все изменения происходят благодаря существованию конечной цели, то есть причина изменений находится *в будущем*. Конечное состояние системы называется *интеллекция*. Телеологические теории рассматривают эволюцию как смену поколений в *единичных линиях* («от амебы до человека»). Каждый вид рассматривается как сумма индивидов, у каждого из которых имеется свой филогенетический ряд, или генеалогическое древо.

Все множество телеологических взглядов в биологии выражается в виде учения о *направленном развитии органического мира*. Это учение проявляется в виде различных концепций: *ортогенеза, номогенеза, финализма, преформизма* и др.

**Ортогенез.** Сущность концепции ортогенеза (*прямолинейного развития*) заключается в том, что развитие живой природы по определенному пути обусловлено *внутренними факторами, присущими самим организмам*. Основоположник этой концепции – немецкий зоолог **Теодор Эймер** (Германия, 1843 - 1898) – считал, что направленность исторического развития определяется *взаимодействием* внутренних особенностей организма и внешней среды. В настоящее время решающее значение придается внутренним факторам

организма, причем эти факторы могут быть как идеальными, так и материальными (заложенными изначально в генетическом коде или физико-химических особенностях).

*Концепцию ортогенеза следует отличать от концепции ортоселекции, согласно которой направленность исторического развития обусловлена направленностью естественного отбора, причем эта направленность связана с изменением условий среды в одном направлении.*

**Номогенез** – это учение об изначальной закономерности (*nomos* - закон), целесообразности изменений, *отвергающее роль случайностей*. Основатель этого учения – выдающийся отечественный ихтиолог **Лев Семенович Берг**. Изначальная целесообразность обусловлена *физико-химическими свойствами белков*. Эволюция рассматривается как продвижение группы организмов по заранее намеченному пути – *каналу*, или *желобу*. Отклонение от этого пути приводит к вымиранию группы. Л.С. Берг сформулировал «*основной закон эволюции*» (1922 г.): всем организмам присуща *внутренняя сила*, направленная на усложнение морфофизиологической организации. В результате один и тот же прогрессивный признак возникает в различных эволюционных линиях, что обуславливает изначальную *полифилетичность* крупных таксонов (*полифилия* – происхождение таксона, то есть реально существующей группы организмов, от разных предков). С точки зрения концепции номогенеза, естественный отбор рассматривается как консерватор изменений, который не позволяет группе выйти за пределы предопределения (в настоящее время такая форма отбора называется *канализирующей*).

**Финализм** – это учение о завершённой эволюции (основоположники: **Альберт Виганд, Владимир Онуфриевич Ковалевский**, XIX в.). Сущность финализма заключается в том, что группа организмов (обычно это отдельные виды) достигает совершенства эволюционным путем, и ее дальнейшая эволюция оказывается *невозможной*. Первостепенное значение отводится стабилизирующему отбору.

**Преформизм** – это также учение о предопределённости. Любое развитие рассматривается как пространственно-временное развертывание уже существующих зачатков (развитие понимается буквально, например, как развитие веревки), т.е. развитие – это развёртывание *предобразований*.

*Идеи преформизма высказывали еще Аристотель, Гиппократ, Анаксагор. Философскую основу современного преформизма создал Готфрид Вильгельм Лейбниц (1714). Учение Лейбница многогранно, однако нас в нем интересует два положения:*

1. *Наш мир – лучший из миров, поскольку он создан Высшим Существом. Следовательно, эволюция невозможна.*

2. *Существует лестница существ – модель, в которой группы организмов располагаются линейно, по мере возрастания общего уровня организации. Каждая группа организмов находится на своей ступени развития и не может перейти на другую ступень. Первые представления о лестнице существ сформулировал еще Аристотель, однако Лейбниц довел эту идею до логического совершенства.*

Концепцию преформизма неоднократно пытались обосновать экспериментально. Например, швейцарский естествоиспытатель **Шарль Боннэ** (1783), наблюдая за партеногенетическим размножением тлей, создал теорию вложенных зародышей.

Преформизм существовал в виде двух направлений: овизма и анималькулизма.

**Овизм** – это форма преформизма, основанная на представлении о том, что зародыш содержится в яйцеклетке: «все живое из яйца» (**У. Гарвей**). При этом у зародыша женского пола уже есть свои яйцеклетки, в которых имеются зародыши – и так до бесконечности (принцип матрешки). Образно говоря, в яичниках Евы уже содержались зачатки всех ее потомков.

**Анималькулизм** – это форма преформизма, основанная на представлении о том, что зародыш содержится в сперматозоиде. При этом у зародыша мужского пола уже есть свои сперматозоиды, в которых имеются зародыши – и так - до бесконечности. Представитель анималькулизма – **А.Левенгук**.

Концепции преформизма прямо противоположна концепция **эпигенеза**. Один из основоположников этой концепции **Каспар Фридрих Вольф** (1759) считал, что все структуры организма (клетки, ткани и органы) образуются в ходе индивидуального развития под воздействием внешних факторов, т.е. индивидуальное развитие – это **серия новообразований**. Таким образом, онтогенез особи оказывается независимым от судьбы предыдущих поколений, и эволюция оказывается невозможной.

Необходимо отметить, что, по современным представлениям, индивидуальное развитие – это и не **предобразование**, и не **серия новообразований**, а цепь последовательных **преобразований** зародышевых листков и зачатков органов.

### 2.3. Трансформизм

**Трансформизм** – это учение о неограниченной изменчивости организмов.

Трансформистские представления об историческом развитии организмов – филогенезе – основаны на аналогиях с индивидуальным развитием – онтогенезом. Трансформизм предполагает *прямое приспособление* организмов к окружающим их условиям (**Жорж Бюффон**, XVIII в.) и *наследование приобретенных признаков* (изменения в онтогенезе становятся закрепленными в филогенезе). Например, французский натуралист **Бенуа де Майе** (1748) считал, что как гусеница превращается в куколку, а затем в бабочку, так и летучие рыбы могли превратиться в птиц, а от «морских обезьян» произошли обычные обезьяны.

Поздние трансформисты (первая половина XIX века) перешли от учения о всеобщей неограниченности изменений к возможности резких изменений, но лишь в пределах каждого из 4-х основных типов строения организмов (**Этьен Жоффруа Сент-Илер**, французский зоолог, один из основоположников сравнительной анатомии).

Классический трансформизм сыграл положительную роль в борьбе с креационизмом, однако в современных условиях концепции трансформизма могут нанести существенный урон в науке и в общественно-политической жизни (например, в форме «лысенковщины»).

## 5. Многообразие и классификация эволюционных теорий

В настоящее время существует огромное разнообразие эволюционных теорий. При этом эволюционные взгляды причудливо переплетаются между собой, иногда сочетаясь с антиэволюционными концепциями.

Основное отличие эволюционных взглядов от антиэволюционных заключается в том, что эволюционисты пытаются вскрыть внутренние механизмы развития органического мира. Признается *объективность* этого развития. При объяснении эволюционных явлений не допускается привлечение посторонних, сверхъестественных сил в любых формах. В логических построениях не допускается апелляция к невежеству аудитории (*argumentum ad ignorantium* – аргумент к незнанию), причем «бремя доказательства лежит на том, кто утверждает, а не на том, кто отрицает» (*ei incumbit probatio, qui dicit non qui negat*).

Как правило, эволюционные теории основаны на экспериментальных данных, на сочетании разнообразных методов изучения эволюции. При этом единой общепризнанной теории эволюции не существует. Объективно это связано, в первую очередь, с исключительной сложностью самого предмета

исследований. Поэтому для понимания механизмов эволюции необходимо рассмотреть множество эволюционных концепций, дополняющих друг друга.

### ***Экзогенные и эндогенные эволюционные теории***

**Экзогенные (эктогенетические) теории** основаны на представлении о том, что эволюция обусловлена действием внешних факторов. Различают две основные группы экзогенных теорий.

1) **Жоффруизм**: эволюция обусловлена прямым, непосредственным влиянием среды обитания. В природе существует всеобщая целесообразность. Каждый вид приспособлен к определенным условиям обитания. Например, обитатели пещер утратили органы зрения, потому что глаза в темноте не нужны. Представители: **Ж.-Б. Ламарк** (1809), **Э.Ж. Сент-Илер** (1818), **Ч. Дарвин** (1859), **Э. Геккель** (1860-е гг.).

2) **Мутационизм**: внешние факторы (например, **ионизирующее облучение**) вызывают индуцированные мутации, что приводит к изменению видов.

**Эндогенные (автогенетические) теории** основаны на представлении о том, что эволюция обусловлена внутренними причинами развития.

1) **Ламаркизм** – развитие обусловлено **волевыми** причинами, стремлением организмов к совершенствованию.

2) **Дефризианство** – развитие обусловлено **спонтанными** мутациями. Мутации происходят **автогенетически**, т.е. независимо от действия внешних факторов. Основатели: Сергей Иванович Коржинский (1899), Гуго де Фриз (1901).

### ***Генетические теории эволюции***

**Генетические теории** основаны на представлении о том, что эволюцию можно свести к изменению генетического материала.

1) **Мутационизм и дефризианство** (см. выше).

2) **Гибридогенез**. Основная причина эволюции – комбинативная изменчивость. Каждый гибрид – потенциальный родоначальник нового вида (**Ян Лотси**, голландский ботаник, сторонник полифилетических концепций, 1916).

3) **Преадаптация**, или теория «**многообещающих уродов**» – вначале новый признак возникает как уродство, но в изменившихся условиях этот признак становится полезным. Мутант потенциально уже приспособлен

к будущей среде, главным актом эволюции является выбор мутантом подходящей среды (**Л. Кено, Ч. Девенпорт**, начало XX века).

4) **Нейтрализм** – теория, основанная на представлении о том, что подавляющее большинство мутаций нейтрально, не подвергается действию отбора и закрепляется в популяциях случайным образом (**Моту Кимура**, вторая половина XX века).

### ***Теории естественного отбора***

Теории *естественного отбора* основаны на представлении о том, что ведущим и направляющим фактором эволюции является естественный отбор.

#### ***Детерминистские и стохастические теории***

**Эволюционный детерминизм** – это представление о том, что каждое эволюционное событие имеет одну причину и одно следствие. Философскую основу детерминизма создал французский астроном и математик **Пьер Симон Лаплас** (1749 - 1827). Эволюционный детерминизм тесно связан с концепциями преформизма, ортогенеза и номогенеза. **Фатализм** – крайняя форма эволюционного детерминизма: ничтожно малое воздействие на ранних этапах эволюции может иметь глобальные последствия в будущем.

**Стохастический эволюционизм** – оперирует с вероятностями эволюционных событий. Одна и та же причина может привести к различным последствиям, а одно и то же эволюционное событие может иметь разные причины.

### ***Синтетические теории эволюции***

**Синтетические теории эволюции** – учитывают влияние разнообразных факторов на эволюционный процесс. К ним относится подавляющее большинство эволюционных теорий.

1) **Классический ламаркизм**. Учитывает и прямое влияние среды, и внутренние (волевые) причины.

2) **Классический дарвинизм**. Учитывает влияние среды, случайное изменение наследственности, естественный отбор.

3) **Учение Т.Д. Лысенко**. Включает трансформизм, детерминизм, учитывает влияние среды, волевые причины, естественный отбор. Подобные эволюционные теории являются эклектическими.

4) **Классическая синтетическая теория эволюции**. Учитывает влияние множества эволюционных факторов. Полностью исключает телеологию, креационизм, жоффруизм и ламаркизм.

## Лекция № 2

**Тема лекции:** Важнейшие эволюционные теории Нового времени

### План лекции:

1. Работы Дж. Рэя и К. Линнея, их значение для создания теории эволюции
2. Эволюционная теория Ж.Б. Ламарка
3. Предшественники Ч.Дарвина
4. Дарвинизм: логическая структура
5. Формы борьбы за существование
6. О современной критике дарвинизма

### 1. Работы Дж. Рэя и К. Линнея, их значение для создания теории эволюции

Английский естествоиспытатель **Джон Рэй** (1627-1705) впервые поставил вопрос о *критериях вида*: «Наиболее надежным критерием вида служат те характерные черты, которые проявляются при прорастании из семени... Изменения, происшедшие в индивидах, которые возникли из семени одного и того же растения, следует считать случайными и непригодными для различения видов... Один вид никогда не возникает из семени другого». Таким образом, *Дж. Рэй выделил морфологический и репродуктивный критерии вида и отделил индивидуальную изменчивость от таксономических различий*. Однако полностью решить вопрос о критериях вида Дж. Рэй не смог, например, всех летучих мышей он относил к одному виду.

*По философским взглядам Дж. Рэй был последовательным теистом, одна из его работ называлась «Мудрость Бога, открывающаяся в его творении». Определение вида в школьном учебнике ботаники В.А. Корчагиной дано по Рэю: «Сходные по строению и жизнедеятельности особи относятся к одному виду, если они дают плодовитое потомство, похожее на родителей».*

К XVIII веку число описанных видов растений и животных достигло 10 тысяч. Столь высокий уровень видового разнообразия поставил вопрос: «А существуют ли виды объективно? Или выделение видов осуществляется на основе наших субъективных восприятий, а в действительности один вид плавно переходит в другой?».

На этот вопрос ответил **Карл Линней** (1707–1778) – выдающийся шведский естествоиспытатель, основоположник современной систематики. Перечислим лишь некоторые заслуги К. Линнея перед наукой:

Линней описал около 4 000 видов животных и 7 540 видов растений. Он дал каждому описанному виду название в строгом соответствии с бинарной номенклатурой. Многие из этих названий сохранились и поныне. Линней впервые описал человека как биологический вид и дал ему название – Человек разумный (*Homo sapiens*).

Линней доказал объективность существования видов. Однако по своим взглядам К. Линней был убежденным креационистом (от лат. *creatio* – создание, творение). «Виды являются совершенно постоянными... Не возникает новых видов... Видов столько, сколько разных форм вначале произвело Бесконечное Существо». В то же время К. Линней допускал некоторое изменение видов под влиянием среды (почвы и климата), а также в результате гибридизации.

Линней окончательно ввел в науку *бинарную номенклатуру* и создал *иерархическую искусственную систему* органического мира, которая в своей основе используется до сих пор. Основными таксономическими категориями в этой системе являются класс, отряд, род и вид (а в пределах вида – разновидности).

**Искусственность системы** К. Линнея проявлялась в том, что для классификации использовались произвольно выбранные признаки, не отражающие степень действительного сходства организмов. Например, по строению клюва в один отряд объединялись страус и павлин; по строению зубной системы в один отряд объединялись слон, морж, ленивец и муравьед; по внешнему виду в один род объединялись крокодил, ящерица и хамелеон. При классификации растений особое внимание уделялось числу тычинок в цветке. Такая система не соответствует действительным связям между разными группами организмов, однако она удобна в практической деятельности человека и поэтому элементы искусственных систем используются до сих пор.

Таким образом, величайшая заслуга К. Линнея состоит в том, что он доказал объективность существования видов, опроверг веру в неограниченную способность видов к изменению. Тем самым Линней подготовил почву для создания эволюционной теории (Э. Майр, 1968).

## **2. Эволюционная теория Ж. Б. Ламарка**

Французский естествоиспытатель **Жан Батист Ламарк** (1744–1829) впервые превратил проблему эволюции в предмет специального изучения и создал первое в истории стройное целостное эволюционное учение.

*Жан Батист Пьер Антуан де Монэ шевалье де Ламарк родился 1 августа 1744 г. в небольшом селении Базантен (Пикардия) в обедневшей дворянской семье. Первоначально Ламарк обучался в иезуитском коллеже и готовился к карьере священнослужителя. В 1760 г. Ламарк поступил в армию и участвовал в семилетней войне с Пруссией. Выйдя в отставку по состоянию здоровья, Ламарк начинает заниматься медициной и ботаникой. Главные труды Ламарка: «Флора Франции», «Система беспозвоночных животных», «Гидрогеология», «Естественная история растений», «Философия зоологии», «Естественная история беспозвоночных», «Анализ сознательной деятельности человека». Ж.Б. Ламарк ввел термин «биология» и сформулировал представления о биосфере как области жизни и наружной оболочке Земли. Ламарк скончался в 1829 г. в бедности, забытый всеми. Лишь через три года после его смерти Ж. Кювье написал о нем некролог, в котором сосредоточился на ошибках ученого.*

Величайшая заслуга Ламарка в том, что он совершил одну из первых попыток преодолеть «призрак извечной целесообразности», отрицая преформизм и неизменность видов. Ламарк был, в сущности, первым ученым, который начал последовательную борьбу с креационизмом.

Вместо «лестницы существ» Ламарк ввел понятие градации – восхождения от простого к сложному, от несовершенного к совершенному. Градация отражает общий порядок природы, «насажденный Творцом всего сущего». Таким образом, по своим взглядам Ламарк был одновременно и деистом, и телеологом.

Линнеевский вид не может эволюционировать. Но других концепций вида в XIX веке не было. Поэтому Ламарк, отрицая неизменные линнеевские виды, отрицал существование видов вообще.

Ламарк впервые попытался выявить движущие силы эволюции, используя учение о **флюидах**, широко распространенное в его время.

*Флюиды – это гипотетические вездесущие материальные частицы. Флюиды способны взаимодействовать с любым предметом, а затем перенести частицу информации об этом предмете к другим предметам. Флюиды способны проникать в организм и изменять его в соответствии с характером информации. Высшие организмы способны самостоятельно вырабатывать флюиды. Эти флюиды становятся частицами силы воли, и высшие организмы способны сами изменять себя, то есть управлять собственным онтогенезом.*

В начале XIX века в биологии было распространено убеждение о наследуемости *благоприобретенных признаков*. *Благоприобретенные признаки* – это признаки, сформированные под влиянием флюидов. Тогда изменения в онтогенезе передаются потомкам и могут многократно усиливаться в чреде онтогенезов, то есть в филогенезе.

В качестве *движущих сил эволюции* Ламарк рассматривал следующие гипотетические явления.

1. Прямое влияние среды на наследственность у растений и низших животных. Пример: изменчивость листьев стрелолиста в зависимости от степени погруженности в воду, а точнее – в зависимости от освещенности. Подобные взгляды высказывали трансформисты Ж. Бюффон, Э.Ж. Сент-Илер (жоффруизм).

2. Закон упражнения и неупражнения: упражняемый орган совершенствуется, а неупражняемый – редуцируется. Пример: формирование длинной шеи у жирафа.

3. Волевые усилия у высших животных. Пример: рога у парнокопытных. В учении о возможности добиться успеха путем личных усилий проявляется *антропоморфизм* Ламарка.

4. В конце жизни Ламарк допускал явление естественного отбора: неудачные изменения приводят к гибели организмов и не передаются последующим поколениям.

Однако эволюционные взгляды Ж. Б. Ламарка не были подкреплены экспериментальным материалом, поэтому предложенные им движущие силы эволюции и механизмы эволюции оказались вымышленными.

В то же время, эволюционные построения Ламарка обладают кажущейся стройностью и логичностью. Для понимания эволюционной теории Ламарка не требуется глубокого знания биологии. Поэтому в XX в. учение Ж.-Б. Ламарка получило дальнейшее развитие в виде различных форм *неоламаркизма*:

1. Механоламаркизм – прямое приспособление и наследование благоприобретенных признаков.

2. Ортоламаркизм – включает идеи предопределенности: телеологию, ортогенез, номогенез, преформизм.

3. Психоламаркизм – использует понятия «жизненная сила», «клеточная душа».

4. Организмоцентризм. Единица эволюции – особь; ведущая форма отбора – соматический отбор.

### 3. Предшественники Ч. Дарвина

Создание эволюционной теории Ч. Дарвина основывалась на многочисленных работах его предшественников. Основные эволюционные понятия были сформулированы в трудах философов и естествоиспытателей Нового времени. Перечислим лишь некоторых из предшественников Ч. Дарвина.

**Томас Гоббс** - английский философ-материалист (1588-1679 гг.). В природе существует «борьба всех против всех» (*bellum omnia contra omnes*), но в человеческом обществе при наличии сильной власти эта борьба прекращается, и отношения между людьми становятся цивилизованными.

**Томас Роберт Мальтус** - английский священник, экономист, автор книги «Опыт о законе народонаселения», автор теории «убывающего плодородия почв» (1766-1834). В человеческом обществе рост населения происходит в геометрической прогрессии (2-4-8-16-32-64...), а объем освоенных ресурсов увеличивается в арифметической прогрессии (1-2-3-4-5-6...). Рано или поздно численность новорожденных превышает объем доступных ресурсов, что приводит к голоду, социальным конфликтам, войнам, эпидемиям. Мальтус видел выход из этого положения в регуляции рождаемости.

В начале XIX века формируются представления о естественном отборе, сформулированные в работах У. Уэллса (1813), П. Мэттью (1831) и Э. Блита (1835-1837).

**Уильям Уэллс** считал, что расовые различия у людей возникли в ответ на действие условий обитания: особи, менее устойчивые к местным заболеваниям, постепенно вымирали. В дальнейшем расовые различия закрепились вследствие социальной изоляции.

**Патрик Мэттью** предположил, что в ходе борьбы за существование выживают особи, наиболее соответствующие условиям своей среды, то есть действует «отбор при помощи закона природы». Одновременно Мэттью поддерживал и взгляды Ламарка, и теорию катастроф.

**Эдвард Блит** утверждал, что в природе существует жестокая конкуренция, и поэтому только сильнейшие, наиболее приспособленные к условиям данной местности особи могут оставить потомство. Блит был сторонником теории неизменности видов и считал, что отбор способствует сохранению постоянства видов.

**Чарльз Лайель** (точнее, Лайл Чарлз, Lyell Charles, английский геолог) в своей книге «Основы геологии» (1830-1833) опроверг идею неизменности нашего мира и теорию катастроф. Лайель сформулировал принципы *унифор-*

мизма, актуализма и принцип накопления мелких изменений. Сущность принципа униформизма – причины геологической эволюции в настоящем – те же, что и в прошлом. Сущность принципа актуализма – изучая настоящее, можно восстановить и прошлое. Сущность принципа накопления мелких изменений – даже очень медленные процессы за длительное время приводят к глобальным изменениям. В то же время Лайель отрицал возможность биологической эволюции: «Свойства, первоначально приданные, длятся до тех пор, пока каждый вид остается на Земле».

Другой современник Дарвина **Альфред Уоллес** (1823-1913) сформулировал собственную теорию эволюции, сходную с дарвиновской.

Таким образом, заслуга Ч. Дарвина не в том, что он *придумал* основные эволюционные понятия, а в том, что он обобщил опыт своих предшественников и создал стройную, логически непротиворечивую теорию эволюции, базирующуюся на достижениях научной мысли Нового времени.

#### 4. Дарвинизм: логическая структура

**Чарльз Дарвин** – выдающийся английский естествоиспытатель – создал эволюционную теорию, основные положения которой не утратили своего значения и в наше время.

*Чарльз Роберт Дарвин родился 12 февраля 1809 г. в английском городке Шрусбери в семье врача. Умер великий ученый 19 апреля 1882 г. и был погребен в Вестминстерском аббатстве рядом с могилой Ньютона. Ч. Дарвин изучал медицину в университете Эдинбурга, а затем теологию (богословие) в Кембридже, где и получил степень бакалавра. В 1831–1836 гг. Дарвин совершает кругосветное путешествие на корабле «Бигль» в качестве натуралиста. Во время этого путешествия он собрал огромный фактический материал по изменчивости ископаемых и современных организмов. По возвращении в Англию Дарвин собирает материал по селекции домашних животных и культурных растений.*

На основании всестороннего анализа материала, собранного во время кругосветного путешествия и после него, Дарвин создает свою эволюционную теорию. Им изданы 17 крупных трудов, в частности:

- «Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль» – 1839
- «Строение и распределение коралловых рифов» – 1842
- «Усоногие раки» – 1854
- «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» – 1859

- «Опыление орхидей» – 1862
- «Изменение домашних животных и культурных растений» – 1868
- «Происхождение человека и половой отбор» – 1871
- «Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей и наблюдения над их образом жизни» – 1881

Эволюционное учение Ч. Дарвина основано на огромном фактическом материале и отличается от всех остальных эволюционных теорий строгой логичностью и последовательностью.

Ч. Дарвин исходил из того, что в процессе размножения **численность особей увеличивается в геометрической прогрессии**, если условия благоприятствуют выживанию всех потомков: «Не существует ни одного исключения из правила, по которому любое органическое существо размножается столь быстро, что, не подвергаясь оно истреблению, потомство одной пары очень скоро бы заняло всю Землю». Ч. Дарвин проиллюстрировал это положение следующим примером: пара слонов дает за весь период размножения не более 6 детенышей, но за 750 лет общая численность ее потомства достигла бы 19 млн. особей. [В дальнейшем стремление организмов к неограниченному увеличению своей биомассы и численности В. И. Вернадский назвал **давлением жизни**].

Однако из-за действия самых разнообразных **лимитирующих и элиминирующих факторов** потенциальная возможность быстрого увеличения численности реализуется очень редко. В частности, **лимитирующим** фактором является **ограниченность объема доступных ресурсов**, что приводит к конкуренции за пищу, за места для обитания и размножения. Снижение численности происходит также за счет воздействия **элиминирующих** факторов: хищников, паразитов, болезнетворных агентов, а также неблагоприятных факторов неживой природы (климатические факторы, пожары, наводнения...). [Термин «элиминация» (буквально – «удаление») означает или физическую, или генетическую гибель особей, то есть невозможность оставить потомство.]

Противоречие между размножением организмов в геометрической прогрессии и действием разнообразных лимитирующих факторов приводит к **борьбе за существование**. «Так как производится больше особей, чем может выжить, в каждом случае должна возникать борьба за существование... Я употребляю этот термин в самом широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще

важнее) не только жизнь одной особи, но и успех ее в оставлении после себя потомства».

В пределах вида (популяции) существует **наследственная** (*неопределённая, по Дарвину*) **изменчивость** в форме индивидуальных различий: «Индивидуальные отличия крайне для нас важны, так как они часто наследственны».

Ч. Дарвин выделял две основные формы изменчивости: определенную и неопределенную.

**Определенная** наследственность соответствует **ненаследственной** изменчивости в современной интерпретации. Она была названа *определенной*, поскольку, изменяя условия развития организмов, можно предвидеть направление изменчивости. В то же время, она является и *групповой*, поскольку вся группа особей, подвергаемая одинаковому изменению условия развития, изменяется в одном направлении. [В XX веке такую изменчивость называли модификационной.]

*Например, если группу поросят одной породы выращивать в хороших условиях, то через полгода все они будут характеризоваться сходными чертами: большая масса (около 200 кг), удлиненное тело, укороченные конечности, слабо развитый шерстный покров, спокойное поведение, хороший аппетит. Если же группу поросят той же породы выращивать в плохих условиях, то взрослые особи также будут сходны между собой: низкий вес (около 50 кг), укороченное тело, удлиненные конечности, сильно развитый шерстный покров, злобный нрав, плохой аппетит.*

**Неопределённая** наследственность соответствует **наследственной**. Эта изменчивость была названа *неопределенной*, потому что невозможно заранее предсказать, например, когда и в каком стаде появится овца с резко укороченными конечностями. Наследственная изменчивость является *индивидуальной*: изменение признака наблюдается лишь у одной особи из многих. [В XX веке эту форму изменчивости называли мутационной.]

Ч. Дарвин противопоставлял наследственную изменчивость ненаследственной и считал, что к отбору приводит только наследственная изменчивость: «Ненаследственное изменение для нас несущественно».

Благодаря изменчивости борьба за существование приводит к **естественному отбору**: «Особь, обладающая хотя бы самым незначительным преимуществом перед остальными, будут иметь больше шансов на выживание и продолжение своего рода». Таким образом, в ходе естественного отбо-

ра происходит *дифференциальное выживание и дифференциальное воспроизведение особей*, различающихся по самым разнообразным признакам.

В результате последовательного действия трех основных *эволюционных факторов* (изменчивость – отбор – наследственность) на протяжении многих поколений даже самые незначительные изменения многократно усиливаются, что приводит к появлению *адаптаций*.

Накопление адаптаций неизбежно приводит к тому, что исходный вид становится новым видом, то есть завершается *видообразованием*.

Разные виды более или менее *изолированы* друг от друга.

Независимая эволюция изолированных видов приводит к *дивергенции* – усилению различий между организмами разных видов – и к *повышению видовой разнообразия*.

Смена менее приспособленных видов более приспособленными (вследствие принципа конкурентного исключения) приводит к общей *прогрессивной эволюции* органического мира Земли.

Таким образом, предпосылками эволюции, по Дарвину, являются: размножение организмов в геометрической прогрессии и ограниченность природных ресурсов. К движущим силам эволюции относятся: борьба за существование и естественный отбор. Факторы эволюции: изменчивость, отбор, наследственность. Следствия эволюции: повышение приспособленности видов, образование новых видов и общая прогрессивная эволюция органического мира. Центральным моментом в дарвиновской теории эволюции является учение о естественном отборе.

## 5. Формы борьбы за существование

Под выражением «борьба за существование» понимается все многообразие отношений между организмами и средой их обитания. Для изучения форм борьбы за существование немецкий эволюционист Э. Геккель создал особый раздел биологии – экологию.

Борьба за существование не прекращается даже в оптимальных условиях, однако при изменении действия лимитирующих или элиминирующих факторов одни ее формы могут заменяться на другие. Результатом борьбы за существование является физическая или генетическая элиминация части организмов.

Существует множество классификаций форм борьбы за существование.

### ***Классификация Л. Моргана и Л. Плате (1906–1916)***

Эти авторы выделили три основные формы борьбы за существование:

1. ***Конституциональная борьба*** с климатическими факторами, или борьба с неблагоприятными условиями среды. Именно от конституции организма (то есть от его анатомо-морфологических, физиологических и биохимических особенностей), в первую очередь, зависит его общая жизнеспособность.

2. ***Межвидовая борьба*** с конкурентами, хищниками и паразитами. Ведущее место в межвидовой борьбе занимает конкуренция с близкими видами.

3. ***Внутривидовая борьба*** (конкуренция) за пищу, пространство и возможность размножения. Эта форма борьбы наиболее напряженная.

Приведенная классификация является искусственной и не дает представления обо всех формах взаимодействия организмов между собой и окружающей средой. Поэтому неоднократно предпринимались попытки создать более совершенную классификацию.

Например, все формы борьбы за существование можно разделить на ***конкуренцию*** и ***прямую борьбу*** между организмами одного вида, близких видов, разных видов. По этой классификации отдельно выделяется ***прямая борьба*** с неблагоприятными физико-химическими факторами среды.

### ***Классификация А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена***

Выдающиеся отечественные эволюционисты *Алексей Николаевич Северцов* и *Иван Иванович Шмальгаузен* рассматривали три группы форм борьбы за существование: пассивное соревнование, активную конкуренцию и прочие формы. [Данная классификация является *открытой*, она постоянно дополняется и уточняется.]

#### ***1. Пассивное соревнование***

При пассивном соревновании наблюдается дифференциальная смертность особей при воздействии различных ***элиминирующих факторов***.

1.2. ***Прямая элиминация абиотическими факторами*** (экстремальные температуры, недостаток или избыток влаги, недостаток света, ветер, течение воды, прибой, ливни...).

1.2. ***Прямая элиминация биотическими факторами*** (хищники, паразиты, патогенные микроорганизмы...).

1.3. ***Косвенная элиминация*** при голоде (голод усиливает действие прямых элиминирующих факторов).

Пассивное соревнование может быть межвидовым и внутривидовым. Организмы одного вида или экологически близких видов «соревнуются» между собой за право выжить и оставить потомство. Эта форма борьбы называется пассивной, поскольку организмы не могут отменить негативное воздействие элиминирующих факторов, и успех особи в выживании и размножении зависит от её общей конституции. В результате пассивного соревнования формируются самые различные адаптации к факторам среды.

## **2. Активная конкуренция**

Активная конкуренция наблюдается при наличии у разных групп организмов общих ресурсов, дефицит которых является *лимитирующим фактором*.

2.1. *Прямая, или интерференционная конкуренция*. Особи вступают «в схватку» (прямой контакт) за свет, воду, пищу, возможность для размножения.

2.2. *Косвенная, или эксплуатационная конкуренция*. Особи соревнуются при добывании пищи и других ресурсов, не вступая в непосредственную «схватку».

2.3. *Диффузная конкуренция*. Возникает при взаимодействии нескольких конкурирующих групп.

Конкуренция может быть межвидовой (при перекрывании экологических ниш) и внутривидовой. Наиболее острой является *внутривидовая конкуренция* в пределах одной половозрастной группы. Менее остро протекает конкуренция между экологически близкими видами. Чем меньше перекрываются экологические ниши, тем меньше степень конкуренции. Эта форма борьбы называется активной, поскольку успех особи зависит не просто от её конституции, но и от интенсивности использования энергетических резервов.

В результате конкуренции вырабатываются механизмы, предотвращающие прямой контакт между организмами (например, приспособления для расселения особей, а у высокоорганизованных форм возникают различные поведенческие реакции), в итоге происходит диверсификация (разобшение) видовых экологических ниш и внутривидовых субниш.

## **3. Различные формы биотических взаимодействий**

3.1. Внутривидовой каннибализм, в том числе, и в пределах одной возрастной группы.

3.2. Внутривидовой альтруизм («самопожертвование»), например, у рабочих пчел и муравьев.

3.3. Межвидовой альтруизм (протокооперация). Мюллеровская мимикрия (сходство многих защищенных видов перепончатокрылых, например, ос, шмелей, пчел).

3.4. Комменсализм («нахлебничество»).

3.5. Информационный паразитизм: бэтсовская мимикрия, или миметизм (сходство защищенных и незащищенных видов, например, жалящих перепончатокрылых и бабочек–стекляниц).

3.6. Различные формы симбиоза (мутуализм).

В результате биотических взаимодействий формируются самые различные совместные адаптации: межвидовые (коадаптации) и внутривидовые (конгруэнции).

## 6. О современной критике дарвинизма

На всех этапах развития дарвинизма находились ученые, пытавшиеся доказать, что «дарвинизм устарел». Только с середины XX в. дарвиновскому объяснению эволюции противопоставлялись неоламаркизм, сальтационизм, нейтрализм. Рассмотрим общие черты такой критики:

1. Основной удар критики направляют *против естественного отбора* как единственного направленного фактора (движущей силы) эволюции.

2. Сначала делается попытка приписать дарвинизму некие *незыблемые каноны* («постулаты»), не допускающие никаких отклонений, а затем доказывается их *недостаточная универсальность* (на самом деле *единственным постулатом* дарвинизма является *признание естественного отбора в качестве объективного фактора, формирующего адаптации и направляющего эволюцию*).

3. Естественные для каждой живой и развивающейся теории *трудности* интеграции новейших научных достижений выдаются за непреодолимые, разрушающие всю теорию отбора.

4. Вместо дарвинизма предлагаются концепции, в конце концов признающие существование неких *изначально* приспособительных свойств у живых организмов (автогенетические, идеалистические или мистические по существу взгляды) либо объясняющие лишь очень ограниченный круг фактов, а не весь процесс возникновения адаптации, явлений целесообразности в природе и видообразования.

Разумеется, учение об отборе нуждается в дальнейшем развитии.

### *Дарвинизм и креационизм сегодня*

Дарвинизм (и эволюционное учение в целом) и в наши дни активно противостоит креационизму. Согласно опросам, в 1982 г. только 4% населения США считали, что эволюция происходит на основе естественных процессов, 44% поддерживали креационизм и 38% верили, что на протяжении миллионов лет эволюции «помогал» Бог. В середине 80-х годов большинство американских студентов признавали эволюцию, но многие из них считали, что принцип эволюции вполне совместим с креационизмом (деизм, неотомизм). Хотя антиэволюционные законы, принятые в 50—60-х годах в некоторых штатах США, были отменены Верховным судом этой страны как антиконституционные, преподавание в школах и колледжах божественной теории творения наравне с дарвинизмом узаконено в некоторых штатах США.

Креационизм и в настоящее время широко распространен во многих странах. Поэтому нужно **активно защищать** (в том числе и в быту) научное мировоззрение, опираясь на современную версию дарвинизма – *синтетическую теорию эволюции*.

## Лекция № 3

**Тема лекции:** Методы изучения и доказательства эволюционного процесса

### План лекции:

1. Палеонтологические методы
  - 1.1 Ископаемые переходные формы
  - 1.2 Палеонтологические ряды
  - 1.3 Последовательность ископаемых форм
2. Биогеографические методы
  - 2.1 Сравнение флор и фаун
  - 2.2 Особенности распространения близких форм
  - 2.3 Островные формы
  - 2.4 Прерывистое распространение
  - 2.5 Реликты
3. Методы систематики

Рассмотрим основные методы изучения эволюционного процесса примерно в той последовательности, в которой они использовались учёными – эволюционистами. Результаты, полученные с помощью всех этих методов, являются доказательствами наличия процесса эволюции.

### 1. Палеонтологические методы

Наиболее важными для изучения эволюции являются следующие палеонтологические методы: выявление ископаемых переходных форм, восстановление палеонтологических (филогенетических) рядов и обнаружение последовательности ископаемых форм.

**1.1 Ископаемые переходные формы** — формы организмов, сочетающие признаки как древних, так и молодых групп. Выявление таких форм позволяет восстанавливать филогенез отдельных групп.

Яркий представитель переходных форм — ископаемая *Ichthyostega* (рис.), которая сочетает признаки рыб с чертами наземных позвоночных. В свою очередь, наиболее древние наземные позвоночные из группы стегоцефалов также сохраняют некоторые рыбообразные черты.

Переходными формами от рептилий к птицам являются юрские пероптицы *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.

Ещё один пример — звероподобная рептилия *Lyscaenops* из группы терапсид. Развитие большой зубной кости (*os dentale*), вторичного костного нёба, дифференцировка зубов на клыки, резцы и зарезцовые зубы, характерны для хищных млекопитающих. Но по другим морфологическим признакам и образу жизни это были настоящие рептилии.

Известны и другие ископаемые переходные формы не только крупных (типы, отряды, классы), но и более мелких (отряды, семейства) групп животного и растительного мира.

**1.2 Палеонтологические ряды** — ряды ископаемых форм, связанных друг с другом в процессе эволюции и отражающие ход филогенеза. Они должны быть близки не только основными, но и частными деталями строения и генеалогически связаны друг с другом.

К настоящему времени известно немало палеонтологических рядов (например, лошадей, носорогов, слонов). Эволюционный ряд лошадей (рис. 6.4) начинал строить ещё основатель эволюционной палеонтологии **Владимир Онуфриевич Ковалевский** (1842— 1883).

На примере этого ряда видна постепенность процесса эволюции: сменяющие друг друга ископаемые формы очень медленно приобретали сходство с современными. При сравнении эоценового эогиппуса с современной лошадью трудно убедительно доказать их филогенетическую связь. Эволюция лошадей происходила на обширных пространствах ряда континентов (в основном в Северной Америке и Евразии, хотя некоторые формы проникли и в Южную Америку). Развитие таких сложных пространственно-временных пучков (вееров) промежуточных форм характерно для многих групп организмов в процессе эволюции.

### **1.3 Последовательность ископаемых форм**

Палеонтологические ряды конструируются на основании анализа отдельных разрозненных находок, относящихся к разным территориям. При этом всегда вероятно, что какие-то формы, жившие в прошлом, выпадают из-за отсутствия достаточно представительного материала. В этом недостаток данного подхода.

Однако при благоприятных условиях в ископаемом состоянии в одном и том же месте иногда сохраняются все вымершие формы. При послойном анализе таких отложений можно получить истинную последовательность возникновения и изменения форм в эволюции (рис.) и даже определить ре-

альную скорость протекания эволюционного процесса. По поводу рядов ископаемых моллюсков **И.И. Шмальгаузен** (1884—1963) писал: «Вряд ли возможны еще более объективные доказательства существования эволюции».

## 2. Биogeографические методы

Биogeография позволяет проанализировать общий ход эволюционного процесса в глобальном масштабе.

### 2.1 Сравнение флор и фаун

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

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 расположение материков начинает приближаться к современному. Возникает Атлантический океан, пока еще не очень широкий (через него, видимо, на каких-то плавучих островках 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 видами между Старым и Новым Светом продолжается.

Проанализируем несколько примеров сходства и различия фауны отдельных территорий с эволюционной точки зрения. Так, наблюдается большое сходство фаун Северной Евразии, Северной Африки и Северной Америки.

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, бурундуки, сурки, суслики и многие другие близкие формы. Сходство фауны рассматриваемых территорий определяется тем обстоятельством, что сравнительно недавно существовал широкий Берингов «мост» между отделенными ныне континентами Евразии и Северной Америки (рис. 6.9). Всего лишь миллион лет назад, как показывают палеогеографические данные, эти континенты были связаны друг с другом.

Принципиально иная картина наблюдается при сравнении млекопитающих Северной и Южной Америки. Несмотря на большую территориальную близость этих континентов, различия между фаунами оказываются огромными.

Если при сравнении фауны млекопитающих Северной Америки и Северной Евразии мы обнаруживаем в Северной Америке только три эндемичных семейства (табл. 1), то в Южной Америке — более 10, а число эндемичных родов достигает 80%. Только здесь живут ленивцы (*Bradypodidae*), муравьеды (*Mymecophagidae*), 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 (*Monotremata*), 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 возникшему тогда сухопутному мосту 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.

Таблица 1 - Характеристика основных фаунистических областей Земли

Область	Основные эндемичные группы позвоночных животных
Голарктика	Бобры, кроты, тушканчики, тетеревиные, гагары, чистиковые, осетровые, лососевые, щуковые, колюшковые и др.
Индо-Малайская область и Эфиопия	Долгопяты, шерстокрылы, тупайи, гиббоны, слоны, носороги, человекообразные обезьяны, лемуры, ящеры, дикобразы, прыгунчики, цесарки, страусы, китоглавы, птицы-секретари, бананоеды
Неотропика	Опоссумы, ценолесты, вампиры, неполнозубые, ленивцы, броненосцы, морские свинки, шиншилловые, агутти, нутрии, широконосые обезьяны, страусы-нанду, тинаму, гоацины, колибри, кайманы, чешуйчатник
Австралийская область	Яйцекладущие млекопитающие, сумчатые, сорные куры, эму, казуары, райские птицы, гаттерия

Такой же анализ возможен и для растений (табл. 2). Все это показывает, как тесно связаны особенности видового состава отдельных районов планеты с историей этих территорий.

Таблица 2 - Характеристика основных флористических областей Земли

Царства	Основные эндемичные группы высших растений
Голарктическое	Ивовые, Березовые, Буковые, Ореховые, Лютиковые, Маревые, Камнеломковые, Горечавковые, Первоцветные, Крестоцветные
Неотропическое	Кактусовые, Бромелиевые, Настурциевые, Циклантовые, Канновые, Маркгравиевые, Ксиридовые и др.
Палеотропическое	Двукрылоплодные, Панданусовые, Непентосовые, Раффлезиевые, Апогоготоновые, Банановые, Сапидовые, Лавровые
Капское	Протейные, Вересковые, Рестиниевые, Амариллисовые, Истодовые, Рутовые, Ирисовые
Австралийское	Казуариновые, Цефалотовые, Гремандровые, Гудениевые

## 2.2 Особенности распространения близких форм

В некоторых реках Англии и Ирландии в настоящее время встречаются три вида пресноводных сигов рода *Coregonus* (рис.). Места их настоящего обитания показаны на карте кружочками. В недавнем прошлом вся Северо - Западная Европа была несколько приподнята над уровнем океана (по сравнению с современным положением). На месте Ирландского моря была большая долина с огромным пресным водоемом, образованным стекающими в эту долину реками. В этом водоеме и жил исходный прародительский вид современных сигов. Впоследствии материковый щит опустился, центральный водоем соединился с океаном, а отдельные питающие его реки были изолированы друг от друга. На протяжении последующей самостоятельной эволюции группы изолированных сигов превратились в три разных вида.

Биогеографический анализ иногда позволяет выявить центры происхождения группы. На карте Евразии (рис.) нанесены ареалы всех видов коровяка *Verbascum*. По концентрации видов в Малой Азии можно сделать обоснованное предположение о существовании здесь центра не только разнообразия, но и происхождения всего рода.

## 2.3 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 (около 10) автохтонных (возникших именно здесь) видов.

К последним относятся куропатка-граус (*Lagopus scoticus*), два вида полевок, несколько уже упоминавшихся пресноводных сигаев, 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.

Детальный анализ островной фауны позволяет восстановить пути эволюции группы близких видов. Со времени Ч. Дарвина классическим примером такого рода считается эволюция *галапагосских вьюрков* (рис.).

Какой-то предок современных галапагосских вьюрков попал сюда задолго до других воробьиных птиц и обитал в изоляции от континентальных видов. Этот предковый вид освоил практически все экологические ниши и, благодаря изоляции между населением разных островов, дал начало 12 видам.

Один из предковых видов галапагосских вьюрков попал на остров Кокос (находится в отдалении), но не образовал новых форм, поскольку, несмотря на разнообразие условий, отдельные особи населения данного острова не изолированы и могут широко скрещиваться.

В понятие «*островных форм*» должны 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 родичи обитающей в знаменитой Мамонтовой пещере в штате Кентукки (Северная Америка) слепой рыбы (*Amblyopsis spelaea*) — обычные обитатели водоемов этого района. С другой стороны, ближайшие родственники европейского протей (*Proteus anguinus*) из подземных вод Югославии — амфибии из рода *Necturus*, обитают очень далеко - в Северной Америке, что указывает на чрезвычайную давность вселения предка этих животных в пещеры (вероятно, во времена Лавразии).

Нечто подобное наблюдается при обитании организмов в изолированных горных районах. Склоны двух гор - Килиманджаро и Кении (Африка), разделенные всего тремястами километрами плоскогорья, имеют сходное население. На склонах горы Кения обитают 18 видов горно-лесных млекопи-

тающих (обезьяны, белки, даманы и др.), им соответствуют 18 близкородственных, но все же *иных* видов со склонов горы Килиманджаро.

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

#### 2.4 Прерывистое распространение

Убедительными доказательствами эволюции являются факты прерывистого распространения организмов. В истории нашей планеты обычными были случаи, когда организмы, населявшие большие территории, исчезали на большей части прежнего ареала. Такие виды сохранялись лишь в некоторых ограниченных участках, имеющих условия, близкие к прежним. Примером такого рода является майский ландыш (*Convallaria 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 местобитаниях (Маньчжурия, Закавказье, Средиземноморье). После отступления ледника отдельные части прежде единого вида стали развиваться самостоятельно.

#### 2.5 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 **гаттерия** (*Sphenodon punctatus*) — единственный представитель целого подкласса рептилий. В ней сосредоточены черты рептилий, живших на Земле десятки миллионов лет назад — в мезозое (рис.). Гаттерия живет в глубоких норах на островах залива Пленти (Новая Зеландия). 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), и целый ряд амфибий. *Гигантская саламандра* сейчас обитает в Китае (в Японию, по-видимому, завезена человеком), а ее ближайший родственник *скрытожаберник* — 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.

### 3. Методы систематики

*Систематика* - это наука, посвященная классификации организмов.

Любое обстоятельное исследование систематики любой группы организмов предполагает *восстановление её генеалогии*, а результатом исследования является построение естественной филогенетической системы — системы исторического развития данной группы.

*Переходные формы*. Обычно между крупными группами животных, растений и микроорганизмов существуют глубокие разрывы, вызванные вымиранием промежуточных форм, но иногда переходные формы сохраняются. Подобные формы сочетают в своем строении признаки обеих крупных групп и занимают *промежуточное систематическое положение* (рис.).

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.

*Микросистематика*. У хорошо изученных видов можно выявлять их внутривидовую структуру — наличие *подвидов, рас* и других группировок (микросистематика).

При этом выявление истинного филогенетического родства таких группировок, необходимое для определения внутривидовых таксономических категорий, оказывается в то же самое время и восстановлением их *микрорфилогенеза* — путей исторического развития (рис.).

## Лекция № 4

**Тема лекции:** Методы изучения и доказательства эволюционного процесса (окончание)

**План лекции:**

1. Морфологические методы
  - 1.1 Гомология органов
  - 1.2 Рудименты и атавизмы
  - 1.3 Сравнительно-анатомические ряды
  - 1.4 Сравнительно-анатомические ряды
2. Эмбриологические методы
3. Экологические методы
4. Генетические методы
5. Методы биохимии и молекулярной биологии
6. Другие методы

### 1. Морфологические методы

Использование морфологических (сравнительно-анатомических, гистологических и др.) методов изучения эволюции основано на принципе: *«чем ближе родство, тем больше сходство»*.

#### 1.1 Гомология органов

**Гомологичными** называются органы с общим планом строения, развивающиеся из **сходных зачатков**, находящиеся в сходном соотношении с другими органами и выполняющие как сходные, так и различные функции. Гомологичные органы имеют единое происхождение и близкие по строению гены.

Различные по внешнему виду и функциям *конечности млекопитающих* состоят из сходных элементов: лопатки, костей плеча, предплечья, запястья, пясти, фаланг пальцев (рис.). Во всех случаях сохраняются единый план строения, сходство 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 (рис.) 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.

Явление гомологии, или гомологического сходства, необходимо отличать от явления *аналогии*, или аналогичного сходства. *Аналогичные* органы имеют внешнее сходство, что вызвано, как правило, выполнением сходных функций, при этом у них *разное происхождение*, они развиваются из разных зачатков и имеют не сходные по строению гены.

Для установления родства и выяснения путей эволюции изучаемых групп эти органы не имеют значения. На рис. изображены *колючки* акации, барбариса, боярышника и ежевики. Все эти органы аналогичные и не свидетельствуют о родстве рассматриваемых форм, показывая лишь сходные направления эволюции под действием естественного отбора (сохранялись и получали развитие формы растений, защищенные от поедания крупными растительноядными позвоночными).

Строение *глаза* наземных *позвоночных* и головоногих *моллюсков*, несмотря на удивительное сходство, является аналогичным (рис.). Глаз кальмара и глаз позвоночного развиваются из разных зачатков, сходство же определяется физической природой света. По этой же причине конструкция любого фотографического аппарата в точности повторяет строение глаза: хрусталик — объектив, радужка — диафрагма, сетчатка — чувствительная пленка, механизм аккомодации — наводка на резкость.

## 1.2 Рудименты и атавизмы

*Рудиментарными* называются 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.

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 (рис.). 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*. Это 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 отдельных особей современного вида) таких значительных размеров, что напоминают соответствующий орган у предковых форм. *Орган или структура у отдельных особей современного вида, характерные для предкового вида, 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. Другие примеры атавизмов: развитие у лошади вместо грифельных косточек (рудиментарных пальцев) настоящих боковых пальцев, развитие у китообразных выступающих на поверхность тела задних конечностей.

Отличие рудиментарных органов от атавизмов состоит в том, что первые встречаются у *всех* членов данной популяции, вторые — лишь у *немногих* особей.

Другое различие рудиментов и атавизмов заключается в их разном **функциональном значении**. 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.

### 1.3 Сравнительно-анатомические ряды

Этот метод заключается в сравнении строения органов ряда специально подобранных современных организмов для изучения путей эволюции. Рассмотрим примеры подобного анализа.

На рис. изображен ряд конечностей современных *непарнокопытных млекопитающих*: тапира, носорога, лошади, - показывающий 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).

### 1.4 Популяционная морфология

Морфологические методы также оказались удобным инструментом для изучения процессов микроэволюции. Они позволяют *улавливать направления естественного отбора* по изменению значений количественных признаков в популяции во времени или при сравнении разных популяций (рис.).

*Морфологические методы позволяют выявлять признаки, которые находятся под большим или меньшим давлением отбора, хотя само адаптивное значение признака может быть установлено лишь дополнительными эколого-физиологическими исследованиями.*

## 2. Эмбриологические методы

Главные эмбриологические методы изучения эволюционного процесса — это выявление зародышевого сходства и изучение рекапитуляции.

**Выявление зародышевого сходства.** В первой половине XIX в. выдающийся натуралист **Карл 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

ся друг от друга. Лишь на средних стадиях развития в сравниваемом ряду у зародышей появляются особенности, характерные для рыб и амфибий; на ее более поздних стадиях — особенности рептилий, птиц и млекопитающих (рис.).

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

В результате этого открытия ими был сформулирован **биогенетический закон**: «онтогенез есть быстрое и краткое повторение филогенеза».

Все **многоклеточные** организмы проходят в развитии одноклеточную стадию, что указывает на происхождение многоклеточных от одноклеточных. Они проходят также стадию однослойного «шара» (*бластула*) — ей соответствует строение некоторых современных простых организмов (например, вольвокса). Следующая стадия развития животных — обычно двухслойный мешок (*гастроула*); этой стадии онтогенеза соответствует строение современных кишечнополостных (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 (рис.). Взрослая форма непохожа на ракообразное, но у науплиусов всегда есть роговидные выступы. Такие же «рожки» есть и у науплиуса саккулины (*Sacculina*) (рис.). Это усоное во взрослом состоянии паразитирует в тканях высших ракообразных, прорастая в них корневидными выростами, полностью теряя облик ракообразного.

Принцип рекапитуляции распространяется не только на морфологические изменения, но и на **метаболизм**. 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 (совсем нет этих ферментов), у земноводных и большинства рыб — мочевины, у беспозвоночных — аммиак. Биохимические исследования показали, что зародыш птиц на ранних стадиях развития выделяет аммиак, на более поздних — мо-

чевину, а на последних стадиях развития — мочевую кислоту. Сходным образом у головастика — личинок бесхвостых амфибий — конечный продукт обмена — аммиак, а у взрослых лягушек — мочевины.

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

### 3. Экологические методы

Экологические *взаимоотношения видов* также влияют на пути их эволюции, в таких случаях мы говорим о *коэволюции*. Приведем примеры. 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.

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

### 4. Генетические методы

Генетические методы изучения эволюции разнообразны. Это и прямое определение *генетической совместимости* сравниваемых форм (например, посредством скрещивания), и анализ *цитогенетических особенностей* организмов.

Анализ числа и *особенностей строения хромосом* в группах близких видов часто позволяет выявлять направления возможной эволюции генома таких форм, т. е. выяснять их эволюционные взаимоотношения. На рис. приведены хромосомные наборы ряда близких форм, которые могли возникнуть лишь в процессе последовательной полиплоидизации генома исходного типа, а в табл. — примеры рядов полиплоидных видов у некоторых растений.

С развитием генетики стало возможным широкое применение *экспериментальных подходов* в решении эволюционных задач, а также применение точного (сравнительно с тем, что есть в других разделах биологии) *математического аппарата*.

Таблица - Примеры полиплоидных рядов у некоторых покрытосеменных (по С.М. Гершензону, 1991)

Род	Основное гаплоидное число хромосом	Число хромосом у видов данного рода
Пырей	7	14, 28, 42, 56, 70
Овес	7	14, 28, 42
Роза	7	14, 21, 28, 35, 42, 56, 70
Земляника	7	14, 28, 42, 56, 70, 84, 98
Люцерна	8	16, 32, 48
Сахарный тростник	8	48, 56, 64, 72, 80, 96, 112, 120
Свекла	9	18, 36, 54, 72
Хризантема	9	18, 27, 36, 45, 54, 63, 72, 81, 90
Щавель	10	20, 40, 60, 80, 100, 120, 200
Хлопчатник	13	26, 52

### 5. Методы биохимии и молекулярной биологии

Начиная с середины XX в. биохимические и молекулярно - биологические методы вышли *на передовые рубежи* в изучении эволюционного процесса, возникло целое направление - изучение «молекулярной эволюции».

**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 большой точностью определять уровень генетической изменчивости в популяциях, а также степень сходства и различия между популяциями.

Различия между популяциями по биохимическим показателям можно наглядно определять на карте (рис.) либо на дендрограмме, построенной по коэффициентам сходства и различий (рис.).

Один пример. При биохимическом сравнении ныне живущих организмов показано, что *ранние метаболические звенья* синтеза различных веществ, 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, т.е. они возникли в аэробной фазе истории Земли.

**Изучение структуры нуклеиновых кислот и белков.** На молекулярном уровне процесс эволюции связан с изменением состава нуклеотидов (в ДНК и РНК) и аминокислот (в белках). Можно анализировать число различий в последовательностях нуклеиновых кислот или белков разных видов, судить по этому показателю о степени их родства.

Поскольку каждая замена аминокислоты в белке может быть связана с изменением одного, двух или трех нуклеотидов в молекуле ДНК, компьютерными методами можно вычислить максимальное и минимальное число нуклеотидных замен, необходимых для замещения аминокислот в белке. Получаемая таким образом информация поддается дальнейшей количественной оценке: при сравнении ряда организмов можно установить и степень различий (меру эволюционной дивергенции) макромолекул.

Другое важное преимущество изучения эволюции методами молекулярной биологии — *возможность сравнения сколь угодно далеких организмов* — растений и животных, грибов и микроорганизмов. На рис. показан результат изучения филогенетических отношений 20 разных организмов на основе определения минимального числа возможных нуклеотидных различий между генами, кодирующими синтез белка цитохрома С. Можно видеть, что в общем эти данные хорошо совпадают с выводами классической систематики.

Сейчас построены многие сотни филогенетических деревьев макромолекул. Оказалось, что с помощью молекулярных методов можно вскрыть принципиально важные особенности. Так, при анализе РНК у растений, выяснилось, что **ядерная** фракция р-РНК кукурузы (*Zea mays*) *характерна для эукариот*, а фракции из **митохондрий и хлоропластов** — характерны для эубактерий. Этот факт является мощным аргументом в пользу симбиотического происхождения эукариот: возникновения митохондрий от пурпурных бактерий, а хлоропластов — от цианобактерий.

При реконструкции древа **глобинов** удалось показать, что средняя скорость эволюции этих белков у животных заметно возросла 400—500 млн лет назад (период выхода позвоночных на сушу), когда глобин позвоночных приобрел тетрамерную структуру.

Построение филогенетического древа генов, кодирующих синтез **гемагглютининов НЗ вируса гриппа** показало, что скорость эволюции эпидемических вариантов этого вируса (испанка 1918—1919 гг., гонконгский грипп в середине — второй половине XX в. и др.) в несколько раз выше скорости эволюции неэпидемических штаммов.

Аналогичные построения для **ВИЧ** показали, что этот вирус очень близок к одному из вирусов обезьян. Он существовал в Центральной Африке до 1960 г., появился на о. Гаити в середине 70-х гг. и в США — к 1978 г. Он распространяется ныне благодаря способности изменяться с невероятной скоростью — увеличивает агрессивность даже в теле одного человека на протяжении 1,5 - 2 лет.

С помощью молекулярной биологии можно оценить даже скорость эволюционных процессов (так называемые *молекулярные часы эволюции*). Этот подход основан на предположении о накоплении изменений в нуклеиновых кислотах и белках с постоянной скоростью. Однако оказалось, что для растений концепция молекулярных часов неприемлема: 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. Поэтому данный метод применяется в основном для изучения эволюции у животных.

## 6. Другие методы изучения эволюции

Эволюцию можно изучать и с помощью *физиологических* методов. 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.

Очень полезным для выяснения тонких особенностей процесса эволюции оказалось изучение *поведения* животных (*этология*). У близких видов, недавно дивергировавших от общего предка, сохраняется (или рекапитулирует в процессе онтогенеза) множество общих мелких черт поведения.

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.

*Методы моделирования эволюции.* В последние десятилетия появилась возможность моделировать эволюционный процесс.

Обычно моделирование сопровождается упрощением (например, рассматриваются обычно лишь двулокусные генетические системы, принимает-

ся равновероятной возможностью скрещивания особей в популяции друг с другом и др.). Но и при таких ограничениях моделирование позволяет исследовать возможные влияния отдельных факторов на ход эволюции, их взаимодействие, выяснять возможные направления и результаты процесса эволюции.

Например, математическое моделирование показало (А.Н. Колмогоров, 1935), что *наибольшие темпы* изменения популяций должны быть не в больших и не в малых изолированных популяциях, а в *средних* по величине, с периодически возникающими потоками генов между ними.

При применении быстродействующих ЭВМ с большой памятью возникла возможность как бы резко ускорить «процесс эволюции» и составить прогноз развития эволюционных событий при различных условиях.

Из названных нами основных методов изучения эволюционного процесса вытекает принципиально важный вывод: *нет ни одного «абсолютного» или совершенного метода для изучения особенностей протекания процесса эволюции.* Необходим комплексный подход.

## Лекция № 5

**Тема лекции:** Генетическая изменчивость в природных популяциях

### **План лекции:**

1. Популяция. Экологические характеристики популяций
2. Генетические характеристики популяций. Генофонд
3. Гетерозиготность природных популяций
4. Закон Харди – Вайнберга. Закон Пирсона
5. Популяционное равновесие и пол

### **1. Популяция. Экологические характеристики популяций**

Особи вида расселены на занимаемой ими территории неравномерно, поэтому вид распадается на более мелкие единицы, относительно изолированные друг от друга. Они называются популяциями.

**Популяция** – это совокупность особей одного вида, длительно (т. е. на протяжении многих поколений) населяющих одну территорию, относительно изолированных от других групп особей этого вида, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство.

*По характеру неравномерности расселения особей* популяции могут быть ленточного, островного и пятнистого типа (см. рис.).

Сначала несколько определений.

**«Радиусы индивидуальной активности»** отдельных особей ограничены. Так, виноградная улитка способна преодолеть расстояние в несколько десятков метров, ондатра – в несколько сотен метров, песец – в несколько сотен километров. Благодаря этому размножение происходит лишь на территориях с повышенной плотностью организмов (**репродуктивные ареалы**).

Популяции называются **панмиктическими**, если в них происходит случайное, ничем не ограниченное скрещивание между особями, свободный выбор партнера. Противоположностью панмиктической популяции является **подразделенная** популяция, которая представляет собой **совокупность субпопуляций**, испытывающих воздействие дрейфа генов, изоляции и естественного отбора.

#### **Экологические характеристики популяций:**

1. Размер ареала (занимаемая площадь).
2. Численность особей.
3. Возрастной состав.
4. Половой состав.

Существуют *минимальные значения численности*, при которых популяция способна поддерживать себя во времени. Сокращение численности ниже этого минимума приводит к *вымиранию популяции*.

Величина популяции *постоянно колеблется*, что зависит от изменений экологической ситуации.

**Возрастная структура** популяций организмов разных видов варьирует в зависимости от продолжительности жизни, интенсивности размножения, возраста достижения половой зрелости. В зависимости от вида организмов она может быть то более, то менее сложной. Так, у стадных млекопитающих, например дельфинов белух *Delphinapterus leucas*, в популяции одновременно находятся детеныши текущего года рождения, подростки молодняк прошлого года рождения, половозрелые, но, как правило, не размножающиеся животные в возрасте 2 – 3 лет, взрослые размножающиеся особи в возрасте 4 – 20 лет. С другой стороны, у землероек *Sorex* весной рождаются 1 – 2 приплода, вслед за чем взрослые особи вымирают, так что осенью вся популяция состоит из молодых неполовозрелых животных.

**Половой состав** популяций обуславливается эволюционно закрепленными механизмами формирования *первичного* (на момент зачатия), *вторичного* (на момент рождения) и *третичного* (во взрослом состоянии) соотношения полов. В качестве примера вспомним изменение полового состава популяции людей.

Реальные популяции ограничены по численности, кроме того, *генетически эффективная численность ( $N_e$ )* популяции всегда существенно меньше ее *общей численности ( $N_t$ )* уже по той простой причине, что старшие и младшие возрастные группы исключены из процесса воспроизводства. У человека, например, величина  $N_e$  составляет примерно треть от величины  $N_t$ . У других видов отношение  $N_e/N_t$  может быть еще меньше, 0,1- 0,2.

## 2. Генетические характеристики популяций. Генофонд

Любая природная популяция имеет свой генофонд. **Генофонд** - это совокупность генотипов всех особей популяции. В науку это понятие ввел выдающийся русский генетик **А. С. Серебровский** в 1927 г. В англоязычной литературе подобный термин *gene pool* ввел в 1951 г. **Феодосий Григорьевич Добржанский**.

Основной характеристикой генофонда является *наследственное разнообразие*, или *богатство генофонда*. Богатство генофонда в свою очередь

зависит от *полиморфизма*, или *аллельного разнообразия*, и от количества комбинаций аллелей.

Гены, у которых в популяции обнаруживаются два или более аллельных варианта, называются *полиморфными*. Чем больше таких генов и чем больше у каждого такого гена аллелей, тем больше богатство генофонда. Так, при наличии двух аллелей существует три генотипа (AA, Aa, aa), при наличии трех аллелей – шесть генотипов, при четырех – 10 генотипов и т. д.

При этом *комбинирование* аллелей разных аллельных пар осуществляется независимо и (даже при небольшом числе полиморфных локусов) достигает астрономических значений:  $4^n$  – число возможных комбинаций гамет, где  $n$  – плоидность (количество хромосом в гаплоидном наборе).

Резкое уменьшение численности вида естественно ведет к сокращению аллельного разнообразия и количества комбинаций. Поэтому необходимо сохранять генофонды диких и культурных видов, не допускать их резкого обеднения.

К генетическим характеристикам популяций относятся также *частоты генов и генотипов*. Необходимо различать эти понятия. Допустим (табл.1), какая-либо воображаемая популяция людей состоит из 100 индивидов, из которых 20 гомозиготны по аллелю *a*, 60 гомозиготны по аллелю *A*, а 20 гетерозиготны. Следовательно, в этой популяции доля людей с генотипом AA составит 60 %, с генотипом Aa – 20 % и с генотипом aa – 20 %. Это частоты генотипов.

По этим частотам можно рассчитать общее число генов и частоту встречаемости генов в популяции. Частоту доминантного гена *A* обозначим *p*, а частоту рецессивного гена *a* обозначим *q*. Как следует из таблицы 1,  $p=0,7$ , а  $q=0,3$ . При этом всегда  $p + q=1$ .

### 3. Гетерозиготность природных популяций

*Изучение генетической изменчивости.* Долгое время проблема регистрации наследственной изменчивости в природных популяциях оставалась открытой. В 20-х годах XX века крупный вклад в ее решение внес выдающийся советский генетик **С. С. Четвериков**. Вместе со своими учениками Б. Л. Астауровым, Н. К. Беляевым, С. М. Гершензоном, Д. Д. Ромашовым он систематически изучал генетическую изменчивость в природных популяциях дрозофил. Выловленные в природных условиях на Северном Кавказе особи подвергались *индивидуальному* генетическому анализу, проводились также

близкородственные скрещивания. Были определены частоты доминантных и рецессивных мутаций по морфологическим признакам.

Таблица 1 – Частоты генотипов и генов в популяции (N = 100)

Генотип	Количество индивидов (частота генотипа)	Количество аллелей каждого вида в генотипе	Общее число генов и их процент	Частота гена
AA	60	120A	$\frac{140}{200} \rightarrow 70$	A $\rightarrow p=0,7$
Aa	20	20A		
		20a	$\frac{60}{200} \rightarrow 30$	a $\rightarrow q=0,3$
aa	20	40a		
Всего:	100	200	200	1,0

В 1926 г. **С. С. Четвериков** опубликовал знаменитую работу «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики», с которой началась новая теория эволюции – **синтетическая**. В этой статье он писал что «... популяция, подобно губке, впитывает рецессивные мутации, оставаясь при этом фенотипически однородной». Это **скрытый резерв** наследственной изменчивости, который создает возможность для эволюции популяций под воздействием естественного отбора.

В 1928 – 1929 гг. американский генетик **Г. Меллер** разработал точные методы учета **летальных** мутаций и, таким образом, сделал доступным для исследования еще один класс мутаций. Выяснилось, что природные популяции дрозофил также насыщены **рецессивными летальными** мутациями.

В начале 60-х гг. появился новый мощный способ изучения изменчивости популяций – **гель-электрофорез**.

Мерой генетической изменчивости может служить **гетерозиготность** (H) популяции (или вида), равная средней частоте особей, гетерозиготных по различным локусам. Для ее установления сначала определяют частоты особей, гетерозиготных по каждому изученному локусу. После этого полученные значения усредняют по всем локусам:

$$H = \frac{k_1 + k_2 + \dots + k_n}{n}$$

где  $k_{1...n}$  – частота особей, *гетерозиготных* по первому, второму ...  $n$ -ному локусам. Естественно, оценка гетерозиготности тем точнее, чем большее количество генов изучено.

Известно, например, что средняя степень гетерозиготности в популяциях растений составляет 17 %, у беспозвоночных – 13,4 %, у позвоночных – 6,6 %, у человека – около 6,7 %.

Понятно, что *чем выше уровень гетерозиготности* в свободно скрещивающейся популяции, тем больше количество различных *сочетаний аллелей* у потомков. У человека средняя гетерозиготность составляет 6,7 %. Признав справедливой оценку, что у человека имеется около 30 тыс. локусов, мы придем к выводу, что каждый индивидуум будет гетерозиготен примерно по 2000 локусам.

#### 4. Закон Харди – Вайнберга. Закон Пирсона.

В 1908 г. английский математик **Харди** и немецкий врач **Вайнберг** сформулировали независимо друг от друга *закон популяционного равновесия*:

«... в *идеальной* популяции частоты генов и генотипов находятся в *равновесии* и не изменяются в ряду поколений».

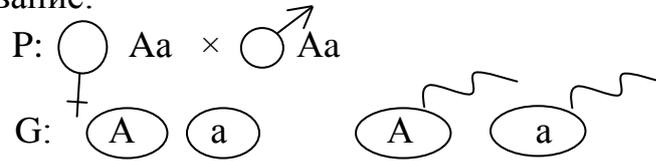
*Идеальной (или менделеевской) популяцией* считается та, для которой соблюдаются следующие 6 условий:

- 1) новые *мутации* в данной популяции не появляются;
- 2) популяция полностью *изолирована*, т. е. нет миграции особей - носителей генов в популяцию (иммиграции) и из популяции (эмиграции);
- 3) популяция *бесконечно велика*, к ней можно применять законы вероятности, т. е. когда крайне маловероятно, что одно случайное событие может изменить частоты аллелей;
- 4) скрещивания случайны, т. е. происходит чисто случайное образование родительских пар – *панмиксия*;
- 5) все аллели равно влияют на *жизнеспособность гамет*, и потомки от всех возможных скрещиваний имеют *равновероятную выживаемость*;
- 6) исходные частоты аллелей одинаковы у **обоих полов**.

Свой закон Харди и Вайнберг доказали математическим методом, на основании законов Менделя. Какова была логика этих доказательств?

Рассмотрим простейшую ситуацию: в популяции имеется один ауто-сомный локус, у него два аллеля **A** и **a**, их частоты **p** и **q**, сумма частот **p + q = 1**. В популяции встречаются три генотипа: **AA**, **Aa** и **aa**.

Возьмем 2 гетерозиготных организма из этой популяции и осуществим их скрещивание:



F<sub>1</sub>: AA : 2Aa : aa

Напишем решетку Пэннета (для случая, когда **p = 0,7**; **q = 0,3**):

		Гаметы самца	
		A p=0,7	a q=0,3
Гаметы самки	A p=0,7	AA $p^2 = 0,49$	Aa $pq = 0,21$
	a q=0,3	Aa $pq = 0,21$	aa $q^2 = 0,09$

ab

Рисунок 2 – Геометрическое представление взаимосвязи между частотами аллелей и частотами генотипов в соответствии с законом Харди - Вайнберга

Из рисунка 2 следует, что частота гомозигот **AA** равна **p<sup>2</sup>**, гомозигот **aa** → **q<sup>2</sup>**, а гетерозигот **Aa** → **2pq**.

Сумма частот гомо- и гетерозигот должна быть равна 1, т. е. **p<sup>2</sup>+2pq+q<sup>2</sup>=(p + q)<sup>2</sup>=1**, что соответствует формуле бинома Ньютона.

Всего возможно 9 вариантов скрещиваний (они представлены в таблице 2).

Таблица 2 – Типы скрещивания и потомки в свободно скрещивающейся популяции

Тип скрещивания		Возможные генотипы потомков и их частоты		
♀	♂	AA	Aa	aa
AA × AA		p <sup>2</sup>		
AA × Aa		p <sup>2</sup>	pq	
AA × aa			pq	
Aa × AA		p <sup>2</sup>	pq	
Aa × Aa		p <sup>2</sup>	2pq	q <sup>2</sup>
Aa × aa			pq	q <sup>2</sup>
aa × AA			pq	
aa × Aa			pq	q <sup>2</sup>
aa × aa				q <sup>2</sup>
Итого:		<b>4 p<sup>2</sup></b>	<b>8 pq</b>	<b>4 q<sup>2</sup></b>
Соотношение частот генотипов		<b>p<sup>2</sup></b>	<b>2 pq</b>	<b>q<sup>2</sup></b>

Таким образом, *соотношение* гомо- и гетерозигот в популяции в целом не изменилось по сравнению с потомством одной пары и осталось равным **1 : 2 : 1**. Это соотношение не изменится и в следующих поколениях, так как исходные данные одинаковы.

Такая популяция называется *равновесной*, т. к. частоты генов и генотипов остаются неизменными во всех последующих поколениях.

Популяции, имеющие одинаковые частоты генов, вовсе не обязательно идентичны по частотам генотипов. Например, при частотах генов **A** 0,6 и **a** 0,4 возможны следующие *четыре популяции* (табл. 3)

Таблица 3 – Частоты генотипов в 4-х возможных популяциях

Популяция	AA	Aa	aa	p	q
I	0,20	0,80	0	0,6	0,4
II	0,36	0,48	0,16	0,6	0,4
III	0,50	0,20	0,30	0,6	0,4
IV	0,60	0	0,40	0,6	0,4

Хотя они отличаются по частотам генотипов, *равновесное состояние всех популяций* при изложенных выше условиях, наступающее в первом поколении после случайного скрещивания (а популяция II уже находится в этом состоянии), *совершенно одинаково* – 0,36AA : 0,48Aa : 0,16aa (рис. 3).

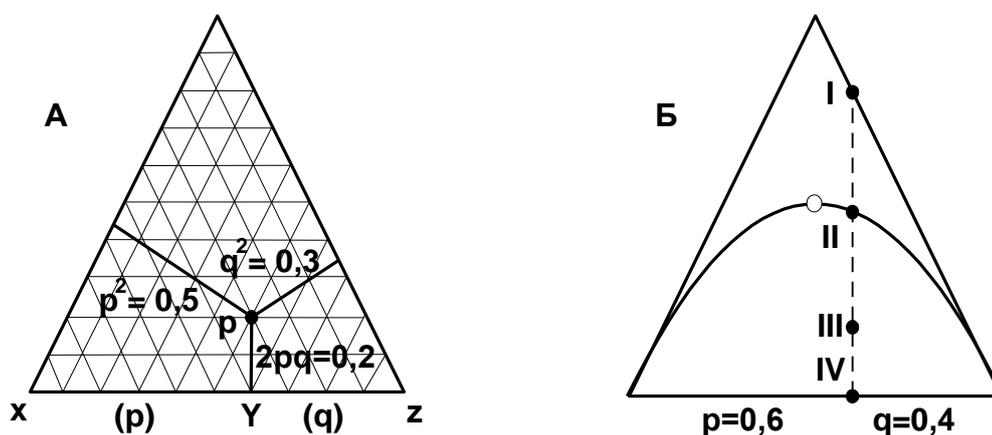


Рис. 3 – Частоты генотипов, представленные одной точкой в равностороннем треугольнике. А. Высота треугольника принята за единицу, а перпендикуляры, опущенные из точки **Р** (называемой *популяционной точкой*) на все три стороны треугольника, соответствуют соотношению  $x$ ,  $y$ , и  $z$  (или  $p^2$ ,  $2pq$ ,  $q^2$ ). Проекция точки **Р** делит основание треугольника на отрезки XY и YZ, пропорциональные генным частотам  $p$  и  $q$  соответственно. Б. Четыре популяции (I, II, III и IV) имеют одну и ту же частоту генов ( $q = 0,4$ ), однако только популяция II находится в состоянии равновесия Харди – Вайнберга. Ее популяционная точка лежит на *параболе*, представляющей собой локус всех равновесных популяций. Обратите внимание, что *вершина параболы* (обозначена светлым кружком) соответствует той равновесной популяции, в которой  $p = q = 0,5$  и в которой *частота гетерозигот максимальна* ( $2pq = 0,5$ ).

Уравнение позволяет количественно оценивать *изменения*, происходящие в популяциях, и определять их направление. Если удастся найти в популяции *гомозиготных особей*, можно подсчитать частоту этого аллеля, а затем и частоты остальных генотипов. Если провести эту работу *в нескольких поколениях*, можно увидеть, какие процессы идут в генофондах популяций, а затем *искать причину*.

Как уже указывалось, правило Харди – Вайнберга применимо только в том случае, если выполняются все 6 условий, характеризующих идеальную популяцию. Если нарушается хотя бы одно из них, частоты аллелей начнут изменяться.

Для локуса, имеющего более 2-х аллелей, закон Харди – Вайнберга также выполняется, а формула имеет вид:

$(p + q + r)^2 = p^2 + q^2 + r^2 + 2pq + 2pr + 2qr = 1$ , где *r* – частота третьего аллеля.

Еще раньше, до Харди и Вайнберга, в 1904 г. английский математик **К. Пирсон** сформулировал закон *стабилизирующего скрещивания*:  
*В условиях свободного скрещивания при любом исходном соотношении численности гомозиготных и гетерозиготных родительских форм уже после первого скрещивания внутри популяции устанавливается состояние равновесия.*

Как мы видим, закон Пирсона – это *частный случай* закона Харди – Вайнберга.

## 5. Популяционное равновесие и пол

Закон Харди – Вайнберга и тесно связанный с ним закон Пирсона верны для *аутосомных* локусов. Для генов, *сцепленных с половой хромосомой*, наблюдаются отличия. Для видов, у которых женский пол гомогаметный (XX), частоты генотипов у *самок* совпадают с равновесными частотами, определяемыми законом Харди – Вайнберга, т. е.  $p^2$  для AA,  $2pq$  для Aa и  $q^2$  для aa. У гетерогаметных *самцов* (XY) частоты генотипов совпадают с частотами аллелей: *p* для A и *q* для a.

Поскольку самцы всегда получают свою единственную X-хромосому от матери, частоты их *генотипов* совпадают с частотами соответствующих *аллелей матери* в предыдущем поколении (рис.). Ясно также, что *фенотипы*, определяемые *рецессивными аллелями* в гомозиготном и гемизиготном состоянии соответственно, у *самок встречаются реже ( $q^2$ )*, чем у *самцов ( $q$ )*.

Например, при частоте рецессивного *аллеля*, обуславливающего *дальтонизм* (ослабленное цветоразличение),  $q \sim 0,08$  частота *дальтонизма* у

мужчин составляет столько же, т. е. **0,08**, а частота этого заболевания у женщин будет  $q^2 = 0,0064$ , что *в 12,5 раз реже*, чем у мужчин ( $0,08 : 0,0064 = 12,5$ ).

## Лекция № 6

**Тема лекции:** Синтетическая теория эволюции

**План лекции:**

1. Создание синтетической теории эволюции
2. Основные положения синтетической теории эволюции
3. Мутационный процесс
4. Рекомбинации
5. Популяционные волны
6. Миграция
7. Изоляция

### 1. Создание синтетической теории эволюции

Синтетическая теория эволюции – наиболее распространенное эволюционное учение XX века - сложилась к началу 1940-х гг. на основе синтеза классического дарвинизма и популяционной генетики.

*В первой четверти XX в. дарвинизм переживал серьёзный кризис. Критика дарвинизма особенно усилилась в период возникновения генетики. 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 строгих научных представлений о двух важнейших явлениях жизни - 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 А, 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 (оно получило название *кошмар Дженкина* из-за трудности его объяснения в начальный период развития дарвинизма) необходимо было знание генетики, а генетика как наука возникла лишь в 1900 г., в год переоткрытия замечательных работ Г. Менделя. Правда, и ранее 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 этим фактам эволюционисты не придавали значения.

Причиной указанных трудностей дарвинизма было отсутствие строгих доказательств наследственной изменчивости, теории отбора «не хватало» генетической основы. Такие достижения генетики как мутационная теория, установление **дискретной природы гена** использовались для обоснования антидарвиновских взглядов.

Генетики того периода вместо расплывчатых представлений Ч. Дарвина и его сторонников о наследственности пытались предложить твердые законы и основанные на экспериментах гипотезы. Дарвинисты, в свою очередь, предпринимали безуспешные попытки опровергнуть ранних генетиков.

Переломным событием в истории развития эволюционного учения стал **1926** год — год появления работы **С.С. Четверикова** «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики», давшей начало синтезу генетики и классического дарвинизма.

Ещё в начале XX в. произошёл переход к популяционному мышлению. В 1908 г. сформулирован закон **Харди-Вайнберга**: в идеальной популяции (т.е. без внешнего давления) частоты генов и генотипов постоянны. На основе этого закона С.С.Четвериков показал, что в результате постоянно протекающего мутационного процесса в популяциях возникают разнообразные мутации и комбинации генов, которые являются генетической основой эволюционного процесса. В ходе «переработки» этих мутаций под действием естественного отбора и осуществляется процесс эволюции.

В 1927 г. **Ю.А. Филипченко** вводит термин «**микроэволюция**» для обозначения эволюционных процессов внутри видов и популяций, а в 1937-1939 гг. **Ф.Г. Добржанский** и **Н.В. Тимофеев-Ресовский** создают учение о микроэволюции — один из главных разделов современной теории эволюции.

И, наконец, в 1942 г. выходит книга Джулиана Гексли «Эволюция: Современный синтез», от названия которой и происходит термин *синтетическая теория эволюции*.

## 2. Основные положения синтетической теории эволюции

1. *Движущими силами* эволюции являются *борьба за существование* и *естественный отбор*, которые определяют направление эволюции.

2. *Борьба за существование* – это всё многообразие отношений между организмами и средой их обитания. Этот термин отражает зависимость одного существа от другого, а также успех особи в оставлении после себя потомства

3. *Естественный отбор* – это совокупность биологических процессов, в результате которых наблюдаются *дифференциальная смертность* и *дифференциальный успех в размножении*.

4. *Объектом действия* естественного отбора является особь, точнее её *фенотип*.

5. Естественный отбор действует по фенотипам, однако фенотип особи в известной мере определяется её генотипом. Поэтому в результате отбора происходит *дифференциальное воспроизведение генотипов*.

6. *Элементарной единицей эволюции* является *популяция*. Изменения отдельных особей не приводят к эволюционным изменениям. Эволюционируют *не особи*, а группы особей, составляющие *популяцию*.

7. *Элементарное эволюционное явление*, с которого начинается видообразование в популяции, - это *устойчивое изменение генофонда популяции* (например, изменение частоты аллеля).

8. Изменение генофонда популяции происходит за счет действия *элементарных эволюционных факторов*, к которым относятся: мутационный процесс, рекомбинации, популяционные волны, миграция, изоляция, дрейф генов и другие.

9. *Движущие силы эволюции* и *элементарные эволюционные факторы* совместно действуют на популяцию и запускают в ней *элементарные эволюционные процессы (микроэволюция)*, которые и приводят к появлению нового биологического вида. *Вид – качественный этап эволюции*, закрепляющий ее существенный результат.

10. *Элементарным эволюционным материалом* являются *мутантные аллели*. Именно на них в ходе микроэволюции действуют *элементарные эволюционные факторы*.

11. *Элементарное адаптационное явление* – это появление наследуемого признака, *повышающего приспособленность популяции*.

### 3. Мутационный процесс

Изменения наследственного материала половых клеток в виде генных, хромосомных и геномных *мутаций* происходят постоянно. Особое место принадлежит *генным* мутациям. Они приводят к возникновению серий аллелей и, таким образом, к генетическому разнообразию.

Совокупность аллелей, возникающих в результате мутаций, представляет собой исходный *элементарный эволюционный материал*. В процессе видообразования он используется как объект действия других элементарных эволюционных факторов.

Хотя отдельная мутация – событие редкое, общее число мутаций значительно. Допустим, что некая мутация возникает с частотой 1 на 100 тысяч гамет, количество локусов в геноме составляет 10 тысяч, численность особей в одном поколении равна 10 тысячам, а каждая особь производит 1 тысячу гамет. При таких условиях по всем локусам за поколение в генофонде вида произойдет  $10^{-5} \cdot 10^4 \cdot 10^4 \cdot 10^3 = 10^6$  мутаций. За среднее время существования вида, равное нескольким десяткам тысяч поколений, количество мутаций составит около  $10^{10}$ .

Большинство мутаций первоначально оказывает на фенотип особей неблагоприятное действие. Насыщенность популяции мутациями, снижающими ее *приспособленность*, называется *генетическим грузом*; это *среднее число летальных мутаций на одну особь* из данной популяции.

Доля *полезных* мутаций мала, однако их абсолютное количество в пересчете на поколение или период существования вида может быть большим. Допустим, что одна полезная мутация приходится на 1 млн вредных. Тогда в приведенном выше примере за все время существования вида его генофонд обогатится  $10^4$  полезными мутациями.

Мутационный процесс происходит на протяжении всего периода существования жизни, а отдельные мутации возникают многократно у разных организмов. Генофонды популяций испытывают непрерывное *давление* мутационного процесса. Это обеспечивает *накопление мутаций*, несмотря на высокую вероятность потери в ряду поколений единичной мутации.

Мутационный процесс дополняется некоторыми специальными механизмами, способствующими сохранению мутаций или изменению экспрессии мутантных аллелей.

**Давление мутаций.** Одна и та же мутация с одной и той же частотой  $p$  возникает в каждом поколении. В то же время мутантный аллель может быть утрачен вследствие *обратных мутаций*. Если частота прямых мутаций равна частоте обратных, то фактическая частота мутантного аллеля *нелинейно возрастает*. Зависимость частоты мутантного аллеля от порядкового номера поколения может быть примерно аппроксимирована логарифмической функцией. Расчеты показывают, что частота рецессивного селективно нейтрального мутантного аллеля (и вероятность его фенотипического проявления) возрастает примерно следующим образом:

Таблица 1 – Пример, иллюстрирующий давление мутаций

Поколение	Частота аллеля $a$ , $q \times 10^{-6}$	Частота генотипа $aa$ , $q^2 \times 10^{-12}$
0	1	1
20	5	25
260	10	99
450	11	121
750	12	144
1250	13	169
2100	14	196
3550	15	225

Таким образом, в длительно существующей популяции вероятность фенотипического проявления рецессивного мутантного аллеля *возрастает* в десятки и сотни раз за счет давления мутаций.

**Мейотический драйв.** Этим термином обозначают механизмы, с помощью которых мутантные гены могут избегать элиминации естественным отбором. Если такой ген одновременно обеспечивает преимущество несущей его хромосоме во время мейоза, то процент гамет с таким геном окажется выше, чем можно было бы ожидать. **Мейотический драйв** – это сила, спо-

собная изменить механизм мейотического деления клетки таким образом, что соотношение производимых гетерозиготой гамет отклоняется от обычного (50 : 50). Ряд генов, обладающих таким действием, выявлен у мышей, у дрозофил.

#### 4. Рекомбинации

Как правило, один фенотипический признак формируется под влиянием множества генетических факторов, то есть является *полигенным*. Поэтому разные мутации могут взаимодействовать между собой. В результате рекомбинаций (которые имеются у всех известных групп организмов) возможны следующие эффекты взаимодействия мутаций:

1. Различные способы *межгенных взаимодействий*: комплементарность, эпистаз, полимерия: аддитивная (простое суммирование фенотипических эффектов, при котором  $1+1=2$ ) и неаддитивная (нелинейное взаимодействие, при котором  $1+1\neq 2$ ).
2. Мутации *в управляющих генах*: ослабителях (супрессорах), усилителях (бустерах), модификаторах. Например, мутация в гене-модификаторе X может превратить рецессивную мутацию в доминантную.

Итак, для понимания значения мутационного процесса необходимо рассматривать не отдельные мутации, а все разнообразие возможных мутаций и их сочетаний в популяциях.

#### 5. Популяционные волны

*Популяционными волнами*, или *волнами жизни* (С. С. Четвериков) называют периодические или аperiodические колебания численности организмов в природных популяциях. Это явление распространяется на все виды животных и растений, а также на микроорганизмы.

Различают следующие типы популяционных волн:

1. *Аperiodические с высокой амплитудой*. Характерны для некоторых организмов с высокой скоростью размножения в благоприятных условиях и высокой смертностью в неблагоприятных условиях (*r-стратегия*). Например, у майского жука в течение 5 лет численность популяции может изменяться в 1 миллион раз!
2. *Аperiodические и периодические с низкой амплитудой*. Характерны для некоторых организмов с низкой скоростью размножения и низкой смертностью независимо от условий (*K-стратегия*).

3. *Периодические с высокой амплитудой*. Встречаются у самых разнообразных организмов, например, в системе «хищник–жертва». Могут быть связаны с экзогенными ритмами. Именно этот тип популяционных волн играет наибольшую роль в эволюции.

*Историческая справка*. Выражение «волны жизни» («*Wave of life*»), вероятно, употребил впервые исследователь южноамериканских пампасов Хэдсон (W.H. Hudson, 1872–1873). Хэдсон отметил, что в благоприятных условиях (свет, частые ливни) сохранилась обыкновенно выгорающая растительность; обилие цветов породило обилие шмелей, затем мышей, а затем и птиц, кормившихся мышами (в т.ч., кукушек, аистов, болотных сов). С.С. Четвериков обратил внимание на волны жизни, отметив появление в 1903 г. в Московской губернии некоторых видов бабочек, не обнаруживаемых там на протяжении 30...50 лет. Перед этим, в 1897 г. и несколько позже, отмечалось массовое появление непарного шелкопряда, оголившего громадные площади лесов и нанесшего существенный вред плодовым садам. В 1901 г. отмечалось появление в значительном количестве бабочки–адмирала. Результаты своих наблюдений он изложил в кратком очерке «Волны жизни» (1905).

Причины колебаний часто имеют экологическую природу. Так, размеры популяций «жертвы» (зайца) растут при снижении давления на них со стороны популяций «хищника» (рыси, лисицы, волка). Отмечаемое в этом случае увеличение кормовых ресурсов способствует росту численности хищников, что, в свою очередь, интенсифицирует истребление жертвы (см. рис.).

Вспышки численности организмов некоторых видов, наблюдавшиеся в ряде регионов мира, были обусловлены деятельностью человека. В XIX – XX вв. это относится к популяциям кроликов в Австралии, домовых воробьев в Северной Америке, канадской элодеи в Евразии. В настоящее время существенно возросли размеры популяций *домовой мухи*, находящей прекрасную кормовую базу в виде разлагающихся пищевых отходов вблизи поселений человека. Напротив, численность популяций домовых воробьев в городах упала вследствие прекращения широкого использования лошадей.

Изменение генофондов популяций происходит как на подъеме, так и на спаде популяционной волны. При *росте численности* организмов наблюдается *слияние* ранее разобщенных популяций и объединение их генофондов. Так как популяции по своему генетическому составу уникальны, в результате такого слияния возникают новые генофонды с измененными по сравнению с исходными частотами аллелей. В условиях возросшей численности *интен-*

сифицируются межпопуляционные **миграции** особей, что также способствует перераспределению аллелей. Рост количества организмов обычно сопровождается расширением занимаемой территории.

На гребне популяционной волны некоторые группы особей **выселяются за пределы ареала вида** и оказываются в необычных условиях существования. В таком случае они испытывают действие новых факторов естественного отбора.

При **спаде численности** наблюдается **распад крупных популяций**. Возникающие малочисленные популяции характеризуются измененными генофондами. В условиях массовой гибели организмов **редкие мутантные аллели** могут быть генофондом потеряны. При сохранении редкого аллеля его концентрация в генофонде малочисленной популяции автоматически возрастает.

На спаде волны жизни часть популяций, как правило, небольших по размерам, остается за пределами обычного ареала вида. Чаще они, испытывая действие необычных условий жизни, **вымирают**. Реже, при благоприятном генетическом составе, такие популяции выживают и становятся **родоначальниками новых видов**.

## 6. Миграция

Одной из существенных причин, ведущих к изменению частот аллелей и генотипов в популяциях, служит **поток генов**, или **миграция особей** (диаспор, семян, спор, пыльцы). Очень редко популяции представляют собой совершенно замкнутые системы. Обычно между ними происходит обмен генами, величина которого зависит от пространственной близости и других причин.

Предположим, что в одной из малых популяций сложилась высокая частота аллеля *a*, а в другой – аллеля *b*. При нарушении изоляции происходят межпопуляционные обмены, и в результате обе малые популяции будут содержать и *a*, и *b*.

На примере гибридизации между **белыми** и **неграми** в США можно проследить динамику процесса. Поскольку детей от смешанных браков в США принято относить к негритянскому населению, можно принять, что поток генов идет из белой популяции в негритянскую. Частота аллеля  $R^h$ , контролирующего **резус-фактор**, у белого населения США составляет **0,028**. У африканских племен, откуда происходят американские негры, частота равна **0,630**. Число поколений, прошедших после того, как негры были вывезены из

Африки, оценивают как 10 поколений, наконец, частота аллеля  $R^h$  у современных американских негров равна **0,446**.

Расчеты показали, что поток генов от белого населения США к негритянскому осуществлялся со средней интенсивностью **~ 3% за поколение**. Это означает, что доля генов *африканских предков* составляет в настоящее время около **70%** общего количества генов у негров в США. Остальные **30%** генов они получили от *белых предков*.

Поток генов – неотъемлемое свойство большинства популяций. Важнейшее биологическое *следствие* потока генов – *объединение всех популяций в единую видовую систему*. Прекращение миграции с неизбежностью вызывает обособление популяций и возникновение отличий в ее генетическом составе.

## 7. Изоляция

**Изоляция** – ограничение свободы скрещиваний (панмиксии) организмов.

**Изоляция** бывает первичная и вторичная.

**Первичная**: пространственная, или географическая, экологическая и временная.

**Вторичная**: презиготическая и постзиготическая.

**Географическая изоляция** заключается в *пространственном разобщении популяций* благодаря особенностям ландшафта в пределах ареала вида – наличию водных преград для «сухопутных» организмов, участков суши для видов – гидробионтов, чередованию возвышенных участков и равнин. Ей способствует малоподвижный или неподвижный (у растений) образ жизни.

Так, на *Гавайских островах* популяции **наземных улиток** занимают долины, разделенные невысокими гребнями. Сухость почвы и редколесье затрудняют преодоление этих гребней моллюсками. Выраженная, хотя и неполная, изоляция в течение многих поколений привела к осязательным различиям фенотипов улиток из разных долин. В горах острова Оаху, например, один из видов улиток *Achatinella mustelina* представлен более чем *сотней рас*, выделяемых по морфологическим признакам.

Пространственная изоляция может происходить и в отсутствие видимых географических барьеров. Причины ее в таком случае кроются в ограниченных «радиусах индивидуальной активности». Так, у «береговой» рыбы **бельдюги** *Zoarcetes viviparus* от устья к концу фьорда уменьшается число позвонков и лучей некоторых плавников. Сохранение изменчивости объясняется *оседлым образом жизни* бельдюги.

Такая изменчивость наблюдается и у подвижных видов животных, например, перелетных птиц с *гнездовым консерватизмом*. Молодь *ласточек*, например, возвращается с зимовки на место своего рождения и гнездится в радиусе до 2 км от материнского гнезда. Скрещивания у ласточек ограничиваются группой близко селящихся особей. В отличие от *разделения барьерами* эту разновидность географической изоляции обозначают как *разделение расстоянием*.

Еще пример разделения расстоянием – разорванность ареала у *голубой сороки*, обитающей на западе Европы и на Дальнем Востоке. Другой пример – прерывистый ареал у *соболя*, возникший вследствие его беспорядочного промысла.

Основное *эволюционное значение* пространственной изоляции заключается в разрыве единого генофонда популяции или вида на несколько разобщенных. В изоляте эволюционный процесс протекает независимо от других популяций данного вида. Можно указать на *три возможных исхода* эволюции изолированных популяций: *вымирание, восстановление связей* с родительским видом и *образование нового вида*. Последняя возможность представляет наибольший интерес, хотя и реализуется редко.

*Экологическая изоляция* связана с различным составом пищи или особенностями размножения популяций. Так, в *Молдавии* есть две несмешивающиеся популяции *мышей* – желтогорлая лесная мышь и степная. Фактором разделения их является *состав пищи*. Разобщение популяций привело к появлению и усилению особенностей фенотипа степных мышей. Они мельче и имеют иную форму черепа.

Интересный пример разделения популяций *по месту размножения* – популяция *форели* в озере *Севан* распадается на шесть популяций, имеющих различные места *нереста* в реках и ручьях, питающих озеро.

Длительная экологическая изоляция способствует дивергенции популяций вплоть до образования новых видов. Так, предполагают, что человеческая и свиная *аскариды*, морфологически очень близкие, произошли от общего предка. Их расхождению, согласно одной из гипотез, способствовал запрет на употребление человеком в пищу свиного мяса, который по религиозным соображениям распространялся длительное время на значительные массы людей.

В других случаях решающее значение имеет *временная изоляция*. Убедительным примером служат популяции четных и нечетных лет у *тихоокеанских лососей*. Цикл развития этих рыб составляет три года, после чего

они поднимаются в верховья рек, впадающих в океан, нерестятся и погибают. Популяции четных и нечетных лет могут жить по соседству друг с другом, но, тем не менее, они практически никогда не скрещиваются.

Сходные явления наблюдаются у некоторых растений, обитающих на *сенокосных лугах*: там формируются *ранне-* и *позднецветущие* формы. Сохраняются лишь те генотипы, которые успевают отцвести и дать зрелые семена либо до сенокоса, либо после него. Возникновение двух изолированных популяций, обитающих на одном месте, является результатом хозяйственной деятельности человека.

Первичные формы изоляции рассматривают обычно как *пусковые механизмы* видообразовательного процесса.

### ***Вторичная, или репродуктивная изоляция***

В отличие от первичной изоляции, механизмы вторичной изоляции действуют между уже обособившимися видами. Обычно выделяют *две группы изолирующих механизмов – презиготические и постзиготические.*

*Презиготические* механизмы направлены на предотвращение скрещивания и образования зигот у представителей разных видов к ним относятся: уже упоминавшаяся экологическая изоляция, этологическая, морфологическая и физиологическая формы изоляции.

*Этологическая* изоляция свойственна только животным. Сложный ритуал опознания брачного партнера (см. рис.) генетически запрограммирован и практически полностью исключает возможность участия животных другого, хотя и близкого, вида в спаривании. Знаменитый *тетеревиный ток* – пример этологической изоляции. Чужак из другого вида не сможет успешно конкурировать, выполняя необходимые звуки и позы.

*Морфологические* отличия близких видов, связанные с окраской и размером особей, а также особенностями строения половых органов тоже представляют собой существенный барьер, препятствующий гибридизации разных видов.

Значительной преградой служит гибель гамет или их неспособность к оплодотворению при попадании к особям других видов. У многих цветковых растений чужеродная пыльца не способна прорасти на рыльцах. Это явление иногда называют *физиологической* изоляцией.

В некоторых случаях презиготические механизмы репродуктивной изоляции оказываются недостаточно эффективными, и скрещивание особей разных видов происходит. В этом случае включается группа *постзиготиче-*

*ских* механизмов репродуктивной изоляции. В их числе: гибель гибридных эмбрионов, слабость, нежизнеспособность и стерильность гибридов.

Многочисленные барьеры, препятствующие гибридизации видов, возникли в результате длительной предшествующей эволюции, и их *главное значение* состоит *в охране генофонда вида*, всей его генетической системы от проникновения чуждой генетической информации.

## Лекция № 7

**Тема лекции:** Синтетическая теория эволюции (продолжение)

### План лекции:

1. Дрейф генов
2. Современное определение понятия «естественный отбор»
3. Эксперименты по выявлению действия естественного отбора
4. Доказательства ведущей роли отбора в возникновении новых признаков
5. Показатели эффективности и скорости действия естественного отбора

### 1. Дрейф генов

Процесс случайного ненаправленного изменения частот аллелей в популяции, связанный с колебаниями ее численности, получил название *дрейфа генов*.

Дрейф генов (*генетико – автоматические процессы*) впервые открыли в 1931 г. независимо друг от друга советские генетики **Н. П. Дубинин** и **Д. Д. Ромашов**, а также американский генетик **С. Райт** и английский биолог **Р. Фишер**.

Опыт **С. Райта**: в пробирки с кормом он посадил по две самки и два самца мух дрозофилы, гетерозиготных по генам **A** и **a** (генотип **Aa**). В таких искусственно созданных *малых* популяциях частоты обоих аллелей были равны и составили 0,5. Всего было создано 100 малых популяций.

Спустя 16 поколений популяции разделились на 3 примерно равные группы: в одной из них остались гетерозиготные мухи, в другой зафиксировался аллель **A**, в третьей – аллель **a**.

В другом опыте было показано (см. рис.), что чем меньше численность популяции, тем быстрее происходит дрейф генов. Таким образом, в малых популяциях частота любого аллеля меняется быстро и ненаправленно.

Математическими методами было доказано, что в малых популяциях конечная судьба аллеля – его *закрепление* ( $q = 1$ ) или *потеря* ( $q = 0$ ). Как только частота аллеля станет равной нулю или единице, дальнейшие изменения в данном локусе прекращаются; все члены популяции становятся гомозиготными по этому локусу (*гомоаллельная популяция*), если, конечно, утраченный аллель не появится вновь в результате мутаций или иммиграции. Таким образом, будет ли данный аллель потерян или же он закрепится в популяции, *зависит от случая*. В очень маленькой популяции все локусы

стремятся к гомоаллелизму, что ведет к *снижению гетерозиготности* и утрате изменчивости.

Наиболее ярким *примером* дрейфа генов служит полиморфизм *наземной улитки* *Serapea nemoralis* по окраске раковины. Эти улитки имеют прерывистое распространение; они образуют популяции, или «*колонии*», в различных местах – лесах, живых изгородях, высокотравье и на открытых лужайках, причем эти колонии отделены друг от друга различными преградами. Каждая популяция характеризуется своеобразной окраской и узором. Раковины бывают коричневые, желтые или розовые; одни окрашены равномерно, а другие полосатые.

Анализируя распространение генов *полосатости* и отсутствие полос в нескольких сотнях колоний, *Ламонт* нашел, что *небольшие популяции варьируют сильнее*, чем большие, и чаще бывают гомоаллельными. Более того, частоты генов в *соседних* небольших популяциях *совершенно различны* (см. рис), в то время как их частоты в больших смежных популяциях довольно сходны.

Можно выделить *две разновидности* дрейфа: эффект основателя (эффект *Болдуина*) и эффект «бутылочного горлышка».

*Эффект основателя.* Эффект основателя (*эффект Болдуина в пространстве*) представляет собой частный случай совместного действия изоляции и популяционных волн.

Эффект основателя доказан для популяций человека (например, для религиозных сект) и многих островных видов (например, дрозофилы, некоторых птиц).

Малая (*сверхмалая*) популяция, которая *выселяется* (переселяется на новое место) из большой, может представлять, а может и не представлять генетический состав этой большой популяции. Некоторые аллели, редко встречающиеся в большой популяции, в малой популяции могут отсутствовать совсем или быть *сверхпредставлены*. Поэтому если эта *малая популяция* после переселения на новое место начнет численно *увеличиваться*, она будет иметь другой генетический состав - *другой генофонд* по сравнению с родительской популяцией. Это явление и называется эффектом основателя.

Известно, что предками *американских индейцев* были монголоидные племена, проникшие по Берингову мосту на Аляску 30 – 10 тыс. лет назад и затем колонизировавшие Северную и Южную Америку (всего было 3 волны миграции). Частоты аллелей  $I^A$  и  $I^B$ , определяющих группы крови, у коренного населения Северо – Восточной Азии колеблются в пределах от 5 до 30%.

У большинства популяций американских индейцев *оба аллеля либо отсутствуют, либо крайне редки*. Они, вероятно, были утрачены в процессе переселения очень малочисленных групп на Американский континент. Однако встречаются и исключения. Индейцы из племен *блад* и *черноногих*, обитающих на юге Канады и севере США, характеризуются высокой частотой аллеля  $I^A$  (80%), чего нет ни в одной популяции человека.

Другим примером может служить *секта баптистов* (дункеры), состоящая всего из 27 семей, переселившихся из Германии в США около 250 лет назад. С тех пор они жили маленьким замкнутым сообществом, избегая браков с представителями окружающего населения. Эффект дрейфа генов у них прослеживается по многим полиморфным локусам. В некоторых случаях наблюдается *утрата* или существенное *повышение* частоты аллелей, типичных для предковых популяций, например, резкое повышение частоты аллеля  $L^M$  групп крови MN.

*«Бутылочное горлышко»* (эффект Болдуина во времени). Это другой тип генетического дрейфа, он встречается тогда, когда популяция, оставаясь на месте, резко уменьшается в численном составе под действием экстремальных условий окружающей среды, а затем условия улучшаются и численность возрастает.

*Популяционные волны* – одна из частых причин дрейфа генов. Особенно сильно колебания численности выражены у *насекомых* и других мелких животных, размер *весенней популяции* у которых обычно в 1000 раз меньше *осенней*. Случайное выживание особей в период зимовки может увеличить концентрацию данной мутации в 1000 раз.

К каким *последствиям* для популяции приводит дрейф генов? Они могут быть различными.

Во-первых, может возрастать *генетическая однородность* популяции, т. е. возрастать ее гомозиготность.

Во-вторых, вследствие дрейфа генов, вопреки естественному отбору, в популяциях могут удерживаться аллели, *снижающие жизнеспособность особей*.

И наконец, в-третьих, благодаря популяционным волнам может происходить *быстрое и резкое возрастание частоты редких аллелей*.

## **2. Современное определение понятия «естественный отбор»**

В предыдущей лекции было показано значение мутационного процесса, рекомбинации и других элементарных факторов эволюции; все они действуют *ненаправленно*. Направленностью действия обладает лишь естествен-

ный отбор. В настоящее время учение Ч. Дарвина о естественном отборе дополнено новыми фактами и развито новыми подходами.

В процессе естественного отбора важны не столько выживание или гибель особей, сколько их *дифференцированное размножение*, т.е. вклад каждой особи в генофонд популяции. В генофонд популяций больший вклад внесет та особь, которая оставит более многочисленное потомство. Следовательно, *естественный отбор - избирательное (дифференцированное) воспроизведение генотипов (или генных комплексов)*.

*Объект отбора. 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, т.е. наличием или отсутствием каких-либо признаков.

Именно *индивиды* — элементарные объекты отбора. По-видимому, отбор начинается уже на уровне гамет. Сперматозоиды, как и яйцеклетки в момент оплодотворения могут находиться в конкурентных взаимоотношениях.

Успех в размножении зависит от общей жизнеспособности особи, при этом отбор всегда идет по фенотипам. В фенотипе особи отражаются особенности генотипа, поэтому в ряду поколений отбор по фенотипам приводит к отбору определенных генотипов.

В результате развития генетики подтвердилось предположение Ч. Дарвина о том, что отбор по одному - единственному признаку практически невозможен. Как правило, каждый ген определяет многие признаки (принцип *плейотропии*). Примером плейотропного действия гена является действие мутации «*полифен*» у дрозофилы, которая одновременно меняет жилкование, форму и расположение крыльев, строение лапок, глаз и еще ряд признаков (рис.). *Единицей отбора* является не отдельный признак или свойство, а весь фенотип, вся особь в целом. Признак является лишь *точкой приложения* отбора. Отбор же генотипов происходит *вторично* через отбор фенотипов, которые отражают генетическую конституцию организмов.

Отбор, сохраняющий определенные фенотипы, по своему направлению является *положительным*, тогда как отбор, устраняющий фенотипы из популяции, - *отрицательным*.

Существуют признаки, явно имеющие адаптационное значение. Но есть (рис.) и второстепенные (с приспособительной точки зрения) признаки, которые могут включаться в сферу действия отбора лишь опосредованно, в виде *шлейфа автоматически собираемых признаков* или *генных комплексов*. При этом не исключено, что в процессе эволюции произойдет «пе-

реоценка ценностей» и бывшие случайные признаки станут наиболее важными.

Иногда отбор ведет к созданию признаков и свойств, невыгодных для отдельной особи и полезных для популяции и вида в целом. Примером такого приспособления является *гибель 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.

### 3. Эксперименты по выявлению действия естественного отбора

Начиная с конца XIX в. неоднократно предпринимались попытки экспериментальной проверки наличия естественного отбора в природных условиях. Первые достоверные результаты были получены в конце XIX— начале XX в. при выяснении роли защитной окраски.

В популяциях *богомолы (Mantis religiosa)* встречаются желтые, зеленые и бурые особи. На расчищенной от травы площадке в 120 м<sup>2</sup> бурого цвета на расстоянии 1 м друг от друга к колышкам были привязаны богомолы бурого, желтого и зеленого цвета (**М.М. Беляев**). За 12 дней опыта птицами (чеканы-каменки) было уничтожено 60% желтых, 55% зеленых и только 20% бурых богомолов (у бурых окраска тела совпадала с цветом фона). Было замечено, что защитная роль окраски возрастает, если она сопряжена с позой покоя. Более подвижные особи и при наличии защитной окраски выклевывались птицами.

Сходные опыты еще ранее были проведены на других насекомых. **Е. Паультон** (1898) расположил 600 куколок бабочки *крапивницы (Vanessa urticae)* на коре, изгороди, стенах и желтых листьях крапивы. В тех случаях, когда окраска куколок совпадала с окраской фона, птицами было уничтожено не более 57% куколок, а при различии в окраске — более 90%.

Одним из самых обстоятельных до сих пор остается экспериментальное исследование процесса отбора на *одуванчике (Taraxacum officinale)*, выполненное **В.Н. Сукачевым** (1928). Учитывалось не только выживание отдельных особей, но и успех в размножении. Одуванчик, как известно, размножается и путем перекрестного опыления, и путем апомиксиса. С одной и той же лужайки под Санкт-Петербургом были выбраны три генетически и фенотипически различающиеся формы: с мелкорассеченными листьями (тип А), сильно опушенные (тип Б) и с длинными красными черешками (тип В).

Растения, выращенные из семян каждого типа, были высажены на расстоянии 18 и 3 см друг от друга. Подсчитывалось число выживших в разных условиях растений, число цветков на одном растении, число семян на соцветии и на растении в целом. Результаты показали, что в условиях редкой посадки наиболее жизнеспособны растения типа В (табл. 1).

Таблица 1 - Результаты экспериментального изучения действия естественного отбора у одуванчика (по В.Н. Сукачеву, 1928)

Биотипы растений	Процент вымерзших растений при посадке		Семенная продуктивность растений при редкой посадке		Общее число семян одного растения, шт.
	редкой	густой	число соцветий, шт.	число семян в соцветии, шт.	
А	22,9	73,2	27	70	1890
Б	31,1	51,1	38	70	2660
В	10,3	75,9	10	140	1400

При этом растения типа Б были более плодовитыми по общему числу семян. Оценка особей проводилась по общей жизнеспособности, а не по отдельно взятому признаку, как это было в опытах с богомолами и куколками бабочек-крапивниц.

**Ю.А. Музланов** подбирал упавшие крылья от *стрекоз* (*Leucorrhinea quadripunctata*), которых схватывали в воздухе белые *трясогузки* (*Motacilla alba*). Другую серию крыльев исследователь получил от стрекоз, пойманных сачком в те же часы на той же луговине. Учитывалась длина крыльев и наличие в них мелких качественных вариаций — *фенов*. Оказалось, что крылья съеденных стрекоз достоверно отличались наличием редких фенов для этого вида, т.е. трясогузки чаще истребляли уклоняющихся особей.

Данные наблюдения за стрекозами хорошо совпадают с результатами сравнения *длины крыльев* обыкновенных *воробьев*, погибших и выживших во время одной из сильных *бурь* в Нью-Йорке. У погибших птиц крылья были или очень короткие, или очень длинные, у выживших — среднего размера.

Анализ погадок *ушастой совы* (*Asio otus*) в Предуралье выявил, что этот хищник селективно вылавливает из популяции обыкновенной *полевки* (*Microtus arvalis*) особей, отличающихся большей пугливостью, меньшими размерами тела и асимметричным строением черепа (Е.А. Хиревич, 2002).

Эти данные показывают реальность существования отбора как процесса дифференцированного истребления особей внутри популяций. Однако эти

эксперименты еще не показали творческой, ведущей роли отбора в образовании новых признаков и свойств.

#### 4. Доказательства ведущей роли отбора в возникновении новых признаков

Рассмотрим ещё несколько классических примеров отбора, начиная с явления *индустриального меланизма*.

В XIX—XX вв. в развитых индустриальных районах происходило потемнение окраски у многих бабочек. Так, в Европе к настоящему времени более чем у 70 видов чешуекрылых окраска изменилась. Причины и механизм этого явления удалось изучить на примере бабочки *березовой пяденицы* (*Biston betularia*), которая днем обычно неподвижно сидит на светлой коре, сливаясь с фоном дерева (рис.).

В 1848 г. на окраине Манчестера впервые были пойманы единичные экземпляры березовой пяденицы темного цвета — *меланисты*. Редкая вначале темная форма впоследствии стала интенсивно распространяться в промышленных задымленных районах, вытесняя белую форму. Темная форма бабочек неожиданно оказалась покровительственной (в связи с закопчением стволов деревьев и других мест их дневного отдыха). Наблюдения за некоторыми насекомоядными птицами (славки, синицы и др.) показали, что вдали от промышленных центров они вылавливают в основном темных бабочек, а в промышленных — белых (табл. 2).

Таблица 2 - Результаты экспериментов по изучению истребляемости светлых и темных форм березовой пяденицы в разных районах Англии (В. Кетлуэлл, 1956)

Район	Выпущено, шт.		Выживаемость, % (выловлено световыми ловушками)		Уничтожено (отношение темных к светлым)
	светлых	темных	светлых	темных	
Закопченный фон	137	447	13	27	1:2,1
	64	154	25	53	1:2,1
Незакопченный фон	393	406	13,7	4,7	2,9:1

Распространение темной формы объясняется тем, что естественный отбор поддержал доминантный ген *carbonaria*, ответственный за темную

окраску и связанный с изменением поведения (бабочки активно выбирали темный фон субстрата и были менее подвижными).

Тем самым впервые была *доказана ведущая роль естественного отбора в возникновении и распространении нового признака*. Получены и другие доказательства.

Так, были изучены микроэволюционные изменения, происходящие в популяциях *ужей* (*Natrix sipedon*) на островах *озера Эри* в Северной Америке. Ужи этих островов делятся *по рисунку поперечных полос* на четыре группы: А, Б, В, Г. Ужи типа А белые, у них отсутствуют полосы, у типа Г полосы наиболее выражены, типы Б и В занимают промежуточное положение (рис. 10.5). Доминирующими вокруг озера оказываются ужи группы Г, на островах встречаются группы А, Б и В. Излюбленными местами обитания ужей на островах служат известняковые скалы, обрывы и галечные отмели.

С островов были взяты *оплодотворенные самки* и от них получено потомство. У детенышей встречались все типы окраски. Однако среди взрослых ужей, отловленных на островах, встречались в основном особи типов А и Б. Это связано с *избирательной элиминацией* особей на островах в постэмбриональный период. *На белых известняковых скалах островов преимущественно выживают светлые особи без полос*. Полосатая окраска оказывается защитной в болотистых местах на материке вблизи озера. Вероятность выживания полосатых особей на островах примерно в 4 раза меньше, чем у особей без полос.

Много примеров ведущего действия отбора описано в связи с повышением *устойчивости* некоторых грызунов и насекомых к ядохимикатам, а микроорганизмов — к антибиотикам. Известно, что эффективность применения даже самых совершенных ядохимикатов быстро и резко снижается в результате отбора вредителей по устойчивости к ним. Так, в 1947 г. применение антикоагулянта крови — *варфарина* — в небольших дозах приводило через 5 дней к гибели всей популяции крыс. Однако позднее обнаружили, что некоторые крысы пожирают варфарин без всякого вреда для себя (см. рис.). Произошло повышение устойчивости крыс к варфарину — результат отбора и последующего распространения особей, случайно оказавшихся невосприимчивыми в пределах популяции. Так возникла раса крыс, названная «суперкрысами», причем возникли они на основе нескольких разных мутаций почти во всех странах мира.

Аналогична ситуация при борьбе с *вредными* насекомыми. Внутри популяции насекомые часто оказываются неоднородными по устойчивости к

ядохимикатам. После воздействия ядов выживают лишь устойчивые особи, они размножаются и образуют популяции, устойчивые к действию ядов.

У **устойчивых** форм происходит *отбор мутаций*, вызывающих разрушение инсектицида в организме, формирование оболочек, снижающих поступление яда в организм, и поведенческих мутаций, определяющих умение избегать контактов с пестицидом. Так, например, у комнатной мухи было обнаружено 9 разных мутаций (в разных хромосомах), определяющих устойчивость к разным инсектицидам.

Эти явления известны и при повышении устойчивости микроорганизмов к антибиотикам и другим лекарственным препаратам.

Ч. Дарвин часто расшифровывал *творческую роль* естественного отбора путем сравнения его с искусственным отбором. В этой связи интересны два примера. Первый — исследование **Н.В.Цингером** *льняного рыжика* (*Camelina linicola*) — сорняка в посевах льна. Анализ показал, что сорняк образовался под действием *бессознательного искусственного* и естественного отбора из *ярового рыжика* (*C. glabrata*), культурного растения, разводимого для получения масла.

Семена ярового рыжика заносились в посевы льна человеком или естественным путем. Опыты показали, что при выращивании в густых и увлажненных посевах *льна* растения *ярового рыжика* сразу же приобретают *фенотипические* особенности, свойственные *льну* и *льняному рыжику* (увеличивается высота стебля - в посевах льна высокие стебли позволяют избежать недостатка света).

Эти изменения хотя и не наследуются, но определяют возможность сохранения сходных мутаций (в дальнейшем происходила *замена фенотипов генокопиями*). Отбор мутантных особей ярового рыжика, случайно оказавшихся сходными с льном, привел к формированию нового вида сорняка — *льняного рыжика*.

Другой пример — формирование фенологического полиморфизма у *большого погремка* *Alectorolophus major* под влиянием сроков и числа поков. Как показал **Н.В.Цингер**, у этого растения имеются несколько форм, или рас.

На скашиваемых участках встречается *длительно цветущая* форма, которая цветёт в течение июня — августа (*A. m. montanus*).

На участках, скашиваемых в июле, у *большого погремка* образовалась *раннеспелая* раса.

При более ранних покосах образовалась ещё более ранняя раса (*погремок весенний*) и *позднеосенняя*. Вид распался на подвиды (рис. ).

### 5. Показатели эффективности и скорости действия естественного отбора

Эффективность и скорость действия естественного отбора зависят в первую очередь от величины *давления отбора* (т. е. степени количественного воздействия).

Для оценки величины давления отбора вводится понятие *адаптивная ценность генотипа (W)* - способность генотипа к выживанию и воспроизведению по сравнению с другими генотипами в популяциях. Этот показатель колеблется в пределах от 0 до 1. При  $W=0$  передача генетической информации индивида следующему поколению отсутствует, и аллель исчезает из популяции; при  $W = 1$  образуется максимальное число гамет с данным наследственным признаком (полностью реализуются потенциальные возможности к размножению).

Другой показатель - *коэффициент отбора (S)* - характеризует интенсивность *элиминации* мутантного аллеля по сравнению с исходной формой. Представляет величину, обратную адаптивной ценности генотипа: варьирует от 1 до 0. Чем больше адаптивная ценность генотипа, тем ниже коэффициент отбора, т.е. 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 (т.е. элиминации) равен 0, а во втором — 0,01. В природных условиях коэффициент отбора обычно не превышает 0,10—0,20, чаще имеет меньшие значения. Конечно, по отношению к летальным мутациям, резко понижающим жизнеспособность организмов, коэффициент отбора может достигать 1,0.

Как уже говорилось, в природе 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:

$$W = p^2W_0 + 2pqW_1 + q^2W_2$$

При этом среднюю приспособленность доминантной гомозиготы принимают за 1, а приспособленность остальных генотипов соотносят с ней в процентах:

Генотипы	Средняя приспособленность
AA	$W_0 = W_0/W_0 = 1$
Aa	$W_1 = W_1/W_0 = 1 - S$
aa	$W_2 = W_2/W_0 = 1 - S_2$

Применяя эти формулы и зная соотношение генотипов до и после отбора, можно определить коэффициент отбора (табл. 3).

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). Это *эффективность отбора*.

Отбор особенно эффективен *против доминантных мутаций* и при условии их 100% экспрессивности и пенетрантности. При  $S = 1$  популяция за одно поколение избавляется от доминантных летальных мутаций (рис.). Например, отсутствие насыщения популяций человека мутацией одной из форм карликовости (ахондроплазия) объясняется ее доминантностью и устранением в результате отбора. Особи, несущие ее, умирают в раннем возрасте, и по этой причине она не накапливается в популяциях человека.

Отбор *против рецессивных генов* и при неполном доминировании, наоборот, затруднен. В гетерозиготном состоянии (под «прикрытием» нормального фенотипа) они ускользают от действия отбора. Особенно трудно избавиться от рецессивных мутаций большие популяции, где их перевод в гомозиготное состояние происходит очень медленно (см. рис.).

Таблица 3 - Пример определения величины коэффициента отбора (S) генотипов

Показатели	Генотипы		
	AA	Aa	aa
Частота до отбора	0,25	0,50	0,25
Частота после отбора	0,35	0,48	0,17
Относительная выживаемость	$W_0 = 0,35/0,25 = 1,4$ $W_0/W_0 = 1.4/1.4=1,0$	$W_0 = 0,48/0,50 = 0,96$ $W_1/W_0 = 0,96/1,4=0,7$	$W_2 = 0,17/0,25 = 0,68$ $W_2/W_0 = 0,68/1,4= 0,4$
Коэффициент отбора	$1,0 - 1,0 = 0$	$1,0 - 0,7 = 0,3$	$1,0 - 0,4 = 0,6$

Эффективность отбора в значительной степени зависит от исходной концентрации гена в популяции. При очень низких (I) и очень высоких (II) концентрациях отбираемого признака (гена) отбор действует слишком медленно, при средних концентрациях — очень быстро даже при низких значениях коэффициента отбора. Расчеты показывают, что при значении коэффициента отбора, равном всего 0,01, в популяции с доминантным геном *A* и рецессивным *a* возрастание частоты первого гена пойдет следующим образом (К. Пэтау, 1939):

<i>Возрастание, %</i>	<i>Число поколений</i>
0,1 — 1	232
1—50	559
50—98	5189
98—99	5070
99—99,9	90 231

Заметим, что данные расчеты значительно упрощены, в них не учтено давление других факторов на концентрацию гена в популяции (например, мутационного процесса, отбора по сочетанным признакам и т. п.).

Отсутствие отбора ( $S = 0$ ) вряд ли возможно в природных популяциях. Различные генотипы обязательно отличаются друг от друга, и при постоянном давлении естественного отбора у них разные вероятности достижения репродуктивного возраста.

## Лекция № 8

Тема лекции: Синтетическая теория эволюции (окончание)

### План лекции:

1. Основные формы естественного отбора
2. Половой отбор
3. Индивидуальный и групповой отбор
4. Отбор у агамных форм
5. Творческая роль естественного отбора
6. Биологический вид. Критерии вида
7. Способы и механизмы видообразования
8. Адаптации и их классификация

### 1. Основные формы естественного отбора

Известно 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 в популяции среднего значения признака. Эта форма отбора как бы охраняет установившуюся норму и препятствует размножению особей, фенотипически уклоняющихся в ту или другую сторону от среднего значения признака (рис.).

Действие стабилизирующего отбора можно пояснить на многих примерах. Так, сотрудник одного из университетов США подобрал после снегопада и сильного ветра 136 оглушенных **воробьев** *Passer domesticus*. Из них 72 *выживших* воробья имели крылья средней длины, тогда как 64 *погибшие* птицы были либо длиннокрылыми, либо короткокрылыми.

Другой пример — размеры и форма цветков у **энтомофильных растений**. Размеры и форма цветков у них оказались более стабильными, чем у анемофильных (ветроопыляемых). Это обусловлено 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 эволюции цветковых растений и насекомых-опылителей, могут оставить потомство.

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 существенно не меняются, она оберегает норму от разрушающего влияния мутационного процесса. 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 обозначается термином *канализирующий отбор* (К. Уоддингтон), — отбор индивидов с генами, способными *стабилизировать процесс онтогенеза* и снижать его чувствительность ко всяким помехам (внутренним и внешним), в том числе к действию мутантных генов, понижающих жизнеспособность фенотипа. В таких случаях отбор будет направлен в пользу особей с комплексом генов (супергенов), обеспечивающих устойчивый ход онтогенеза и способность к модификациям. Какая из двух форм стабилизирующего отбора (нормализующий или канализирующий) окажется важнее, зависит от интенсивности притока новых генов в популяцию (Э. Майр).

*Движущий отбор.* Движущей (или направленной) формой отбора называют отбор, способствующий сдвигу среднего значения признака. 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. Большинство приводившихся ранее прямых и косвенных доказательств естественного отбора относится именно к движущей форме, отражающей классическое, дарвиновское, понимание сущности отбора.

*Примером* такого отбора является замещение в популяции гавани Плимут (Англия) **крабов** *Carcinus maenas* с широким головогрудным щитком животными с узким щитком в связи с увеличением количества ила.

**Утрата признака** — также 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**. Была экспериментально изучена возможность изменения числа щетинок у дрозофилы (*Drosophila melanogaster*). Направленный отбор через 30 поколений в одной линии снизил их число с 32 до 25, а в другой (после 20 поколений) повысил до 45—50 шт. (см. рис.).

В экспериментах с тем же видом дрозофилы показана возможность заметного **повышения холодоустойчивости** после отбора. Так, у исходной линии при температуре 0°С выживало лишь 28% четырехдневных личинок. После 30 поколений отбора температура 0°С стала нормой для личинок. Этот процесс происходит и в природе; первоначально вредный фактор при его постоянном действии превращается в норму.

**Дизруптивный отбор**. *Дизруптивным называется отбор, направленный против средних промежуточных форм и благоприятствующий более чем одному фенотипу.* Популяция как бы «разрывается» по тому или иному признаку на несколько групп, поэтому дизруптивный отбор называется также **разрывающим**.

Действие дизруптивного отбора приводит к полиморфизму. Рассмотрим пример действия такого отбора по окраске раковин у **земляной улитки** (*Succinea nemoralis*). Так, в лесах, где почвы коричневого цвета, чаще встречаются особи с коричневой и розовой окраской раковин, на участках с 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.

Дизруптивный отбор можно представить в виде попеременного действия движущего и стабилизирующего отбора.

*Другие формы естественного отбора.* Их известно несколько десятков.

Бывает так, что определенный генотип имеет селективное преимущество только тогда, когда он редок в популяции, и немедленно теряет это преимущество, оказавшись в избытке. Это типичная ситуация действия *частотно-зависимого* отбора.

Когда в лабораторной популяции дрозофил менялось соотношение самцов, ведущих свое происхождение из двух разных природных популяций, самцы, оказавшиеся в меньшинстве, участвовали в спариваниях непропорционально чаще самцов, составляющих большинство.

Одной из форм частотно - зависимого отбора является *апостатический* отбор. Именно под его контролем находятся признаки покровительственной окраски типа мимикрии (например, в популяции жертвы хищники избирательно устраняют представителей более многочисленной в данный момент формы).

Ещё одна форма - *плотностнозависимый* отбор (т. е. отбор, связанный с плотностью населения популяции). Она связана с выбором одной из двух главных стратегий размножения: либо короткая продолжительность жизни, ранняя половая зрелость и огромное число потомков, либо длительная жизнь особи, позднее наступление зрелости, небольшое число потомков. И в первом (*r-стратегия* и, соответственно, *r-отбор*), и во втором случае (*K-стратегия* и, соответственно, *K-отбор*) достигается в конечном итоге сохранение популяции. При *r-отборе* большая часть энергетических затрат вида идет на появление сравнительно многочисленного потомства (обычно в нестабильных условиях), при *K-отборе* — на выживание исходно немногочисленного потомства (обычно в стабильных условиях среды).

Ещё две, более редкие формы отбора: *дестабилизирующий* и *отбор местообитаний*. *Дестабилизирующий отбор* приводит к разрушению гомеостаза в организме при интенсивном отборе в каком-то определенном направлении. Так, например, отбор на уменьшение агрессивности у хищных зверей в неволе при одомашнивании ведет к дестабилизации цикла размножения (животные могут размножаться круглый год).

*Отбор местообитаний* может быть проиллюстрирован таким примером: самки двух близких видов дрозофил Гавайских островов откладывают яйца на одном и том же виде растений, но самки одного вида откладывают яйца на теневой стороне растения, тогда как другого — исключительно на солнечной стороне. Отбор местообитаний определяет более полное исполь-

зование пространства близкими симпатрическими видами (ведет к увеличению *суммы жизни*, как образно заметил в свое время Ч. Дарвин.

## 2. Половой отбор

**Половой отбор** – это разновидность естественного отбора, направленного на сохранение признаков особей *одного пола*. Обычно половой отбор связан с борьбой между самцами (а в более редких случаях — между самками) за возможность вступить в размножение.

Теория естественного отбора объясняет факты полового диморфизма (рис.). 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, 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.

## 3. Индивидуальный и групповой отбор

Естественный отбор подразделяется на индивидуальный и групповой. **Индивидуальный отбор** - это дифференциальное размножение отдельных особей, обладающих преимуществами в борьбе за существование в пределах популяций. Индивидуальный отбор основан на соревновании особей внутри популяций.

Одновременно с индивидуальным отбором может происходить и **групповой отбор** — преимущественное размножение особей какой-либо группы. Групповой отбор действует между популяциями одного вида (*внутривидовой*) или между близкородственными видами (*межвидовой*).

При групповом отборе в эволюции могут закрепляться признаки, благоприятные для группы, но не всегда благоприятные для особей.

Если какой-либо признак у группы родственных особей будет содействовать выживанию *всей группы*, то такой признак может закрепиться в эволюции даже при условии его *отрицательного 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, поэтому данное проявление *альтруизма* будет поддерживаться естественным отбором.

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. Например, близкие виды *африканских антилоп* поедают разные части травянистых растений (одни едят только мягкие верхушки трав с цветками, другие — только сухие соломинки, третьи — колючие листья и т. п.). Такое положение — результат *группового межвидового* отбора, способствующего увеличению «суммы жизни» на единице площади.

Только при индивидуальном отборе происходит отбор эволюционных *новшеств*, а групповой отбор выбирает уже *из готовых приспособлений*, возникших на популяционном или видовом уровне.

#### 4. Отбор у агамных форм

Теория естественного отбора разработана на материале организмов, которые размножаются *половым способом*. Однако многие положения теории естественного отбора приложимы и к *агамным* формам. При этом граница между индивидуальным и групповым отбором оказывается нечеткой, поскольку отбор группы особей с совершенно одинаковым генотипом не будет отличаться по эволюционным последствиям от выживания одной - единственной особи из такой группы.

Эффективность отбора в агамных группах может быть исключительно высока, поскольку любая мутантная особь может стать родоначальником новой популяции и вида. Напомним, однако, что понятие популяции и вида у прокариотных и агамных форм несколько отличается от таковых у растений, грибов и животных.

## 5. Творческая роль естественного отбора

Оппоненты теории естественного отбора иногда говорят о тавтологичности этой концепции: «выживают наиболее приспособленные, так как они лучше приспособлены», отбор «выискивает» в популяциях уже приспособленных и их-то и оставляет для размножения, т. е. играет роль *механического сита*. Подобные суждения об отборе основаны на учете лишь *элиминирующей его функции*.

Однако отбор играет и *творческую роль*. Один и тот же материал (наследственная изменчивость) в зависимости от условий и направления отбора может привести к различным адаптациям. В этом отношении действие отбора сравнивают с деятельностью скульптора. Как он из бесформенной глыбы гранита создает чудесные творения, «лишь» отсекая ненужное, так и отбор, складывая многочисленные мелкие изменения, создает приспособления и виды, устраняя от размножения менее удачные особи. Аналогия со скульптором, конечно, неполная: у человека-творца всегда есть план будущего творения. 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 исходного материала*.

Предположим, что из большой выборки вырезанных букв алфавита, представленных в равном числе, предстоит *случайным образом* сложить слово «кот». Для этого можно извлекать из некоего *ящика* и выкладывать на стол по 3 буквы и практически никогда не получить нужного сочетания. Но если из множества вынутых букв будем оставлять на столе К, О и Т, то со временем возникнет нужное слово.

Изменим еще одно условие: будем всегда оставлять на столе вынутые комбинации по две буквы (КО, КТ, ОТ). Такие комбинации из двух букв легко могут быть дополнены третьей недостающей буквой и приведут к получению слова «кот». Хотя мы и не создали слова, но добились нужного сочетания букв.

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.

Таким образом, отбор формирует признаки и свойства путем *интегрирования* отдельных случайных уклонений с незначительной адаптивной цен-

ностью; отбираются не отдельные гены, а их **комплексы**, причём на протяжении **неограниченного времени**.

*При оценке роли естественного отбора как направляющего фактора эволюции проходили острые дискуссии, продолжающиеся и в наши дни. Однако теория естественного отбора до сих пор выдержала все испытания, связанные с анализом все возрастающего фактического материала в разных областях биологии. В то же время, она не завершена и нуждается в дальнейшем развитии.*

## **6. Биологический вид. Критерии вида**

Как мы уже говорили, ареной действия естественного отбора является популяция, а биологический вид – это **итог**, конечный результат эволюции. Что же такое *биологический вид*?

**Биологический вид** – это совокупность особей, занимающих определенный ареал, имеющих морфологическое, физиологическое, генетическое и поведенческое сходство, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство.

Основные **критерии вида** следующие:

1) **репродуктивная и генетическая изоляция** – особи одного вида свободно скрещиваются друг с другом и не скрещиваются с особями других видов;

2) **морфологический** – сходство в строении особей одного вида;

3) **физиологический** – сходство физиологических процессов у особей одного вида;

4) **биохимический** – сходство обменных процессов у особей одного вида;

5) **этологический** – сходство поведения у особей одного вида;

6) **экологический** – сходство условий существования у особей одного вида;

7) **географический** – одинаковое расселение особей вида на определенной территории.

Со времен **К. Линнея** вид является основной единицей систематики. *Особое положение вида* среди других систематических единиц (таксонов) обуславливается тем, что это та группировка, в которой отдельные особи **существуют реально**. В отличие от вида *таксоны надвидового ранга*, такие как род, отряд, семейство, класс, тип, **условны**, они *не являются ареной ре-*

альной жизни организмов. Распределение организмов по надвидовым таксонам указывает на *степень их филогенетического родства*.

Определение вида, приведенное выше, не может быть применено в строгом смысле к размножающимся *бесполом путем*, самооплодотворяющимся и строго партеногенетическим организмам. Группировки таких организмов относят к видам *условно*, по сходству фенотипов, общности ареала, близости генотипов.

Еще одно замечание. Использование понятия «вид» даже у организмов с половым размножением затруднено, так как *виды динамичны*. Это проявляется во внутривидовой изменчивости, «размытости» границ ареала, образовании и распаде внутривидовых группировок (популяций, рас, подвидов) под действием элементарных эволюционных факторов.

## 7. Способы и механизмы видообразования

Процесс образования видов осуществляется в результате взаимодействия элементарных эволюционных факторов. Известны *3 способа* видообразования.

Процесс, ведущий к увеличению количества видов, называют *дивергентным*, или истинным видообразованием.

Выделяют также *филетическое* видообразование. Оно заключается в постепенном превращении во времени одного вида в другой. Этот способ наблюдается, если изменения условий захватывают *весь ареал*.

Известны примеры видообразования *путем гибридизации*.

Перечисленные способы видообразования схематически изображены на рисунке.

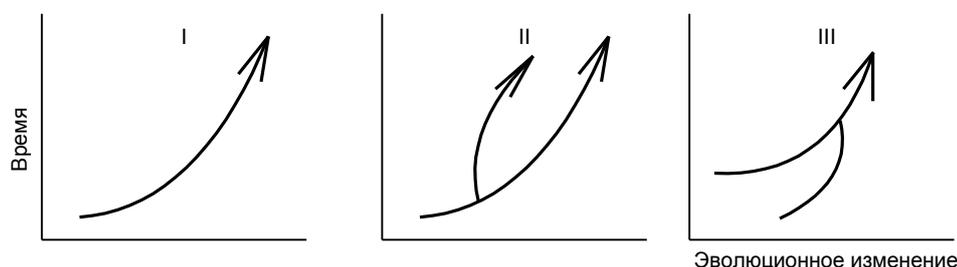


Рисунок – Основные *способы* видообразования:

I – филетическое, II – дивергентное (истинное), III – путем гибридизации

Теперь о *механизмах* видообразования. Их два.

При *аллопатрическом* видообразовании, называемом также географическим, препятствия к скрещиванию обусловлены *первичным пространственным разобщением* популяций. Генетическая изоляция развивается вторично. Так, некогда в Австралии существовал один вид *попугайчиков* рода *Pachycephala*. В условиях засушливого периода единый ареал разделился на западную и восточную зоны. Со временем особи двух популяций приобрели морфофизиологические различия, которые сделали невозможным скрещивание, когда ареал вновь стал общим. Произошло образование из одного предкового вида двух новых.

При *симпатрическом* видообразовании новый вид образуется *внутри ареала* исходного вида. Основной вариант его – *первичная генетическая изоляция*. Это происходит, например, в результате *полиплоидии* вследствие нарушений нормального хода мейоза, при крупных *хромосомных перестройках*, а также при межвидовой *гибридизации*.

Аллопатрическое видообразование происходит *медленно* и дает виды, как правило, различающиеся по морфофизиологическому критерию от вида - родоначальника. Симпатрический путь относительно *быстрый* и дает виды, близкие к исходному по морфофизиологическим показателям.

Другим вариантом симпатрического видообразования является *экологический*, т. е. разделение по типам питания (пример – *рачки бокоплавы* в озере Байкал). Многие *паразиты* произошли симпатрическим путём, осваивая новые экологические ниши (при переходе к новому хозяину).

Примеры *гибридизации*: культурная слива возникла путем гибридизации терна с алычой; гибридом является *рябинокизильник*, распространенный в лесах центральной Сибири.

Большинство видов, особенно животных, возникают аллопатрическим путем. Симпатрическое видообразование на основе полиплоидии характерно для *растений*. Так, разные виды пшениц составляют ряд с наборами 14, 28, 42 хромосомы.

В то же время, имеются доказательства, что *человек* появился симпатрическим путем в результате хромосомных перестроек в геноме его человекообразного предка (центрическое слияние двух метацентриков).

## 8. Адаптации и их классификация

Результатом действия элементарных факторов эволюции и естественного отбора на популяцию является стойкое изменение её генофонда, имеющее адаптационное значение. Что же такое адаптации?

**Адаптации** – это разнообразные признаки, повышающие приспособленность организмов. Существует множество классификаций адаптаций:

### **1. По уровню проявления**

- ✓ **биохимические** – изменяется структура белков, углеводов, липидов и других химических компонентов организмов;
- ✓ **физиолого-биохимические** – изменяется характер обмена веществ;
- ✓ **анатомо-морфологические** – изменяется внутреннее и внешнее строение организмов; анатомо-морфологические признаки условно делятся на качественные (например, окраска шерсти) и количественные (например, длина конечностей);
- ✓ **физиолого-репродуктивные** – изменяются плодовитость, сроки начала и окончания репродуктивного периода, сроки размножения;
- ✓ **онтогенетические** – изменяется характер индивидуального развития;
- ✓ **этологические** – изменяется поведение организмов.

### **2. По влиянию генотипа особи на формирование адаптаций**

- ✓ **генетические** (высокая зависимость фенотипа от генотипа особи);
- ✓ **экологические** (высокая зависимость фенотипа от среды);
- ✓ **эколого-генетические** (фенотип зависит и от генотипа, и от среды).

### **3. По взаимодействию групп организмов**

- ✓ **индивидуальные**, или организменные адаптации – каждый организм адаптирован независимо от других организмов; например, покровительственная окраска многих насекомых зависит только от цвета фона, на котором они находятся, но не зависит от окраски других бабочек;
- ✓ **внутривидовые**, или групповые адаптации – признак является адаптивным только при наличии определенных признаков у других особей данного вида; внутривидовые адаптации обеспечивают размножение, заботу о потомстве, возможность совместного добывания пищи, постройки жилища, переживания неблагоприятных условий; особую группу внутривидовых адаптаций представляют **конгруэнции** – соответствие копулятивных органов самцов и самок, взаимные приспособления матери и детеныша к вскармливанию молоком;

✓ *межвидовые* адаптации, или *коадаптации* – признак является адаптивным только при наличии определенных признаков у особей другого вида; межвидовые адаптации обеспечивают опыление покрытосеменных растений насекомыми, возможность мимикрии, возможность всех видов симбиоза, паразитизма.

#### 4. По влиянию половозрастных особенностей

✓ *половые* – характерны для определенного пола, приводят к возникновению полового диморфизма; например, яркая привлекающая (распознавательная) окраска самцов и покровительственная окраска самок у многих птиц;

✓ *возрастные* – характерны только для определенных стадий онтогенеза; например, наружные и внутренние жабры головастика, которые утрачиваются при метаморфозе.

#### 5. Активные и пассивные адаптации

У животных различают *активные и пассивные адаптации*. *Активные* адаптации связаны с поведенческими реакциями. *Пассивные* адаптации связаны с появлением разнообразных защитных структур (раковины, панцири, шипы, колючки, чешуя, роговые щитки, перья, шерсть).

Изменение формы тела может служить для маскировки – подражанию формы несъедобного предмета.

#### 6. Различные типы окраски

В отдельную группу адаптаций выделяются *различные типы окраски*. Эффект действия окраски обычно связан с некоторыми морфологическими адаптациями (форма тела) и поведенческими реакциями, например, с принятием определенной позы: или миметической (подражательной), или отпугивающей.

а) *Покровительственная (криптическая)* окраска; совокупность признаков, обеспечивающих *маскировку* (особенности окраски, формы тела и особенности позы), называются *миметизмом*. В маскировке нуждаются как виды-жертвы, так и виды-хищники (богомолы, хамелеоны).

✓ *сплошная* – соответствует цвету фона в местообитании;

✓ *расчленяющая* – появление пятен, полос, ложных (отвлекающих) глаз.

б) *Привлекающая*, или *распознавательная* – служит для распознавания особей определенного вида. Обычно служит для узнавания представителей

противоположного пола данного вида в период размножения. Иногда обеспечивает распознавание комменсалов, например, хищные рыбы должны отличать безобидных чистильщиков от возможных имитаторов.

в) **Отпугивающая** – наличие ярких пятен, ложных (отпугивающих) глаз; отпугивающая окраска обычно сочетается с покровительственной, например, у многих ночных бабочек передние крылья имеют покровительственную окраску, а задние – отпугивающую; в 1957 г. зоолог **Блест** экспериментально доказал, что именно круги обладают максимальным отпугивающим эффектом.

г) **Предостерегающая**

✓ **миметическая**, или **лжепредостерегающая** – незащищенные виды-имитаторы подражают защищенным видам-**моделям** (**бэтсовская мимикрия**);

В 1862 г. английский натуралист **Генри Бэтс (Бейтс)**, одиннадцать лет изучавший животных в бассейне реки Амазонки, установил, что **несъедобным** для птиц бабочкам из семейств геликонид и итомид подражают обликом и манерой полета **съедобные** бабочки – белянки и другие; гусеницам **данаид**, питающимся ядовитыми растениями семейства ластовневые, подражают гусеницы **махаонов** и **нимфалид**. Бэтс первым пришел к выводу, что **вид-имитатор**, благодаря отклонению от облика родственных ему форм, приобретает лучшие возможности для выживания. Часто мимикрия присуща только женским особям, например, самкам парусников, нимфалид и белянок; при этом самки одного и того же вида парусников подражают разным видам данаид (женский полиморфизм). При скрещивании парусников были получены самые разнообразные морфы этих бабочек, что указывает на полигенный контроль подражательной окраски, следовательно, высокая степень сходства имитатора с моделью достигается путем накопления мелких изменений.

✓ собственно **предостерегающая** – у защищенных видов (несъедобных, жалящих...). При этом эффект предостерегающей окраски усиливается за счёт **мюллеровской мимикрии** – внешнем сходстве защищенных видов. [В 1878 г. немецкий зоолог **Фриц Мюллер**, также изучавший бабочек в Бразилии, заметил, что два неродственных ядовитых вида могут быть очень сходны между собой. В результате образуется целое «предостерегающее сообщество».]

Кроме перечисленных типов мимикрии, существуют и некоторые другие.

**Мимикрия Мертенса.** Исключительным сходством в окраске обладают разные виды южноамериканских змей: неядовитые ужи, умеренно ядовитые агрессивные ложные ужи и крайне ядовитые неагрессивные коралловые аспиды. В этом случае роль модели играют умеренно ядовитые агрессивные ложные ужи.

**Мимикрия Пекэма,** или агрессивная мимикрия. Мимикрия этого типа описывается поговоркой «волк в овечьей шкуре». Примером служат «приманки» рыб-удильщиков.

**Гнездовой паразитизм.** Яйца гнездовых паразитов (например, кукушек) сходны с яйцами вида-хозяина.

### 7. По объему таксонов

✓ **широкие адаптации первого порядка** – связаны с изменением уровня организации и **выходом в новую адаптивную зону**; являются общими для всех членов крупных таксонов: ароморфозы всех семенных растений (семязачатки, пыльца и пыльцевая трубка), ароморфозы покрытосеменных (пестик, околоцветник, аттрактанты), ароморфозы всех позвоночных (скелет, головной мозг из пяти отделов мускулатура, почки), ароморфозы млекопитающих (прогрессивное развитие коры больших полушарий, полное разделение кругов кровообращения, шерстный покров, дифференцированные зубы, плацента, молочные железы...);

✓ **широкие адаптации второго порядка** – не связаны с изменением уровня организации и являются общими для всех членов относительно небольших таксонов: алломорфозы порядков растений, повышающие точность опыления (цветки орхидных, губоцветных...), алломорфозы млекопитающих, обеспечивающих пищевую специализацию (зубная система грызунов, хищных);

✓ **узкие адаптации** – характеризуют отдельные семейства, роды, секции; это признаки узкой специализации (**теломорфозы**), например, адаптивные комплексы муравьедов, кротов...;

✓ **элементарные адаптации** – проявляются на уровне отдельных видов и внутривидовых группировок, например, индустриальный меланизм, устойчивость насекомых к определенным инсектицидам.

### 8. По проявлению на разных стадиях онтогенеза

✓ **эмбрионально-личиночные** – проявляются у эмбрионов, личинок и отдельных этапов метаморфоза (например, куколок), но отсутствующие у взрослых особей;

✓ *адаптации взрослых (половозрелых) особей* – проявляются у взрослых особей, но отсутствуют у личинок;

✓ *адаптации, повышающие устойчивость онтогенеза в целом.*

### **Относительный характер адаптаций**

В большинстве случаев наблюдаемые адаптации недостаточно совершенны. Ни одна адаптация не обеспечивает 100 %-ной выживаемости и не гарантирует 100 %-ого успеха в размножении. Например: *зазубренное жало* у медоносной пчелы, *поверхностное сходство* защищенных и незащищенных видов при бэтсовской мимикрии. Кроме того, сохраняются многочисленные *рудименты* – нецелесообразные структуры, доставшиеся в наследство от предковых форм (пятый палец у собак, остатки задних конечностей у китов и удавов, третье веко у обезьян, плавательные перепонки у горных гусей). Ориентировочно можно утверждать, что до 90 % видовых признаков не являются в полной мере адаптивными.

В большинстве случаев наблюдаемые признаки повышают приспособленность особей лишь при соблюдении *ряда условий*. Например, зеленая окраска является покровительственной лишь при наличии зеленого фона, лжепредостерегающая окраска незащищенных видов при бэтсовской мимикрии отпугивает хищников лишь при наличии защищенной модели, миметическая (подражательная) окраска делает организм незаметным лишь при соблюдении определенной позы. Некоторые адаптации характеризуются исключительной целесообразностью. Например, строение органов захвата пищи у богомолов точно соответствует размерам жертвы. Однако изменение размеров жертвы может привести к полной гибели популяции богомолов от голода.

*Таким образом, можно лишь утверждать, что рассматриваемый признак дает особи преимущество в борьбе за существование перед теми особями, которые не имеют этого признака. При оценке адаптивного значения признака обычно оценивают относительную приспособленность носителей этого признака, например, по отношению к максимально известной выживаемости, плодовитости, конкурентоспособности.*

При *искусственном отборе* новые признаки могут носить совершенно нецелесообразный (инадаптивный) характер, особенно, у декоративных сортов растений и пород животных. В естественных условиях такие организмы обладали бы нулевой приспособленностью, но при наличии постоянного ухода они могут успешно выживать и оставлять потомство.

## Лекция № 9

**Тема лекции:** Эволюция онтогенеза

**План лекции:**

1. Особенности и продолжительность онтогенеза у разных организмов
2. Значение онтогенетических дифференцировок
3. Корреляции и координации
4. Эмбрионизация онтогенеза
5. Неотения и фетализация
6. Автономизация — главное направление эволюции онтогенеза
7. Онтогенез — основа филогенеза
8. Учение о рекапитуляции

Эволюционные изменения связаны не только с образованием и вымиранием видов, преобразованием органов, но и с перестройкой онтогенеза. **Онтогенез** — развитие особи с момента образования зиготы или другого зачатка до естественного завершения ее жизненного цикла (до смерти или прекращения существования в прежнем качестве). Онтогенез — процесс реализации наследственной информации, заложенной в зародышевых клетках.

### **1. Особенности и продолжительность онтогенеза у разных организмов**

Онтогенез особей различных видов неодинаков по продолжительности, темпам и характеру *дифференцировок* (см. далее). Обычно его делят на *проэмбриональный, эмбриональный и постэмбриональный периоды*. У животных обычно дифференцировками богат эмбриональный период, у растений — постэмбриональный. Известно два варианта онтогенеза: *прямое развитие и развитие путем метаморфоза*.

#### ***Особенности онтогенеза в разных группах***

С переходом к многоклеточности (*Metazoa*) онтогенез усложняется по форме и удлиняется во времени (рис.), но наблюдаются также случаи вторичного упрощения онтогенеза.

Примеры подобного *упрощения* жизненного цикла: переход от гаплоидной фазы развития к диплоидной у растений и от развития с метаморфозом (например, у амфибий) к прямому развитию (у рептилий и других высших позвоночных). При прямом развитии появившееся на свет животное обладает всеми основными чертами организации взрослого существа. Развитие с метаморфозом идет через ряд личиночных стадий; из яйца выходит личинка,

которая приобретает черты взрослого животного путем сложного превращения. *Переход от развития путем метаморфоза к прямому развитию — одно из важнейших достижений эволюции.*

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. *Онтогенез у растений в целом больше зависит от условий среды, чем у животных.*

### ***Продолжительность онтогенеза в разных группах***

У представителей разных типов, классов, отрядов продолжительность онтогенеза — важная видовая особенность. Наступление естественной смерти *ограничивает продолжительность жизни*, и этот механизм представляет собой ***важный результат эволюции***, позволяющий осуществлять ***смену поколений***. У одноклеточных онтогенез завершается образованием дочерних клеток (и они в определенном смысле бессмертны). У грибов и растений старение разных органов идет неравномерно. У грибов сама «грибница» живет в субстрате долго (у лугового опенка (*Marasmius oreades*) — до 500 лет!). С другой стороны, среди грибов есть эфемерные организмы, живущие неделями и месяцами (*Clavaria gyromitra*). В табл. 1 приведены некоторые данные о продолжительности жизни ряда растений.

Т а б л и ц а 14.1. Продолжительность онтогенеза некоторых видов

Виды	Продолжительность онтогенеза
<b><i>I. Империя предъядерных</i></b>	
Цианеи	Несколько часов
<b><i>II. Царство грибов</i></b>	
Пенициллиум ( <i>Penicillium notatum</i> )	Несколько недель
Трутовик ( <i>Fomes fomentarius</i> )	До 25 лет
Белый гриб ( <i>Botulus botulus</i> )	Несколько лет
<b><i>III. Царство растений</i></b>	
Резушка ( <i>Arabidopsis thaliana</i> )	60—70 дней
Пшеница ( <i>Triticum</i> )	Около 1 года
Виноград ( <i>Vitis vinifera</i> )	80—100 лет
Яблоня ( <i>Malus domestica</i> )	200 лет

Виды	Продолжительность онтогенеза
Грецкий орех ( <i>Juglans regia</i> )	300—400 лет
Липа ( <i>Tilia grandifolia</i> )	1000 лет
Дуб ( <i>Quercus robur</i> )	1200 лет
Кипарис ( <i>Cupressus fastigiata</i> )	3000 лет
Мамонтовое дерево ( <i>Sequoia gigantea</i> )	5000 лет
<b>IV. Царство животных</b>	
Широкий лентец ( <i>Diphyllobothrium latum</i> )	До 29 лет
Муравей ( <i>Formica fusca</i> )	До 7 лет
Пчела медоносная ( <i>Apis mellifera</i> )	До 5 лет
Морской еж ( <i>Echinus esculentus</i> )	До 8 лет
Сом ( <i>Silurus glanis</i> )	До 60 лет
Бычок ( <i>Aphya pellucida</i> )	1 год
Жаба обыкновенная ( <i>Bufo bufo</i> )	До 36 лет
Черепаха ( <i>Testudo sumeiri</i> )	До 150 лет
Филин обыкновенный ( <i>Bubo bubo</i> )	До 68 лет
Голубь сизый ( <i>Columba livia</i> )	До 30 лет
Слон африканский ( <i>Elephas maximus</i> )	До 60 лет
Гиббон ( <i>Hylobates lar</i> )	До 32 лет

## 2. Значение онтогенетических дифференцировок

Онтогенез представляет собой цепь *последовательных преобразований* - дифференцировок.

Онтогенетической **дифференцировкой** называется процесс возникновения структурного и функционального разнообразия в ходе развития исходного зачатка и специализации образующихся при этом структур. Любые онтогенетические дифференцировки прямо или опосредованно связаны с развитием адаптаций, что повышает устойчивость организмов.

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 связей между его структурами.

Особь в онтогенезе — не мозаика частей и органов, а специфически реагирующее **целое** (И.И. Шмальгаузен). 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 гастрюлы 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 последующих дифференцировок и онтогенеза в целом.

Естественный отбор способствует развитию фенотипов с более целостным онтогенезом — большей взаимозависимостью этапов развития. В целом *эволюция жизни сопровождалась постепенным усилением дифференциации и целостности онтогенеза* (И.И. Шмальгаузен) и, в связи с этим, *увеличением устойчивости онтогенеза в процессе эволюции*.

### 3. Корреляции и координации

**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. Исходными в процессах индивидуального развития являются *геномные корреляции*, основанные на взаимодействии и сцеплении генов в генотипе. Примеры геномных корреляций: 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; окраска подсемядольного колена у сеянцев яблони связана с окраской плодов; скороспелость у злаков — с низкой урожайностью и т. д. (см. рис.). Такие корреляции связаны со сцепленностью генов и обеспечивают закрепление признаков, не имеющих приспособительного значения.

**Морфогенетические корреляции** основаны на взаимодействии клеток или частей друг с другом в процессе их дифференциации в эмбриогенезе. Наличие взаимодействия развивающихся частей доказано опытами по пересадке участков развивающегося зародыша на ранних стадиях эмбриогенеза.

Так, Г. Шпеман на стадии гастрюляции у зародышей тритонов (*Triturus vulgaris*) производил обменную пересадку двух участков эктодермы: кусочек

медуллярной пластинки (из нее формируется нервная трубка) пересаживал в ту часть эктодермы, из которой в норме развивается кожа. Кусочек кожной эктодермы был пересажен в зону медуллярной пластинки. На развитие пересаженной ткани большое влияние оказывали окружающие клетки. Из кусочка эктодермы, пересаженного на место медуллярной пластинки, дифференцировалась не кожа, а нервная трубка. Точно так же кусочек медуллярной пластинки, пересаженный в другую часть эктодермы, участвовал в образовании кожи, как и окружающие его клетки.

Ещё один пример - взаимное влияние 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.

Ещё один вид корреляций – *эргонтические* (от греч. *ergon* — работа). В этом случае устанавливаются взаимосвязи между уже сформированными 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 сказывается на структуре костей скелета.

Вопрос о корреляциях в онтогенезе растений изучен сравнительно слабо. У растений выделяют обычно *генетические* и *физиологические корреляции*, которые, как и у животных, способствуют стабилизации развития.

Наличие разных корреляций обеспечивает нормальное протекание органо- и гистогенеза, в какой-то степени защищает их от негативного действия мутаций. Любая мутация может оказать влияние на процессы органо- и гистогенеза. Поэтому отбор оставляет только те мутации, которые первоначально ведут к небольшой перестройке системы корреляций.

Координации. Целостность организма проявляется не только в онтогенезе (в виде корреляций), но и в филогенезе. *Сопряженное изменение органов в историческом развитии называется координациями.*

Координации делятся на топографические, динамические и биологические (И.И. Шмальгаузен).

*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.

**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.

**Биологические координации** — эволюционные изменения в органах, непосредственно не связанных между собой корреляциями. Но тем не менее отбор обеспечивает их согласованное изменение благодаря жизненной важности для организма.

Например, развитие клыков у хищников координировано с развитием височной мышцы и образованием челюстного сустава, что имеет явное приспособительное значение для питания определенной пищей.

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).

В результате действия отбора могут устанавливаться любые соотношения между отдельными частями организма. Л.Д. Колосовой изучены корреляционные связи 20 признаков у видов льнянок (*Linaria*) и вероник (*Veronica*) (рис.). Изучались размеры стебля, листьев, соцветия, частей чашечки, венчика, тычинок и пестика. Оказалось, что степень корреляции между изученными признаками зависит от особенностей опыления.

У льнянки обыкновенной (*L. vulgaris*) — специфического энтомофила — самостоятельные *корреляционные плеяды* образуют размеры частей околоцветника, тычинки, пестика и пыльников. В плеяды вовлечены только те части цветка, которые обеспечивают непосредственный *контакт* между цветком и насекомым-опылителем. Размеры этих органов не зависят от условий произрастания и от размеров других частей растения — это результат действия стабилизирующего отбора, осуществляемого насекомыми-опылителями.

Примером неспецифического энтомофила, способного опыляться и ветром, может быть вероника Крылова (*V. Krylovii*). У этого вида все размеры частей чашечки, венчика, тычинок и пестика тоже скоррелированы между собой (штриховка) и, *кроме того, встречаются единичные связи* с общими размерами растения (на рисунке изображены точки).

Возможна третья ситуация, когда в качестве «единицы опыления» выступает не отдельный цветок, а все соцветия в целом — это как бы шаг в направлении возникновения сложного цветка. Такова вероника длиннолистная (*V. longifolia*), у которой мелкие длиннотрубчатые цветки собраны в длинные и плотные соцветия. Такое строение соцветий также обеспечивается жесткими корреляциями.

Координации и корреляции связаны между собой: последние служат основой для первых. Корреляции проявляются в индивидуальном развитии, а координации складываются исторически как приспособительная норма вида.

#### 4. Эмбрионизация онтогенеза

*Эмбрионизация онтогенеза* — это возникновение в процессе эволюции способности к прохождению некоторых стадий развития под защитой материнского тела или специальных (семенных или яйцевых) оболочек. Эмбриональное развитие — не изначальное свойство живого, а результат эволюции, когда все более усложняющийся зародыш развивается в более защищенной и постоянной внутренней среде. При этом в онтогенезе животных и растений появляются сходные адаптации — результат сходно направленного действия отбора (табл. 2).

Т а б л и ц а 2 - Изменения, связанные с эмбрионизацией онтогенеза у животных и растений

Признаки эмбрионизации	Животные	Растения
Защита зародыша	Формирование яйцевых оболочек, снабжение яиц запасами пищи, замена мелких яиц крупными	Формирование семенной кожурки, снабжение вегетативного зачатка и зародыша питанием, замена мелких семян крупными
Забота о потомстве	Насиживание яиц, вынашивание детенышей, строительство гнезд, передача индивидуального опыта потомству и т.д.	Защита семени завязью (будущим плодом), развитие вегетативного зачатка под «опекуном» материнского организма
Упрощение циклов развития	Переход от развития с метаморфозом к прямому развитию, неотения	Ускорение жизненного цикла, неотения
Усиление роли внутренней среды	Возникновение плацентарности, амниона, аллантаоиса, живорождения	Переход к развитию зиготы в зародышевом мешке, «живорождение»

Рассмотрим разные типы эмбрионального развития у животных: первично-личиночное, неличиночное и вторично-личиночное.

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.

При переходе к образованию крупных яиц, содержащих больше желтка, личиночный тип сменяется **неличиночным развитием** (головоногие 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.

В приспособлении позвоночных *к наземным условиям* большое значение имел переход к неличиночному развитию. 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, аллантаис, хорионсероза, изменяются способ дробления и тип эмбриогенеза. Все это определяет возможность развития яиц на суше и выход из них особи, сразу способной к активной самостоятельной жизни.

В условиях, когда зародыш развивается в теле матери или другого вида (*паразитизм*), 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 (**дезембрионизация**). 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 автономизации его от внешней среды. За счёт усиленного снабжения зародыша пищей достигается ускорение 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*. При этом за счёт усиления системы морфогенетических корреляций эмбриональное развитие у млекопитающих становится особенно консервативным по сравнению с таковым других животных (включая рептилий и птиц). Консервативность эмбриональных стадий, видимо, обезвреживает эффект малых мутаций, а при возникновении мутаций, выходящих за пределы допустимых пороговых уровней, способствует элиминации их носителей.

## 5. Неотения и фетализация

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. Близкие понятия – *педоморфоз* и *прогенез*, при которых формирование окончательных (дефинитивных) признаков происходит на всё более ранних стадиях.

Неотения бывает *постоянной* 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 постоянно-жаберных амфибий, в том числе у большого сирена (*Siren lacertina*), способность к метаморфозу полностью утрачена и половозрелость всегда наступает в личиночной стадии (рис.), что закреплено наследственно.

Неотения могла играть важную роль в эволюции крупных таксономических групп. Предполагается, что через неотению путем *педоморфоза* насекомые произошли от личинок многоножек, разные группы травянистых растений — от древовидных. Смена древесной растительности *травянистой* имела исключительное значение для образования почвы. Мощная корневая система деревьев первично обеспечивала включение в биологический круговорот минеральных веществ материнских пород и делала их доступным для трав. Значение трав состоит в накоплении органики и живого вещества на земной поверхности. С появлением трав возрастают *сумма жизни* и размеры

*биологического круговорота веществ* — экосистемы становятся более стабильными и замкнутыми.

Важным эволюционным последствием неотении является «снятие» *результатов узкой специализации*. При неотении происходит утрата более специализированных поздних этапов онтогенеза. Другое эволюционное последствие неотении — сокращение времени, необходимого для смены поколений. У неотенических форм за тот же отрезок астрономического времени может смениться большее число поколений, т. е. *убыстряется 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.

**Фетализация** (от лат. *foetus* — зародыш) — *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 предположению К.Лоренца, именно *фетализация поведения*, сохранение инфантильных черт в поведении у предков домашних животных сделало возможным их приручение человеком.

Существует и противоположное по смыслу явление - **адультизация** (от лат. *adultus* — взрослый) — *возникновение дефинитивных (окончательных) признаков на ранних стадиях онтогенеза*. Пример: опережающее формирование к моменту родов ушной кости и всей слуховой системы по сравнению с остальными органами чувств у ластоногих (рис.).

## **6. Автономизация — главное направление эволюции онтогенеза**

В процессе эволюции онтогенеза организм постепенно «освобождается» от влияния случайных изменений среды; он становится все более автономным, внешние факторы его развития заменяются внутренними.

*Автономизация онтогенеза в ходе эволюции – это процесс сокращения детерминирующего значения физико-химических факторов внешней среды, сопровождающийся повышением устойчивости развития.*

Пример: сохранение способности к нормальному развитию у теплокровных животных при значительных колебаниях температуры.

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 (короткий фото-период, низкие температуры).

*Механизм индивидуального развития, зависящий от минимальной интенсивности внешнего фактора, называется авторегуляторным механизмом развития.*

При подобном типе развития изменения внешней среды дают лишь первый толчок к реализации генетической программы, «запуску» внутренних механизмов морфогенеза. С появлением авторегуляции устойчивость онтогенеза возрастает и он может протекать даже при неблагоприятных условиях.

В идеальном случае *автономизация онтогенеза сопровождается полной заменой внешних факторов развития внутренними*. Примером может служить процесс развития легких у позвоночных (рис.). У аксолотля респираторная часть легкого развивается только после растяжения легочных мешочков воздухом, т. е. после начала атмосферного дыхания. У личинок лягушек до начала воздушного дыхания уже имеет место первичная фрагментация ткани легкого. У более приспособленных к наземным условиям жаб до периода воздушного дыхания респираторная структура развивается еще сильнее, чем у лягушек. У рептилий и млекопитающих легочные структуры формируются еще на более ранних стадиях эмбриогенеза задолго до их функционирования.

*Эволюция регуляторных механизмов онтогенеза.* В процессе эволюции регуляторные механизмы индивидуального развития меняются и совершенствуются. На высших ступенях эволюционной лестницы процесс онтогенеза достигает максимальной автономности и устойчивости.

Так, онтогенез членистоногих, моллюсков и кольчатых червей идет по *детерминированному типу*, когда судьба каждой клетки (включая число будущих делений) начиная с первых бластомеров, жестко predetermined структурными генами. У хордовых, при *регуляторном типе* онтогенеза, такого predeterminedения нет, развитие на каждом этапе регулируется небольшим числом «пусковых» регуляторных генов.

Генетическая программа онтогенеза разворачивается по принципу прямой (от ядра к дифференцирующимся структурам) и обратной связи. Такое развитие называется *самонастраивающимся*.

Конкретные пути эволюции регуляторных механизмов пока изучены недостаточно, однако сам факт эволюции этих механизмов не вызывает сомнения. По гипотезе **К.Уоддингтона**, 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, взаимодействие развивающихся частей организма), так и внешние факторы (рис.).

Эпигенетическая траектория целой особи складывается из множества частных траекторий, определяющих появление конкретных морфофизиологических признаков. Эти траектории зависимы друг от друга, хотя каждая и обладает определенной автономностью и канализованностью. Канализованная траектория, которая «притягивает» близлежащие траектории, называется *креодом* (К.Уоддингтон).

Развитие в креоде можно представить в виде мяча, движущегося вниз по наклонной поверхности. Внешние (среда) и внутренние (мутации) воздействия стремятся отклонить мяч от прямолинейной траектории. Но степень отклонения у разных организмов будет неодинаковой из-за различий в числе возможных каналов. Поэтому не всякое влияние со стороны окружающей среды может перевести движение мячика в соседний канал, где существует генетический потенциал в «менее предпочтительном» виде. Возможен отбор (элиминация) канала такого развития, особенно при амплификации соответствующих мутаций.

Взаимодействие креодов ведет к канализации (автономизации) всего процесса онтогенеза. Главный действующий агент при этом — естественный отбор в виде *канализирующего отбора*. Он - то и определяет возникновение «стандартного» фенотипа в изменяющихся условиях внутренней и внешней среды.

## 7. Онтогенез — основа филогенеза

Некоторые изменения хода онтогенеза отдельных видов, которые накапливаются в процессе эволюции, в конечном счете оказывают влияние на филогенез. В связи с этим вводится понятие филэмбриогенез. *Филэмбриогенезы* — эволюционно значимые изменения хода онтогенеза).

Подобные изменения в онтогенезе могут происходить на ранних, средних и поздних стадиях развития: *архаллаксисы* (от греч. *arche* — начало, *al-laxis* — изменение), *девиации* (от позднелат. *deviatio* — отклонение) и *анаболии* (от греч. *anabole* — подъем).

*Анаболия* — эволюционное изменение формообразования на поздних стадиях развития). Такие изменения («надставки») широко распространены в онтогенезе и ведут к удлинению развития какого-либо органа или структуры. С каждой новой анаболией прежние конечные стадии развития как бы передвигаются в глубь онтогенеза. 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 (рис.).

Анаболии встречаются и у растений. Так, например, крыловидные выросты у семян многих растений образовались как анаболии, за счёт того, что возобновляется рост тканей завязи или чашелистиков на конечных стадиях формирования семян. Плодовые тела у грибов появляются в эволюции как надставка развития для лучшего распространения спор.

*Девиация* — эволюционное уклонение в развитии органа на средних стадиях его формирования. Пример девиации - развитие чешуи у акул и рептилий (рис.). 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 на средних стадиях эмбриогенеза образует зубец чешуи. В дальнейшем поверхность сосочка покрывается костным веществом, выделяемым сосочком. У рептилий же после скопления соединительной ткани под эпидермисом на средних стадиях эмбриогенеза происходит девиация — начинается процесс не окостенения, а ороговения чешуи (приспособление к наземным условиям). Считается, что клубни и луковицы у растений сформировались путем девиации из первичной эмбриональной почки.

*Архаллаксис* — эволюционное изменение начальных стадий формообразовательных процессов или изменения самих зачатков органов. При этом наблюдается коренная перестройка в развитии органа, выраженное отклонение в развитии (рис.). 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 превращение двудольного зародыша в однодольный. Архаллакисы вызывают очень сильную перестройку системы корреляций в онтогенезе, поэтому они встречаются в филогенезе реже, чем другие филэмбриогенезы.

## 8. Учение о рекапитуляции

Обычно изменения онтогенеза касаются поздних стадий развития. Самые ранние стадии онтогенеза сохраняют значительное сходство с соответствующими стадиями развития предковых и родственных форм — гласит *закон зародышевого сходства Карла Максимовича Бэра*. Таким образом, процесс онтогенеза представляет собой повторение (*рекапитуляцию*) многих черт строения предковых форм: на ранних стадиях развития — более отдаленных предков, на более поздних стадиях развития — более близких форм (рис.). Зародыш человека на ранних стадиях развития похож на зародыш рыб, амфибий (вплоть до развития жаберных щелей), на более поздних стадиях развития — на зародышей других млекопитающих, на самых поздних стадиях — на плод человекообразных обезьян. Эта эмпирическая закономерность — основа учения о рекапитуляции и *биогенетического закона: онтогенез есть рекапитуляция (быстрое и краткое повторение) филогенеза* (Э. Геккель, 1866). Закон также именуется законом *Дарвина* (1859) — *Мюллера* (1861) — *Геккеля* (1866).

Не следует понимать этот закон буквально. Так, зародыш человека никогда не повторяет *взрослых стадий* рыб, амфибий и рептилий, а сходен *только с их зародышами*. Сохранение в эмбриональном развитии предковых структур связано с тем, что они играют важную роль как индукторы формообразования 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.

Кроме того, рекапитуляция предковых зародышевых форм возможна только в том случае, если эволюция онтогенеза происходила путём «*надставок*» — добавления отдельных стадий онтогенеза на *поздних стадиях* развития зародыша (А.Н.Северцов).

Учение о рекапитуляции разработано в основном применительно к морфологическим особенностям животных. У растений рекапитуляция *проявляется слабо*. Примеры *физиологических* рекапитуляций: в онтогенезе растений и животных встречаются общие метаболические особенности, как

бы повторяющие первичные стадии развития жизни на Земле (гетеротрофное питание, анаэробное дыхание, темновая фиксация CO<sub>2</sub>).

Примеры *функциональных* рекапитуляции у растений: в соответствии с эволюционной последовательностью в онтогенезе кутикулярная транспирация сменяется на устьичную. Система регуляций у растений (ионная, трофическая, гормональная) в онтогенезе формируется в той последовательности, в какой она возникла в филогенезе.

Несмотря на ограничения, учение о рекапитуляции остается одним из крупнейших теоретических достижений и действенным методом филогенетических исследований.

## Лекция № 10

Тема лекции: Эволюция филогенетических групп

**План лекции:**

1. Первичные формы филогенеза
2. Вторичные формы филогенеза
3. Главные направления эволюции
4. Иерархия и темпы эволюции филогенетических групп
5. Вымирание групп и его причины
6. «Правила» макроэволюции

**Филогенетика** — дисциплина, посвященная выяснению особенностей эволюции крупных групп органического мира. Все особенности эволюции групп первоначально были выяснены при изучении фенотипов — морфофизиологических особенностей особей. В 80-х гг. XX в. началась работа по сопоставлению этих данных с данными, полученными на молекулярно-генетическом уровне.

### 1. Первичные формы филогенеза

Среди форм филогенеза выделяют первичные — *филетическую эволюцию и дивергенцию*, лежащие в основе любых изменений таксонов.

**Филетическая эволюция** — это изменения, происходящие в одном филогенетическом стволе (без учета всегда возможных дивергентных ответвлений).

подавляющее большинство палеонтологически изученных стволов древа жизни дают примеры именно филетической эволюции. Развитие предков *лошадей* по прямой линии фенакодус — эогиппус — миогиппус — паргиппус — плиогиппус — современная лошадь — пример филетической эволюции (рис.).

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*. Филетическая эволюция на *макроэволюционном уровне* — изменение во времени близкородственной группы видов.

В «чистом» виде (как эволюция без дивергенции) филетическая эволюция может существовать лишь сравнительно короткое время.

**Дивергенция** — другая первичная форма эволюции таксона. В результате изменения направления отбора при смене условий происходит дивергенция (расхождение) ветвей древа жизни от единого ствола предков (рис.).

Яркие примеры дивергенции форм — возникновение разнообразных по морфофизиологическим особенностям **вьюрков** от одного или немногих предковых видов на Галапагосских островах и многих видов **бокоплаво** (*Gammaridae*) в Байкале.

Несмотря на принципиальное сходство процессов дивергенции внутри вида (микроэволюционный уровень) и в группах более крупных, чем вид (макроэволюционный уровень), между ними существует и **важное различие**, состоящее в том, что на микроэволюционном уровне процесс дивергенции **обратим**: две разошедшиеся популяции могут легко объединиться путем скрещивания и существовать вновь как единая популяция. *Процессы же дивергенции в макроэволюции необратимы*: вновь возникший вид не может слиться с прародительским (в ходе филетической эволюции и тот и другой виды неизбежно изменятся, и если даже произойдет их гибридизация, то это не будет возврат к старому).

## 2. Вторичные формы филогенеза

Среди вторичных форм филогенеза главные — *конвергенция* и *параллелизм*.

**Конвергенция** — это формирование сходного фенотипического облика у представителей разных групп, возникающее на основе **аналогичных** органов или структур.

Примером являются типы листьев двух групп неродственных семейств растений, живших в разное время и на разных материках (рис.). Удивительное сходство в строении возникло при «решении» разными филогенетическими группами одинаковых «задач».

Классическим примером конвергентного развития в зоологии считается возникновение сходных форм тела у акул, ихтиозавров и дельфинов.

Не всегда просто отличить **конвергентное сходство** от сходства **гомологичных органов**, сохраняющегося у родственных видов, возникших от общего предка в результате дивергенции. Так, например, до середины XX в. считали, что сходство зайцеобразных (*Lagomorpha*) с настоящими грызунами (*Rodentia*) основано на их происхождении от общего предка. Позднее было

установлено, что зайцеобразные (зайцы, кролики, пищухи) близки по происхождению к копытным, а не к настоящим грызунам, т.е. сходство зайцеобразных с грызунами конвергентное, а не дивергентное.

Конвергенция характерна для эволюционного процесса на любом уровне - семейств, отрядов, классов ( в последнем случае - сходство по форме тела у акул, ихтиозавров и дельфинов). Пример конвергентного развития внутри одного класса - возникновение одних и тех же биологических форм «волков», «медведей», «кротов» среди сумчатых и плацентарных млекопитающих. Тасманийский сумчатый волк (*Thylacinus cynocephalus*) и обыкновенный волк (*Canis lupus*) возникли в результате давления естественного отбора в одном и том же направлении и занимают схожие места в разных экосистемах.

Пример конвергенции внутри отряда - независимое возникновение биологического типа «**прыгуна**» открытых пространств (рис.).

Конвергенция *никогда не бывает глубокой*, она касается обычно лишь внешних признаков и не проявляется на молекулярно-биологическом и генетическом уровнях.

Особой формой конвергенции является **параллелизм** — формирование сходного фенотипического облика у первоначально дивергировавших генетически близких групп.

Классическим примером параллельного развития считается филогения *двух групп копытных млекопитающих*: литоптерн (*Litopterna*) в Южной Америке и парнокопытных (*Perissodactyla*) в Арктогее. 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 (рис.). Это пример **синхронного параллелизма**, т. е. независимого развития в сходном направлении одновременно существующих родственных групп.

Гораздо чаще встречаются примеры **асинхронного параллелизма**, т.е. независимого приобретения сходных черт филогенетически близкими группами, но живущими в разное время. Примером может служить развитие **саблезубости** у представителей разных подсемейств кошачьих (рис.); саблезубость возникала в стволе кошачьих (*Felidae*) по крайней мере четырежды в двух независимых стволах.

Для определения формы филогенеза группы необходимо сопоставить путь развития группы (ее филогенез) за определенный период эволюции с

уровнем сходства и различия фенотипов особей, представляющих изучаемые группы.

### 3. Главные направления эволюции

Существуют два главных направления эволюции таксономических групп в конкретной среде обитания:

1. **Аллогенез** (от греч. аллос – иной, другой, или адаптивная радиация, идиоадаптация, кладогенез) — развитие группы внутри одной адаптивной зоны с возникновением близких форм, различающихся адаптациями одного масштаба. Адаптивная зона – комплекс экологических условий, в которых может обитать данная группа организмов.

2. **Арогенез** (от греч. айро – поднимать; или ароморфоз, анагенез) — 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** наблюдается в любой группе. На примере отряда насекомых, в котором образуется множество жизненных форм, показано направление эволюции по пути аллогенеза (рис.).

Вновь возникающие при аллогенезе группы приобретают различные адаптации *одного и того же уровня*, определяющие специализацию в данной адаптивной зоне или ее части. Такие адаптации называются *идеоадаптациями*.

Иногда такая адаптация заходит очень далеко, так что можно говорить о специализации данной группы. **Специализация** — это крайний вариант аллогенеза, связанный с приспособлением группы к очень узким условиям существования (сужение адаптивной зоны).

Возможна ликвидация специализации в результате перехода к *неотении*, когда выпадают конечные фазы онтогенеза .

**Арогенез** обычно осуществляется с большой скоростью, при этом многие промежуточные группы гибнут, не достигнув новых зон. Но та немногочисленная группа, которая попадает в новую природную зону, вступает на путь аллогенеза. *Крупные, принципиальные адаптации, приводящие группу на путь арогенеза, называются ароморфозами* (А.Н. Северцов).

*Пример арогенеза - возникновение и расцвет класса птиц.* У предков современных птиц возникли следующие ароморфозы: крыло как орган полета, четырехкамерное сердце, развитые отделы мозга, координирующие движения в воздухе, теплокровность. Все эти изменения в строении и функцио-

нировании и привели какие-то группы триасовых динозавров к арогенезу. Приспособления же современных пустынных, лесных, водоплавающих и горных птиц носят частный характер, т.е. это — *идиоадаптации*, а тип эволюции внутри класса птиц — это 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 — ароморфозы, а тип эволюции — арогенез.

Эволюция не всегда идет по пути усложнения. Иногда арогенез, ведущий к занятию новой адаптивной зоны, осуществляется за счёт упрощения организации — *морфофизиологической дегенерации* — *регресса*.

Рассмотрим примеры. 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 5% от общего числа современных видов животных: целые типы и классы беспозвоночных полностью связаны с паразитическим образом жизни.

Таким образом, специализация и регресс — это частные случаи аллогенеза и арогенеза, соответственно.

Следует отметить, что и *ароморфозы* и *алломорфозы* возникают как обычные адаптации в конкретной среде обитания. Лишь в будущем выяснится, что одни из них оказались перспективными и обеспечили переход в иную адаптивную зону, а другие — менее перспективными, но эффективными приспособлениями в прежних условиях.

#### **4. Иерархия и темпы эволюции филогенетических групп**

Из одного исходного вида могут возникнуть несколько, составляющих тесный пучок форм (род), которые в свою очередь могут быть объединены в более общий и более сложный ствол — семейство; отдельные стволы семейств — в еще более крупные (отряды, классы, типы) конгломераты видов, связанных общностью происхождения и сходными чертами строения. Так возникает иерархическая система таксонов, отражающая взаимоотношения видов в процессе эволюции.

Учет *принципа иерархичности* позволяет построить *филогенетическое древо* (Э. Геккель, 1866), отражающее реальные пути протекания эволюционного процесса. При этом выяснение характера взаимоотношения тех или иных видов и отнесение их в разные роды или семейства часто оказыва-

ется сложной проблемой (особенно среди менее изученных прокариотных форм).

Важно отметить, что «содержание» таксономических надвидовых групп может резко различаться в разных крупных группах, например отряд птиц не эквивалентен отряду насекомых, млекопитающих или порядкам высших растений.

Методы молекулярной биологии позволили более объективно определять иерархию таксонов. Чем более сходны (гомологичны) последовательности ДНК, тем более близкое родство связывает организмы. Так, если наличие гомологии в ДНК среди людей принять за 100%, то в ДНК человека и шимпанзе будет около 92% гомологии.

Установлена степень родства у позвоночных животных, определенная методом молекулярной гибридизации ДНК. Наиболее низкий процент гомологии у ДНК представителей разных классов, таких, как птицы, пресмыкающиеся, рыбы и амфибии (5—15% гомологии). От 15 до 45% гомологии в ДНК обнаруживается у представителей разных отрядов внутри одного класса, 50—75% у представителей разных семейств внутри одного отряда. Если же сравниваемые формы относятся к одному семейству, в их ДНК от 75 до 100% гомологии. Подобные закономерности обнаружены для ДНК бактерий и высших растений, однако цифры там совсем другие (род бактерий по гомологиям ДНК соответствует отряду, а то и классу позвоночных).

Следующий вопрос: какова же *скорость эволюции* разных таксонов и как её измерить? В эволюции большее значение имеет не абсолютное, астрономическое, время, а число поколений. Причины этого понятны, если вспомнить, что *механизм возникновения адаптации сводится, по существу, к изменению концентрации аллелей в популяции в чередующихся поколениях*. Однако для ископаемых форм мы не можем точно оценить скорость их эволюции числом поколений. Поэтому, несмотря на некорректность астрономического времени для характеристики темпов эволюции, приходится пользоваться и этим параметром.

Существует и другой подход для определения темпа эволюции группы — учет скорости смены видов (точнее — *фратрий, т.е. отрезков ствола филогенетического древа*) в одном филогенетическом ряду (Дж. Симпсон).

Известны два разных по времени способа видообразования: «внезапный» и «постепенный». **Внезапное видообразование** связано с быстрой перестройкой всего генома, например при полиплоидии. Известно, что полиплоидный организм возникает в течение считанных минут. Возникшая полипло-

идная особь генетически изолирована от всех остальных особей вида. Часто полиплоидные особи оказываются более устойчивыми к действию экстремальных факторов внешней среды и широко распространяются в этих условиях, а родительская форма погибает. Полиплоидные ряды известны для многих растений (рис.). Картофель, белый клевер, люцерна, тимopheевка и другие полиплоидные растения возникли таким путем.

Другой тип полиплоидии связан с *гибридизацией* (аллополиплоидия), объединением геномов близких видов или родов. Г.Д. Карпеченко путем получения гибрида капусты и редьки (*Raphanobrassica*) доказал возможность синтеза новых форм в природных условиях (рис.).

Ещё одной причиной быстрого изменения генома, определяющего генетическую изоляцию вновь возникшей особи от исходной формы, могут быть *перестройки хромосом*.

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 одну - единственную особь (или даже несколько особей) нельзя считать видом, потому что всякий вид — это генетическая система с множеством свойств (см. критерии вида).

К.М.Завадский предложил называть такие новые формы не видами, а *формами видового ранга*. Ясно, что из многих таких «кандидатов» в новые виды лишь небольшое число превратится в самостоятельный вид. Для этого они должны иметь преимущества перед родительскими формами. Такое превращение формы видового ранга (представленной сначала немногими особями, а потом отдельными мелкими группами) в реальный вид должно продолжаться значительное число поколений и осуществляется под контролем естественного отбора.

Более обычно в эволюции *постепенное формообразование*. Можно оценить скорость образования подвидов некоторых животных по времени освобождения от ледника тех местностей, где они сегодня обитают (табл. 1). Можно видеть, что подвид иногда образуется всего за несколько тысяч лет, а иногда - за десятки тысяч лет.

Т а б л и ц а 1 - Примеры скоростей образования новых подвидов

Вид	Район образования нового подвида	Период, лет
Благородный олень	Великобритания	Около 8 тыс.
Ладожская нерпа	Оз. Ладога	$\geq 9$ тыс.
Сайменская нерпа	Оз. Сайма, Финляндия	$\geq 9$ тыс.
Хохлатый жаворонок	Низовья р. Нил, Египет	$\geq 8-10$ тыс.
Сизый голубь	Оазис Дакла. Сев. Африка	$\geq 8-10$ тыс.
Варакушка	Норвегия	$\geq 8-10$ тыс.
Обыкновенный тюлень	Северная Канада	$\geq 4$ тыс.
Европейский кролик	О-ва у Великобритании	$\geq 500$
Домовая мышь	Фарерские о-ва	Не более 3 тыс.
10 подвидов млекопитающих	О. Ньюфаундленд	Не более 12 тыс.
4 подвида рыб	О. Айл-Роял на оз. Верхнее	12-25 тыс.

Данные палеонтологии показывают, что для образования отдельных видов (фратрий) верхнеплиоценовых *моллюсков* на территории Германии потребовалось несколько миллионов лет, тогда как в Черном море в четвертичном периоде новый вид рода *Paphia* возник всего примерно за 6000 лет.

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. При этом надо учесть, что определяемая таким образом скорость эволюции несколько занижена, так как время видообразования может быть существенно короче, чем время дальнейшего существования вида.

Поскольку на палеонтологическом материале надежнее выделяются не виды, а роды и более крупные таксономические единицы, возникает возможность определения скоростей эволюции по числу образованных в единицу времени родов и семейств.

Имеются такие данные для *шестилучевых кораллов* на протяжении 550 млн лет — с триаса до неогена (рис.). Видно, что в разные геологические периоды скорость эволюции менялась в 3—4 раза: в триасе и юре одно семейство кораллов возникало за 5—5,5 млн лет, и за это же время возникало 5—12 родов, то в палеогене — неогене для возникновения семейства требовалось 17—20 млн лет, и на каждое семейство приходилось 40—67 родов.

Это позволяет предполагать об *уменьшении темпов аромгенной эволюции при увеличении темпов аллогенной эволюции (адаптивной радиации)*. Конечно, в других группах скорости эволюции могут быть иными.

Сравнение большого материала по темпам возникновения и длительности развития новых родов позволило выделить *три группы родов* (рис.). К первой группе принадлежат *брадителические* рода, филогенетические реликты (см. ниже); время их развития превышает 250 млн лет. Ко второй группе принадлежат *горотелические* рода, время развития которых составляет от нескольких до нескольких десятков миллионов лет, и, наконец, к третьей группе — *тахителических* родов — принадлежат рода, время развития которых меньше 1 млн лет.

Успехи молекулярной биологии дали возможность оценить скорость эволюции по замещениям аминокислот в белках и нуклеотидов в нуклеиновых кислотах. Для выражения скорости таких замен принята единица «*полинг*», равная  $10^{-9}$  замен на аминокислотный сайт в год.

Сравнение аминокислотной последовательности в  $\alpha$ - и  $\beta$ -цепях гемоглобина, в молекулах глобулина, цитохрома и других белков показало увеличение числа замен по мере удаления филогенетического расстояния у позвоночных. У всех сравниваемых позвоночных скорость замены для одного и того же белка выражалась сходной величиной в полингах. Разные же белки у позвоночных заметно различаются по скорости эволюции (табл. 2). Так, на примере  $\alpha$ -цепи гемоглобина при сравнении различных позвоночных установлено, что за 7 млн лет происходит замена одной аминокислоты.

Полученные результаты положены в основу идеи *молекулярных часов* эволюции. Постоянство темпов молекулярной эволюции пытаются объяснить фиксацией нейтральных мутаций.

Т а б л и ц а 2 - Скорость эволюции белков у млекопитающих (М. Кимура, 1985)

Белки	$K_{aa}, 10^{-9}$ в год
Фибринопептиды	8,3
Панкреатическая рибонуклеаза	2,1
Лизоцим	2,0
$\alpha$ -Цепь гемоглобина	1,2
Миоглобин	0,89
Инсулин	0,44
Цитохром С	0,3
Гистон Н4	0,01

$K_{aa}$  – среднее число аминокислотных замен, приходящееся на пару гомологичных сайтов двух сравниваемых полипептидов

К изучению скоростей эволюции групп прямое отношение имеет проблема так называемых **филогенетических реликтов**, или «живых ископаемых» — форм, сохраняющих неизменными основные особенности строения на протяжении огромных промежутков времени.

Морское плеченогое **лингула** (*Lingula*) встречается в неизменном виде, начиная с ордовика, т.е. существует на Земле как вид более 500 млн лет!

Моллюск **Neoplina**, 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 рыб, вымерших 200—300 млн лет назад. В чем причина такого удивительного постоянства?

Ответ таков: сохранение подобных видов возможно при высокой стабильности условий внешней среды. Так, особенно много филогенетических реликтов в некоторых участках Мирового океана и в тропиках, где условия существования остаются стабильными на протяжении десятков миллионов лет (рис.).

## 5. Вымирание групп и его причины

Известно, 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 видов вымерла. Следовательно, **вымирание** — столь же **обычный** эволюционный процесс, как и **возникновение новых видов**. Нужно помнить, что вымирание видов не обязательно ведет к бесследному его исчезновению. В процессе филогенетической эволюции старый вид не исчезает, а превращается в другой, передавая ему большую часть своей генетической информации.

Образно говоря, в геноме человека содержится 95% генов из генома обезьяноподобных предков, не меньше чем 60—70% генов — из генома насекомых, млекопитающих — предшественников приматов и т. д. Спускаясь все ниже по древу жизни, мы должны признать, что среди наших генов

есть переданные нам от рыбообразных предков и первичных хордовых, от каких-то беспозвоночных и протистов.

Вымирание как естественный, завершающий этап эволюции части филогенетического древа, определяется теми же эволюционными факторами, что и «обычная» эволюция. Но при вымирании все факторы эволюции действуют как бы с обратным знаком. Например, давления мутационного процесса может «не хватить», чтобы дать достаточно материала для перестройки генотипа и всего генофонда в соответствии с новыми условиями; давление изоляции может оказаться чересчур сильным и превысить допустимые в данных условиях пределы; наконец, высокое давление естественного отбора может вести к размножению все меньшего числа особей.

Известно, что *массовые вымирания* бывали в истории Земли неоднократно (рис.). 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 процессы в прошлом. Сейчас ежедневно в мире исчезает по одному виду животных и еженедельно — по одному виду растений. По обоснованным прогнозам, один вид животных скоро будет исчезать ежечасно. В нашей стране один вид позвоночных исчезает в среднем (за последние десятилетия) за 4—5 лет, что при сравнительно небольшом числе видов фауны позвоночных может иметь драматические последствия.

Как правило, *быстрее вымирают более специализированные формы* (О. Марш), такие формы скорее погибают при резком изменении среды обитания. Напротив, неспециализированные формы могут существовать (обычно в незначительных количествах) на протяжении более длительных периодов. Можно сказать, что к вымиранию ведет расхождение между темпами эволюции группы и темпами изменения среды.

## 6. «Правила» макроэволюции

Существуют некоторые общие черты эволюции групп. Эти эмпирические обобщения называются «правилами макроэволюции». Их шесть.

**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. Можно сказать, что 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.

Правило необратимости эволюции в наше время получило существенное уточнение с позиций генетики, которая утверждает, что существует возможность повторного возникновения признаков в результате обратных мутаций.

Действительно, обратная мутация может привести к повторному возникновению данного аллеля, но не генотипа в целом; к вторичному появлению данного признака, но не фенотипа в целом. Статистически вероятно повторное возникновение мутаций, но статистически невероятно повторное возникновение генных комплексов и целых фенотипов (Н.Н. Воронцов).

**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 одна из групп позвоночных, скажем рептилии, приобрела 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).

Частный случай этого общего правила— 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) и должно рассматриваться как частный случай специализации. 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.

**3. Правило происхождения от неспециализированных предков** (Э.Коп, 1896): *обычно новые крупные группы берут начало не от специализированных представителей предковых групп, а от сравнительно неспециа-*

*лизированных*. Млекопитающие возникли не от высокоспециализированных форм рептилий, а от неспециализированных. 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 следующая: при отсутствии специализации облегчается возможность возникновения принципиально новых приспособлений. Трудно ожидать появления среди гельминтов 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 всеядные средних размеров хищники, большие потенциальные возможности развития в самых разных направлениях.

Правило происхождения от неспециализированных предков имеет ограничения. Редко бывает так, чтобы специализация затронула все без исключения органы и функции организма. Эти не затронутые специализацией органы могут открыть группе дорогу в другую адаптивную зону. 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 передвижению группе. Переход к наземному образу жизни среди позвоночных был осуществлен формами, способными 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. Таким образом, 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 исходного среднего состояния*. По существу, это правило не что иное, как принцип дивергенции, подробно описанный Ч.Дарвином (1859) при обосновании гипотезы естественного отбора. Дарвин говорил о внутривидовой приспособительной дивергенции к различной пище, несколько различ-

ным условиям существования и т. п. и рассматривал ее как обязательный этап образования новых видов (рис.15.15).

**5. Правило чередования главных направлений эволюции:** *арогенная эволюция чередуется с периодами аллогенной эволюции во всех группах.*

Эволюция представляет непрерывный процесс возникновения и развития новых и новых адаптаций. Обычно одна из форм получает какую-то новую адаптацию (ароморфоз), которая даёт начало вееру идиоадаптаций в новой адаптивной зоне (рис.).

**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.*

Интеграция идёт на уровне популяций и биогеоценозов. На уровне популяции - это поддержание определенного уровня гетерозиготности, которая обеспечивает объединение всего популяционного генофонда в устойчивую *генетическую систему*, способную к саморегуляции численности и структуры.

Интеграция в биогеоценозе обеспечивает слаженную работу многих видов и экологических ниш в биосфере (с упорядоченными потоками вещества, энергии, информации). **Высший уровень интеграции** – это эволюция *самых механизмов эволюции.*

## Лекция № 11

Тема лекции: Эволюция органов и функций

**План лекции:**

1. Предпосылки филогенетических преобразований органов
2. Способы преобразования органов и функций
3. Взаимосвязь преобразования органов в филогенезе
4. Темпы эволюции органов и функций

Два предварительных замечания.

1. В процессе филогенеза меняется не орган сам по себе, а *группа особей*, обладателей тех или иных органов.

2. **Форма** (орган, структура) в эволюции неразрывно связана с **функцией**. Поэтому вопрос о том, что меняется сначала – орган или его функция схоластичен. Выявленные закономерности равным образом относятся и к изменениям формы, и к изменениям функции.

### ***1. Предпосылки филогенетических преобразований органов***

Для каждого *органа* характерна *мультифункциональность*, а для *функции* — способность изменяться *количественно*. Поясним это положение на примерах.

***Мультифункциональность органов.*** В настоящее время не известен ни один монофункциональный орган. Напротив, число известных нам функций, присущих тому или иному органу или структуре, имеет тенденцию «увеличиваться» (по мере углубления знаний). Даже такой специализированный орган, как ***крылья летучих мышей***, несет функции не только полета, но и схватывания добычи по принципу сачка (у настоящих летучих мышей); терморегуляции (у тропических летучих лисиц); 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. Этологические исследования показали, что еще большее сигнальное значение имеет само помахивание хвостом, при котором развеивается вокруг резко пахнущий секрет хвостовых желез.

Общепризнано, что ***однопалая нога лошади*** едва ли не самое совершенное приспособление для быстрого ***бега***. Однако в то же время нога лошади

ди — эффективное оружие *защиты* от нападения хищников, орган *рытья*, а также несет некоторые этологические функции (движение ноги — «лошадь бьет копытом» — выражает *настроение*). Число примеров такого рода можно многократно увеличить.

Главная функция *листа* — фотосинтез. Кроме того, лист выполняет функции отдачи и поглощения воды, запасающего органа, органа размножения у одних форм, ловчего аппарата — у других и т.д. Даже для колосковых чешуи 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* (в широком понимании — внешние), но и *эндосоматические* (внутренние). Селезенка у млекопитающих не только орган кроветворения, но и важная железа внутренней секреции; функции желез внутренней секреции характерны и для половых желез, почек, печени, поджелудочной железы. Пищеварительный тракт — не только орган пищеварения, но и важнейшее звено в цепи органов внутренней секреции, а также важное звено в лимфатической и кровеносной системах. У растений сосудистые пучки — не только проводящие пути, но и важный конструктивный элемент, обеспечивающий поддержание определенной формы, и т. д. *Мультифункциональность органов и структур — одна из важнейших характеристик органической природы на Земле.*

***Количественные изменения функций.*** Любые формы жизнедеятельности имеют не только качественную, но и количественную характеристику. В применении к функционированию 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 (выраженности, экспрессивности) 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, любому другому проявлению жизнедеятельности в широком смысле).

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.

## 2. Способы преобразования органов и функций

Известно более полутора десятков способов (*модусов*) эволюции органов и функций. Рассмотрим главнейшие из них.

**1. Усиление главной функции** происходит очень часто в ходе эволюции отдельных органов. При этом оно достигается двумя путями: либо посредством изменения строения органа, либо увеличением числа компонентов внутри одного органа. Примеры *первого* рода — усиление функции мышечного сокращения в результате замещения гладкой мускулатуры поперечно-полосатой, усиление функций фотосинтеза в связи с образованием палисадной ткани и мощности ее развития.

Примеры *второго* рода — усиление функций клетки с увеличением развития соответствующих органелл, 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. Отдельные стадии этого процесса можно представить посредством построения сравнительного эколого-анатомического ряда; у *волка* (*Canis lupus*) шерсть густая и участвует в терморегуляции; у обыкновенного *тюленя* (*Phoca vitulina*) значение покрова в терморегуляции резко ослаблено и шерсть редкая, у *моржа* (*Odobenus rosmarus*) волосяной покров почти исчезает, у *китообразных* отсутствует полностью. Для водных млекопитающих это положение иллюстрируется и эмбриологическим рядом ластоногих: у новорожденного детеныша гренландского тюленя (*Pagophilus groenlandica*) очень теплый защитный волосяной покров хорошо дифференцирован на разные типы волос; с возрастом, в результате последовательных линек, волосяной покров резко редет, строение его упрощается и он перестает служить органом терморегуляции.

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 (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, — широко наблюдается в эволюции. Например, путем слияния, интеграции разбросанных в разных местах чувствительных клеток и последующего объединения разных клеток в отдельные органы происходит в эволюции развитие органов чувств у беспозво-

ночных (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* (исчезновения) прежде многочисленных, сходных по строению органов (например, редукция брюшных ганглиев у насекомых). В.А.Догель считал, что олигомеризация посредством редукции является в эволюции органов наиболее распространенной.

Наконец, олигомеризация может происходить посредством дифференцировки, *специализации* и *выпадения* части гомологичных органов. Так происходит развитие грушевидных органов у турбеллярий, развитие половых щупалец из хватательных у головоногих и т. д.

**5. Уменьшение числа функций** наблюдается в процессе эволюции главным образом при специализации какого-либо органа или структуры. Конечности предков китообразных несли 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 пластинчатожабрных 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 распадением 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 брюш-

ные плавники становятся в основном рулями глубины и поворотов. Одним из специальных случаев проявления этого способа служит **принцип фиксации фаз** (А.Н. Северцов) в функционировании того или иного органа. Например, известно, что стопоходящие животные при беге часто поднимаются на пальцы (бегун на стометровке бежит практически на цыпочках, медведь во время быстрого бега также опирается лишь на дистальные отделы ступни и т.п.). При возникновении пальцехождения у копытных млекопитающих происходит как бы фиксация лишь одной из промежуточных фаз, характерных для движения предковых форм.

**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 палып 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 добытием 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. Пока неясно, известны ли нам все способы. Наиболее общие из них: принцип смены функций в широком смысле (отражает возможность *качественного* изменения

функций того или иного органа) и принцип количественного изменения выражения функции (отражает возможность *количественного* изменения функций). Еще раз подчеркнем, что связь формы и функции в эволюции настолько тесна и неразрывна, что правильнее говорить не об изменении формы и функции порознь, а о морфофизиологических преобразованиях.

После рассмотрения этих сравнительно простых принципов морфофизиологических преобразований рассмотрим более сложные, связанные с взаимным преобразованием ряда органов.

### 3. 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 хорошо изучена в процессе онтогенеза. *Корреляции*, проявляющиеся в процессе филогенеза, обычно обозначаются как *координации*.

Динамика эволюционных взаимоотношений органов видна при анализе *принципов замещения, гетеробатмии и компенсации функций*.

**1. 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. У растений принцип субституции прослеживается при образовании филлодиев и филлокладиев из черешков и стеблей у кактусоподобных форм: функция фотосинтеза переходит от листьев к стеблям. 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.

**2. Гетеробатмия** (от греч. *hetero* - разный... и *bathmos* — степень, ступень). Этот способ преобразования органов отражает часто встречающийся в природе *неодинаковый темп эволюции органов* и означает *разный эволюционный уровень развития различных частей организма*. 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, асинхронно.

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, 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. В проводящей системе осевых органов, структуре листа, отдельных частях цветка мозаичность выражена слабее. В каждой крупной группе организмов гетеробатмия оказывается более выраженной среди относительно примитивных ее представителей (у растений — магнолиевые, нимфейные, лютиковые). По мере продвижения группы от исходного типа нивелируются уровни специализации отдельных частей из-за усиления координации (см. правило усиления интеграции). 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.

**3. 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.*

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).

Принципы гетеробатмии и компенсации предохраняют от упрощенной реконструкции путей филогенеза той или иной группы лишь на основа-

нии сопоставления строения отдельных систем органов, так как разные органы и системы дают неодинаковую картину эволюционной «продвинутости».

Можно сказать, что всякая живая форма 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. Даже у человека наблюдается множество *примитивных* признаков. Другое и более широкое значение этих принципов состоит в том, что они позволяют глубже представить эволюционные возможности изменения той или иной организации в разных направлениях (несмотря на ограничение, накладываемое корреляциями).

В самом деле, 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. Это может быть осуществлено посредством субституции органов.

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.

#### **4. Темпы эволюции органов и функций**

Темпы эволюции можно рассматривать как скорость эволюции отдельных форм в целом (видов, родов, семейств и т. д.) и как скорость эволюции отдельных признаков и структур. Скорость эволюции отдельных признаков и органов иногда может быть практически более важной характеристикой. Например, важно знать, как быстро у того или иного вида может возникнуть невосприимчивость (резистентность) к применяемым химическим препаратам: к инсектицидам — у насекомых, к дефолиантам — у растений, к лекарственным препаратам — у человека и т. д.

Скорость эволюции отдельных органов, естественно, тесно связана со скоростью эволюции вида в целом; возникновение или значительное изменение органа всегда является видовым признаком и обычно связано с процессом видообразования. Поэтому *скорость эволюции органов практически должна быть близка к скоростям образования новых видов* (т. е. должна исчисляться сотнями и тысячами поколений).

По-иному обстоит дело со скоростью образования отдельных новых признаков в популяциях или их группах. На протяжении жизни всего лишь десятка поколений отдельные популяции березовых пядениц (*Biston betularia*) приобрели признак меланизма, с такой же скоростью распространяются внутри вида многие другие признаки: нечувствительность к варфарину у крыс, устойчивость к пестицидам у ряда видов насекомых и др. Скорость эволюции любого признака или группы признаков, как показывает палеонтологический материал, может значительно изменяться на разных этапах эволюции всей группы, и при этом темпы эволюции признаков могут быть как сходными, так и различными.

Интересен вопрос относительно *скорости эволюции количественных признаков* (например, размер тела и его частей). Для измерения скорости эволюции таких признаков предложен показатель, названный «дарвином» (Дж. Холдейн); 1 дарвин соответствует изменению среднего значения (уменьшению или увеличению) данного признака на 1 % за тысячу лет. Иногда «дарвин» определяется как изменение признака в  $e$  раз за 1 миллион лет, где  $e$  — основание натурального логарифма.

Этот условный показатель учитывает не число поколений (более фундаментальную эволюционную характеристику), а астрономическое время. Однако и он дает возможность для некоторых сопоставлений. Так, темп эволюции многих признаков, касающихся размеров тела и скелета, составлял для млекопитающих от десятых долей до нескольких десятков дарвинов, близкие величины найдены и для моллюсков.

Скорость эволюции отдельных признаков в популяциях, так же как и скорость эволюции целых структур и органов, зависит от многих факторов: численности особей в популяциях, числа популяций внутри вида, продолжительности жизни поколений. Однако скорость эволюции слонов, отличающихся не особенно быстрой сменой поколений, как показывают палеонтологические данные, по многим признакам может быть гораздо выше, чем скорость эволюции дрозофилы, имеющей ряд поколений в течение года. Можно сказать, что любые самые сложные факторы первично окажут свое воздействие на скорость изменения популяции и вида посредством изменения давления элементарных эволюционных факторов: мутационного процесса, волн жизни, изоляции и, главное, естественного отбора.

В эволюции отдельных органов и функций разные принципы морфофизиологических преобразований взаимно *переплетаются* и выделить их в чистом виде трудно. При этом очевидна *связь* процессов преобразования функ-

ций с процессами преобразования органов: в основе всех преобразований органов в эволюции лежат процессы смены функций.

Процессы *макроэволюции*, выражающиеся в перестройках органов, тесно и неразрывно *связаны* с процессами *микроэволюции* и в конечном счете определяются изменениями популяций и видов. Существо этих процессов всегда состоит в возникновении и изменении адаптации — *адаптациогенезе*.

## Лекция № 12

Тема лекции: Эволюционный прогресс. Эволюция экосистем

**План лекции:**

1. Эволюционный прогресс и его формы
2. Методы изучения эволюции экосистем
3. Возможные механизмы и закономерности эволюции экосистем
4. Анализ вековых сукцессий и филоценогенезов
5. Закономерности формирования видового состава экосистем в процессе эволюции
6. Особенности естественного отбора экосистем

### 1. Эволюционный прогресс и его формы

*Прогрессивное развитие* – это развитие, которое, как правило, приводит к подъему уровня организации и энергии жизнедеятельности.

При оценке «высоты» организации надо учитывать комплекс 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.

Выделяют следующие *формы прогрессивного развития*: прогресс *неограниченный, биологический, морфофизиологический и биотехнический*.

*Неограниченный прогресс* — наиболее общая форма прогресса. Это развитие жизни на Земле *от простейших живых существ до человеческого общества*.

*Биологический прогресс* — победа вида (или другой систематической группы) в борьбе за существование, выражающаяся в увеличении численности особей, расширении ареала, росте числа подчиненных таксонов.

Биологический прогресс достигается как усложнением, так и упрощением организации. Конкретные пути достижения биологического прогресса включают такие морфофизиологические изменения, как *ароморфоз, идиоадаптация, общая дегенерация*.

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 домашней мухи. Такие же трудности возникают при попытке уточнения степени экологического расцвета вида по размеру ареала или по числу 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*.

**Групповой (ограниченный) прогресс.** Понятие неограниченного прогресса слишком общо для применения в пределах разных стволов развития органической природы.

Известно, что каждая крупная таксономическая группа отличается от остальных таких же групп определенным планом строения (Ж.Кювье, И.Гёте). **Групповой прогресс** – это возникновение и совершенствование организации, происходящее в процессе эволюции **данной крупной группы**.

**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 (обусловлено особенностями строения нервной системы) 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 имелись 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 (физико-механический) 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* обеспечивает возникновение *технического совершенства адаптаций*. Знание этих вопросов необходимо для решения практических задач техники (бионика).

*Основной критерий биотехнического прогресса — энергетические показатели организма, «коэффициент полезного действия» органов и систем.* 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 только перемещением хрусталика — линзы, то у рептилий, птиц и млекопитающих вырабатываются механизмы, быстро изменяющие форму хрусталика, что помогает произвести бо-

более точную фокусировку изображения с меньшими энергетическими затратами. Переход от стопохождения (у большинства рептилий) к пальцехождению (у многих млекопитающих) — более эффективный способ передвижения на земле, так как он обеспечивает совершенство толчковой опоры и увеличение скорости передвижения.

## 2. Методы изучения эволюции экосистем

Как известно, первично процесс эволюции происходит на микроэволюционном уровне — там, где существуют элементарные эволюционные единицы (популяции) и действуют все эволюционные факторы. Однако ясно, что популяции (и виды в целом) развиваются всегда в окружении других видов, в тесном *взаимодействии* с ними, т.е. в экосистемах.

Для более глубокого понимания общей картины процесса эволюции необходимо выяснить: *какие же особенности эволюции проявляются на уровне экосистем?*

Исследования эволюции экосистем развернуты совсем недавно. Они очень сложны, что связано с трудностью получения данных по палеобиогеоценозам. В то же время уже сейчас появились достоверные результаты количественного и качественного анализа отдельных экосистем на протяжении значительных периодов. Известны 4 основных метода изучения эволюции экосистем.

1. Первый из них - это восстановление с помощью современных *палеонтологических* методов облика прошлых экосистем и установление их последовательности *во времени*, т.е. генетических связей экосистем.

2. В другом подходе используется метод так называемых *процессуальных реконструкций*: сравнение находящихся на разных этапах эволюционного процесса сходных экосистем и реконструкция на этом основании всего хода развития такого типа экосистем.

3. Третьим направлением является анализ так называемых *природных экспериментов*: случаев природных феноменов, которые допускают *однозначную интерпретацию* интересующих нас событий. Для экосистем таким случаем является развитие биогеоценозов на первично безжизненных субстратах — песках, лавовых полях, вулканических (рис.) и других экологических островах, т.е. *первичных сукцессий*.

4. Четвёртый метод изучения эволюции экосистем — *моделирование*.

Подчеркнем *невозможность непосредственного исследования процессов эволюции экосистем*, происходящих в ином, чем человеческая жизнь,

масштабе времени. Это заставляет, как и в случае с макроэволюцией использовать *косвенные* подходы, т.е. пользоваться лишь дедуктивным методом.

### 3. Возможные механизмы и закономерности эволюции экосистем

Попробуем установить возможные механизмы и закономерности эволюции экосистем с помощью одного из перечисленных выше методов, а именно - метода *процессуальных реконструкций*; рассмотрим *существующие* биоценозы, как они сменяют друг друга и попытаемся *реконструировать* ход исторического развития подобных экосистем.

Известно, что одни биоценозы закономерно сменяют другие в любом определенном участке земной поверхности и такая смена называется сукцессией (от лат. *successio* — преемственность). Сукцессии могут быть *первичными* (начинающиеся на безжизненном субстрате — лавах, скалах, аллювиальных отложениях) и *вторичными*, в процессе которых возникают новые на месте разрушенных биогеоценозов (после пожара, засухи, вырубki леса и т.п.). При отсутствии помех смена сообществ (сукцессионный ряд) завершается формированием последней стадии сукцессии — *климаксового* сообщества, или климакса (от греч. *climax* — лестница), которое является крайне устойчивым и способно существовать много дольше, чем любая предыдущая стадия сукцессионного ряда.

В качестве примеров хорошо изученных сукцессии можно привести следующие: песчаная дюна — травянистые растения — банковская сосна — сухой дубовый лес — влажный лес из дуба — климаксовый лес из бука и клена; типичным для средней полосы является такой сукцессионный ряд: травы — кустарник — сосна — лиственные деревья. В ходе сукцессии кривые роста численности разных организмов периодически чередуются, образуя строгую иерархию (рис.).

По мере продвижения к климаксу все большее значение приобретает деятельность *сапрофитов* (обеспечивающих разложение и минерализацию опада), возрастает роль симбиотических *связей фототрофов с грибами* — *сапрофитами*, переводящими накопленное растениями органическое вещество в усвояемое другими членами экосистемы состояние.

В таких развитых климаксных экосистемах, как экосистемы *тропических влажных лесов*, отсутствуют численно доминирующие виды: на одном гектаре тропического леса встречаются *сотни видов* разных деревьев. В результате стабильная работа экосистемы обеспечивается даже при вымирании отдельных видовых популяций — *зависимость экосистемы от любой от-*

*дельной видовой популяции минимизируется*, и экосистема становится более стабильной (за счет возможности замены одних ее членов другими в круговороте вещества и энергии). Разрушение таких стабильных климаксных экосистем оказывается возможным лишь при *резком изменении* климата либо при действии каких-то катастрофических факторов (вулканизм и т. п.).

От начала первичной сукцессии до климакса проходят обычно многие столетия. Так, климаксовый дубовый лес на кварцевых дюнах оз. Мичиган возник за 1000 лет, в Японии на лавах климаксовый лес возник за 700 лет.

*Максимальным* видовое разнообразие оказывается не в конце серии (климаксе), а в некоей *средней стадии*, когда еще существует большинство пионерных видов и уже присутствуют виды, характерные для климакса.

Но можно ли считать сукцессию эволюционно значимым событием в развитии экосистемы? Сукцессионные ряды (в каких бы местах климатической зоны ни происходили) идут одним и тем же путем, приводят к одному и тому же результату. Скорее всего *сукцессии* — не механизм, а *продукт* эволюционного процесса, затрагивающего экосистемы.

#### 4. Анализ вековых сукцессий и филоценогенезов

1.1. Известно, что сукцессии бывают разного типа. С точки зрения эволюции экосистем нас прежде всего интересуют *вековые сукцессии*, охватывающие многие десятки и сотни тысяч лет и *меняющие облик* целых биомов. В.Н.Сукачев называл такие вековые сукцессии *филоценогенезами*. В процессе филоценогенеза возникают новые типы фитоценозов, происходящие на основе становления совершенно новых, отсутствовавших ранее типов *консорций*.

*Консорция* (от лат. *consortium* — соучастие) — сочетание разнородных организмов, тесно связанных в своей жизнедеятельности общностью судьбы. Консорция состоит из *центрального ядра* - автотрофного неэпифитного вида растений - и *организмов, связанных* с ними трофически или топически.

*Филоценогенез* связан с возникновением и отбором автотрофных растений, входящих в состав определенных фитоценозов (совместно с другими автотрофами) и образующих консорции с разнообразными гетеротрофами. Он сопровождается возникновением новых видов и изменением свойств ранее существовавших видов. *По масштабам и последствиям* филоценогенез можно рассматривать как *модель эволюции* на уровне экосистем.

Можно выделить по крайней мере *четыре общие особенности* такого процесса: усложнение структуры и насыщение видами; повышение целост-

ности экосистемы; увеличение замкнутости и повышение автономности (повышение независимости внутриценозной среды от флуктуации внешних факторов); повышение степени преобразования абиотических компонентов среды.

1.2. Другой подход к анализу эволюции экосистем состоит в восстановлении последовательности формирования крупных экосистем, **установлении путей формирования типов биоценозов** в данном регионе. Например, в Евразии крупные типы **фитоценозов** (формаций) произошли из древней маньчжурской **праформации** (признаки которой сохранились в большей степени в типе фитоценоза смешанных лесов). Наиболее древними формациями из существующих ныне являются сосняки и травянистые ксерофиты. Ряд формаций возник в результате деятельности человека (дубняки, кустарники, луга).

1.3. Третий подход основан на установлении характера взаимоотношений между изменениями **таксономического разнообразия** экологически сопряженных групп организмов на протяжении десятков и сотен миллионов лет. С его помощью выявлены следующие **закономерности эволюции экосистем**:

1) показано, что эволюция крупных (в масштабах целого континента) экосистем начинается с преобладания относительно **малоспециализированных** форм;

2) затем наступает период специализации и происходит заметный рост таксономического **разнообразия**;

3) после этого наступает период **сокращения разнообразия** специализированных форм и снова рост числа малоспециализированных;

4) первичные экосистемы складываются на базе окружающих комплексов живых существ с внедрением каких-то **мигрантов**. По этой причине иногда даже сходные внешне экосистемы (болото, степь, полупустыни и др.) могут возникнуть на **разной видовой основе**;

5) в ходе эволюции биосферы экосистемы перестраивались путем **вымирания** одних и **появления** других групп организмов. Так, например, в **меловом периоде** происходили коренные перестройки филоценогенезов наземных экосистем, связанные с появлением и распространением **цветковых** растений, сменой мезофитной растительности ксерофитной. Это, в свою очередь, было связано с появлением и распространением разных семейств насекомых. Аналогичные и более крупные экосистемные перестройки филоцено-

генезов были связаны с появлением организмов с минерализованным скелетом, наземных животных и др.

## 5. Закономерности формирования видового состава экосистем в процессе эволюции

Несмотря на достигнутые успехи в изучении закономерностей динамики экосистем, все еще представляется трудной задачей предсказания видового состава будущих сообществ. Это пока решается с множеством оговорок, исходя только из возможного *влияния ближайших сообществ*.

Видовой состав будущих сообществ зависит также от *эволюционной истории*. Так, *дятлы* как насекомоядные представляют компонент многих сообществ. Однако их нет на Галапагосских островах, хотя там много насекомых; их функцию там выполняют некоторые *вьюрки*, клюв которых короче клюва дятла. Для добычи насекомых из трещин коры деревьев вьюрки пользуются *колючками кактусов* (держат их в клюве, они выковыривают насекомых из-под коры). Подобным образом экологическую роль *плодоядных обезьян* в лесах Азии и Новой Гвинеи выполняют *птицы*.

Изменение состава экосистем в прошлом (особенно при сильных климатических возмущениях) связано с *вымиранием* одних видов и *иммиграцией* других. Доказательство: на модели экосистем *островов* разной величины показано, что *вымирание видов на маленьких островах компенсируется появлением новых иммигрантов* и скорость вымирания имеет тенденцию возрастания с увеличением числа видов.

Равновесие сообществ было более *устойчивым* на островах *большого размера* и при наличии большого числа компонентов. Эти выводы были подтверждены на примере изучения сообществ Британских островов, на Новой Гвинее и Тринидаде, а также сообществ горных цепей. Здесь уместно вспомнить заключение Ч. Дарвина о большей интенсивности процесса «*фабрикации*» видов на *крупных* островах.

Таким образом, на модели островов было показано, что по мере развития сообщества оно насыщается *большим числом видов*, это приводит к усложнению межвидовых отношений и более или менее *равномерному распределению* пищевых ресурсов между видами, т.е. повышению *стабильности* сообщества.

*Разрушение* таких сообществ также происходит, и процесс их развития *повторяется*, что показано на примере сообществ рек после выброса токсических веществ (химикатов) и полей после неумелого применения удобрений.

ний. Подобные **стрессовые** воздействия влекут за собой усиление действия одного из многочисленных экологических факторов и **доминирование** небольшого числа наиболее **устойчивых** видов.

Обнаружена и другая тенденция в развитии экосистем: **преобладание в ее составе мелких животных над крупными**. Замечено, что с увеличением размера тела особей втрое численность вида уменьшается в 10 раз. Полагают, что это связано с **ослаблением ожесточенности** борьбы за места обитания у мелких животных по сравнению с крупными; мелкие животные легче уживаются на ограниченных площадях.

## 6. Особенности естественного отбора экосистем

Ч. Дарвин показал, что главным условием возникновения внутривидового и межвидового разнообразия оказывается **естественный отбор**. Сегодня мы знаем немало генетических и экологических процессов, ведущих к возникновению и поддержанию разнообразного **внутривидового полиморфизма**. Главным условием поддержания качественного разнообразия экосистем также является **естественный отбор**. Первично действуя на уровне популяций каждого вида, естественный отбор, проходящий в биогеоценозе одновременно по сотням и тысячам популяций, может и должен приобретать **новые**, мало изученные сегодня формы. Предположение о таком действии отбора есть уже в трудах **А. Уоллеса** (1868).

Подчеркнем, что **естественный отбор** экосистем отличается от **группового отбора** прежде всего тем, что в процессе отбора экосистем отбираются и сохраняются сложнейшие **комплексы взаимосвязанных видовых популяций** с конкретными занимаемыми ими местообитаниями.

Таким образом, можно выделить следующие **направления естественного отбора экосистем**:

- 1) повышение видового разнообразия (в т.ч. возникновение новых видов) и биопродуктивности экосистем;
- 2) повышение степени утилизации биомассы и эффективности использования источников энергии;
- 3) повышение информационной емкости экосистем.

## Лекции № 13 -14

Тема лекции: Основные этапы истории жизни на Земле

### План лекции:

1. Основные теории возникновения жизни
2. Теория биопоза
  - 2.1. Образование органических веществ и комплексов макромолекул
  - 2.2. Возникновение и отбор протобионтов
  - 2.3. Возникновение генетического кода
  - 2.4. Нерешенные вопросы в объяснении происхождения жизни
3. Эволюция протобионтов
4. Основные этапы эволюции биосферы в целом
5. Основные пути эволюции растений
6. Основные пути эволюции животных

### 1. Основные теории возникновения жизни

Существует несколько теорий (гипотез) происхождения жизни, которых придерживаются большее или меньшее количество людей в наше время.

1. **Креационизм**: жизнь была сотворена сверхъестественным существом однократно, в определённый момент времени (**деизм**) или творится многократно, по мере необходимости (**теизм**). Крайняя форма креационизма – расчёт по Библии, сделанный архиепископом **Ашером** из Ирландии в 1650 г., согласно которому Бог начал сотворение Мира 18 октября и завершил его 23 октября 4004 г. до н.э. в 9 ч утра.

2. Теория **самопроизвольного зарождения**. Ведёт своё начало от **Аристотеля** (4-й в. до н.э.). Растения и животные возникают из разлагающейся почвы, светлячки – из росы и т.д. Опыты **Франческо Реди** (1626 – 1698), опровергающие эту теорию: сосуды с мясом и рыбой, **закрытые кисеёй** и открытые; появление только в открытых сосудах личинок мух.

**Антуан Левенгук** (1632 – 1723). Открытие **микроорганизмов** в жидких средах (**анималькули** – зверьки). Самозарождение?

**Ладзаро Спалланцани** (1729-1799). Опыты, опровергающие самозарождение микроорганизмов в мясных и овощных отварах: кипячение с отваром с последующим **запечатыванием** сосудов; отсутствие в них роста.

Решающий вклад в опровержение самозарождения внёс **Луи Пастер**, который в 1864 г. представил на публичных заседаниях Французской Академии опыты с использованием **колб с S-образным горлышком** (отсутствие

помутнения прокипяченного питательного бульона в *целой* колбе и его помутнение после *отламывания горлышка* вследствие доступа микробов из воздуха).

Данная теория и дискуссия вокруг неё сыграли **важную роль** в прогрессе биологической науки вообще и микробиологии в частности и, на новом витке развития, вернулась в XX веке в мир научных идей в *преобразённом виде* как теория биохимической эволюции.

3. Теория **стационарного состояния**. Согласно этой теории, Земля существовала всегда и на ней всегда была жизнь во всём её многообразии. Аргументы сторонников: существует *тенденция* в сторону увеличения возраста Земли от 6 тыс. лет до 4-5 и даже 20 млрд лет; имеются *живые* реликтовые формы (латимерия, гаттерия, гинкго и др.), которые должны были исчезнуть сотни миллионов лет назад, однако сохранились.

4. Теория **панспермии**. Автор – шведский химик **Сванте Аррениус** (1859-1927). Он предположил, что «**семена жизни**» (споры) были занесены на Землю с небесными телами (метеоры, ядра комет, частицы космической пыли). Подтверждение – результаты исследования химического состава крупных углистых *метеоритов*, например, **Мёрчисонского метеорита**, упавшего в Австралии в 1969 г. В его обломках обнаружены 18 аминокислот, из них 6 аналогичны земным, однако все они являются *рацемическими* (содержат в равных пропорциях D- и L-изомеры).

Данная теория была поддержана в начале XX в. **В.И. Вернадским** (он считал жизнь «вечным явлением»), а в наше время — известным микробиологом **Г.А. Заварзиным**. Однако, учитывая, что все больше фактов и расчетов указывает, что наша Вселенная образовалась в результате «**большого взрыва**» 12—20 млрд лет назад, то гипотеза панспермии не решает проблему возникновения жизни, а лишь *переносит* место ее возникновения с Земли на другие космические тела и несколько отодвигает срок возникновения жизни. К тому же, в 2000-е гг. в нашей Галактике удалось увидеть с помощью новейшего телескопа более **сотни планет**, схожих с Землёй, на которых теоретически могла бы возникнуть жизнь.

5. Теория **биохимической эволюции (биопоэза)**, вклад в создание которой внесли советский биолог **Александр Иванович Опарин**, британские учёные **Джон Холдейн** и **Джон Бернал**. В 1924 г. в издательстве «Московский рабочий» А.И.Опарин опубликовал брошюру «Происхождение жизни», в которой изложил основы своей теории. *Суть её*: жизнь возникла на Земле, в первичном океане **из неживой материи** в результате длительных **физико-**

*химических процессов*. В превращении неорганических веществ в органические, а органических – в одноклеточные живые организмы сыграли важную роль *коацерваты*. Позднее теорию существенно развили **Джон Холдейн** и **Джон Бернал**. Сегодня её придерживаются большинство учёных и дополняют её новыми экспериментальными доказательствами и положениями. Ниже излагаются основные этапы происхождения жизни с позиций теории биохимической эволюции.

## 2. Теория биопоэза

По современным данным, Земля образовалась 4,0—4,5 млрд лет назад. 100—600 млн лет понадобилось для её остывания, образования коры, океанов, первичной атмосферы. Данные радиохимического анализа (по времени распада радиоактивных элементов) и палеомагнитологии совпадают и свидетельствуют, что *возраст земной коры* составляет около 3,9 млрд лет.

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. Таким образом, первые живые организмы (*протобионты*) возникли на Земле в период между 3,9 и 3,5 млрд лет назад, т.е. процесс их образования из неорганических веществ мог продолжаться до 400 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 естественнонаучный принцип *актуализма* позволяет утверждать, что происхождение жизни связано с последовательным протеканием 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 именно они оказались у колыбели жизни. Химические и физические свойства различных атомов и молекул делали *обязательными* взаимодействия между ними. Процессы возникновения жизни путем химических преобразований молекул не имели единичного и неповторяемого характера, а могли протекать в неодинаковых условиях на разных участках поверхности Земли. Какими же могли быть основные этапы химической эволюции жизни?

## 2.1 Образование органических веществ и комплексов макромолекул

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**  $\text{—N} = \text{C} = \text{N—}$ . 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 должны были **окисляться**, а именно:  $\text{NH}_3$  — до  $\text{NO}_3$ ,  $\text{CH}_4$  — до  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{S}$  — до  $\text{SO}_3$ . В ряде случаев при окислении  $\text{CH}_4$  могли образоваться **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**, могли дать начало **аминокислотам** и соединениям типа **аденина**.

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

Возможность синтеза аминокислот и других низкомолекулярных органических соединений из неорганических элементов и соединений доказана **экспериментально**. Так, пропуская электрические разряды или ультрафиолетовое излучение через смесь газов метана и аммиака, при наличии водяного пара удалось получить такие сравнительно **сложные соединения**, как глицин, аланин, аспарагиновая кислота,  $\gamma$ -аминомасляная, янтарная и молочная кислоты и другие низкомолекулярные органические соединения всех четырех основных классов: аминокислоты, нуклеотиды, сахара и жирные кислоты. Возможность такого синтеза впервые была доказана американцем **Стенли Миллером** в 1953 г. (источник энергии — электрические разряды, имитирующие грозовые разряды), а позднее подтверждена в многочисленных экспериментах с использованием разных соотношений исходных газов и источников энергии.

Эксперименты в этом направлении оказались перспективными и для выяснения происхождения многих веществ. Осуществлен синтез аденина, гуанина, аденозина, аденозинмонофосфата, аденозиндифосфата и даже **аденозинтрифосфата**. Путем реакции **полимеризации** из простых молекул могли быть образованы и более сложные молекулы — белки, липиды, полисахариды, нуклеиновые кислоты и их производные.

Ключевым механизмом биохимической эволюции явилось **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 ведущую роль в ходе **предбиологической** эволюции, были усилены каталитическими функциями молекул белков. С другой стороны, **синтез самих белков** путем удлинения пептидной цепочки первоначально осуществлялся **случайным** образом, т.е. неэффективно. Возникшие при этом наиболее активные ферменты должны были каким-то образом «научиться» сохранять информацию о своей удачной структуре в нуклеиновых кислотах. Наибольшие шансы имели в ходе **предбиологического отбора** те комплексы, у которых способность к обмену веществ **сочеталась** со способностью к самовоспроизведению.

Для этого этапа предбиологической эволюции в качестве **элементарного объекта** эволюции выделяют фракцию макромолекул **полинуклеотидов** и **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. Всё это могло обеспечить появление **мембраны**. Образование мембранной структуры считается одним из «**трудных**» этапов предбиологической эволюции. Хотя объединением полинуклеотидов и полипептидов в какой-то степени и была достигнута возможность **самосборки** системы, однако истинный первичный организм мог сформироваться только после **отграничения** его от окружающей среды мембраной.

Биологические мембраны, как известно, составляют агрегаты белков и липидов, способные разграничить вещества от среды и придать упаковке мо-

лекул прочность. Мембраны могли возникнуть или в ходе формирования **коацерватов**, образующихся в воде при соприкосновении двух слабо взаимодействующих полимеров (липидов и белков) с участием волнения водной поверхности и падения капель, или при адсорбции полимеров на поверхности **глин** (рис.1).

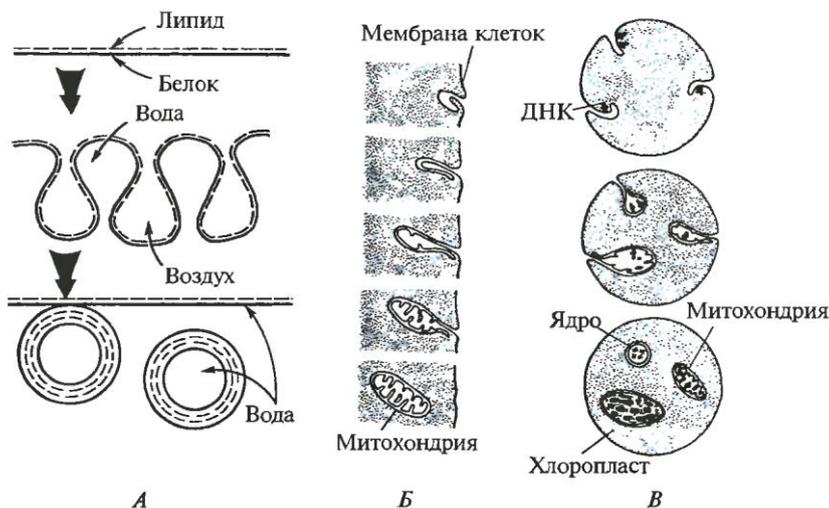


Рисунок 1 – Возможные пути формирования: мембран при образовании коацерватов в первичном бульоне (А), митохондрий (Б), клетки эукариот (В) (М.Кальвин, 1971; Е.Вольпе, 1981).

## 2.2. Возникновение и отбор протобионтов

Синтетические процессы, протекающие в абиогенной среде, могли быть усилены в случае их **локализации** в пространстве, например при образовании **коацерватов**. В опытах с **коацерватами** — каплями, обогащенными веществом (от лат. *coacervatio* — накопление), показано, что при помещении их в раствор **глюкозо-1-фосфата** (Г-1-Ф) они способны интенсивно синтезировать **крахмал** (если предварительно в коацерваты была введена **фосфоорилаза**). После одновременного введения фосфоорилазы и  **$\beta$ -амилазы** в коацерваты и помещения последних в раствор Г-1-Ф вначале синтезировался крахмал, а затем мальтоза.

Полагают, что в начальных этапах предбиологической эволюции коацерваты, в которых возникла **повышенная 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 и поступающей из окружающей среды.

С другой стороны, каталитическая активность коацерватов могла быть усилена и при возникновении комплексов между **металлами** и органиче-

скими соединениями. Так, с внедрением в порфириновое кольцо ионов **железа** его каталитическая активность возрастает 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. Ферменты же исходно возникали из *простых пептидов* в комплексе с ионами металлов.

До возникновения *истинно* живого существа способность к самовоспроизведению не обязательно могла быть связана с *точной редупликацией нуклеиновых кислот*. Самоудвоение коацерватов (нуклеопротеиновых комплексов) могло бы быть результатом **постоянства соотношения скоростей** разных реакций обмена веществ, идущих с участием коферментов — катализаторов небелковой природы. 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 могли *фиксироваться* в строении нуклеиновых кислот путем преимущественного размножения систем, в которых удвоение нуклеиновых кислот осуществлялось *с участием ферментов*. Все эти изменения привели к возникновению **циклического обмена веществ**, характерного для живых существ:

В системе коацерватов не исключен и отбор самих нуклеиновых кислот по наиболее удачному сочетанию **смысловой** последовательности нуклеотидов, т. е. **отбор по генам**. Первый отбор самореплицирующихся молекул РНК должен был идти **по скорости и точности репликации** — для построения копий нужны были **запасы нуклеотидов** (аналогия с конкуренцией организмов за пищевые ресурсы). Системы с удачно работающей (смысловой) последовательностью нуклеотидов в нуклеиновой кислоте вправе называться живыми.

**Важные дополнения теории биопоэза.** Первые водоемы появились 3,8—4 млрд лет назад, и тогда же в них отложились первые осадочные породы (*глинистые минералы*). Гипотеза **Джона Бернала** говорит об огромной роли **глинистых отложений** в **концентрации** органики абиогенного происхождения, а также о значении **межзвездного вещества** (цианистый водород, оксид углерода, формальдегид и др.), доставляемого на поверхность Земли кометами и метеоритами.

Земля, проходя 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. 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.

Теоретически можно представить и *другие пути* возникновения жизни. Например, при попадании воды с растворенными в ней аминокислотами *на горячий субстрат* (мелкие водоемы в застывающей лаве) мог осуществиться процесс полимеризации с образованием протеиноидных *микросфер* (эксперименты **К.Фолсома** и **Р.Фокса**). Сами аминокислоты могли бы выступать в роли катализаторов собственных реакций при образовании полипептидов. Ту же *каталитическую* роль в возникновении *протобионтов* могли выполнять молекулы РНК и полипептиды. Способствовать этим процессам могло «*самоконструирование*» макромолекул (М. Эйген) при объединении их в более сложные комплексы.

В *протобионтах* каждый белок или молекула РНК должны были *заново синтезироваться* из диспергированных в воде молекул; это очень длительный процесс. Подлинная эра биологической эволюции началась лишь тогда, когда каким-то образом возникли *гены*.

### 2.3. Возникновение генетического кода

Аминокислоты и нуклеотиды в растворе *случайно* соединяются друг с другом с помощью пептидных (для аминокислот) или фосфодиэфирных (для нуклеотидов) связей в линейные структуры — большие полимеры. Так образуются полипептиды (белки) и полинуклеотиды (рибонуклеиновая и дезоксирибонуклеиновая кислоты). Как только полимер образовался, он будет *стимулировать* образование других полимеров. Полинуклеотиды при этом оказываются *матрицей* при реакции полимеризации, и таким образом они определяют последовательность нуклеотидов в новых полинуклеотидах. Например, полимер, состоящий из нуклеотидов полиуридиловой кислоты (*poly U*), оказывается матрицей для синтеза полимера, состоящего из нуклеотидов полиадениловой кислоты (*poly A*) в результате комплиментарного связывания соответствующих субъединиц. Новая молекула оказывается как бы

слепок с исходной матрицы. По выражению **Д. Уотсона**, механизм *комплементарного матричного копирования* «изящен и прост».

Не совсем понятно, почему именно урацил, аденин, цитозин и гуанин оказались теми буквами генетического алфавита, который смог закодировать информацию обо всем живом. Возможно, это чистая случайность, и на месте этих четырех нуклеотидов могли бы быть другие. Молекула **РНК** обладает также *пространственной индивидуальностью* — последовательность нуклеотидов определяет характер свертывания (*конформации*) молекулы в растворе, различные для каждой последовательности нуклеотидов трехмерные изгибы макромолекулы.

Молекула РНК одноцепочечная, а молекула ДНК имеет две цепочки. Двухцепочечная структура способна репарировать (исправлять) повреждения одной из цепей и поэтому **ДНК** — *более надежный инструмент* для хранения и передачи генетической информации. В ходе миллионов лет добиологической эволюции эта способность ДНК была *замечена отбором*. При возникновении достаточно сложной системы свойство *хранения* информации приняла ДНК, белки стали *катализаторами* реакций, а РНК сохранила функцию *посредника* между ДНК и белками.

Возможность сохранения и передачи информации посредством матричного принципа редупликации привела к возможности создания *генотипа* и *генетического кода*, уникальная *пространственная структура* молекулы (*аналог фенотипа*) определила возможность действия *естественного отбора* наиболее подходящих для конкретной ситуации макромолекул.

Природа «нашла» механизм генетического кода, испробовав на протяжении 400 млн лет *немыслимое* число разнообразных комбинаций. Без такого механизма, позволяющего *сохранять* информацию и одновременно (в результате неизбежных время от времени ошибок копирования — подобию мутаций) получать материал для ее *изменения*, жизнь никогда не возникла бы в той форме, в какой она представлена на Земле.

#### 2.4. Нерешенные вопросы в объяснении происхождения жизни

В проблеме возникновения жизни на Земле еще много *неясного*. Занесена ли жизнь на Землю или она здесь возникла? Обнаружение в конце XX в. следов ископаемых прокариот (по-видимому, *цианобактерий*) в *метеоритах* вновь оживило интерес к гипотезе *панспермии*.

*Преодоление зеркальной симметрии среды*. В вопросе о происхождении жизни одним из загадочных остается факт наличия абсолютной *хи-*

**ральной 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** без **разрушения зеркальной симметрии** предбиологической среды и появления самореплицирующихся систем. Все живые организмы поддерживают свою хиральную чистоту, и эволюция не снабдила их средствами для обитания в рацемической среде.

Другая нерешенная **загадка** в области происхождения жизни на Земле образно сформулирована **Н.Н. Воронцовым**: «Складывается впечатление, что буквально **сразу** после остывания земной коры на нашей планете **возникла жизнь**. Как будто бы к планете стоило поднести **спичку**, чтобы на ней **вспыхнуло** пламя жизни!».

В этом смысле важен не столько химический, сколько **экологический** аспект появления живого. Жизнь сразу же должна была существовать в виде **экосистем**. Неизбежное возрастание биоразнообразия (на протяжении сотен миллионов лет — «**микробиального**») должно было вести к увеличению **устойчивости** таких примитивных экосистем, быстрому росту их биопродуктивности и **биомассы** на планете. Раз возникнув (неважно каким образом), жизнь должна была (в **геологическом** масштабе времени — **мгновенно**) охватить всю планету.

Конечно, в происхождении жизни остается (и всегда будет оставаться) много **вопросов**.

Возникли протобионты через **коацерватное** состояние или **первоначально** возник генетический код? Почему некоторые **редкие элементы** в земной коре (**молибден, магний**) стали играть большую роль в биологическом

обмене, чем обычные элементы (кремний, кальций)? Подобных вопросов много, они ждут своего объяснения.

В то же время, гипотезу возникновения жизни из *неорганических* веществ посредством действия *физических* факторов и в результате *предбиологического отбора* макромолекулярных комплексов следует считать научно *достоверной*. Научно *доказанной* является возможность возникновения *самовоспроизводящихся* макромолекул.

В теории биохимической эволюции можно ожидать новых открытий. Так, в последние годы показано, что давно известные *метанообразующие* бактерии, обитающие в горячих источниках, на дне океанов, в желудках некоторых жвачных животных, поглощающие углекислый газ, водород и выделяющие метан, *сохранили* многие черты *протобионтов*.

### 3. Эволюция протобионтов

Первичные организмы на Земле были *гетеротрофами*, так как использовали в качестве пищи органические вещества первичного бульона. Они были способны утилизировать самые различные *восстановленные* субстраты, которых должно было быть немало 4 млрд лет назад на поверхности Земли ( $H_2$ ,  $H_2S$ ,  $F^{++}$ ,  $NH_3$ ,  $NO^{-2}$ , абиогенная органика). Уже на самых ранних этапах эволюции органического мира должен был возникнуть процесс *фотофосфорилирования* (В.П. Скулачев). При этом первичные фотосинтетики *не производили кислорода*. Этот этап эволюции сегодня представлен зелеными и пурпурными бактериями.

2,5 млрд лет назад с возникновением *цианобактерий* положение изменилось. В результате фотосинтеза впервые стал возникать и накапливаться в атмосфере Земли кислород (рис.2).

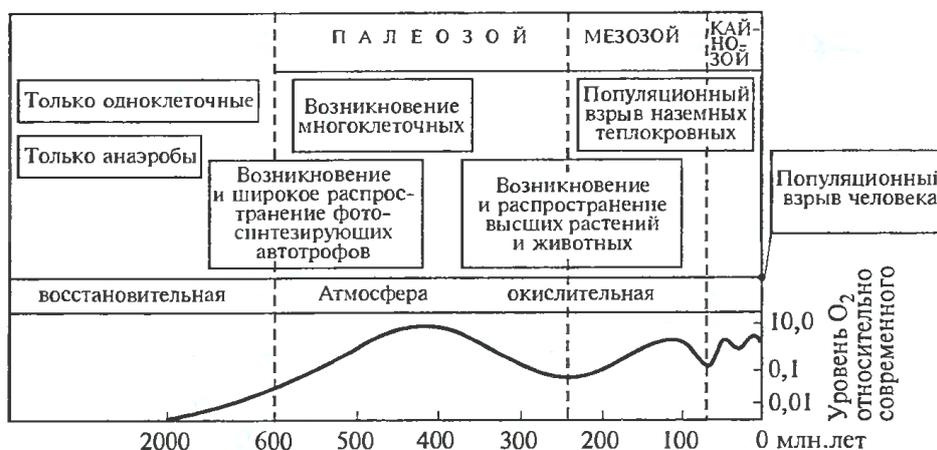


Рисунок 2- Эволюция биосферы и атмосферы( Ю. Одум, 1975)

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 2,5 – 2,0 млрд лет назад концентрация кислорода в атмосфере достигла 1 % современной. Это сделало возможным появление более крупных, чем бактериальные, эукариотных организмов (Б.М. Медников).

Большинство исследователей вслед за **Карлом Вёзе** признают, что вскоре после возникновения жизни она разделилась на *три надцарства (домена)*. По-видимому, больше всего черт исходных протоорганизмов сохранили *архебактерии*. Они 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*.

По устаревшей классификации, имеются два надцарства (*империи*): *прокариоты* (включая царства архебактерий и зубактерий) и *эукариоты*. Иногда к ним добавляли ещё одно надцарство *акариот* (вирусов).

Есть обоснованная гипотеза (*эндосимбиоза*), что эукариоты возникли в результате *симбиоза* их предков с предками *митохондрий* и *хлоропластов* — аэробных бактерий и цианобактерий (рис. 3). Эта гипотеза дает удовлетворительное объяснение многим чертам сходства в строении и биохимических особенностях органелл — внутриклеточных источников энергии эукариот, — с таковыми свободноживущих прокариот.

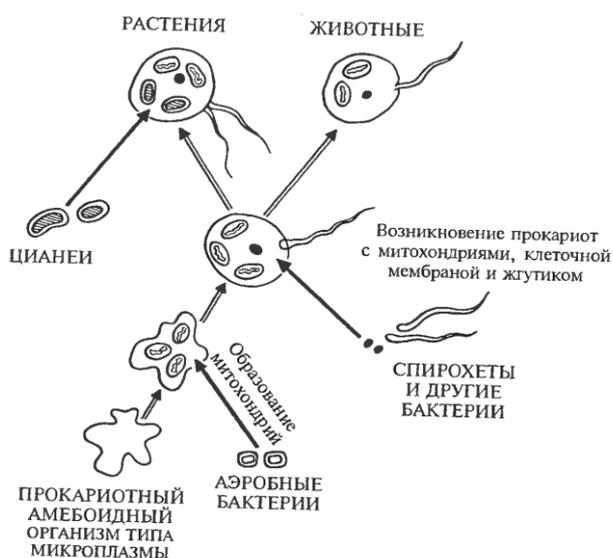


Рисунок 3 – Схема этапов симбиогенеза при возникновении основных групп живых организмов (А.Л. Тахтаджян, 1972).

Колоссальное значение для развития биосферы в целом имело возникновение и распространение одной из групп эубактерий — *цианобактерий*. Они способны осуществлять *оксигенный фотосинтез*, и в результате их жизнедеятельности в атмосфере Земли должен был появиться кислород в достаточно больших количествах. Появление кислорода в атмосфере определило возможность последующего развития растений и животных.

Надцарство эукариот очень рано, более чем миллиард лет назад, разделилось на царства животных, растений и грибов. Грибы более близки к животным, чем к растениям. Наконец, небольшая группа *слизевиков* настолько своеобразна, что его выделяют в отдельное царство в надцарстве эукариот. По-видимому, *многоклеточность* возникла независимо у грибов, растений, кишечнополостных и других животных.

#### 4. Основные этапы эволюции биосферы в целом

*Первичные экосистемы* были, несомненно, связаны с водой. В последние годы внимание микробиологов привлекли *цианобактериальные «маты»* — пласты микробного происхождения, располагающиеся на ровных увлажненных пространствах в некоторых прибрежных районах. Предполагается, что подобные маты могли представлять первый живой покров нашей планеты в докембрии и явились основой для развития почвы в будущем. Возможно, тогда существовал единый цианобактериальный мат «от моря и до моря» (Г.А.Заварзин) — первая наземная экосистема планеты.

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 3,9 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 (табл.1).

*Первые растения* — зеленые водоросли — обнаружены в отложениях *архея* (около 3 млрд лет назад). *Первые животные* пока в ископаемом виде не найдены, но в верхнем протерозое, особенно в *венде* (около 1,5 млрд лет назад), достоверно обнаруживаются многоклеточные кишечнополостные, членистоногие и иглокожие. В венде же появились первые растительоядные

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**. 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 **прианулид**. Только начиная с *ордовика* — следующего за кембрием периода палеозоя (табл. 1)—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.

Таблица 1- Геохронологическая 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, современной флоры
		Палеоген	Миоцен Оligоцен 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	Расцвет рептилий, распространение голосеменных, появление млекопитающих
	Палеозой	Пермь			Появление голосеменных, распространение рептилий
		Карбон		280 ± 10	Распространение лесов, расцвет амфибий, возникновение летающих насекомых и рептилий
		Девон		345 ± 10	Господство рыб, возникновение насекомых и амфибий, появление лесов из папоротников и плаунов
		Силур		400 ± 10	Выход растений и беспозвоночных на сушу
		Ордовик		435 ± 10	Появление первых позвоночных — бесчелюстных
		Кембрий		490 + 15	Развитие беспозвоночных, появление высших растений

Эон	Эра	Период (система)	Эпоха (отдел)	Изотопные датировки, млн лет	Характерные формы жизни
Криптозой		Венд		570 ±20	Появление кишечнополостных, членистоногих, иглокожих
	Протерозой	Рифей		650-690±20	Появление эукариот, многоклеточных растений и животных
		Карелий		1650 ±50	Развитие низших растений
	Архей			2500 ±100	Господство бактерий и синезеленых, появление зеленых водорослей
				3500 - 3900	Зарождение жизни, появление прокариот.

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. Есть немало предположений о причинах таких кризисов, но ни одно из них не может считаться достаточно доказанным и исчерпывающим.

В процессе эволюции жизни на Земле важным шагом было образование *биотического круговорота* — создание таких экосистем, в которых одна и та же порция вещества могла *множественно использоваться*. Это стало возможным, когда экосистемы включили не только организмы-автотрофы (хемотрофы 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.

Таким образом, в процессе развития жизни на нашей планете в целом происходило *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 двух миллионов ныне живущих видов. Одним из результатов дифференциации биосферы в ходе эволюции должно было быть и *повышение устойчивости биосферы* в целом.

Итак, основными чертами эволюции биосферы Земли в целом были следующие:

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

## 5. Основные пути эволюции растений

Число видов ныне существующих растений достигает более 500 тыс., из них цветковых примерно 300 тыс. 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 *почвообразовательные* процессы в *протерозое* подготовили условия для выхода настоящих растений на сушу. В первые периоды *палеозоя* растения населяют в основном моря. Среди прикрепленных ко дну встречаются зеленые и бурые водоросли, а в толще воды — диатомовые, золотистые, красные и другие водоросли.

В силуре (435—400 млн лет назад) в царстве растений происходит *крупное эволюционное событие*: растения (*риниофиты*) *выходят на сушу*.

Первичные **фототрофные** низшие растения были также разнообразны по составу, среди них были группы с наличием *хлорофилла* «а» и «b», 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 по-настоящему 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. 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 **архегонияльных форм** — мохообразных, папоротникообразных и голосеменных. У всех этих групп женский половой орган представлен **архегонием**, а мужской — **антеридием**. Предполагают, что архегонияльные 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 (*семена*), разносимые ветром.

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 лет 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 не удивительны *редукция гаметофита* и значительное развитие спорофита в ходе дальнейшей эволюции наземных растений (рис.4).

Одним из важных эволюционных приобретений считается появление *разноспоровых папоротников, предшественников 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 *разобцению 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.

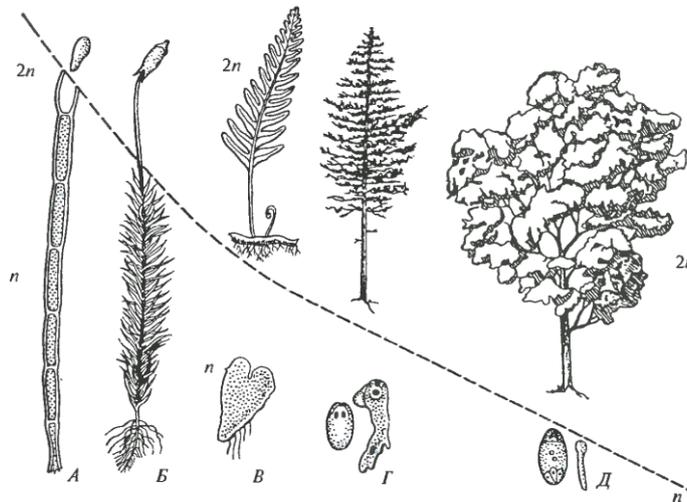


Рисунок 4 – Схема эволюционных изменений растений в направлении увеличения размеров и значения бесполого поколения ( $2n$ ), а также редукции размеров полового поколения ( $n$ ): А-водоросли, Б-мхи, В-папоротники, Г-голосеменные, Д- покрытосеменные (К. Фуллер, О.Типпе, 1954)

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.

*Непосредственные предки покрытосеменных* пока не найдены в ископаемом виде. Считается, что *покрытосеменные* происходят от **беннетитовых**. С последними примитивные покрытосеменные сходны наличием общих черт в строении древесины, устьица, пыльцы, энтомофилии и т.п. *Прародительной* покрытосеменных считают районы с сезонно **сухим** климатом, где они

имели наибольшие шансы обживать нарушенные экосистемы благодаря высоким темпам генеративного развития и формирования зародыша. Аналогичными признаками как раз обладали раннемеловые беннетитовые и цикадовые. Есть предположение о появлении признаков, характеризующих цветковые (сосуды в древесине, сетчатое жилкование, завязь, рыльце, двойное оплодотворение), *параллельно* и *порознь* у разных групп. Цветковые возникают, когда все эти признаки *концентрируются* в одной группе. Филогенетические взаимоотношения основных групп растений представлены на рис. 5.

Цветковые растения, постепенно распространяясь, завоевывают обширные пространства. В процессе эволюции покрытосеменных *цветок* (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*).

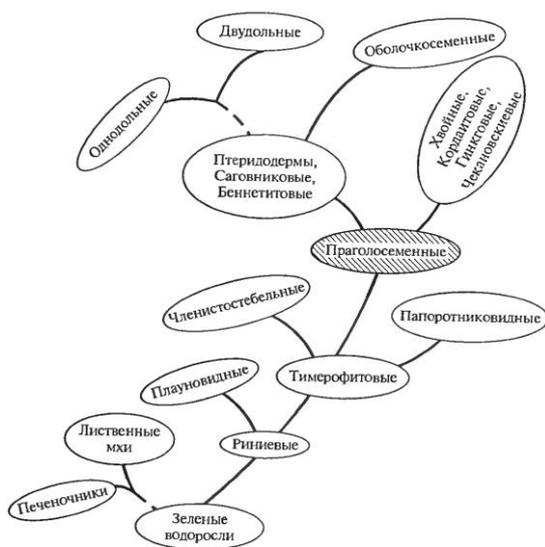


Рисунок 5- Филогенез основных групп растений (С.В.Мейен)

Первые примитивные *энтомофильные* цветки привлекали насекомых *обилием пыльцы*, что одновременно способствовало перекрестному опылению. Преимущество получили те растения, у которых высокая наследственная пластичность потомства, большая вероятность опыления и завязываемости семян. 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 призна-

кам. При опылении насекомыми повышается возможность свободного скрещивания растений одного вида, что и служит одной из причин высокой **эволюционной пластичности** цветковых растений. У цветковых (в отличие от голосеменных) даже деревья представлены множеством разнообразных форм. Цветковые также были приспособлены использовать среду путем быстрого развития и накопления органического вещества.

В *кайнозое* (начало — 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. 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 поколение (**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.

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

Царство животных не менее разнообразно, чем царство растений, а по числу видов животные превосходят растения. Описано около 1 млн 200 тыс. видов животных (из них около 900 тыс. видов — членистоногих, 110 тыс. — моллюсков, 42 тыс. — хордовых животных) и считается, что это может быть лишь половина существующих видов.

Возникновение животных в ископаемых остатках не прослеживается. **Первые остатки** животных находят в морских отложениях **протерозоя**, возраст которых превышает 1 млрд лет. Первые многоклеточные животные представлены сразу несколькими типами: губки, кишечнополостные, 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** (рис.6).

После кембрия эволюция животных характеризовалась лишь **специализацией** и совершенствованием основных типов. Исключение составляют **позвоночные**, остатки 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

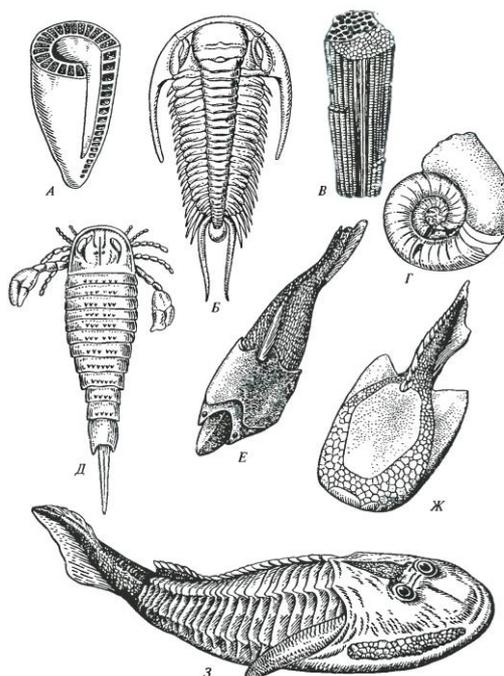


Рисунок 6 – Фауна кембрия, ордовика и силура: А-скелет археоциат, Б-древнейшее членистоногое – трилобит, В-скелет коралла, Г-раковина головоногого моллюска, Д-ракоскорпион, Е.З-древнейшие позвоночные – бесчелюстные (Д.К.Беляев и др.,1967)

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* (рис. 7), *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.

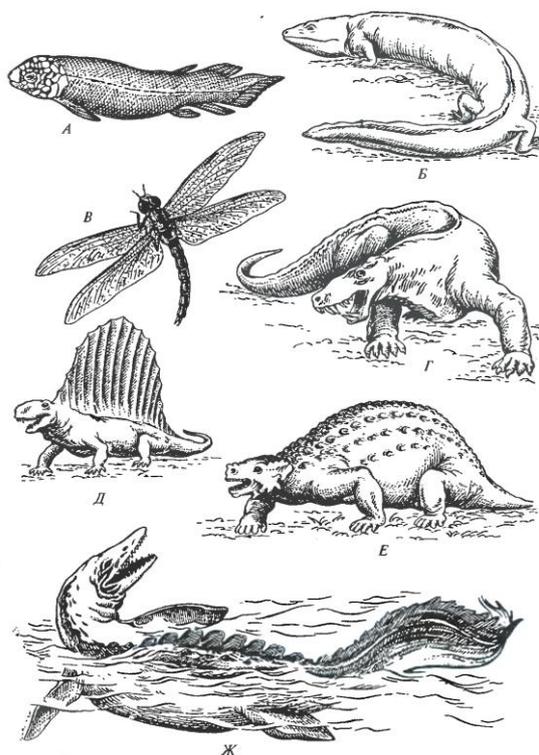


Рисунок 7 – Фауна девона, кембрия и перми: А-двойкодышашая рыба, Б-стегоцефал, В-стрекозоподобное насекомое, Г-Ж-рептилии (Д.К.Беляев и др., 1967)

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 водоемами. 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 **гамтерия** и **черепахи**. Некоторые рептилии становятся хищниками, другие — растительноядными, третьи — **вторично** возвращаются в водную среду (рис. 8), обеспечивающую им пищу в виде многочисленных форм костистых рыб и головоногих моллюсков. Одна-

ко особенно сильного развития достигают морские рептилии в *юре* (*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 *похолоданием*, вызванном падением астероида, *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.

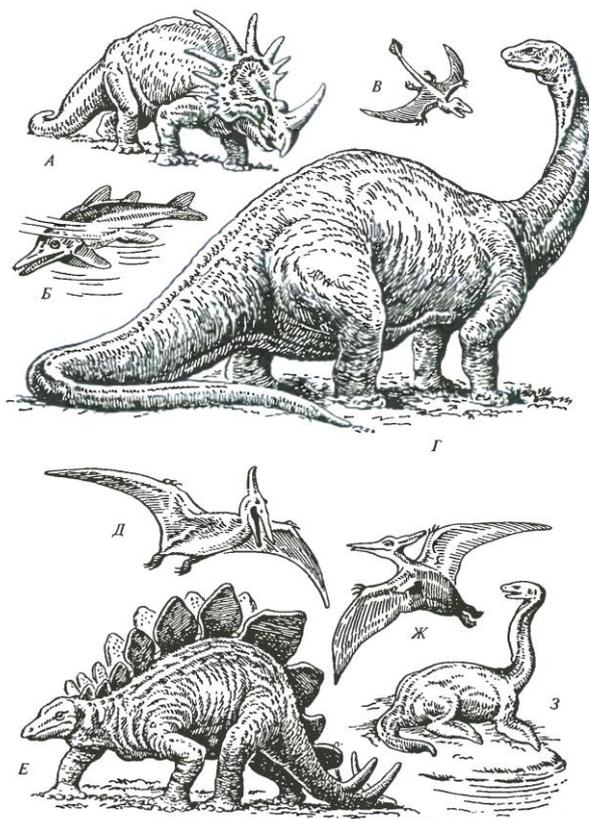


Рисунок 8 – Пресмыкающиеся мезозоя: А-рогатый динозавр, Б-ихтиозавр, В-летающий хвостатый ящер, Г-бронтозавр, Д, Ж-летающие бесхвостые ящеры, Е-стегозавр, З- плезиозавр (Д.К.Беляев и др., 1967)

**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 кайнозой особенно четко проявляются тенденции в развитии самых прогрессивных ветвей древа жизни животных, ведущих к возникновению *стайного, стадного* образа жизни (что стало ступенькой к последующей *социальной* эволюции человека).

В *четвертичном*, или *антропогеновом* периоде кайнозоя наблюдались резкие изменения климата нашей планеты, связанные с постепенным *похолоданием*. На этом фоне 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 насчитывается 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 Берингова моста, соединявшего 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.

Таким образом, в эволюции животных можно выделить следующие **магистральные направления развития адаптаций**:

1. Возникновение **многоклеточности** и все большее **дифференцирование** всех систем органов.

2. Возникновение **твёрдого скелета** (наружного — у членистоногих, внутреннего — у позвоночных).

3. Развитие **центральной нервной системы**. Два разных и чрезвычайно эффективных эволюционных «решения»: 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** у ряда животных, с разных сторон подходящих к рубежу, отделяющему биологическую эволюцию от социальной. Перешагнуть этот рубеж смогла лишь одна ветвь приматов — представители рода **Ното**.

До сих пор остаются гипотетическими конкретные пути возникновения жизни на Земле. Однако возможность возникновения живого на основе процессов **химической эволюции** через предбиологическую стадию научно **доказана**.

Все царства живой природы имеют общее происхождение, связанное с жизнью **в первичном океане**, но дальнейшие пути развития этих основных стволов древа жизни совершенно различны и по направлениям, и по результатам.

По мере развития новых групп организмов происходит многократное **усложнение** — биосферы — и эволюция одних групп оказывается тесно связанной с эволюцией других.

## Лекция № 15

Тема лекции: Антропогенез

### План лекции:

1. Место человека в системе животного мира
2. Непосредственные предшественники человека
3. Основные этапы эволюции рода Homo
4. Пути эволюции Человека разумного
  - 4.1. Гипотеза широкого моноцентризма
  - 4.2. Особенности ранней стадии эволюции Человека разумного
  - 4.3. Основные достижения в развитии Человека разумного
  - 4.4. Роль труда в процессе возникновения Человека разумного
  - 4.5. Социальная эволюция

### 1. Место человека в системе животного мира

Появление в процессе *эмбрионального* развития человека *хорды*, жаберных щелей в полости глотки, дорсальной полый нервной трубки, двусторонней симметрии в строении тела определяет принадлежность человека к типу хордовых (*Chordata*). Развитие *позвоночного столба*, сердца на брюшной стороне тела, наличие двух пар конечностей — к подтипу позвоночных (*Vertebrata*). Теплокровность, развитие *млечных желез*, наличие волос на поверхности тела свидетельствуют о принадлежности человека к классу млекопитающих (*Mammalia*). Развитие детеныша внутри тела матери и питание плода через *плаценту* определяют принадлежность человека к подклассу плацентарных (*Eutheria*). Множество более частных признаков четко определяют положение человека в отряде приматов (*Primates*) (табл.1).

Итак, с биологической точки зрения, человек — один из видов млекопитающих, относящихся к отряду приматов, подотряду узконосых.

Современные человекообразные обезьяны — шимпанзе, горилла, орангутан, гиббоны — представляют формы, около 10—15 млн лет назад уклонившиеся от линии развития, общей с человеком. По молекулярно-биологическим данным, *ближайшим* к человеку из существующих приматов является *шимпанзе (Pan)*. Геном шимпанзе отличается от генома современного человека менее чем на 1% по последовательностям нуклеотидов, и эта молекулярная дивергенция произошла около 10 млн лет назад.

Таблица 1 - Признаки, определяющие положение человека в отряде *Primates*

Отряд Primates	Подотряд Anthropoidea	Семейство Pongidae	Под Homo
<p>Конечности хватательного типа (первый палец обычно противопоставлен остальным). На пальцах у большинства ногти. Ключицы развиты хорошо. Кисть способна к пронации и супинации (локтевая кость свободно вращается вокруг лучевой). Зубная система неспециализированная. Глазница отделена от височной ямы, и глаза направлены вперед. Обычно один детеныш</p>	<p>Ногти плоские. Значительное развитие головного мозга. Заметная редукция обонятельного мозга. Присутствие двух верхних и двух нижних резцов. Коренные зубы несут три (и более) бугра на жевательной поверхности. Хрящевые кольца трахеи незамкнутые. Матка простая. Плацента гемохориальная, отпадающая. Хорошее развитие мимической мускулатуры. Сосков млечной железы одна пара.</p>	<p>Присутствие дуг, петель и замкнутых фигур в пальцевых узорах. Редукция хвостового отдела позвоночника. Укрепление таза посредством уменьшения числа груднопоясничных позвонков до 16—18 и увеличение числа крестцовых (4—5). Грудная клетка бочкообразная. Позвоночный столб с изгибами. Грудина короткая и широкая, образована единой костью. Характерная форма жевательной поверхности коренных зубов («узор дриопитека»), третий коренной—самый малый по размерам. Наличие аппендикса, большое число извилин на полушариях головного мозга. Полное перекрытие мозжечка полушариями головного мозга. Заметное развитие лобных долей полушарий головного мозга. Присутствие четырех основных групп крови (А, В, О, АВ). Мочевая кислота не превращается в аллантоин, а выделяется с мочой. Присутствие хорошо развитой верхней губы. Значительное поредение волосяного покрова на теле. Карิโอтип из 48 хромосом</p>	<p>Объем мозга выше 900 см<sup>3</sup> при очень сложном строении. Прямхождение и группа признаков строения скелета, мускулатуры, топография внутренних органов, связанная с таким положением тела. Резкие изгибы позвоночника как рессоры. Развитие седалищных и икроножных мышц. Положение черепа вертикальное. Относительно длинный и очень толстый первый палец на руках. Строение гортани, связанное со способностью произносить членораздельные звуки. Резкое сокращение лицевого отдела черепа. Малый размер клыков. Отсутствие гребня на черепе. Развитие подбородочного выступа. Специфическое распределение волос на теле. Сильное развитие эrogenных зон на теле (губы, груди, ягодицы). Карิโอтип из 46 хромосом</p>

## 2. Непосредственные предшественники человека

**Рамапитеки.** В предгорьях Гималаев в Индии, Пакистане, Юго-Восточной Африке, Ближнем Востоке и Центральной Европе были найдены остатки ископаемой крупной обезьяны — **рамапитека** (от Рама — имени одного из главных богов индийского пантеона), — по строению зубов оказавшейся промежуточной между современными человекообразными обезьянами и человеком. Рамапитек жил 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. Можно только догадываться, что послужило причиной этой экологической перестройки, возможно, поиски пищи, которой стало меньше в джунглях, или необходимость уйти от каких-то сильных хищников.

На открытом пространстве потребовалась физическая перестройка организма обезьяны: преимущество получали те особи, которые могли дольше

продержаться на двух ногах — в выпрямленном положении. В высокой траве для высматривания добычи и врагов такое положение тела более выгодно. И какие-то рамапитеки стали *прямоходящими*.

Рамапитеки представляли большую и многочисленную *группу* видов. Примерно 8 млн лет назад немногие виды (или популяции) рамапитеков, через ряд недавно открытых *промежуточных видов* (сахелантропы, оррорины, ардипитеки) дали начало новой группе человекообразных существ - *австралопитеков*.

*Австралопитеки*. Находки, сделанные главным образом в Южной Африке, позволяют представить облик существ, находившихся в основании развития линии приматов, приведшей к возникновению рода *Номо*. Их стали называть австралопитеками (от лат. *australis* — южный, *pithecus* — обезьяна).

*Австралопитеки* — сравнительно крупные существа, 20—65 кг массой, 100—150 см ростом, на коротких ногах при выпрямленном положении тела. У них получили мощное развитие мышцы ягодиц, 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 дуги*, как у человека. У большинства видов предкоренные зубы двубугорковые, как у человека.

Масса мозга австралопитеков была 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 (*эндокранам*), при общем значительном развитии мозга выпуклости в заднем отделе *височной области* (связанной с *речью* и характерной для человека) 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*. В слоях, где найдены остатки австралопитековых (число находок исчисляется сотнями), обнаружены многочисленные кости мелких павианов со следами сильных раскалывающих ударов. Орудиями, которые могли нанести такие повреждения, были крупные *галки*, а также длинные *кости* крупных копытных и челюсти других животных. Австралопитеки широко использовали как *ударные орудия* палки, камни, кости копытных и т.д. Охотились они и на подобных себе — на ряде найденных черепов есть явные следы ударов, и чаще эти удары прихо-

дились на левый висок жертв, т.е. австралопитеки были, как и люди, в основном *правшами*. Судя по строению зубной системы, эти животные 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, возможно, началось *освоение огня*. Во всяком случае следы длительно существовавшего костра найдены вместе с останками прометеева австралопитека.

Одновременно существовало несколько разных видов австралопитеков, различающихся по величине и телосложению, строению зубов (более травоядные и более всеядные) и распространению. Наиболее вероятным «кандидатом» в непосредственные предки ствола рода *Номо*, по-видимому, является менее дифференцированный *афарский австралопитек* (*A. afarensis*), остатки которого найдены в Эфиопии, в слоях возраста около 3,5 млн лет. Специализированные виды австралопитеков обитали вместе с ранними формами человека и могли быть его жертвами.

Австралопитеки по многим чертам были гораздо *ближе к человеку*, чем современные человекообразные обезьяны; это сходство более выражается в строении *зубной системы* и типе *локомоции*, а не в строении мозга. Они использовали примитивные *орудия*, у них были *свободными* руки.

От австралопитеков произошла близкая им, более специализированная группа – род *парантропов* (*Paranthropus*), включавший 3 вида. Это была тупиковая ветвь эволюции. Судя по ископаемым находкам, австралопитеки и родственные им парантропы жили 4 млн — 1,2 млн лет назад.

### 3. Основные этапы эволюции рода *Номо*

В 1959 г. на склоне кратера Нгоронгоро (плато Серенгети, Танзания) в *Олдовайском* ущелье вместе с остатками одного из австралопитеков (зинджантропа) были найдены отдельные кости скелета, а в 1960 г. на том же месте — череп существа, значительно более близкого человеку, чем австралопитеки. В 1961 — 1977 гг. несколько десятков фрагментов сходной формы были найдены здесь же и в других местах Африки.

Это существо называли *Номо habilis* — *Человек умелый*. Возраст этих находок сейчас определен — 2 млн лет. Честь открытия Человека умелого принадлежит британским антропологам супругам **Мэри** и **Луису Лики**.

*Человек умелый*. Масса головного мозга *H. habilis* была около 650 г (до 775 г). 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 завершились. *Концевые фаланги кисти H. habilis* такие же короткие и плоские, как у современного человека. Общая численность вида в момент его наибольшего расцвета была невелика — порядка 125 тыс. человек. Немногочисленные популяции этого — уже не австралопитека, но еще не вполне человека, — должны были находиться в жестокой *межвидовой борьбе* с процветающими группами австралопитеков (последних было, по-видимому, несколько миллионов особей). Австралопитеки, безусловно, были *биологически* (экологически) *прогрессивнее* Человека умелого. Еле-еле выживая, *H. habilis* прорывался в совершенно новую адаптивную зону — *зону труда*.

Вместе с *H. habilis* были найдены грубые галечные орудия и кости животных, явно расколотые для добывания мозга. Некоторые *рубила* сделаны из материала, принесенного из районов, удаленных на 70—80 км. Имеются *шары* для метания и, самое главное, - приспособления для изготовления орудий (наподобие наковальни). Значение находок таких орудий огромно, так как *трудовая деятельность является границей, отделяющей Человека от остальной природы*. находка *H. habilis* — творца *галечниковой культуры* — находка первого (или одного из первых) вида Человека на Земле. Период его жизни – от 2,5 млн до 1,9 млн лет назад.

Определенное значение в антропогенезе имела *мясная пища*, которая стала, по существу, самостоятельным фактором антропогенеза. Как предполагают, австралопитеки были хищными существами. *H. habilis* со своими орудиями оказался более опасным хищником и для самих австралопитеков. Возможно, что уже на этой стадии возник *каннибализм*. Современные представления о роли этого фактора сводятся к тому, что употребление мяса обеспечивало предков современного человека *незаменимыми аминокислотами*, которых нет в пище из растений.

*Архантропы (древнейшие люди)*. Итак, по крайней мере в одной из ветвей богатого видами ствола австралопитеков возникла и развивалась способность к производству *орудия труда*, что обеспечило дальнейшее развитие *головного мозга*. Вероятно, в этот же период произошло и широкое освоение *огня*. Все названные особенности, вместе взятые, давали такие большие преимущества, что около 2 млн лет назад началось быстрое *расселение H. habilis* по Африке, Средиземноморью, Южной, Центральной и Восточной Азии. Расселяясь и попадая в новые условия существования, они образовывали отдельные изолированные формы. К настоящему времени известно 9

**подвидов** (представленных остатками 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 1,9 млн до 140 тыс. лет назад. С точки зрения систематики, эти формы, названные **архантропами** (от греч. *archaios* — древний, *anthropos* — человек), относятся к одному большому виду, или надвиду (комплексу видов), — ***Homo erectus***.

Сейчас изучено значительное число форм древнейших людей. Наиболее известные — **питекантроп** (Ява), **синантроп** (Китай), **гейдельбергский человек** (Средняя Европа), **атлантроп** (Алжир), **телантроп** (Южная Африка), **олдовайский питекантроп** (Центральная Африка).

Внешне они были во многом 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 мира. 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 были и более крупные формы.

Можно 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. Они успешно *охотились* на слонов, буйволов, носорогов, оленей, грызунов, крупных птиц, несомненно, 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* (вопрос о возможности добывания огня неясен, скорее всего они поддерживали долгие годы огонь, 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 современный *ребенок*). 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*. Возникновение речи, основанное на трудовой деятельности и общественном образе жизни, должно было дать мощный толчок развитию в том же прогрессивном направлении — выделении человечества из мира органической природы.

По времени существование данных архантропов совпадает с существованием поздних австралопитеков (парантропов) и *H.habilis*. Предполагают, что архантроп охотился и на Человека умелого, и на австралопитеков. Общая численность архантропов достигала в период их расцвета 1 млн человек.

Итак, 2,5 млн лет назад развитие одной из ветвей австралопитеков привело к возникновению *H. habilis*, а в результате возникновения такой принципиальной адаптации, как *производство орудий труда*, в дальнейшем привело к новой вспышке формообразования (не менее девяти подвидов) *H. erectus*. Эти прогрессивные в целом формы широко расселились по теплой зоне Африки, Европы и Азии и эволюционировали в нескольких различных направлениях. Однако основным перспективным направлением эволюции было продолжающееся *увеличение головного мозга*, развитие *речи*, совершенствование в изготовлении *орудий*, расширение использования *огня*.

Несмотря на все большее сходство с современным человеком, древнейшие люди по ряду существенных морфологических признаков отличались от современного человека. Их эволюция направлялась в основном еще **биологическими факторами**, включавшими жесткий **естественный отбор**, связанный с внутривидовой борьбой за существование. После периода максимального расцвета эти формы постепенно исчезли, дав начало новой группе — *палеоантропам* (неандертальцам).

**Неандертальцы (палеоантропы, или древние люди)**. Более чем в 400 местах Европы, Африки, Азии, в Индонезии обнаружены ныне остатки существ, живших от 500 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 Дюссельдорфа, Германия) их называли *неандертальцами, или палеоантропами, или древними людьми*. Их относят к биологическому виду *Homo sapiens* – Человек разумный. Интересно, что название реки *Неандерталь* переводится с немецкого языка как *Долина нового человека*.

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 обработанные гальки архантропов.

Увеличение числа находок позволило выяснить, что неандертальцы — *неоднородная группа*. Неоднородность проявляется не только при сравнении

неандертальцев, живших, например, на острове Ява, в Африке, Средней Азии или Крыму, но и при сравнении многочисленных скелетов, обнаруженных в одном и том же месте. Еще более осложняется вопрос и тем, что часто *более ранние* по возрасту находки неандертальцев оказываются морфологически *более прогрессивными*, чем значительно более поздние формы.

Предполагается, что первые группы Человека разумного, возникнув в Африке, быстро вытеснили своих предков по всей Земле. Эта форма примерно 200-150 тыс. лет назад распалась на *два подвида*. Один из них — так называемые *поздние неандертальцы* — характеризовался указанными выше признаками; они имели мозг, в котором, как и у архантропов, форма лобных долей была *клювовидной*. Скелет имел крупные остистые отростки позвонков — свидетельство *мощной туловищной мускулатуры*. Этот подвид был назван *Homo sapiens neanderthalensis*.

Другая линия — *ранние неандертальцы (кроманьонцы)* — характеризовалась меньшим надбровным валиком, более *тонкими челюстями, высоким лбом*, заметно развитым *подбородком*. Все эти *грацильные черты* в строении скелета свидетельствуют о менее мощном физическом развитии. Особенности же строения коры головного мозга — развитие передних *лобных* долей и сокращение *клювовидных* долей — говорит о том, что эти существа вступили на *путь, ведущий от стада к возникновению общества*. В группах этих ранних неандертальцев были более развиты внутригрупповые *связи* на охоте, при защите от врагов и от неблагоприятных природных условий. Представители же поздних неандертальцев только *очень небольшими* (видимо, семейными) группами могли выживать и побеждать в борьбе за существование. В них был воплощен обычный эволюционный принцип *мощного физического развития*, ведущий группу по пути биологического прогресса.

Ранние же неандертальцы оказались на *принципиально новом* эволюционном пути — они выжили в борьбе за существование благодаря *объединению сил отдельных индивидов*, что привело 60—50 тыс. лет назад к возникновению подвида, к которому принадлежим и мы с вами, — *Человека разумного* — *Homo sapiens sapiens*.

С развитием *молекулярной биологии* стало возможным сравнение *современных* представителей разных рас по особенностям строения мтДНК и Y-хромосомы и на этой основе восстановить возможные пути микрофилогенеза (вплоть до реконструкции «праЕвы» и «праАдама»). По этим данным, все филогенетические линии современного человека начали расходиться из

общей точки около 200 тыс. лет назад. Образование современных рас, по этим данным, могло происходить 30—40 тыс. лет назад.

Анализ сохранившихся в ископаемом состоянии обрывков ДНК *неандертальцев* показал, что палеоантроп отделился от единого ствола, ведущего к неантропу, около 500 тыс. лет назад. Около 150 тыс. лет назад началось разделение единого ствола неандертальцев на два самостоятельных (здесь имеется *расхождение* с вышеуказанным возрастом 200 тыс. лет, но оно не столь значительно, учитывая невысокую точность метода). Эти данные в основном совпадают с данными палеоантропологии (рис.1).



Рисунок 1- Филогенез Человека разумного (А.В.Яблоков, А.Г.Юсуфов, 2002)

#### 4. Пути эволюции Человека разумного

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). Согласно другой, существовало единое место возникновения человечества из какого-то одного общего предкового ствола. Первая точка зрения — гипотеза **полицентризма**, вторая — гипотеза **моноцентризма**. Однако, все четче вырисовывается комплексная, объединяющая все главнейшие аргументы той и другой концепции гипотеза, получившая название гипотезы **широкого моноцентризма** (Я.Я. Рогинский).

#### 4. 1. Гипотеза широкого моноцентризма

Человек современного типа сложился в окончательном виде где-то в Восточном Средиземноморье и в Передней Азии. Именно здесь находят наиболее выраженные *промежуточные* между *неандертальцами* и *кроманьонцами* костные остатки. Многочисленные промежуточные формы находят также на юго-востоке Европы. В те времена все эти территории были покрыты *густыми лесами*, населенными разнообразными животными. Здесь, по-видимому, и был совершен последний шаг на пути к Человеку разумному.

На этой стадии был окончательно сформирован облик современного человека. Фигура человека стала более стройной, несколько увеличился рост, лицевая часть черепа стала занимать меньшее место на голове. Емкость черепа, а соответственно и величина головного мозга в целом не изменились, однако в строении мозга произошли значительные перемены: большое развитие получили *лобные доли* и *зоны, связанные с развитием речи и сложной, конструктивной деятельностью*.

После этого началось широкое и активное расселение возникших неантропов по планете. Люди современного типа широко смешивались с жившими сравнительно оседло неандертальцами, что приводило к резкой смене примитивной, неандертальского типа культуры значительно более развитой культурой неантропов (кроманьонцев).

Вероятно, *это было не простое вытеснение* (или тем более уничтожение), а *различные формы слияния*, при которых с генетической точки зрения происходило *скрещивание* пришлых и местных людей, а с точки зрения развития культуры — начинала безраздельно преобладать новая, прогрессивная культура кроманьонцев.

По данным молекулярной биологии и археологии, современные люди попадали (исходно — из африканского центра происхождения):

- в Переднюю Азию — 73 - 56 тыс. лет назад;
- в Восточную и Центральную Европу — 51 - 39 тыс. лет назад;
- в Северную Америку (по Берингову мосту) — 15-7 тыс. лет назад.

Картина заселения современной мира оказывается очень сложной — периодически наступавший *ледник* резко сокращал обитаемую территорию в Евразии и Северной Америке. По результатам анализа митохондриальной ДНК прослеживаются, например, *два потока* заселения *Европы* перед последним наступлением ледника: 30—35 тыс. лет назад из Северной Азии и 25 тыс. лет назад из Передней Азии. Во время *последнего ледникового периода* 24—16 тыс. лет назад люди в Европе выжили, по-видимому, только *в трех*

*зонах*: на Пиренейском полуострове, Балканах и на территории современной Украины. По мтДНК получается, что около 39 тыс. лет назад *протоевразийцы* попали из Индии - Индокитая в Северную Евразию (предки манси), а через 13 тыс. лет после этого следующая волна расселения человека оставила свои следы в крови современных кетов, нганасан и алтайцев.

Анализ строения митохондриальной ДНК показал, что примерно 150 тысяч лет назад, в плейстоцене, численность исходной популяции *кроманьонцев* составляла не более **5000 размножающихся пар**. Затем, по-видимому, эта популяция разделилась на несколько и каждая из *субпопуляций* проходила через «*бутылочное горлышко*» — периоды исключительно низкой численности, когда число размножающихся пар могло быть всего несколько десятков.

Среди нерешенных вопросов о том, *когда* в ходе эволюции рода *Ното* возник типичный для современного человека набор из **46 хромосом** (у всех человекообразных обезьян — 48 хромосом). Механизм перехода от кариотипа, включающего  $2n = 48$  хромосом, к кариотипу в  $2n = 46$  хромосом понятен. В результате слияния могла возникнуть особь с 47 хромосомами. При скрещивании с 48-хромосомной особью в потомстве появится 50% с  $2n = 48$  и 50% с  $2n = 47$ . В потомстве особей с  $2n = 47$  появятся 35% детей с  $2n = 46$ , 25% —  $2n = 48$  и 50% —  $2n = 47$ . Дальнейшие исследования помогут определить то место в пространстве и времени, когда возник либо весь род *Ното*, либо только подвид *H. sapiens sapiens*.

#### 4.2. Особенности ранней стадии эволюции Человека разумного

К моменту возникновения *кроманьонца* род *Ното* обладал почти всеми признаками, характерными для Человека разумного: *прямохождение* возникло миллионы лет назад на стадии рамапитеков или даже несколько раньше; начало *трудовой деятельности*, связанное с использованием передних конечностей, относится к периоду 5 млн лет назад. Примерно тогда же началось использование *огня*. Непрерывно за последние несколько миллионов лет (и особенно активно за последние несколько сотен тысяч лет) идет наращивание массы *головного мозга*. Трудовая деятельность вместе со стадным образом жизни приводит к возникновению *речи* уже у архантропов.

Именно на стадии архантропа возникает членораздельная речь, язык. Об этом свидетельствует появление в лобных долях головного мозга центра *Брока* (французский анатом), а в височных — центра *Вернике* (немецкий врач). Эти центры отвечают за способность человека понимать речь. При их

выключении у современного человека возникает *афазия* (человек слышит речь и произносит слова, но не понимает их смысла). У обезьян в этих участках коры расположены центры *мимики* и *жестикуляции*, а звуковые сигналы у обезьян принимаются и расшифровываются в *подкорке*, где анализируются *эмоции*.

По-видимому, у архантропов произошло «переключение» системы анализа звуковых сигналов с древней подкорки («компьютер 1-ого поколения») на кору (более мощный «компьютер 2-ого поколения»). Это, в свою очередь, стимулировало развитие языка, обеспечило возможность передачи от поколения к поколению сложных трудовых навыков и знаний. Так возникла *«вторая сигнальная система»* по **И.П.Павлову**, т.е. способность производить, воспринимать и анализировать *отвлечённую* вербальную информацию. Наличие этой системы отличает человека от животных, которые всю информацию получают только в виде *чувственных образов*.

Отдельные группы *палеоантропов*, сильные своей хитростью (развитый мозг), способностью противостоять самым крупным хищникам (орудия), неблагоприятным природным условиям (жилища, огонь), стали занимать высшие звенья пищевых цепей во всех районах своего обитания. Но пока это все еще отдельные стада, племена, относящиеся друг к другу всегда *враждебно* (вплоть до *каннибализма*). Этого требовал *естественный отбор* — победа любой ценой, в том числе и ценой жизни своих соплеменников или тем более членов соседних племён.

Несомненно, на ранних этапах развития общества существовал *групповой отбор*, направленный на возникновение способности ставить превыше всего интересы племени, жертвовать собственной жизнью ради этих интересов. Это и было предпосылкой возникновения *социальности*, о чем говорил еще Ч. Дарвин: «...те сообщества, которые имели наибольшее число сочувствующих друг другу членов, должны были процветать больше и оставить после себя более многочисленное потомство». Именно отбор по *«генам альтруизма»* (Джон Холдейн) вывел «человека в люди»! *В основе возникновения Человека разумного как вида лежат альтруистические склонности, определявшие преимущество их обладателей в условиях коллективной жизни.*

Необходимо отметить, что со временем *простой групповой отбор*, как в животном мире, сменился *принципиально новым*, уже социально мотивированным отбором, связанным с необходимостью *передачи накопленного опыта*, традиций, объединения усилий отдельных индивидов в процессе

труда, охоты и защиты. Произошла грандиозная переоценка ценностей. Раньше неандерталец, видимо, мог спокойно съесть больного, старого или раненого члена своей же семьи. Затем преимущества перед другими получили те племена, которые заботились о стариках и поддерживали физически *не таких сильных, но полезных своими умственными способностями особей* (мастеров по выделке орудий, хороших следопытов и наблюдателей и т. п.).

С трудом просуществовав около 100 тыс. лет «*в тени*» биологически прогрессивных неандертальцев, *кроманьонцы* приобрели какие-то особенности, позволившие им взять верх над своими могучими собратьями — неандертальцами. Примерно 75 тыс. лет назад численность кроманьонцев возросла в десятки раз (достигнув нескольких миллионов), и они на протяжении следующих 15—20 тыс. лет вытеснили неандертальцев и захватили всю планету. Не исключено, что различия касались каких-то особенностей *головного мозга*. Сравнение 18 тыс. генов человека, шимпанзе и макаки (С. Паабо, 2002) не обнаружило никаких различий в строении ДНК из клеток печени и крови, но очень значительные — в ДНК из клеток головного мозга.

#### 4.3. Основные достижения в развитии Человека разумного

Не рассматривая подробно многих замечательных технических и культурных достижений, характерных для наших предков на первых этапах существования вида *H. sapiens*, остановимся на *трех моментах*.

*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).

Не исключено, что это духовное развитие связано с невероятным обогащением *половой жизни* человека (развитием повышенной *сексуальности*) по сравнению с тем, что известно для всех других млекопитающих (З.Фрейд, 1929; Д.Моррис, 1969). Об этом говорит и не встречающееся у других видов значительное развитие *эрогенных зон* у человека, и возникновение *женского оргазма* — явления неизвестного у обезьян, и *полиэстричность* человека, и мощное развитие *вторичных половых признаков*. Не исключено, что уже со стадии архантропов, и, несомненно, — со времени кроманьонцев, половое влечение, *любовь* в ее физическом и психологическом смысле во многом

определяет высокий уровень социальности и развитие человеческого общества.

*Вторым* величайшим достижением эволюции Человека разумного были открытия, приведшие к **неолитической революции** — **приручению** животных и **окультуриванию** растений (около 11 тыс. лет назад). Эти события были, пожалуй, наиболее крупными на пути овладения *H. sapiens* окружающей средой. До этого человек был *полностью зависим* от среды при добыче пищи и одежды. Теперь зависимость стала значительно меньшей.

Масштабы неолитической революции ныне часто недооцениваются. Можно напомнить, что практически все домашние животные и культурные растения созданы нашими далекими предками много тысяч лет назад. В культуру были введены и одомашнены множество видов, потом «утерянных» в этом качестве. Среди домашних животных в Европе уже в историческое время были *хорьки* и *ласки*, а в Средней Азии — *гепарды*, в Китае — *бакланы* и т.д.

Важным следствием неолитической революции стало появление у человека *времени, свободного от добывания пищи*. Появление такого свободного времени должно было быть мощным **стимулом** для развития культуры, искусства, ремесел, религии.

*Третьим* крупнейшим этапом в истории современного Человека была **научно-техническая революция**, в результате которой человек приобрел **власть над природой** (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.

Выделенные важнейшие вехи в развитии *Homo sapiens* не связаны, как показывают антропологические и археологические данные, с изменениями *физического облика* человека за последние десятки тысяч лет. Различия между первыми кроманьонцами и современными людьми намного меньше, чем различия между отдельными современными этническими группами и расами. Отсутствие уловимых тенденций в изменении строения тела человека за несколько последних десятков тысяч лет косвенно показывает, что *эволюция Человека вышла из-под ведущего контроля биологических факторов и направляется действием иных — социальных сил*.

#### 4.4. Роль труда в процессе возникновения Человека разумного

Главные особенности человека: развитие *центральной* нервной системы; *руки* как органа, способного производить сотни разнообразных движений, недоступных обезьянам; *речь* как средство общения людей и создание *общества* как такового — все это результат процесса *труда*, производства. Напомним, что возникновение рода Человека, первым изученным представителем которого мы считаем Человека умелого (*H. habilis*), связано именно с трудовой деятельностью. Не просто использование палки, камня, кости как орудия (такое использование предметов характерно и для современных обезьян и, конечно, было широко распространено среди австралопитеков), но именно *производство различных орудий* — вот *грань, отделяющая человека от человекоподобных предков*. Впервые решающую роль труда в происхождении человека отметил **Фридрих Энгельс** в книге «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека» (1876). Все дальнейшее развитие Человека связано с совершенствованием процесса производства, в конце концов приведшего Человека к власти над природой.

#### 4.5. Социальная (культурная) эволюция

Биологическая эволюция в основном закончилась около 40 тыс. лет назад, когда окончательно сформировался *неоантроп*. До этого основным механизмом антропогенеза был *естественный отбор* на лучшую *орудийную* деятельность. После этого биологическая эволюция сменилась *социальной*, а главным механизмом антропогенеза стал естественный отбор на *способность к накоплению, передаче и анализу знаний*, накопленных предыдущими поколениями.

Тесно связана с развитием этой способности *эволюция материальных носителей информации*. На ранних этапах развития человека накопленные знания и навыки передавались путём копирования *физических действий*, затем — *вербально*. Сами *предметы материальной культуры* (орудия, украшения, одежда, жилища и т.д.) можно считать первыми примитивными *носителями* информации. Далее появились *рисунки* как способ накапливать и сохранять знания и опыт. Затем появляется *письменность*. Настоящая революция — *книгопечатание*. И, наконец, -с середины 50-х гг. XX в. — новая революция -создание и широкое использование ЭВМ.

Простое перечисление показывает, что с каждым новым этапом *ёмкость*, продолжительность хранения и тираж носителей информации увеличивались, открытия отделялись от их создателей, знание становилось отвлеченным и более *доступным*. Всё это способствовало *ускорению* социальной эволюции человека и всё большему его отдалению от мира природы.

По скелетным остаткам можно воссоздать внешний облик и сравнить между собой людей, живших 40—30 тыс. лет назад, 10—5 тыс. лет назад, 500 лет назад, и современных людей. Существенных различий в строении *тела* между этими группами людей нет. В то же время различия несомненно есть *в культуре*. Современный человек знает о свойствах окружающего его мира неизмеримо больше, чем его прародители, он ставит и обсуждает проблемы, представление о которых отсутствовало у предыдущих поколений. Все знания передаются следующим поколениям не автоматически, а с помощью *обучения*. Так, путем *вертикальной передачи приобретенных знаний* осуществляется *социальное развитие, закономерности которого оказываются совершенно иными, нежели закономерности биологической эволюции*. Одновременно с совершенствованием способности к передаче *утилитарных навыков* человек развивал свой *культурный* мир, создавал не только орудия, но и *мифы, религии, науки и искусства*.

*Некоторые этапы социальной (культурной) эволюции Ното:*

- копье — 40 тыс. лет назад;
- украшения — 20 тыс. лет назад;
- скульптурные изображения женщины, наскальные и наcostные рисунки мамонтов, львов, туров, носорогов — 35—32 тыс. лет назад;
- музыкальный инструмент (флейта) — 25 тыс. лет назад;
- лук и стрелы — 18 тыс. лет назад;
- расцвет наскальной живописи — 17—15 тыс. лет назад;
- глиняный кирпич — 12 тыс. лет назад;
- глиняный сосуд — 8 тыс. лет назад;
- колесо-диск — 6,5 тыс. лет назад;
- гончарный круг — 6 тыс. лет назад;
- пиктография — 5,5 тыс. лет назад;
- папирус — 4,7 тыс. лет назад;
- колесо со спицами — 3,5 тыс. лет назад;
- алфавит с гласными — 3,2 тыс. лет назад.

Несомненно, социальная эволюция возникла на основе биологической. Какое-то значительное время оба типа эволюции *сосуществовали*, оказывая

влияние на все развитие рода *Ното*. При этом влияние биологической эволюции уменьшалось, а социальной — увеличивалось.

Возникновение *трудовой* деятельности, производства орудий труда явилось качественным скачком, поворотным моментом от истории биологической (филогенеза) к истории социальной.

Своеобразие эволюции рода *Ното* состоит в том, что *биологические* эволюционные факторы постепенно теряют свое ведущее значение, уступая *социальным* факторам. Возникший в процессе эволюции как часть животного мира Человек разумный в результате общественно-исторического развития настолько выделился из природы, что приобрел *власть* над ней. Насколько разумно и дальновидно сумеет он использовать эту власть — вопрос будущего.

## Лекция № 16

Тема лекции: Расогенез

**План лекции:**

1. Классификации рас
2. Гипотезы о происхождении рас
3. Этапы расообразования
4. Факторы расогенеза
5. Расизм и его критика
6. Возможные пути эволюции человека в будущем

### 1. Классификации рас

*Раса* — это исторически сложившаяся группировка (группа популяций) людей, характеризующихся морфо-физиологическим сходством и происходящих из определённого географического региона. Развиваясь под влиянием исторических факторов и принадлежа к одному виду (*H. sapiens*), раса отличается от *народа*, или *этнуса*, который, обладая определенной *территорией* расселения, может состоять из представителей нескольких рас, или, наоборот, к одной и той же расе может принадлежать ряд народов и носителей многих языков.

В более широком понимании термин *раса* используется по отношению к растениям и животным и обозначает наследственную *внутривидовую* группировку, *меньшую* по рангу, чем *подвид*.

О существовании рас люди знали еще до нашей эры. Тогда же были предприняты и первые попытки объяснить их происхождение. Например, в *мифах древних греков* происхождение людей с черной кожей объяснялось неосторожностью Фаэтона (сына бога Гелиоса), который на солнечной колеснице так приблизился к Земле, что обжег стоявших на ней белых людей. Греческие философы в объяснениях причин возникновения рас большое значение придавали *климату*. В соответствии с *Ветхим Заветом*, родоначальниками белой, черной и желтой рас были сыновья Ноя — любимый богом Яфет, Сим и проклятый богом Хам (соответственно).

Стремления систематизировать представления о физических типах народов, населяющих земной шар, датируются XVII в., когда, опираясь на различия людей в строении лица, цвета кожи, волос, глаз, а также особенности языка и культурных традиций, французский врач **Ф. Бернье** впервые в 1684 г. ввёл по-

нятие «*раса*» и классифицировал человечество на три расы — европеоидную, негроидную и монголоидную. Сходную классификацию предлагал **К. Линней**, который, признавая человечество в качестве единого вида, выделял дополнительную (*четвертую*) расу — *лапландскую* (население северных районов Швеции и Финляндии).

Француз **Ж. Блюменбах** в 1775 г. разделил род человеческий на основе цвета кожи на *пять рас* — *кавказскую* (белую), монгольскую (желтую), эфиопскую (черную), американскую (красную) и малайскую (коричневую), а **У. Бойд** в 1953 г. на основе результатов изучения *антигенов крови* поделил человечество на *пять рас* (групп):

1. Европейская, включая лопарей, южных европейцев и северных африканцев.
2. Африканская группа.
3. Азиатская группа, включая жителей индийского субконтинента.
4. Американская группа, включая всех аборигенов.
5. Тихоокеанская группа (меланезийцы, полинезийцы, австралоиды).

В практическом плане очень популярна классификация рода человеческого, делящая его на три *большие* расы: европеоидов, негроидов и монголоидов.

В рамках каждой *большой* расы выделяют отдельные антропологические типы с устойчивыми комплексами признаков, называемые *малыми* (*локальными*) расами.

Существует *три основных подхода* к классификации рас: без учета их происхождения, с учетом происхождения и родства и на основе популяционной концепции. В соответствии с *первым* подходом, три большие расы включают в себя 22 малые, причем между большими расами располагаются по две *переходные* малые. Схема расовой классификации изображается при этом в виде *круга* (рис.1).

Несмотря на то, что при такой классификации не учитывается происхождение рас, само существование малых *переходных* рас, сочетающих в себе одновременно признаки двух больших рас (эфиопская, южносибирская, уральская и т.д.), свидетельствует, с одной стороны, о *динамизме* расовых комплексов признаков, а с другой — об *условности* членения человечества даже на большие расы.

*Переходные малые* расы совмещают в себе не только морфологические признаки в соответствии с их промежуточным положением, но являются промежуточными и в генетическом отношении. Из этого следует, что они либо *гибридогенны*, либо сохранили в своей организации более

*древние черты*, характерные для этапа существования человечества, предшествующего формированию больших рас.

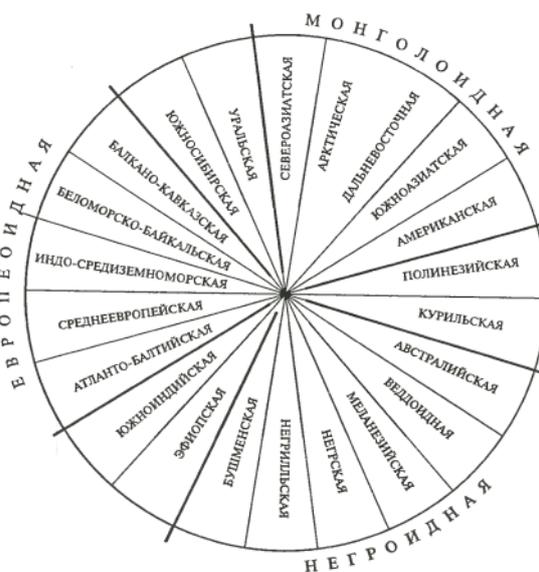


Рисунок 2- Классификация малых рас человека без учёта их происхождения (Я.Я.Рогинский, М.Г.Левин, 1978)

Классификация *с учётом происхождения рас* изображается в виде эволюционного *древа* с коротким общим стволом и расходящимися от него ветвями (рис.2).

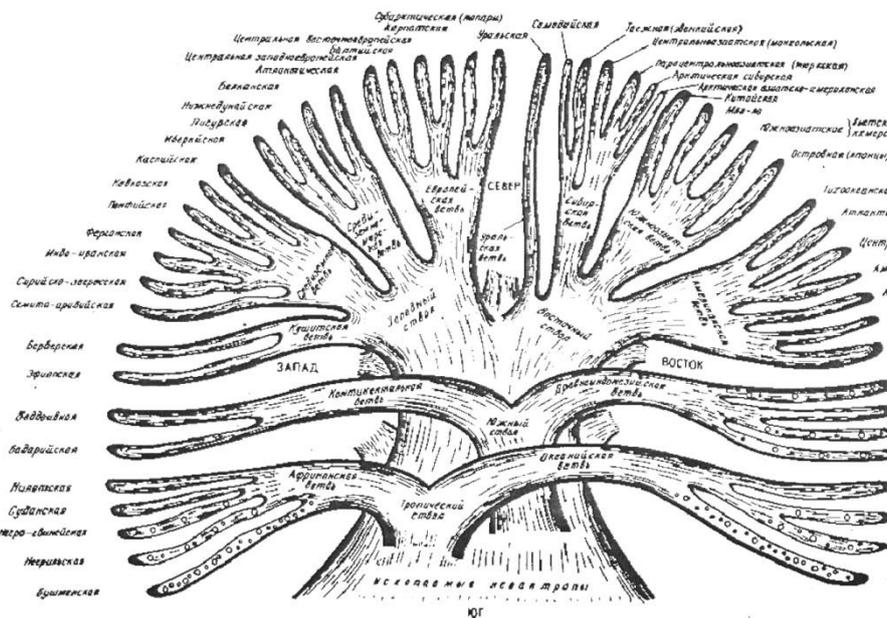


Рисунок 3 – Классификация рас с учётом их происхождения (В.Н.Ярыгин и др., 2004)

В основе таких классификаций лежит обнаружение черт *архаизма* и эволюционной *продвинутой* отдельных рас, в соответствии с чем разные

большие и малые расы занимают разное положение на ветвях такого древа. Выявление *архаичных* (сходство с *обезьянами*) и прогрессивных черт среди морфологических признаков носит *субъективный характер*, благодаря чему схемы расовых классификаций такого рода очень многообразны. Но самым большим *недостатком* подхода к классификации рас исходя из их происхождения является попытка расположить расы на разных уровнях эволюционного древа, т.е. признание их *биологической неравноценности*.

Кроме того, данные палеоантропологических исследований показывают, что вплоть до верхнего палеолита на территориях, заселённых людьми, практически нигде не сформировались расовые типы человека, с которыми были бы генетически связаны современные большие расы. Это подтверждает анализ верхнепалеолитических находок скелетов людей современного физического типа из *сунгирских погребений* (Россия, под Воронежем), живших приблизительно 26 тыс. лет назад. Все черепа, принадлежащие им, характеризуются *мозаичным* сочетанием расовых признаков и не могут быть отнесены ни к одной из современных рас.

Только более поздние мезолитические находки свидетельствуют об окончательном формировании у человека расовых признаков. Так, известны мезолитические черепа с территории Северной Африки возрастом 10—8 тыс. лет с явными признаками не просто негроидной, а сразу *малой* эфиопской расы. Сходные данные получены на территории Европы и в других регионах. Все это указывает на то, что процесс формирования расовых признаков шёл *параллельно* в разных регионах и завершился 10—8 тыс. лет назад формированием *малых рас* на основе *племён*, обитающих на одной территории и близких по культуре. Большие же расы, вероятно, являются условной, сборной группой.

Это заключение хорошо согласуется с *популяционной* концепцией рас. Суть ее заключается в следующем. Если принять, что *большие* расы человека представляют собой огромные популяции, то *малые* расы — *субпопуляции* больших, внутри которых имеются ещё более мелкие *естественные* общности людей — конкретные *этнотыпы* (нации, народности). Если предположить при этом, намеренно упрощая ситуацию, что этнотыпы не разделяются на элементарные популяции (демы, изоляты), и считать их просто состоящими из конкретных *индивидов*, то получится сложная структура, включающая в себя *четыре уровня иерархии* (рис. 3).

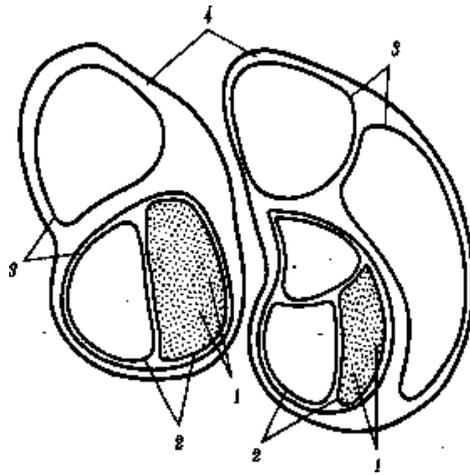


Рисунок 3- Популяционная концепция рас (схема): 4 – большие расы, 3 – малые расы, 2 – этносы, 1 – индивидуумы (В.Н.Ярыгин и др., 2004)

Рассматривая расогенез в качестве процесса, *продолжающегося и в настоящее время*, **Ф.Г. Добржанский** (1962) классифицировал человечество на 34 расы, а именно:

1. *Северо-западная европейская* — жители Скандинавии, северной части ФРГ, Северной Франции, Великобритании и Ирландии.
2. *Северо-восточная европейская* — жители Польши, Европейской части России, Украины, Белоруссии, большинство существующих популяций в Сибири.
3. *Альпийская* — жители территорий, простирающихся от Центральной Франции, южной части ФРГ, Швейцарии, Северной Италии до побережья Черного моря.
4. *Средиземноморская* — популяции по обе стороны Средиземноморья, от Танжера до Дарданелл, Аравии, Турции, Ирака.
5. *Хинду* — жители Индии, Пакистана.
6. *Тюркская* — жители Туркестана, Западного Китая.
7. *Тибетская* — жители Тибета.
8. *Северо-китайская* — жители Северного и Центрального Китая, Маньчжурии.
9. *Классическая монголоидная* — жители Сибири, Монголии, Кореи, Японии.
10. *Эскимосская* — жители арктической Азии и Америки.
11. *Юго-восточная азиатская* — жители Южного Китая до Таиланда, Бирмы, Малайзии и Индонезии.
12. *Айну* — популяция аборигенов в Северной Японии.
13. *Лопари (саами)* — аборигены арктической Скандинавии и Финляндии.
14. *Североамериканская индейская* — туземные популяции Канады и США.
15. *Центрально-американская индейская* — обитатели территорий, простирающихся от юго-западных районов Северной Америки через Центральную Америку до Боливии.

16. *Южноамериканская индейская* — популяции Перу, Боливии и Чили, занимающиеся главным образом сельским хозяйством.
17. *Фуэжиан* - аборигены юга Южной Америки, не занимающиеся сельским хозяйством.
18. *Восточно-африканская* - популяции Восточной Африки, Эфиопии, части Судана.
19. *Суданская* — популяции большей части Судана.
20. *Лесная негроидная* — популяции, обитающие в лесах Западной Африки и вдоль большей части реки Конго.
21. *Банту* — аборигены Южной Африки и части Восточной Африки.
22. *Бушмены* и *готтентоты* — аборигены, населяющие Южную Африку.
23. *Африканские пигмеи* - популяции малорослых людей, обитающих в лесах Экваториальной Африки.
24. *Дравидианы* — аборигены Южной Индии и Цейлона.
25. *Негрито* — популяция малорослых людей с вьющимися волосами на территории от Филиппин до Андаманса, Малайи и Новой Гвинеи.
26. *Меланезийская папуасская* — аборигены Новой Гвинеи до Фиджи.
27. *Мураджиан* — популяция аборигенов Юго-Восточной Австралии.
28. *Карпентариан* — популяция аборигенов Северной и Центральной Австралии.
29. *Микронезийская* — популяции островов западной части Тихого океана.
30. *Полинезийская* - популяции островов центральной и восточной части Тихого океана.
31. *Неогавайская* — популяция, недавно возникшая на Гавайских островах.
32. *Ладино* — популяция, недавно возникшая в Центральной и Южной Америке.
33. *Североамериканская цветная* — негритянская популяция в США.
34. *Южноафриканская цветная* — негритянская популяция Южной Африки.

Рассмотрим основные отличительные особенности рас.

**Европеиды** светлокожи, для них характерны прямые или волнистые светло-русые или темно-русые мягкие или средней жесткости волосы, серые, серо-зеленые, голубые и каре-зеленые широко открытые глаза, умеренно развитый подбородок, широкий таз, узкий и сильно выступающий нос, нетолстые губы и довольно обильный волосяной покров тела и лица. Для женщин этой расы характерны полусферические груди и выпуклые ягодицы. Люди, принадлежащие к этой расе, занимают большую часть Европы, а также прилегающие к ней области.

**Негроиды** темнокожи, для них характерны курчавые или шерстистые темные волосы, толстые губы, очень широкий и плоский нос с продольными ноздрями, очень крупные зубы, карие глаза, длинная голова, редкая растительность на лице и теле, узкий таз, большие ступни. Для женщин характерны груди конической формы и мало выпуклые ягодицы. Люди, принадлежа-

щие к этой расе, занимают практически весь экваториальный пояс от Африки до островов Тихого океана. К этой расе принадлежит население Африки, а также негрито (пигмеи), океанические негроиды (меланезийцы), южно-африканские бушмены и готтентоты.

**Монголоиды** смуглокожи, обладают желтой или желто-коричневой кожей. Для них характерны прямые жесткие иссиня-черные волосы, плоское скуластое лицо, узкие и слегка раскосые карие глаза со складкой верхнего века (третье веко, или *эпикантус*) во внутреннем углу глаза, плоский и довольно широкий нос, редкая растительность на лице и теле. Люди, принадлежащие к этой расе, занимают Восточную Сибирь и Монголию, Дальний Восток, Центральную и Юго-Восточную Азию. Видоизменённую монголоидную расу представляют индонезийцы и американские индейцы.

Часто в виде отдельной расы выделяют **австралоидов**, которые почти так же темнокожи (их кожа имеет шоколадный цвет), как и негроиды, но для них характерны темные волнистые волосы, крупная голова и массивное лицо с очень широким и плоским носом, выступающим подбородком, значительный рост волос на лице и теле. Австралоиды являются аборигенами Австралии. Однако австралоидов часто считают негроидами.

Иногда как отдельную расу выделяют **америндов** (*американских индейцев*), для которых характерны смуглая кожа, скуластое лицо, достаточно выступающий нос и эпикантус, иссиня-черные волосы. Однако чаще америндов относят к монголоидам.

Данные о распределении *групп крови* и типов *пальцевых узоров* в популяциях, принадлежащих к разным расам, представлены в табл.1 и 2.

Таблица 1 - Распределение групп крови в разных популяциях, %

Популяция	A	AB	B	0	Rh
Европеоиды	5-40	1-37	4-18	45-75	25-46
Негроиды	8-30	1-8	10-20	52-70	4-29
Монголоиды	0-45	0-5	16-25	39-68	0-5
Американские индейцы	0-20	около 0	0-4	68-100	около 0

Правильное понимание процессов расогенеза зависит от подходов к определению сущности и **классификации** рас. Длительное время господствовал так называемый **типологический подход**, в соответствии с которым определение расы проводили на основе **стереотипов**, якобы отражающих *все признаки* расы. Поэтому, руководствуясь характеристиками отдельных

индивидов, считали, что между расами существуют *абсолютные различия*, что не соответствует действительности.

Таблица 2 - Распределение типов пальцевых узоров в разных популяциях

Популяция	Встречаемость пальцевых узоров, %		
	дуга	петля	завиток
Европеоиды	0-9	63-76	20-42
Негроиды	3-12	53-73	20-40
Бушмены	13-16	66-68	15-21
Китайцы, японцы и родственные популяции	1-5	43-56	44-54
Американские индейцы		46-61	35-57
Австралийские аборигены	0-1	28-46	52-73
Микронезийцы	2	49	49-50

Научно обоснованным подходом к классификации рас является *популяционный*. Эффективность классификаций рас зависит от количества используемых признаков, поскольку чем больше признаков для проведения различий между расами, тем более эффективной оказывается классификация. Поскольку расы являются *популяциями*, то, изучая какую-либо расу, описывают фактически *большую группу людей*, но не отдельного индивида. Поскольку в пределах каждой расы имеются *громадные вариации* наследственных характеристик, то невозможно найти *абсолютные критерии*, на основе которых можно было бы подтвердить или исключить принадлежность индивидуума к той или иной расе.

Расы должны рассматриваться как *группы*, но не как индивиды. Например, сравнение черепных костей *шведов* и *русских* показало, что между этими национальными группами имеются существенные различия, но они являются *средними различиями*, а между индивидуумами обеих групп имеется *перекрываемость*, т.е. зияние (*хиатус*) отсутствует. Таким образом, определение расовых различий по популярным стереотипам (типологически) является неправильным, поскольку абсолютных различий между расовыми группами не существует.

## 2. Гипотезы о происхождении рас

Представления о происхождении рас и первичных очагов расообразования отражены в нескольких гипотезах. В соответствии с гипотезой *полицентризма*, или полифилии (Ф. Вайденрайх., 1947), существовало *че-*

*тыре очага* расообразования — в Юго-Восточной Азии и на Больших Зондских островах, в Восточной Азии, в Африке южнее Сахары и в Европе или Передней Азии.

В Европе или Передней Азии, сложился очаг расообразования, где на основе европейских и переднеазиатских *неандертальцев* возникли *европеоиды*. В Африке на основе африканских *неандертальцев* появились *негроиды*, в Восточной Азии на основе *синантропов* возникли *монголоиды*, а в Юго-Восточной Азии и на Больших Зондских островах развитие на основе *питекантропов* и яванских *неандертальцев* привело к формированию *австралоидов*. Следовательно, все четыре большие расы имеют свои собственные очаги расообразования.

Предполагается, что главным в расогенезе были мутации и естественный отбор. Однако эта гипотеза вызывает *возражения*, поскольку не известны случаи, когда бы *идентичные* эволюционные результаты (т.е. человек современного типа) воспроизводились несколько раз (эволюционные изменения всегда являются новыми). Отсутствуют также научные данные, подтверждающие то, что каждая раса имеет свой собственный очаг расообразования.

В соответствии с гипотезой *дицентризма* Т. Гексли, Н. Кинса, Р. Биасутти, А. Тома, Г.Ф. Дебена (1960), предлагается *два варианта* происхождения рас. В соответствии с *первым*, очаг расообразования европеоидов и африканских негроидов существовал в *Передней Азии*, тогда как очаг расообразования *монголоидов* и *австралоидов* был приурочен к *Восточной и Юго-Восточной Азии*. Европеоиды передвигались в пределах европейского материка и прилегающих к нему районов Передней Азии. Напротив, негроиды расселялись в основном вдоль тропического пояса. Монголоиды вначале заселяли Юго-Восточную Азию, затем часть их перешла на американский континент. В обоснование этого варианта приводят данные о сходстве строения зубов монголоидов и австралоидов.

Согласно *второму варианту гипотезы*, *европеоиды*, *африканские негроиды* и *австралоиды* составляют один ствол расообразования, тогда как азиатские *монголоиды* и *америнды* — другой ствол. Однако эта гипотеза имеет те же возражения, что и гипотеза полицентризма.

В соответствии с гипотезой *моноцентризма*, или монофилии (Я.Я.Рогинский, 1949), которая основана на признании *общности* происхождения, социально-психического развития, а также *одинакового уровня* физического и умственного развития всех рас, расы возникли от *одного* предка, в *одном* месте, но протяженность этой территории была *очень боль-*

*шой*, измеряемой многими тысячами километров. Предполагается, что формирование рас произошло на территориях Восточного Средиземноморья, Передней и, возможно, Южной Азии.

По этой гипотезе, одна ветвь *ранних палеоантропов* дала начало *монголоидам*, которые как раса сформировались в несколько этапов. Ранние палеоантропы, придя в Восточную Азию, встретили там *архантропов*, которых истребили или поглотили, унаследовав от них *совкообразные резцы*. Затем в Азию пришли люди современного типа. В результате *метисации* сложились *протомонголоиды*, часть которых 15 тыс. лет назад двинулась из Восточной Азии через Берингию в Северную Америку, дав начало американским *индейцам*. Сохранив свой основной тип, они, в результате дрейфа генов, приобрели новые особенности.

Из части *протомонголоидов*, оставшихся на азиатском континенте, несколько позже сформировались *настоящие монголоиды*.

Другая ветвь ранних палеоантропов дала начало *европеоидным* и *негроидно - австралоидным* группам. Предки европеоидов и негроидов занимали территории Восточного Средиземноморья и Южной Европы от Испании до города Воронежа в России. Формирование европеоидов и негроидов произошло в палеолите. Позднее в результате изоляции, миграции и дрейфа генов возникли более мелкие расовые группировки.

### 3. Этапы расообразования

Выделяют *четыре этапа* расообразования (В.П. Алексеев, 1985). На *первом* этапе происходило выделение *первичных очагов* расообразования (территорий, на которых происходит этот процесс) и формирование основных *расовых стволов* — *западного* (европеоиды, негроиды и австралоиды) и *восточного* (азиатские монголоиды и американоиды). Хронологически этот этап приходится на эпохи низшего или среднего палеолита (около 200 тыс. лет назад), т. е. *совпадает с этапом формирования человека современного типа*. Следовательно, оформление основных расовых стволов происходило одновременно с формированием признаков, присущих современному человеку.

На *втором* этапе происходило выделение *вторичных очагов* расообразования и формирование *эволюционных ветвей* в пределах основных расовых стволов. Хронологически этот этап приходится на верхний палеолит и частично мезолит (около 15 - 20 тыс. лет назад).

На *третьем* этапе выделялись *третичные очаги* расообразования, в пределах которых формировались *малые расы*. По времени этот этап приходится на канун мезолита и неолита (около 10 - 12 тыс. лет назад).

На *четвертом* этапе возникали *четвертичные очаги* расообразования, в которых формировались *популяции* с углубленной расовой дифференциацией, *сходной с современной*. Этот этап осуществлялся в эпоху бронзы и раннего железа (IV— III тыс. до н. э.).

#### 4. Факторы расогенеза

Факторами расогенеза на стадии *биологической эволюции* являются *естественный отбор, дрейф генов, изоляция, миграции и популяционные волны*, причем *наибольшее* значение имел естественный отбор, который выполнял формообразующую роль на ранних стадиях формирования рас.

Действие естественного отбора проявлялось в разных направлениях, а его эффективность зависела от селективного значения признака.

Например, за *цвет кожи* ответственны кожные клетки, содержащие меланин, синтез которого детерминируется генетически. Наличие пигмента определяется присутствием гена, контролирующего *тирозиназу*, обеспечивающую конверсию тирозина в меланин. Однако только этого гена еще недостаточно для объяснения природы цвета кожи.

На пигментацию кожи оказывает влияние еще один ген, который детерминирует *другой фермент*, содержащийся в клетках людей с *белой кожей* и влияющий на количество меланина. Когда этот фермент синтезируется, то меланин образуется в малых количествах и цвет кожи становится белым. Напротив, когда он *отсутствует* (не синтезируется), то меланин образуется в больших количествах и цвет кожи становится *черным*.

В определении цвета кожи принимает участие также и *меланинстимулирующий гормон*. Таким образом, в контроле цвета кожи принимают участие как минимум *три гена*.

Действие *естественного отбора* в случае такого расового признака, как цвет кожи, объясняется связью между *солнечным освещением* и продукцией *витамина D*, который необходим для поддержания в организме баланса *кальция*. *Избыток* этого витамина сопровождается отложением кальция в костях и способствует их *хрупкости*, тогда как *недостаток* кальция ведет к *рахиту*. Между тем количество витамина D, синтезируемого нормально в организме человека, контролируется количеством солнечного облучения, которое проникает в клетки *глубже слоя меланина*. Чем больше меланина в коже,

тем меньше света, проникающего в клетки глубже меланина. Поэтому люди зависимы в продукции их витамина D от степени проникновения в толщу кожи солнечного света.

Чтобы витамин D продуцировался в количествах, достаточных для поддержания нормального баланса кальция, люди со *светлой* кожей должны находиться *подалее* от экватора. Напротив, люди с *черной* кожей должны быть *ближе к экватору*.

Следовательно, цвет кожи имел селективное значение, являясь фактором *контрселекции*. Естественный отбор шел на цвет кожи, который возник в качестве *приспособительного признака* к условиям географической среды обитания.

Другим расовым признаком, имеющим приспособительное значение, является *тип телосложения*. Например, *эскимосы* более *низкорослы* и *плотны*, чем зулусы. У эскимосов площадь поверхности тела меньше по сравнению с ее массой. Напротив, у *зулусов*, для которых характерно тонкое тело с длинными руками, *площадь поверхности* тела превалирует над его *массой*. В результате этого зулусы обладают преимуществом в выделении избытка тепла из тела, что очень важно в условиях жаркого климата.

Длинные конечности обеспечивали индивидов дополнительной площадью тела, способствующей *более быстрой потере тепла*. Следовательно, большее значение этого отношения имело преимущество в *жарком* климате. Напротив, *меньшее* значение этого отношения имело преимущество в более *прохладном* климате, поскольку при меньшей площади тела в нем лучше сохраняется тепло. Таким образом, подобно цвету кожи тип телосложения *коррелирует* с географической широтой, на которой расселена раса, и в прошлом имел селективное значение, т. е. отбор шел на телосложение.

*Выступающий узкий нос* у *европеоидов* удлиняет носоглоточный путь, что способствует *нагреванию* холодного воздуха и защищает от переохлаждения гортань и легкие. Напротив, очень *широкий и плоский нос* (большее развитие слизистых) у *негроидов* способствует большей теплоотдаче. Их *вытянутая высокая голова* слабее нагревается, а *курчавые волосы* лучше предохраняют голову от *перегрева*, так как создают *воздухоносную прослойку*. Естественный отбор тоже шел по этим признакам, ибо они обеспечивали приспособление к условиям географической среды обитания.

*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 света солнца.

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 Ойкумены признак невысокого роста (*карликовость*), характерный для многих племен, попавших под полог тропического леса (например, пигмеи Африки и карликовые племена Новой Гвинеи).

*Дрейф генов* также способен изменять генетическую структуру популяций. Подсчитано, что в результате дрейфа генов облик популяций может измениться через 50 поколений, т. е. всего за 1250 лет.

*Изоляция* проявлялась в различных формах и объемах. В частности, *географическая* изоляция первобытных коллективов в эпоху палеолита сопровождалась изменением их генофонда, прерыванием контактов с другими коллективами.

Изоляция с помощью *социально-культурных*, религиозных барьеров тоже оказывала влияние на генетическую дифференциацию популяций. Например, изоляция в США *индейцев* от *белых*, а белого протестантского населения (потомки *англосаксов*) от *евреев* вела и ведет к формированию обособленных расовых свойств. В популяциях индейцев племени *хопи*, проживающих на юго-западе США, всегда изолировали мужчин-*альбиносов*, оставляя их в жилищах на период полевых работ. Однако это предоставляло им большую свободу в связях с женщинами племени, когда другие мужчины работали в поле, что приводило к повышению частоты рождения детей-альбиносов, к изменению генетической конституции племени. Результатом изоляции была селекция генов альбинизма.

*Миграции* ведут к смешению генофондов, к формированию *новых рас*. Например, североамериканская цветная раса (негритянское население США) возникла в результате смешения *лесной* негроидной расы с расами *банту*, а также с *европейской* северо-западной, альпийской, средиземноморской и, возможно, другими расами. *Южноафриканская* цветная раса возникла в результате смешения *банту*, *бушменов* и *готтентотов*. В настоящее время на *Гавайских островах* формируется новая расовая группа на основе *метисации* европеоидов, монголоидов и полинезийцев.

На основании определения числа аллелей, свойственных той или иной группе организмов, возможно определение *генетического расстояния* между ними. Эта величина для больших рас человека составляет **0,03**. Она гораздо ниже цифр, характерных для истинных подвидов (0,17—0,22), и еще более мала по сравнению с межвидовым расстоянием (0,5—0,6 и более). В животном мире генетическое расстояние, равное 0,03, соответствует обычно генетическим отличиям *местных популяций* друг от друга. Все эти данные свидетельствуют о том, что понятие расы *условно* и не позволяет подводить под иерархическую классификацию рас глубокую биологическую, а значит, и социальную базу

## 5. Расизм и его критика

Как в прошлом, так и в настоящее время основу *расизма* составляют извращенные представления о природе человека в результате *преувеличения* роли *биологических факторов* в его индивидуальном и историческом развитии.

Расизм зародился еще в *рабовладельческом* строе, однако основные расистские теории, которые положили начало расизму в современном понимании, были сформулированы в XIX в. В этих теориях обосновывались либо преимущества одних рас над другими в пределах европейских рас, либо превосходство белых над черными, либо пропагандировался *сионизм*. Расисты считают, что расы являются *самостоятельными видами*, происходящими от разных обезьяноподобных предков, либо признают общность происхождения рас, но утверждают, что *расы различаются по уровню развития*. Расисты делят расы на «*низшие*» и «*высшие*», полагая, что высокие цивилизации якобы созданы «высшими» расами.

В XIX в. в Европе возник культ *арийской расы*, который берет начало от санскритской легенды о светлых покорителях темнокожих индусов и персов. В качестве «*высшей*» расы французский социолог **Ж. Гобино** (1854) назвал нордическую «германскую» расу, выступив одновременно против браков представителей «высших» и «низших» рас.

В последующем расизм оказался связанным с *евгеникой* и *социал-дарвинизмом*. *Евгеника* оказалась привлекательной для расистов в качестве орудия улучшения расовых «достоинств». Что касается *социал-дарвинизма*, то он оказался выгодным для расистов по той причине, что открывал возможность рассматривать *общественные явления на биологической основе*.

Практически сразу же после распространения дарвинизма во второй половине XIX в. стали делаться попытки перенести закономерности, вскрытые Ч. Дарвином в живой природе, на жизнь человеческого общества. Некоторые стали допускать, что и в человеческом обществе борьба за существование является движущей силой развития. Первым таким ученым был **Г.Спенсер**, английский философ середины XIX в. С точки зрения Спенсера, конкуренция в капиталистическом обществе является прямым аналогом конкуренции в мире живого, и существование бедных, эксплуатируемых групп населения неизбежно, именно оно и определяет общий прогресс общества.

Эти взгляды, носящие название *социал-дарвинизма* или *социального дарвинизма*, развиваются вплоть до настоящего времени некоторыми английскими, американскими, немецкими и французскими социологами. Исследуя жизнь первобытных обществ, они стараются найти подтверждение *биологизаторскому истолкованию социальных закономерностей*. При этом социальные конфликты рассматриваются как «естественные», «вечные», возводятся в абсолют антагонизм социальных отношений, крайние варианты социал-дарвинизма служат для обоснования господства элиты.

В современном варианте социал-дарвинизм предсказывает, например, вырождение народов развитых стран в силу того, что там сокращена рождаемость по сравнению с малоразвитыми странами. А это, в свою очередь, может служить «*оправданием*» политики неокOLONиализма и расового насилия.

В начале XX в. для обоснования расового превосходства начали использовать данные *генетики*. Расисты стали утверждать о превосходстве в США белых над неграми и о биологической неполноценности негров, о вредности межрасовых браков.

В 20-е гг. XX в. в расизме появилось стремление найти автономные *генетические факторы*, детерминирующие признаки «высшей» расы, а также связать расизм с необходимостью геноцида. Это стремление привело к объединению расизма с *фашизмом*. «*Расоведение*» было возведено в фашистской Германии в ранг преступной государственной политики с геноцидом на оккупированных территориях.

*Современные* обоснования расизма — это смесь старых расистских и евгенических идей и их «доказательств» с современными биологизаторскими концепциями человека. Характерная особенность современного расизма заключается в том, что из расистского словаря совершенно исчезли старые доводы в пользу большей чувствительности «низших» рас к болезням, но появились доводы в пользу *превосходящих умственных способностей* «выс-

ших» рас. *Современный расизм* — это форма буржуазной идеологии, сущность которой составляет воинствующий шовинизм.

В *научном плане* расизм не выдерживает критики. Используемое для обоснования существования «низших» рас понятие о «*чистых*» расах — это расистское понятие, по которому представители «чистых» рас *гомозиготны* по всем локусам (имеют одинаковые аллели в каждом генетическом локусе). Генетической идентичности нет не только в случае рас, но даже в отдельных семьях. *Полная* идентичность генов существует только в случае *однойичевых близнецов*. Нет также никаких оснований считать, что чистые расы существовали в прошлом, ибо в пользу этого допущения нет ни одного доказательства. Напротив, вся эволюционная история человечества — это *непрерывное смешение рас*. Таким образом, утверждение о том, что раса является *хорошо дифференцированной генетической группой*, неверно.

Расисты утверждают, что «чистые» расы (которых, фактически нет) обладают лишь «*хорошими*» генами, детерминирующими выдающиеся *психические*, в том числе *интеллектуальные* свойства. Наука не располагает данными о *связи* между признаками, на основе которых *идентифицируют расу*, и *психическими* свойствами индивидуумов. Ни одна из рас не обладает монополюсью «*хорошими*» генами и не является полностью свободной от «*плохих*» генов.

Наконец, многие из так называемых «*превосходящих*» и «*отсталых*» характеристик, иногда связанных с определенными расовыми группами, могут быть в основном или полностью результатом воздействия *социальных условий* и *среды*. Любой индивидуум после рождения оказывается в *определенной среде*. Поскольку гены проявляются в одной среде и не проявляются в другой, то с учетом нормы реакции это означает, что *не все гены*, контролирующие свойства человека, могут проявляться в условиях конкретной среды.

Любой индивид независимо от расы развивается по генетической программе в результате взаимодействия с социальной средой. Следовательно, в онтогенезе любой индивид любой расы есть продукт *собственной наследственности* и *социальной среды*, тогда как в филогенезе человек является продуктом общественного развития, а расы являются результатом действия генетических механизмов *лишь на основе полиморфизма человека* в основном по морфологическим признакам: цвет кожи, группа крови, строение наружного уха, форма носа, структура волос и т. д. Следовательно, расовые различия касаются в основном *физических признаков*, не имеющих отношения к чисто человеческим (*социально-культурным*) признакам, т.е. расы *не име-*

*ют различий* по этим признакам. Для каждой расы характерно *генетическое разнообразие*, которое создает *потенциал* расы. Между расами есть различия лишь в общественно-экономическом развитии, однако эти различия не основываются на биологических закономерностях. Они являются результатом исторического и социального развития. Русский ученый **Н.Н. Миклухо-Маклай** (1848-1888) еще в конце XIX в. доказал, что аборигены разной расовой принадлежности (из Новой Гвинеи, Микронезии и других районов мира) ничем не отличаются по умственным способностям от европеоидов.

## **6. 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 биологическим, 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. Итак, ясно, что 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. 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. Напомним, что в среднем большинство мутаций возникает с частотой 1:100000 — 1:1000000

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 поддержанию **уникальности** каждого индивида.

Число неповторимых комбинаций в геноме человека превосходит общую численность людей, которые когда-либо жили и будут жить на планете. Социальные же 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, **увеличивая генетический груз** в популяциях. Рождение неполноценных детей, общее снижение жизнеспособности особей, несущих вредные (вплоть до полуметальных) 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. Разрушение изоляционных барьеров имеет большое значение для обогащения генофонда всего человечества. В дальнейшем эти процессы неизбежно будут приобретать все большее значение.

**Миграция.** Её роль в современных условиях возрастает. При разрушении 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.).

Последний из элементарных эволюционных факторов — *волны численности* — еще в сравнительно недавнем прошлом играл заметную роль в развитии человечества. Напомним, что 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, ненаправ-

ленных изменений генофонда населения отдельных районов. Ныне численность человечества не подвержена таким резким колебаниям. Поэтому влияние волн численности как эволюционного фактора мало.

Итак, краткое рассмотрение возможного действия элементарных биологических эволюционных факторов в современном обществе показывает, что 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.

*Будущее* рас определяется рядом действующих в наше время факторов. Продолжается рост численности населения земного шара, увеличивается *миграция*, повышается частота *межрасовых браков*. Не исключено, что в результате подвижности популяций человека и межрасовых браков в будущем начнет формироваться *единая раса* человечества. В противоположность этому прогнозируют и другое возможное последствие межрасовых браков, а именно - формирование *новых малых рас* с собственными специфическими сочетаниями генов.

*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*.

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, *ослабление иммунитета*. Все это — реакция организма человека на *не апробированные* в ходе эволюции химические вещества (в атмосфере, воде, пище, лекарствах и т.д.), новые физические и биологические факторы.

*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. Это и безвредные, и патогенные организмы, которые тоже являются нашими непременными 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.

Необходимо отметить, что некоторые изменения физического облика человека за последнее столетие всё же произошли, а именно:

1. **Грацилизация** скелета -уменьшение массивности костей.
2. **Брахикефализация** -округление головы, если смотреть сверху. В прошлом череп был удлинён спереди назад, теперь он более округлый.
3. **Акселерация** – ускорение роста детей и подростков, более раннее половое созревание. До сих пор неясны причины.

Если указанные тенденции будут сохраняться и в будущем, то это может привести к вырождению человека, превращению его в карлика с огромным мозгом. Поэтому необходимо гармоничное сочетание **физической** культуры и **умственного** развития, рациональное питание и здоровый образ жизни и обязательно созидательный **творческий труд** для поддержания человеческого начала в человеке. В этом случае возможно увеличение продолжительности жизни до **160** лет (естественный физиологический предел).

## Лекция № 17

**Тема лекции:** Проблемы и перспективы эволюционного учения

**План лекции:**

1. Нейтрализм
2. Направленность эволюционного процесса и ограниченность изменчивости
3. Монофилия и полифилия. Сетчатая эволюция
4. Проблема вида
5. Современный сальтационизм
6. Концепция автоэволюции

Перед синтетической теорией эволюции постоянно возникают новые проблемы. В процессе их решения углубляются и детализируются уже сложившиеся точки зрения, либо ограничивается сфера действия тех закономерностей, которые прежде казались всеобщими, либо вскрываются новые закономерности. Наконец, в процессе исследования каких-то проблем иногда оказывается, что сами эти проблемы были сформулированы неверно.

### 1. Нейтрализм

В связи с успехами молекулярной биологии в анализе генетического кода возникла концепция так называемой недарвиновской эволюции (Д.Кинг, Т.Юкес, 1969). Эта концепция основана на предположении о *нейтральности* (по отношению к отбору) многих мутаций. В свою очередь, предположение о нейтральности мутаций опирается на факт вырожденности генетического кода: не один, а несколько (до шести) нуклеотидных триплетов могут кодировать синтез ряда аминокислот. Например, синтез аминокислоты *серина* кодируется триплетами УЦУ, УЦЦ, УЦА, УЦГ, АГУ, АГЦ и изменения (мутация) в одном из триплетов не скажутся на результате синтеза. Таких нейтральных мутаций должно быть много — около 30% от возникающих на молекулярном уровне, и их распространение в популяции, не контролируемое естественным отбором, позволяет предполагать большую роль *стохастических*, ненаправленных процессов на молекулярном уровне. Исходя из нейтральности этих мутаций предполагается также, что их накопление в геноме может идти с постоянной скоростью. Таким образом, обнаруживая различия в строении белков разных организмов, можно вычислить время расхождения их от общего предка (концепция *молекулярных часов*).

Общая концепция молекулярной эволюции сформулирована в виде следующих эмпирических правил (**Моту Кимура**):

- 1) скорость эволюции любого белка (в *полингах*) постоянна и одинакова в разных филогенетических ветвях,
- 2) функционально менее важные молекулы или их части эволюционируют быстрее важных,
- 3) мутационные замены аминокислот с меньшими нарушениями структуры и функции белков являются наиболее обычными,
- 4) функционально новый ген появляется в результате дупликации,
- 5) случайная фиксация нейтральных (или очень слабо вредных) мутаций в ходе эволюции происходит чаще благоприятных мутаций.

Как видно, концепция нейтрализма не отказывается полностью от приспособительного характера эволюции и на молекулярном уровне, и связано это с *функцией* белков. Так, в одних белках (фибринопептиды) аминокислотные замены наблюдаются чаще, чем в других (гистоны). У первых скорость эволюционных замен аминокислот совпадает со скоростью возникновения мутаций, так как замены не влияют на свойства белка. В гемоглобине, ввиду чрезвычайной важности его функции, замены наблюдаются реже, чем в молекуле фибринопептидов. У цитохрома С (взаимодействует с цитохромоксидазой и редуктазой) скорость эволюционных изменений еще ниже, чем у гемоглобина. Гистон Н4 как белок, участвующий в регуляции генетической информации, эволюционно оказывается еще консервативнее цитохрома С.

В последние годы идеи нейтрализма часто рассматриваются в свете гипотезы молекулярного дрейфа — влияния на эволюционный процесс выпадающей из-под действия естественного отбора так называемой «эгоистической» ДНК. Эта «эгоистическая» ДНК состоит из не кодирующих последовательностей нуклеотидных пар и поэтому не должна влиять на фенотип особи. К некодирующим относятся многие *мобильные генетические элементы*. У эукариот они могут составлять до 20% генома. К «эгоистической» относят также *сателлитную* ДНК, которая может составлять до половины всей ДНК хромосом и которая, как недавно предполагалось, не транскрибируется и не несет никакой генетической информации.

Сейчас стало известно, что *сателлитная* ДНК играет существенную роль в *митозе* и *мейозе*, и ее определение как «эгоистической» неоправданно. То же относится и к ДНК *теломер*, находящихся на концах хромосом, и к *спейсерам* (отрезкам ДНК, разделяющим гены), и к *интронам* (некодирую-

щим участкам внутри гена). Все эти структуры ДНК оказывают то или иное влияние на проявление генов и *доступны* для естественного отбора.

Представление о селективной нейтральности каких-то участков ДНК не выдержало проверки временем: все сначала считавшиеся нейтральными изменения генетического материала в ходе детального исследования оказались связанными с особенностями фенотипа, т. е. доступными для естественного отбора. Таким образом, *молекулярный дрейф не является самостоятельным эволюционным фактором*, а лишь увеличивает частоту мутаций, поставляя тем самым материал для естественного отбора.

Изучение *белкового полиморфизма* разных популяций и подвидов некоторых видов дрозофилы показало, что все *перестановки* в последовательности аминокислот оказываются в популяциях в состоянии *сбалансированного полиморфизма* и часто носят *клинальный* характер. Эти два обстоятельства указывают на серьезное *адаптивное* значение таких изменений (хотя адаптивное значение каждой конкретной перестановки пока неясно).

В свое время критика ведущего, творческого значения отбора в эволюции часто была вызвана недостаточно глубоким изучением биологии отдельных видов. Например, возникало сомнение в том, как отбор может «улавливать» ничтожные изменения характера распределения пигмента на крыле бабочки или едва заметные изменения общего тона окраски полевок. Детальное изучение таких случаев в природе показало высокую эффективность отбора и его способность *«подхватывать»* даже такие признаки.

Еще Ч.Дарвин и С.С.Четвериков обращали внимание на возможность возникновения безразличных наследственных уклонений. Впоследствии работы, связанные с изучением тонких биохимических изменений методом электрофореза, показали присутствие значительного числа вариантов белков (энзимов) в каждом из локусов при анализе больших популяционных выборок. Наличие такой гетерогенности — очевидный результат действия отбора, идущего всегда одновременно по многим аллелям. Отбор по многим аллелям и соотбор, приводящий к возникновению *шлейфа* автоматически *соотбираемых* мутаций, показывают, что в конечном счете нет мутаций нейтральных, вредных или полезных *безотносительно к условиям*. Любая мутация может быть в одном случае явно вредной, в другом — явно полезной, а в третьем, при рассмотрении ее без учета целостности генотипа, *кажущейся* нейтральной. Поэтому утверждать, что число различий в последовательности аминокислот оказывается нейтральным, — это значит принимать наши современные, неизбежно ограниченные знания за абсолютную истину. Логичнее все

же предположить, что различия, совпадающие с уровнем морфофизиологической дивергенции сравниваемых форм (например, число замен в молекуле  $\alpha$ -глобина у представителей разных классов позвоночных), отражают какие-то неясные еще сегодня, но тем не менее функционально важные **адаптивные** особенности групп. Таким образом, «недарвиновская эволюция» на молекулярном уровне за счет нейтральных мутаций и дарвиновский естественный отбор взаимодополняющие и не противоречащие друг другу концепции.

## 2. Направленность эволюционного процесса и ограниченность изменчивости

Естественный отбор может действовать по любому признаку или свойству, изменяя любой наследственный признак в череде поколений. При этом возможности эволюции каждой конкретной группы имеют определённые **ограничения**.

В конце XIX в. **Т.Эймер** выдвинул концепцию **ортогенеза** (прямолинейное развитие), которую он противопоставил теории Ч.Дарвина. Впоследствии с близкой системой взглядов — концепцией **номогенеза** — выступил **Л.С.Берг**. Согласно ей, эволюция осуществляется не на основе отбора случайно возникающих наследственных уклонений, как предполагал Ч.Дарвин, а на основе реализации неких **внутренних законов** (от греч. *nomos* — закон). Такая эволюция (номогенез) была противопоставлена дарвиновской эволюции как эволюции на основе случайности (**тихогенез**).

Сейчас можно сказать, что подобное противопоставление оказалось неточным уже потому, что **стохастическая природа** многих явлений жизни (в том числе и эволюционных закономерностей) определяет важную роль случайности и не исключает, а предполагает проявление **необходимости**.

Говоря о развитии на основании определенных «внутренних законов», можно привести множество примеров, вроде бы подтверждающих **прямолинейный** характер эволюции: например, от пятипалого предка до однопалой современной лошади можно провести прямую линию, внешне как бы выражающую реализацию «внутренней закономерности» потери пальцев ноги.

Среди других примеров якобы направленности эволюции — редукция размеров и **упрощение** строения у однолетних трав, **уменьшение** размера тела островных животных по сравнению с их материковыми предками, усиление **закрученности** у некоторых моллюсков в позднем олигоцене и великое множество подобных эволюционных трендов, проявляющихся в ходе филогенеза разных групп независимо друг от друга.

Адаптации, *внешне* производящие впечатление направленности, реализуются в ходе эволюции всех достаточно подробно изученных филогенетических стволов.

Теория отбора дает объяснение всем этим случаям: на каждом из этапов эволюции естественный отбор оставлял особи с особенностями, лучшими в определенных условиях. Если условия существования группы сохранялись *стабильными* достаточно длительное время, направление действия отбора в ряду поколений также оставалось стабильным. Именно *отбор* направлял эволюцию *по определенному руслу*. Внешняя направленность, выражающаяся в развитии определенных особенностей строения в ходе эволюции, обусловлена вовсе не «внутренними» закономерностями, а действием отбора.

Однако у проблемы направленности в эволюции есть и второй аспект: существование тех или иных эволюционных *запретов*. Например, у *червеобразного* существа практически нет онтогенетических предпосылок для формирования *крыльев*, но такие предпосылки есть у млекопитающих (в виде подвижного скелета конечностей и подвижной кожи). У *человека* нет онтогенетических предпосылок для формирования *кисточки* на кончике хвоста, потому что у него нет развитого хвоста, но такие предпосылки есть у других млекопитающих с развитым хвостом. *Изменчивость* признаков и свойств у любого вида живых организмов всегда *ограничена*.

Выяснение системы запретов в эволюции той или иной группы является перспективным подходом *предвидения* возможных путей эволюции группы в дальнейшем. Часто такие системы запретов бывают связаны с некоторыми физико-химическими или структурно-механическими свойствами живых организмов. Рассмотрим аналогию со строением *кристаллов* в неорганической природе.

Установлено, что в природе возможно существование только 231 формы кристаллических решеток (расположение структурных компонентов внутри кристалла). И все существующее разнообразие кристаллов ограничено числом вариантов, определяемых физико-химическими свойствами атомов и молекул. Аналогичные системы запретов существуют в живой природе. Необходимость снабжения *листа* зеленого растения питательными веществами, оттока синтезированных продуктов в другие части растения, а также необходимость механической поддержки листовой пластинки определяет систему структурно-механических запретов в эволюции формы листовой пластинки, включающую все возможные варианты формы листа как органа фотосинтеза.

Ярким выражением системы запретов является закон гомологических рядов в наследственной изменчивости (Н.И.Вавилов, 1922): «Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов». Такие «сходные **ряды** наследственной изменчивости» являются своего рода эволюционными **каналами**, которые ограничивают и как бы канализируют эволюционный процесс.

Доказательством существования неких объективных эволюционных запретов является и то, что природа за миллиарды лет эволюции не «изобрела» **колеса** как эффективного способа передвижения. Это произошло потому, что существует определенная система структурно-механических запретов. Выяснение таких **систем запретов** — не простое дело, как может показаться на первый взгляд.

Известно, например, что **акуловые** рыбы могут жить на значительных глубинах и в поверхностных слоях воды, в открытом море и на мелководье, но не могут жить в **пресных водах** — у них иной тип водно-солевого обмена со средой, нежели у костистых рыб. Налицо существование запрета, основанного на морфофизиологических особенностях организации группы. Однако известны *два вида акул*, способных жить в пресных водах. Каким-то образом в процессе эволюции здесь система запретов оказалась преодоленной. Изучение таких исключений из правила чрезвычайно интересно. Они — свидетельство *необычных путей* эволюционного процесса.

Чем выше ранг таксона, тем меньше в целом число запретов. Млекопитающие как класс освоили все имеющиеся на планете адаптивные зоны, тогда как отдельные отряды млекопитающих в процессе специализации приобрели многочисленные системы запретов, препятствующие проникновению в ту или иную зону (например, китообразные — систему запретов жизни на суше, рукокрылые — жизни в почве и т. п.).

Итак, в основе направленности эволюции лежит, с одной стороны, *направленное действие естественного отбора* на протяжении значительного числа поколений, а с другой стороны, *система запретов*, обусловленная особенностями организации данной группы. Однако сами по себе особенности организации группы — тоже результат предшествующей эволюции (и действия отбора в прошлом).

Таким образом, современная эволюционная теория не только не отвергает явление направленности в эволюционном развитии, но, напротив, объясняет его механизмы.

### 3. Монофилия и полифилия. Сетчатая эволюция

Проблема *монофилии* — пример того, как накопление новых данных заставляет ограничить сферу приложимости некоторых, еще недавно казавшихся всеобщими принципов.

Принцип монофилии — *происхождения групп от одной предковой формы* — основа классической филогенетической систематики. Однако еще Ч. Дарвин считал, что новый вид происходит не от одной, а от *многих особей*. Сегодня это положение полностью подтверждено развитием учения о *микроэволюции*: ясно, что элементарная эволюционная единица не особь, а отдельная популяция, поэтому выражение «происхождение от единого предка» нельзя понимать буквально, в смысле происхождения от единственной особи.

Монофилетической надо считать *группу*, происходящую от одной *группы того же таксономического ранга*. Например, *отряд* современных *ластоногих* (ушастые и настоящие тюлени) произошёл от групп видов, принадлежащих, видимо, даже к разным семействам отряда хищных. Однако нельзя считать современный отряд ластоногих *полифилетической* группой: отряд ластоногих *в целом* произошёл от одного *отряда хищных*.

Другой пример. *Класс млекопитающих* характеризуется определенным набором основных признаков и свойств, отличающих их от рептилий. Этот набор признаков (постоянная теплокровность, живорождение, вскармливание детенышей молоком, развитие мозга, особенности локомоции, строение органа слуха и другие особенности) возник, как показывают палеонтологические данные, не у одного вида или группы близких видов, а в *разных стволах одного пучка* филогенетически близких групп *рептилий*, причем не одновременно. Тем не менее класс млекопитающих в целом надо считать монофилетической группой; он возник от одного таксона того же ранга (от *класса рептилий*).

Такая трактовка *монофилии* (когда устанавливают происхождение одного таксона от другого такого же систематического ранга) получила название концепции *широкой монофилии*.

Сейчас много примеров того, как по мере накопления данных по морфологии, палеонтологии, особенностям образа жизни единой группы её приходится разделять на несколько самостоятельных. Так было с отрядом *гры-*

**зунов** (*Glires*), в который еще недавно включали в качестве подотряда **зайцеобразных**. Теперь нет сомнения, что сходство зайцеобразных с грызунами внешнее, конвергентное, и ныне они выделены в самостоятельные отряды *Lagomorpha* и *Rodentia*, имеющие разное происхождение. Еще недавно в один **отряд хищных птиц** объединяли **соколов** и **сов** — две совершенно различные по происхождению группы птиц. Теперь они разделены.

С другой стороны, имеются многочисленные примеры **гибридогенного видообразования**. Многие виды пшеницы, ириса, табака, полыни, мятлика и других растений имеют гибридогенное происхождение (путем **аллополиплоидии** — гибридизации с последующим удвоением числа хромосом). Это означает, что на **микроэволюционном уровне** полифилия **возможна**. Возможность возникновения нового рода посредством гибридизации, т. е. полифилетически, доказана экспериментально. Сейчас известен ряд природных межродовых гибридогенных форм. Среди них **рябинокизильник** (*Sorbocotaneaster*), распространенный на юге Якутии, **ячень-клинэлимусовый гибрид** (*Hordeum* × *Clinelymus*), распространенный на Памире, **гибрид алычи и абрикоса** — в Молдове.

У животных интересными примерами гибридогенного видообразования служат некоторые виды амфибий (из группы европейских **зеленых лягушек**) и рептилий (**кавказские скальные ящерицы**). В последнем случае видообразованию способствовал **партеногенез**.

Итак, существующие **генетические** механизмы (аллополиплоидия, партеногенез) позволяют в определенных случаях **преодолеть барьер вторичной, или репродуктивной изоляции**, характерный для видовых форм в природе; это и ведет к **полифилетическому** возникновению видов.

В последние десятилетия анализ происхождения каждой крупной филогенетической группы часто превращает ее из **древа** в **куст** (т.е. выявляется много стволов). По-видимому, завоевание каждой крупной адаптивной зоны было связано с тем, что в гомологичных участках генома не одного, а **нескольких** видов **подхватывались отбором гомологичные мутации**. Поэтому переход в другую адаптивную зону может затрагивать одновременно не один, а **многие виды**, принадлежащие к разным семействам и отрядам исходного класса.

Такой **параллельный** выход нескольких видов в новую зону и образование там новой крупной систематической группы называется **парафилией**. Парафилитическое происхождение предполагается не только для млекопитающих, но и для голосеменных и покрытосеменных. Однако **в основе пара-**

филии все же лежит *дивергенция*: сама возможность гомологичного мутирования определяется общностью происхождения.

Интересным примером *полифилии* при возникновении природных таксонов являются *лишайники*. Известно, что лишайники — своеобразные комплексные организмы, которые состоят из цианобактерий, зеленых *водорослей* и *грибов* (аско- или базидиомицетов). Образующие лишайники грибы не могут жить без водорослей. Существует около 10000 видов лишайников, выделяемых в особый класс *Lichenes*. При этом возникает своеобразная ситуация: одновременно существуют *филогенетические системы*, включающие *порознь* водоросли, с одной стороны, а аско- и базидиомицеты — с другой. В то же время существует особая, *самостоятельная* филогенетическая система для лишайников. В целом как систематическая группа организмов они имеют полифилетическое происхождение.

При обсуждении проблемы полифилии приходится вспомнить и гипотезу о симбиогенном происхождении основных групп современных организмов путем последовательного объединения *аэробных бактерий* и *микоплазм*. Это позволяет говорить о полифилетическом происхождении всех типов и царств живой природы.

#### 4. Проблема вида

В проблеме вида много интересных вопросов, заслуживающих исследования. Современные определения *вида* (и популяции) относятся обычно к организмам, *перекрестно* размножающимся *половым* способом, что обеспечивает им обмен генетической информацией и поддерживает *генетическое единство*. Генетическое единство как главный критерий вида неприменим по отношению к *агамным, облигатно - партеногенетическим* и *самооплодотворяющимся* организмам.

Формулировка понятия вида (и популяции) у таких форм должна быть основана на *общности* исходного генетического материала и на точном учете *места*, занимаемого данной формой в биогеоценозе или целой системе биогеоценозов.

До конца не решена проблема вида в *палеонтологии*. В палеонтологии понятие «вид» не вполне сопоставимо с таковым в *неонтологии*. В неонтологии в данный момент времени мы всегда имеем *горизонтальный срез* одной из ветвей филогенетического древа, т.е. известен ареал вида, его генотип, состав биоценоза, данные по экологии и этологии вида (все критерии современного определения биологического вида). Именно в плоскости этого среза

и осуществляется обмен генетической информацией между отдельными популяциями — главный процесс, интегрирующий вид как единое целое в эволюции.

В палеонтологическом материале исследователь имеет дело обычно с другой плоскостью рассмотрения филогенетического ствола — всегда *по вертикали*, по временной оси. Кроме *морфологии* и примерной *хронологии* о предполагаемом виде ничего не известно. Поэтому участок филогенетического ствола, эквивалентный виду в неонтологии, в палеонтологии называют *не видом*, а *фратрией*.

Рано или поздно с накоплением палеонтологических данных о *распространении* вымерших организмов со значительным уточнением *возраста* ископаемых остатков, с проникновением в палеонтологию *фенетических* методов исследования, несомненно, возникнет возможность более точно сопоставить фратрию в палеонтологии и вид в неонтологии. Пока же всегда надо иметь в виду, что палеонтологические «виды» не вполне эквивалентны видам современным.

Ещё одна важная проблема связана с тем, что между видами в разных группах существуют неодинаковые генетические *дистанции* (табл. 1), что вызывает трудности при сравнении и *идентификации* видов.

Т а б л и ц а 1 - Средние генетические дистанции (при полном сходстве  $D = 0$ ) при сравнении видов внутри одного рода (Н.Н. Воронцов, 2001)

Группа	D	Число изученных родов (видов)
Насекомые	1,056	1* (23)
Рыбы	0,152—0,580	10 (1167+)
Амфибии	0,462—1,710	7 (510+)
Рептилии	0,650	5(87+)
Птицы	0,120	12(173+)
Млекопитающие	0,450	35 (317+)
Примечание: * - <i>Drosophila</i>		

Доли различающихся локусов (структурных генов) в геноме между видами *дрозофил* много выше, чем между видами большинства позвоночных (кроме некоторых родов амфибий). Степень генетической дивергенции между видами *приматов* оказалась удивительно *низкой* ( $D$  менее 0,1). У *птиц* уровень различий между *родами* соответствует различиям между *подвидами* *дрозофил*. Высказано предположение (Н.Н.Воронцов), что у *позвоночных* молекулярная эволюция идет, в основном, за счет *регуляторных* генов, а у *беспозвоночных* — за счет *структурных* генов, и связаны, соответственно, с

разными типами онтогенеза (детерминированным развитием у насекомых, и регуляторным развитием у позвоночных).

Другая проблема – при совместном обитании тесно связанных видов одного рода между ними возникают размытые границы. Известны примеры, когда виды, хорошо различающиеся на большей части ареала, становятся плохо различимыми в каких-то узких (более или менее) гибридных зонах, возникают как бы цепи форм. Похоже, что подобные ситуации встречаются в природе чаще, чем это предполагалось еще недавно, и они заслуживают пристального внимания.

## 5. Современный сальтационизм

Существуют представления о сальтационном, внезапном образовании новых видов, вне действия отбора, путем крупных *скачков*. Эта идея своими корнями восходит к глубокой древности. В XX в. эти идеи старались обосновать, обращая внимание на наличие «*организационных признаков*», выходящих якобы за рамки обычных приспособлений (А.Келликер, Э.Зюсс, О.Шиндевольф), или внезапное появление видов путем крупных *мутаций* (С.И.Коржинский, Г. де Фриз, У. Бэтсон, Р. Гольдшмидт).

Такие подходы (*сальтационизм*) оспаривают дарвиновский тезис о постепенном ходе эволюции (*градуализм*). Заметим, что сам Ч. Дарвин, хотя вслед за Лейбницем отмечал отсутствие в природе скачков («*Natura non facit saltum*»), не отрицал возможность возникновения эволюционных новшеств «по законам роста и корреляций». В последнее время идея о скачкообразном характере возникновения видов вновь находит сторонников как среди генетиков, так и со стороны палеонтологов.

Для многих групп организмов известны так называемые *макрмутации* (системные мутации, мутации мастер-генов) — мутации, результатом которых является появление у особи признака, характерного для других крупных таксономических групп. Например, мутация *tetraptera* ведет к появлению у дрозофилы и домовых мух второй пары крыльев — признака другого отряда насекомых. В результате мутации *aristopedia* у насекомых вместо антенны возникает нога. Такие *системные* мутации заметно меняют ход онтогенеза. Мутации *hairless* и *nude* ведут к появлению голых (безволосых) мышей, кошек, собак, овец. Мутация мопсовидности ведет к редукции межчелюстных костей и, как следствие, сокращению размеров лицевой части черепа у человека, собак, кошек, свиней.

Подобные факты привели **Р.Гольдшмидта** в 40-е годы XX в. к представлению, что эволюция может происходить за счет фиксации резких перестроек морфогенеза, вызванных единичными *системными* мутациями — через возникновение «*многообещающих монстров*». В разной форме эту идею поддержали другие учёные, которые развили концепцию *внезапного* формирования на основе хромосомных перестроек, полиплоидии, гибридизации видов.

В 60-е годы XX в. было показано широкое распространение *дупликаций* генов (удвоения участков ДНК) при образовании полипептидных цепей гемоглобина и других сложных белков (С. Оно). Фермент карбоангидраза у плацентарных и сумчатых млекопитающих образован двумя полипептидными цепями, а у беспозвоночных, рыб и птиц — одной. Эта дупликация могла произойти при возникновении млекопитающих около 200 млн лет назад.

За последние 2-3 десятилетия показаны многочисленные факты *горизонтального переноса* готовых блоков генетической информации между таксонами.

Все эти открытия и факты не противоречат дарвиновской концепции постепенного видообразования. Одна мутация *безволосости* у предков современного *моржа* не могла привести к возникновению безволосости как видового признака без многочисленных дополнительных адаптивных изменений в строении кожи, подкожной жировой клетчатки, механизма кровоснабжения и терморегуляции и пр. Возникновение (и распространение в пределах вида) этого *комплекса адаптации* должно было происходить на протяжении множества поколений. Любой «многообещающий монстр», возникший в результате одиночной мутации, должен был пройти все обычные стадии микроэволюции:

— должна была возникнуть не одна, а хотя бы небольшая, но *группа* измененных особей;

— должна была возникнуть генетическая *изоляция* такой группы от исходной формы;

— новая форма должна была пройти «*шлифовку*» естественным отбором на протяжении многих поколений, прежде чем образовать собственную экологическую нишу и стать видом.

Убыстрение эволюции, несомненно, происходящее после приобретения каких-то принципиальных приспособлений (*ароморфозов*) и обеспечивающее выход группы в новую адаптивную зону, в эволюционном масштабе мо-

жет внешне выглядеть как скачок, сальтация, не являясь таковым на самом деле.

Вторая разновидность современного сальтационизма — гипотеза *прерывистого равновесия*, или *пунктуализма* (С.Гоулд, Ф.Стенли, Н.Элдридж). Суть пунктуализма состоит в допущении, что эволюция идет *только скачками*, в промежутки между которыми наблюдается длительный застой — *стазис*. При изучении ископаемых остатков пресноводных *моллюсков* в отложениях африканского озера *Туркана*, а также некоторых рептилий и млекопитающих не удалось обнаружить переходных форм между видами, характерными для разных непрерывных горизонтов отложений. Периоды же стазиса для некоторых видов моллюсков, по их подсчетам, продолжались  $10^5$ — $10^7$  поколений. Затем виды моллюсков за сравнительно короткое время ( $10^3$ — $10^4$  поколений) якобы обнаруживали изменчивость и давали начало дочерним видам. По мнению пунктуалистов, таким путем образованы примерно 95% видов. Это должно было произойти в результате преимущественного преобразования периферических изолятов в пределах единой популяции и *без участия отбора* (вымирание предкового вида допускается без конкуренции, новый и предковый виды не отличаются по адаптивности).

Критика данной гипотезы. Существуют объективные трудности в анализе процесса изменчивости на ископаемом материале, во-первых, ввиду его редкости, что не позволяет исключить возможных переходов между видами, во-вторых, из-за возможных смещений места захоронения организмов после их гибели (о переносе на большие расстояния водой и смещении осадочных пластов писал еще Ч.Дарвин); в-третьих, есть данные (в том числе и для ископаемых моллюсков оз. Туркана) об одновременном возникновении эволюционных изменений (в результате оттеснения предкового вида на прилегающие территории); в-четвертых, связь между скоростью морфологической эволюции и процессами видообразования, как показывают многочисленные современные данные, отсутствует.

Американский палеобиолог Дж.Г.Симпсон, обсуждая роль *горизонтального переноса* генов в эволюции заметил, что такое явление «не остается за границами синтетической теории, а раздвигает их шире». То же самое можно сказать и о других фактах, лежащих в основе разного рода сальтационных взглядов. Пока не найдено ни одного доказательства, что исходный механизм эволюции в природе — возникновение видов — носит не приспособительный характер, «обходится» без естественного отбора и возникновения адаптации.

## 6. Концепция автоэволюции

В конце 80-х гг. XX в. шведский биолог **А. Лима-де-Фариа** в качестве альтернативы синтетической теории эволюции (*неодарвинизму*) разработал *концепцию автоэволюции*. Основное её содержание составляет полемика с дарвинизмом и *полное отрицание* роли естественного отбора. *Главной движущей силой* эволюции объявляются *физико-химические процессы*, протекающие во Вселенной, а *главным механизмом развития* - *самосборка* составных частей различных объектов (атомов, молекул, органелл, клеток и т.д.). Доказательная часть насыщена *аналогиями* между строением биологических объектов и минералов (по законам логики, аналогия не может служить доказательством). Роль генов и хромосомы в механизмах эволюции предлагается считать *второстепенной*.

Данная концепция, по сути, является *обновлённым вариантом* и *комбинацией идей* номогенеза, сальтационизма и неоламаркизма, по многим позициям не выдерживает критики и противоречит многочисленным фактам, но вызывает интерес как *попытка* создать цельную эволюционную теорию на каких-то новых принципах, а отдельные её положения вполне *справедливы* (о важном значении физико-химических механизмов в эволюции живой и неживой материи, о предбиологической эволюции, о самосборке как одном из механизмов развития) и *могут быть интегрированы* в синтетическую теорию эволюции. Ниже представлены основные положения концепции автоэволюции из книги А.Лима-де-Фариа «Эволюция без отбора: Автоэволюция формы и функции», М., Мир, 1991.

### *Отрицание естественного отбора*

Неодарвинизм начинает *не с того конца* эволюционного процесса, т.е. с завершающего события в формировании видов и популяций. Ни одно явление нельзя понять, пытаясь искать его механизм в его последствиях, а не в его причинах. Анализ видов и популяций не может вскрыть причин эволюции; только начав с противоположного конца, т. е. с происхождения формы и функции, возникших вместе с первичным формированием вещества и энергии, можно понять механизм эволюции.

*Никакого отбора не существует*; отбор — это термин, от которого следует решительно отказаться, если мы хотим понять физико-химическую основу эволюции. В физике или химии отбор не играет никакой роли. Ни в одной книге по физике или химии не используется слово «отбор». Отбор —

абстрактная система выбора; его нельзя налить в сосуд или взвесить; это не материальный компонент Вселенной, а поэтому его нельзя рассматривать как механизм материального процесса эволюции.

*Биологическая эволюция — завершающий*, а не начальный процесс.

Биологической эволюции предшествовали *три автономные эволюции*: биологическая эволюция — неизбежное следствие трех предшествовавших ей эволюции и *канализирована* ими.

### ***О предбиологической эволюции***

*Три предшествующие эволюции* уже вполне сложились ко времени возникновения биологической эволюции. Биологической эволюции предшествовали: 1) эволюция элементарных частиц; 2) эволюция химических элементов и 3) эволюция минералов; каждая из них протекала в соответствии со своими собственными правилами и канализировала эволюцию следующего уровня.

*Эволюция элементарных частиц* характеризуется следующими чертами: 1) все частицы произошли лишь от частиц двух основных типов: кварков и лептонов; 2) создание новых форм основывалось на комбинировании; 3) организация осуществлялась при участии принципов симметрии; 4) в эволюции элементарных частиц преобладала упорядоченность.

Принципы *эволюции химических элементов*: 1) все элементы происходят от одной «формы» — водорода; 2) в создании новых форм использовалось комбинирование; 3) число вариантов было ограничено и невелико; 4) в их эволюции преобладала упорядоченность.

*Эволюция минералов* характеризуется чертами, сходными с чертами предшествовавших эволюций: 1) все виды минералов относятся к одной из семи кристаллографических систем, но главным образом к кубической; 2) в создании новых форм использовалось комбинирование; 3) число форм относительно невелико; 4) организация осуществлялась при участии принципов симметрии; 5) в эволюции минералов преобладала упорядоченность.

*Автономная эволюция* элементарных частиц создала *физический импринт* (отпечаток, слепок, образец). *Автономная эволюция* химических элементов создала *химический импринт*. *Автономная эволюция* минералов создала *минеральный импринт*; она выработала много базовых форм и функций, которые впоследствии использовались биологической эволюцией.

Каждый уровень находится в плену правил комбинирования, установленных предыдущим уровнем, и его эволюция может протекать лишь по каналам, уготованным более ранним импринтом.

### **Об эволюции форм (структур)**

Биологическая эволюция полностью обусловлена упорядоченностью трех предшествовавших эволюций. **Гравитация** — основной детерминант организации и эволюции жизни. **Свет, температура, электричество и магнетизм** играют важнейшую роль в канализации эволюции.

Силы **гравитации** определяют послойное распределение химических веществ в оплодотворенном яйце, направляя таким образом **дифференцировку** зародыша.

Элементарные частицы создают новые формы путем **комбинирования**; атомы образуют новые молекулы путем комбинирования; азотистые основания образуют последовательности ДНК путем комбинирования; последовательности ДНК образуют прерывистые гены путем комбинирования; клетки строят организмы путем комбинирования.

Формы, характерные для корней, стеблей, листьев, цветков и плодов, а также формы тела животных и его сегментацию можно обнаружить хотя и в зачаточных, но по существу сходных **паттернах** (образцах) минералов.

**Формы, характерные для биологических систем, обнаруживаются у минералов** и происходят от них; как теперь можно видеть, такое сходство обусловлено сходством атомной и молекулярной организации.

Основные **паттерны** листьев, скелетов или любой другой биологической формы можно проследить в обратном направлении **до минералов** и до симметрии материи.

### **Об эволюции функций**

Каждая биологическая **функция** формируется на основе какого-то **неорганического** предшественника, так что можно проследить ее происхождение вплоть до элементарных частиц.

**Биологические функции уже наличествуют у минералов** и ведут свое начало от них; сходство функций основано на химическом сходстве, которое прежде оставалось невыявленным.

**На биологическом уровне не возникает ничего существенно нового.** Каждый уровень вносит новшества только путем **комбинирования** прежних компонентов, но не создает ничего в корне нового; новыми являются только комбинации.

## О генах

*Ген играет определенную, но второстепенную роль.*

У воды и кальцитов генов нет, а между тем они сохраняют фиксированный **паттерн**, который в то же время допускает возникновение тысяч вариаций основной формы. *Типы симметрии, характерные для биологических систем, уже имеются в минералах, хотя последние лишены генов.*

**Снежинки** встречаются в тысячах различных вариантов, но все они имеют гексагональную симметрию. Известно более 2000 форм кальцита, и все они относятся к гексагональной кристаллографической системе.

*Основные функции гена; 1) контролируемое повторение данной структуры; 2) создание дополнительной упорядоченности, обеспечиваемой строгой локализацией в определенной органелле; 3) необычайное ускорение процессов; 4) закрепление альтернатив.*

*Ген не порождает форму или функцию, он лишь закрепляет одну из имеющихся альтернатив, внедряя генный продукт в минеральный остов. Хромосома играет определенную, но лишь второстепенную роль; хромосома не вносит ничего существенно нового.*

Ген появился на поздних стадиях эволюции клетки; до его появления основные формы и функции определялись физико-химическими и минеральными **импринтами** (отпечатками, слепокми).

Основные формы листьев уже представлены у минералов; у них можно найти также основные формы позвонков. Ген только *закрепляет* и воспроизводит одну из альтернатив, в результате чего лист приобретает овальную или ланцетовидную форму, а позвонки оказываются короткими или длинными.

**Репликация** уже происходит у минералов в виде взаимной подгонки соответствующих атомов; регенерация, наблюдаемая у растений и животных, уже имеет место у *минералов*, способных восстанавливать идеальный кристалл из маленького обломка; при дроблении яйца возникают формы, сходные с *мыльными пузырями*.

Весь **мутационный процесс** направляется *молекулярными ограничениями*, налагаемыми на уровне нуклеиновых кислот и белков. Недавние исследования эволюции ДНК показали, что мутационный процесс канализирован.

**Ферментативные процессы** могут протекать в клетке и без участия ферментов; последние лишь ускоряют процессы, иногда в миллионы раз.

## Самосборка как основной механизм развития

*Клетки и организмы не представляют собой машины*, как утверждает неodarвинизм, поскольку они образуются путем процессов *самосборки*, в которых каждая клетка распознает другие и непосредственно связана со всей структурой.

*Машина* состоит из совершенно разных частей, и ей необходима согласованная организация только на уровне *конечной функции*, тогда как клетка строится *изнутри*. На каждом этапе происходит процесс взаимного химического узнавания ее компонентов.

*Самосборка* происходит *на всех уровнях* — от уровня элементарных частиц до уровня организмов: самосборка — процесс автоматический и иерархический: из частиц строятся атомы, из атомов — макромолекулы, из макромолекул — клетки, из клеток — организмы, организмы путем самосборки образуют сообщества.

*Сообщества образуются путем самосборки организмов*, точно так же, как организмы образуются путем самосборки клеток. Как те, так и другие процессы самосборки регулируются простыми химическими и физическими стимулами, распознаваемыми рецепторами.

### *Элементы ортогенеза и номогенеза*

Эволюция создавала *ограничения на каждом новом этапе*.

У растений и животных клеточные органеллы (за исключением хлоропластов) одинаковы; число различных клеточных типов у человека равно примерно 260, а число типов животных — только 26.

*Число форм лимитировано и невелико* из-за ограничений, налагаемых изначальной организацией материи.

Образование групп регулируется *химической информацией*, которой обмениваются индивидуумы данного сообщества в форме пищи, слюны и секретов половых желез. Химические вещества, выделяемые различными органами, подавляют или стимулируют размножение, регулируя численность популяции. *Эндогенные факторы направляют миграцию*, а физические факторы обуславливают сборку.

### *Элементы сальтационизма*

*Биологическая эволюция необязательно должна происходить медленно*; некоторые процессы занимали несколько дней, а не многие столетия.

«Завоевание суши» позвоночными могло произойти за несколько **дней** или **лет**. Человек и все млекопитающие совершают сходный переход из водной среды в воздушную при рождении, и длится он всего несколько минут.

Мутации у растений могут происходить **скачками**, сразу создавая различия на уровне **семейств**, а мутации у насекомых могут привести к появлению **дополнительных конечностей**, т. е. признаков, свойственных представителям других **классов** беспозвоночных.

**Оленя можно превратить в кита** в результате химических воздействий и относительно быстрых событий.

**Вымирание** видов обусловлено «**видовыми часами**» (генетическая программа самоуничтожения) или какими-то другими пока неизвестными причинами.

### *Полемика с дарвинизмом*

**Мимикрия** представляет собой результат **изоморфизма** и **изофункционализма**, направлявших эволюцию растений и животных (не адаптацию!).

Насекомое похоже на лист, а орхидея — на пчелу, потому что в основе их строения лежат одни и те же **паттерны** и функции, унаследованные от минералов.

**Половой диморфизм и брачное поведение:** яркая окраска самцов птиц, насекомых и моллюсков связана с высокими температурами в тропиках. Яркая окраска моллюсков тропических морей не может быть связана с половым отбором по той простой причине, что многие из них — гермафродиты.

**Адаптация** обусловлена тем, что организм изначально состоит из тех же физико-химических компонентов, что и окружающая его среда; поэтому он может приспосабливаться к среде, но ему необязательно достигать при этом оптимального состояния.

Организмы способны адаптироваться, потому что в процессе эволюции у них развились физико-химические **рецепторы**, которые дают им возможность оценивать происходящие в среде изменения и соответственно изменять свои реакции. **Адаптация** — это главным образом **внутреннее** состояние.

*Ни одна адаптация не бывает оптимальной или перманентной.* Фотосинтез — одна из самых древних биологических функций — далек от оптимальности. Адаптация возникает главным образом за счет **внутренних** механизмов.

*Каждый уровень организации жизни **противодействует** среде, из которой он возник; в противном случае он не мог бы поддерживать свою независимость как структура. Такое противодействие дает возможность частично избежать влияния среды (т.е. роль адаптаций незначительна).*

*Противодействие среде **возрастало** в процессе эволюции. Ген, хромосома, клетка, организм, вид и тип благодаря своей собственной организации в значительной степени **избегают** воздействия среды.*

Примером ***преадаптаций***, которые отрицает дарвинизм, служит образование пениса у моллюсков, который отсутствует у рыб, рептилий и большинства птиц и внезапно появляется вновь у млекопитающих

### **Социальные явления**

*Социальные явления имеют главным образом физико-химическую природу. Автоэволюционизм способен изменить интерпретацию многих явлений, относящихся к области **социобиологии**.*

К борьбе за ***справедливость*** и истину человека побуждают *физические и химические стимулы*, возникающие в его организме.

*Главный вывод, вытекающий из автоэволюционизма, состоит в том, что никакая упорядоченность, никакая форма или функция не возникает в природе и не исчезает; они только трансформируются путем **комбинирования**.*

***Резюме.** В эволюционной биологии действительно существуют нерешённые проблемы. Предложены теории эволюции, **альтернативные** синтетической. Может быть, когда будут выяснены основные закономерности эволюции биогеоценозов, обнаружены иные пути развития живого во Вселенной, тогда современное эволюционное учение, основанное на теории естественного отбора, окажется лишь составной частью какой-то общей теории развития органического мира. Пока же эволюционная теория с каждым новым принципиальным открытием в биологии укрепляется. Так было после открытия основных генетических закономерностей в начале XX в., так было в середине XX в., после открытия генетического кода и успехов в молекулярной биологии, так, вероятнее всего, будет и в дальнейшем.*