

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное агентство по образованию
Ярославский государственный университет им П.Г. Демидова

М.В. Ястребов, И.В. Ястребова

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Учебное пособие

*Рекомендовано
Научно-методическим советом университета
для студентов, обучающихся по специальности Биология*

Ярославль 2008

УДК 575.8
ББК Е 02я73
Я 85

*Рекомендовано
Редакционно-издательским советом университета
в качестве учебного издания. План 2008 года*

Рецензенты:

А.Г. Диунов, канд. мед. наук, доцент кафедры биологии
Ярославской государственной медицинской академии;
кафедра зоологии Ярославского государственного
педагогического университета им. К.Д. Ушинского;

Ястребов, М.В. Теория эволюции: учеб. пособие
Я 85 / М.В. Ястребов, И.В. Ястребова. – Яросл. гос. ун-т. – Яро-
славль: ЯрГУ, 2008. – 176 с.
ISBN 978-5-8397-0615-6

Пособие представляет собой краткий очерк истории эволюционных учений и описание соотношения базовых понятий современной эволюционной теории. Материал включает характеристику методов эволюционной теории, проблему происхождения жизни на Земле, закономерности микро- и макроэволюции и теорию антропогенеза. Рассматривается ряд дискуссионных вопросов эволюционной теории.

Предназначено для студентов, обучающихся по специальности 020201 Биология (дисциплина «Теория эволюции», блок ОПД), заочной формы обучения.

УДК 575.8
ББК Е 02я73

ISBN 978-5-8397-0615-6

© Ярославский
государственный
университет, 2008

Введение

Теория эволюции – совсем молодая наука. С момента опубликования ее первого целостного варианта – теории Ламарка – прошло всего два века. Молодость всегда является причиной ряда проблем. Одна из них состоит в том, что в данной отрасли науки пока мало устоявшихся представлений. Это чрезвычайно интересно для исследователей, но крайне неудобно для студентов, которым приходится рассматривать много дискуссионных вопросов. Надо также учесть, что из всех теоретических отраслей биологии теория эволюции выделяется наибольшим числом межпредметных связей. В биологии практически нет раздела, данные которого не использовались бы эволюционистами. А в вопросе о популяциях эволюционная теория практически слилась с экологией и генетикой, образовав сложнейший конгломерат с условным названием «популяционная биология». Не случайно в программах классических университетов теория эволюции изучается последней из общих теоретических дисциплин. Отсюда следует, что студент, приступающий к изучению данного предмета, должен быть вооружен большим объемом хорошо усвоенных знаний, умением оперировать ими и хотя бы минимальным навыком сравнения взглядов разных авторов. К сожалению, так бывает не всегда. Общий объем знаний и возможности научного анализа у студентов пока невелики. Поэтому им нередко требуется помощь. Это особенно существенно для студентов-заочников, которые лишены возможности прослушать большой курс лекций и обсудить информацию в цикле семинаров.

Авторы настоящего пособия не ставили перед собой цель дать развернутое изложение курса. Для этого существуют учебники. Мы также не пытались просто перебрать все основные определения понятий. Для этого есть словари. Мы сделали своего рода объемистую шпаргалку, где содержатся факты и идеи, которые, на наш взгляд, наиболее существенны в обсуждаемой дисциплине.

Владение понятийным аппаратом любой науки начинается с того, что человек не просто знает ряд понятий, а понимает, в каком соотношении они находятся. Вот на это соотношение мы и делали основной упор. В пособие пришлось ввести очень краткую историческую часть. Без нее трудно понять, откуда вообще взялись те или иные термины или системы представлений.

Читающему это пособие не будет легко. Придется все время помнить, что речь идет о процессе, что процесс этот происходит на огромном пространстве и чрезвычайно растянут во времени. Придется все время вспоминать изученные ранее предметы, потому что у нас нет возможности переобъяснить все пройденное ранее. Однако мы надеемся на любопытство, упорство и ум наших читателей. Неслучайно же Чарльз Ляйель писал: «Хотя мы только срочные жильцы на поверхности этой планеты, ...существующие на одно мгновение во времени, но ум человеческий в состоянии не только исчислить миры, рассеянные за пределами нашего слабого зрения, но даже проследить события бесчисленных веков, предшествовавших созданию человека, и проникнуть в тайники океана и во внутренность твердого земного шара, подобно тому духу, который, по словам поэта, оживляет всю Вселенную».

Глава 1

Теория эволюции как наука

Как всякая другая наука, теория эволюции имеет определение, предмет исследований, цель, задачи и методы.

Теория эволюции – это наука
о закономерностях исторического развития
органического мира

В соответствии с определением, ее *объектом* является вся живая природа Земли в историческом развитии. Таким образом, подобно историкам, физиологам или специалистам по кинетике химических реакций мы имеем дело с наукой о процессах. Данная категория наук сложна, поскольку описание процессов всегда трудней, чем описание структур или иных явлений в статике. Процесс имеет логику развития и определенную последовательность стадий. Понять и связно изложить все это намного трудней, чем запомнить большой объем фактов.

Цель эволюционной теории, опять-таки в соответствии с определением, – всестороннее изучение естественной истории. В рамках цели можно выделить широкий круг конкретных *задач*, которые группируются по *разделам* этой науки. Основные разделы таковы.

История развития эволюционных идей. Польза изучения истории науки очевидна. Во-первых, оно способствует росту общей культуры. Во-вторых, оно дает представление о том, что уже предлагалось и рассматривалось, а что нет. Это избавляет от изобретения велосипеда. В-третьих, зная ход развития чужих идей, легче оценить современное состояние любой проблемы и включить в общее движение научной мысли свои собственные результаты и обобщения. Гете совершенно правильно писал: «В сущности ведь все мы – коллективные существа, как бы мы там ни вертелись: как мало из того, чем мы обладаем и что мы собой представляем, можем мы назвать в самом чистом смысле своей

собственностью!.. Даже величайший гений недалеко ушел бы, если бы он захотел брать все из своего внутреннего мира... Я часто собирал жатву, посеянную другими, мой труд есть труд коллективного существа и носит имя Гете».

Происхождение жизни на Земле. Здесь прежде всего надо выяснить ее кардинальные свойства. Кроме того, говорить об эволюции живой природы крайне затруднительно, если не знать, откуда эта живая природа взялась. Обсуждаемый раздел является наиболее сложным и спорным. Достаточно сказать, что определение понятия «жизнь» до сих пор не сформулировано, а ее главные свойства достоверно не выявлены. Да и само возникновение жизни на Земле слишком удалено от нас во времени. В итоге почти все рассуждения об этапах и механизмах этого процесса носят чисто умозрительный характер, свидетельства в пользу версий являются косвенными, а экспериментальная проверка их неосуществима.

Микроэволюция – учение об эволюционных процессах, происходящих внутри вида. Жизнь на Земле представлена биологическими видами. Любой вид представляет собой качественный этап эволюционного процесса. Отсюда первая задача раздела – создание концепции вида. Надо знать, что такое вид и каковы его критерии. При выяснении механизмов образования нового вида решается ряд иных задач. Во-первых, требуется установить, что является *элементарной эволюционной единицей*, то есть наименьшей группировкой особей с собственной эволюционной судьбой. Необходимо также выявить ее свойства, важные для понимания механизмов эволюции. Во-вторых, надо знать, что является *элементарным эволюционным материалом*. Имеются в виду минимальные наследуемые новообразования, обеспечивающие появление новых видовых свойств. В-третьих, следует знать *элементарные эволюционные факторы*, иными словами, движущие силы эволюции. В-четвертых, нужно обнаружить *элементарное эволюционное явление* – минимальный регистрируемый шаг эволюции. В-пятых, полагается понимать, что является *результатом микроэволюции*. И это единственный вопрос, ответ на который можно дать сразу: результатом является новый биологический вид.

Макроэволюция (филогенетика) – учение об эволюции надвидовых таксонов, называемых также филогенетическими группами. Понятно, что таксоны от рода до царства включительно об-

разуются гораздо дольше, чем отдельные виды. И основная задача этого раздела – изучение меняющейся организации живых существ (их строения, физиолого-биохимических признаков и поведения). Здесь рассматриваются *темпы* эволюции и *сроки существования* таксонов разного ранга, *направления, формы и правила* эволюции филогенетических групп, закономерности *эволюции органов и функций*, *эволюция онтогенеза* и ряд других вопросов.

Антропогенез – учение о происхождении человека. Немудрено, что наша собственная история, в том числе эволюционная, интересует нас очень сильно. Сейчас нет биологического вида, о происхождении которого было бы известно так много, как о происхождении человека. Это позволяет экстраполировать имеющиеся данные на другие виды и лучше понимать механизмы их преобразования. Теория антропогенеза пытается ответить на несколько важнейших вопросов: место человека в живой природе; предпосылки «очеловечивания» животных; ближайшая предковая группа животных и ее свойства; факторы эволюции человека; этапы морфологической эволюции; возникновение социальности человеческого типа; образование современных рас; современный эволюционный статус человека; перспективы его эволюции.

Говорить о специфических *методах* эволюционной теории затруднительно, хотя мы более детально рассмотрим их в одном из следующих разделов. Эта наука использует методы практически всех остальных биологических дисциплин, а также небологических – геологии, климатологии, математики, химии и многих других. Она связывает данные этих наук друг с другом и кладет разнообразные факты и связи на ось геологического времени. Она занимается крупными обобщениями, и в этом ее основная суть. Подобная работа очень непроста. И для нас важны не столько даже методы, сколько два дополняющих друг друга *подхода*, которые используются в эволюционной теории. Первый из них – **принцип историзма: познавать настоящее, изучая прошлое**. Поясним это на примере. В школе нам всем показывают эволюционный ряд предков лошади. Не имей мы этого ряда, было бы неизвестно, из чего и как сформировался комплекс признаков современных лошадей. Обсуждаемый принцип позволяет многое понять в путях и механизмах возникновения свойств живущих ныне организмов. Второй принцип – **принцип актуализма: по-**

знавать прошлое, изучая настоящее. Например, у эмбрионов нынешних птиц и зверей глотка пронизана жаберными щелями. На основании этого, мы понимаем, что среди далеких предков этих классов были рыбы. Принцип помогает узнать хоть что-то о предковых формах современных видов, ибо обнаружение правильного ряда ископаемых форм – дело крайне редкое.

Все сказанное позволяет понять, что теория эволюции относится к числу фундаментальных биологических наук, изучающих наиболее общие законы существования живой материи, безотносительно к систематической принадлежности организмов. По числу межпредметных связей она не имеет себе равных в биологии.

Мы перечислили классические разделы эволюционной теории. Теперь логично будет вести речь о том, откуда они все взялись, то есть о предпосылках возникновения эволюционной идеи, а также о первых эволюционных системах представлений, которые стали базой для современного состояния этой интереснейшей науки.

Глава 2

Предпосылки возникновения эволюционных учений

Если вникнуть в бытовые представления людей древних обществ, легко понять, что эволюционным взглядам неоткуда было взяться. Человек рождался, проживал долгий век и на протяжении всей своей жизни видел перед собой одну и ту же пчелу или репу. Временные масштабы нашей жизни ничтожно малы рядом с временем, потребным для возникновения хотя бы одного нового биологического вида. Немудрено, что люди подвергались гипнозу очевидности, и мир казался им незыблемым, неизменным в своей живой части. Поэтому требовалось большое усилие на преодоление стереотипа мировосприятия. Это усилие заняло у человечества долгие века.

Все предпосылки могут быть разделены на две большие группы.

I. Философские. Данная группа предпосылок определяет самые общие подходы к изучению окружающей действительности и указывает на то, что эволюционные представления возможны в принципе и, более того, целесообразны. Мы не будем пересказывать содержание философских трактатов, а остановимся лишь на немногих положениях, существенных для изучаемого предмета. Они относятся к временам античной философии, когда закладывались первые основы современной научной методологии. Начинать разговор с Античности тем более целесообразно, что весь ход развития эволюционной теории шел в рамках европейской научной традиции. Итак, о предпосылках.

1. Диалектика. Еще в 5 в. до нашей эры Гераклит Эфесский сформулировал несколько важнейших положений. Суть первого из них в том, что Вселенная представляет собой нечто единое. Говоря современным языком, можно утверждать, что она является не кучей разрозненных, обособленных предметов и явлений, а сложной системой, где все части взаимосвязаны и взаимозависимы.

мы. Второе положение утверждает, что Вселенная (в частности, живая природа) постоянно меняется во времени. Гераклит пишет: «...именно потому, что чувства наши обманывают нас, мы видим покой и неподвижность там, где все на самом деле – одно лишь непрерывное движение... Все – непрерывный прилив и отлив... Как дитя играет с песком, пересыпая, рассыпая и собирая его, так нестареющая вечность играет с миром... Никто не входил дважды в один и тот же поток, ибо воды его, постоянно текущие, меняются... Текут наши тела, как ручьи, и материя вечно возобновляется в них, как вода в потоке». В третьем положении говорится, что изменения, происходящие во Вселенной, закономерны: «Мир, единый из всего, не создан никем из богов и никем из людей, а был, есть и будет вечно живым огнем, закономерно воспламеняющимся и закономерно угасающим...» Более того, Гераклиту удалось верно выделить одну из фундаментальных основ преобразований мира. Эта основа сейчас известна как закон единства и борьбы противоположностей. Автор пишет: «Война – отец всего, царь всего. Одних она сделала богами, других – людьми, одних – рабами, других – свободными. Должно знать, что все происходит и уничтожается в силу раздора... Без борьбы нет противоположностей, без противоположностей нечему соглашаться, нет жизни, мира, гармонии. Все расторгается внутренней враждой и стремлением к высшему единству дружбы и гармонии». Эти противоположности, образующие единство, мы постоянно наблюдаем в виде жизни и смерти, сна и бодрствования, синтеза и разложения веществ в организме и т.д.

2. Материализм как способ мировосприятия не менее важен в качестве предпосылки возникновения эволюционных идей. Древнегреческая школа атомистов, представленная Левкиппом, Демокритом и их последователями, принимает за основу своих представлений постулат о реальности и познаваемости мира. Действительно, если мир нереален, как утверждают многие идеалистические течения, а также непознаваем, нет нужды как в эволюционной теории, так и в науке вообще. Подобно Гераклиту, атомисты полагают, что все в мире происходит не случайно, но в силу определенных причин. Они делают попытку объяснить устройство мира и считают, что он состоит из атомов и пустого пространства. Атомы бесконечны в числе, различны по форме и ве-

личине, непроницаемы, неделимы, неизменны и вечны. Они вечно падают в бесконечном пространстве, вращаясь вокруг своей оси, совершая боковые движения, соединяясь друг с другом и разъединяясь. Разнообразие тел обусловлено разнообразием комбинаций, в которые временно вступают атомы. Все на свете – это одна лишь механика самоподвижных атомов, не нуждающихся во внешнем толчке. Таким образом, мир является отличным объектом исследований, и изучать его можно не только в пространстве, но и (подчеркнем это) во времени.

3. Атеизм в античном мире был большой редкостью. Между тем без атеистического мировоззрения наука нормально развиваться не может. И уже в глубокой древности это осознавалось многими исследователями. Вот несколько характерных цитат: «Люди приписывать склонны божественной воле те вещи, в коих рассудком своим доискаться не могут причины» (Тит Лукреций Кар); «О богах не могу знать ни то, что они есть, ни то, что их нет, ибо многое мешает знать это – неясность предмета и краткость человеческой жизни» (Протагор); «Одна и та же суетность заставляет увековечивать нашу память и верить в ложь загробной жизни... Все это – детские иллюзии, мечты жадно стремящегося к вечности человечества» (Плиний Старший). Атеизм необходим исследователю по нескольким причинам. Во многих религиях в той или иной форме проповедуется идея о неисповедимости божьих путей. А раз так – к чему наука? Недаром замечательные фантасты братья Стругацкие сказали, что религия – это способ все понять, ничего не познавая. Кроме того, по многим религиозным доктринам, мир создается богами вечным и неизменным. Это обесмысливает его изучение на длинных отрезках времени, то есть в эволюционном аспекте. Наконец, в основе божественных актов лежит чудо. Чудеса же, как известно, находятся вне сферы закономерностей. А наука изучает именно закономерности и чудесами не занимается. Сказанное не является антиклерикальной пропагандой. Религия – личное дело каждого. Просто надо помнить, что научное и религиозное мировоззрения принципиально различны. Смешивать одно с другим не стоит. Атеистичность людей науки имеет, если можно так выразиться, профессиональный характер. Она вынужденная. В старые времена, когда церковь была куда более сильным социальным институтом, это приводило к

тяжелым конфликтам между наукой и религией, точнее, между исследователями и деятелями церкви. По счастью, в настоящее время столь острого противостояния уже нет, хотя элементы конфронтации до конца не изжиты.

II. Естественнонаучные. Сюда входят положения многих наук (не только биологических), которые самыми разными способами подвели ученых к мысли, что Земля и ее природа закономерно изменяются во времени. Обратимся к конкретным примерам.

1. Космогония. Интерес к небесным телам гораздо древнее телескопа. Если брать гипотезы, имеющие отношение к науке, то начать следует, наверно, с немецкого философа Иммануила Канта. В середине 18 в. в работе «Всеобщая естественная история и теория неба» он высказывает следующие идеи. Материя изначально находится в состоянии «простейшего хаоса». Из него, то есть «из рассеянных в пространстве элементов мирового вещества» за счет сил притяжения образуется шарообразная туманность. Из таких туманностей, вращающихся вокруг своей оси, образуются в дальнейшем звезды, планеты и их спутники. Эти системы не вечны. Их смерть дает материал для рождения и жизни новых миров. Приведем цитату из Канта: «Все звезды, которые глаз открывает в глубине неба, где они, по-видимому, рассеяны без счета, суть солнца и центры подобных систем... Каждое из этих солнц, вместе с обращающимися вокруг него планетами, само образует особую систему; однако это не мешает такому солнцу быть членом еще большей системы, подобно тому, как Юпитер и Сатурн, несмотря на свиту своих спутников, входят в строй еще большего мира. По аналогии нельзя сомневаться в том, что все эти системы возникли и образовались так же, как та, в которой мы находимся, – из мельчайших частиц элементарного вещества, наполнявшего пустое пространство...»

В 1797 г. французский исследователь Лаплас в работе «Изложение системы мира» предлагает версию образования Солнечной системы. Согласно этой версии, из бесформенной туманности в космосе образовалась шарообразная, ставшая Солнцем. При вращении вокруг своей оси она отбрасывала кольца вещества, подобные кольцу Сатурна. Из колец формировались планеты. Если они

тоже отбрасывали кольца, из тех получились спутники. Потом происходило охлаждение планет и спутников.

В том же 18 в., еще до Канта и Лапласа, замечательный французский биолог Жорж Бюффон в книгах «Эпохи природы» и «История Земли» отчетливо указывает, что материя без движения никогда не существовала. Вся Вселенная, будучи материальной, весьма подвижна и изменчива. Это в полной мере относится к нашей планете. Бюффон выделяет несколько важных этапов в истории Земли. Она первоначально была в расплавленном состоянии и имела за счет вращения форму шара. От общей массы вещества отдалаются легкие частицы (водяной пар и т.д.) и образуется атмосфера планеты. Земля постепенно остывает и отвердевает с поверхности. При дальнейшем охлаждении и падении температуры ниже точки кипения воды начинаются ливни, и постепенно формируется мировой океан. В этот период планета целиком покрыта водой. Именно в океане зарождается жизнь. По Бюффону, организмы – это сочетания особых органических молекул, которые во Вселенной вездесущи, универсальны, вечны. Любой организм – это определенная их комбинация. Смерть есть разрушение комбинации и освобождение молекул, которые позднее включаются в состав других живых существ. Организм растет и развивается за счет молекул, получаемых с пищей. Пол потомства определяется относительным количеством мужских молекул в смеси мужского и женского семени. Следующим этапом становится спад воды и образование в Мировом океане единственного континента. Со временем он заселяется животными и растениями, мигрировавшими из океана, а затем разделяется на несколько материков. Финальный этап – появление человека.

Не будем обсуждать недостатки этих первых космогонических гипотез. Для нас важен сам факт их появления в обществе, где господствовали представления о Сотворении мира. Космогонисты стали своего рода научными революционерами. Энгельс писал о них: «Вопрос о первом толчке был устранен; Земля и вся Солнечная система предстали как нечто ставшее во времени... Если Земля была чем-то ставшим, то чем-то ставшим должны были быть также ее теперешние геологическое, географическое, климатическое состояния, ее растения и животные, и она должна была иметь историю не только в пространстве – в форме распо-

ложения одного подле другого, но и во времени – в форме последовательности одного после другого». Немудрено, что работы Бюффона вызвали резкую реакцию церкви. В одной из анонимных брошюр того времени говорилось: «В то время, как другие писатели, развлекая нас историей отдельного насекомого, умеют вознести нас мыслью к творцу, господин Бюффон, объясняя устройство мира, позволяет нам почти не замечать творца». Эту оценку можно рассматривать в качестве комплимента исследователю. Тем не менее Сорбонна постановляет сжечь крамольные произведения руками палача, а самого Бюффона вынуждают публично отказаться от своих взглядов: «Я отказываюсь от всего того, что сказано в моей книге относительно образования Земли, и вообще от всего, что может показаться противоречащим рассказу Моисея». К чести Бюффона надо сказать, что через пятнадцать лет после отречения он вновь публикует свои трансформистские концепции.

2. Геология и палеонтология. Масштаб объектов этих родственных наук куда меньше, чем у космогонистов, зато можно получить гораздо больше конкретных фактов. Еще в Античности Овидий со ссылкой на Пифагора указывает на следующие явления: твердая земля превращалась в море, а море изменялось в землю (морские раковины лежат на далеких расстояниях от океана, и якорь встречается на вершине гор); многие долины были прорыты течением воды, и наводнения смывали горы в море; реки покидали свои русла и вновь появлялись в других местах; острова соединялись с материком посредством нарастания дельт и новых осадков; полуострова отделялись от материка, ибо море размывало перешейки. Очень красиво пишет Аристотель: «Распределение суши и моря в некоторых странах не всегда остается одинаковым. Часто море является там, где была суша, и снова является суша, где было море; и есть повод думать, что такие изменения совершаются по известным законам и в известный период времени... Изменения Земли так медленны в сравнении с коротким периодом нашей жизни, что на них не обращают внимания... Так как время не иссякает, а Вселенная пребывает вечно, то ни Танаис (Дон), ни Нил не текли от века. Места, из которых они возникли, были некогда сухи, и в будущем есть предел их течению; но для времени пределов нет... Да и соемое море непрерывно покидает одни зем-

ли и наводняет другие. Поэтому одни и те же пространства на Земле не всегда остаются одни морями, другие континентами; напротив, все изменяется с течением времени».

Общие идеи древних были верны. Осталось сделать геологию наукой. Один из крупных шагов в этом направлении – труд Джемса Хэттона «Теория Земли», изданный в 18 в. В нем четко обозначены *задачи геологии* – изучение пластов земной коры и объяснение их происхождения. Само слово «происхождение» – это эволюционный подход к объекту исследований. Не менее интересны написанные в том же веке работы Михаила Ломоносова. В трактате «О слоях земных» он выделяет *факторы*, обуславливающие изменения планеты – внешние (воздух и вода) и внутренние, связанные с действием подземного жара. Ломоносову принадлежат также некоторые верные объяснения геологических явлений. Так, он указывает, что песок – результат измельчения камней: «Камни переворачиваются, шатаются... и отъедают от себя взаимно множество мелких частей, то есть песчаных зерен». Он выявляет растительное происхождение торфа и показывает, что каменный уголь – это результат бескислородного обугливания торфа в глубине грунта. По его мнению, перемещение водных бассейнов по поверхности планеты происходит вследствие «поднятия и опущения земной поверхности».

В 1802 г. Жан Батист Ламарк выпускает книгу «Гидрогеология», где говорится о роли воды в изменениях поверхности Земли. Для нас важна ее основная идея: постепенное изменение лика Земли за огромные промежутки времени под влиянием естественных сил, которые имеют одну и ту же природу от глухой геологической древности до сегодняшнего дня. Еретическая по тому времени идея о древности Земли и о ее естественных преобразованиях была детально разработана великим британским геологом Чарльзом Ляйелем. В своей знаменитой книге «Основы геологии» он делит факторы, трансформирующие планету, на водные и огневые и считает, что те и другие служат как разрушению, так и созиданию. Ляйель изучал минеральные источники, наземные и подземные ключи, горные и равнинные реки, прибои, приливы и отливы. Он детально описал механизмы образования долин, разрушения берегов, изменения речных русел, формирования дельт, островов, мелей, наносов и т.д. На местах, далеких от вулканов и землетрясений (мор-

ские побережья Балтики, Скандинавии и западной части Южной Америки), он показал медленные тектонические движения континентов. В этой части работы общий вывод таков: «Нет сомнения, что все существующие материки и подводные бездны произошли от подобного рода движений, продолжавшихся неисчислимы периоды времени; а обнажение, которому суша, по-видимому, всюду подвергалась, дает повод думать, что она была поднята из глубин рядом движений, направленных вверх и продолжавшихся в течение неопределенных периодов». Обилием материала, доказательностью, стройностью изложения и последовательным проведением главной идеи книга произвела громадное впечатление на современников. Одним из них был Чарльз Дарвин, младший друг и во многом ученик Ляйеля.

Упомянем еще об одном интересном исследователе. В середине 19 в. Жан Агассиц выпускает две работы – «Этюды о ледниках» (1840) и «Система ледников» (1841). В них показано, что все места, где ныне встречаются валуны, были некогда покрыты ледниками. А сами валуны – это остатки старых ледниковых морен. Ледники рассматриваются как динамические образования и закладываются основы учения о ледниковых периодах. Становится понятным, что оледенение оказало большое влияние на географию и эволюцию органического мира.

Палеонтология, которая состоит в близком родстве с геологией, в 18 – первой половине 19 в. устанавливает ряд важных для нас явлений и закономерностей:

1. Изменения земной коры имели место и до появления живых существ. Это крайне существенное положение, поскольку оно подводит к вопросу о возникновении жизни на Земле.

2. Параллельно с изменением планеты на разных ее участках изменялось и население.

3. В осадочных породах пласты обычно следуют друг за другом в определенном порядке.

4. Прослеживая один и тот же пласт на всем доступном протяжении, можно найти одни и те же ископаемые формы организмов.

5. Ископаемые остатки двух соседних пластов сравнительно мало отличаются. Чем дальше отстоят друг от друга по вертикали отдельные пласты, тем более различны захороненные в них остат-

ки организмов. Это тоже замечательное положение, прямо указывающее на факт изменения живой природы в геологическом времени.

6. Древность того или иного пласта можно установить по ископаемым формам (ныне их называют руководящими ископаемыми, или маркерами).

Таким образом, геология и палеонтология, являясь по сути науками эволюционного толка, дали хорошую теоретическую основу эволюционистам от биологии. Рассмотрим теперь предпосылки эволюционных идей, которые были рождены чисто биологическими отраслями науки.

3. Систематика. Накопление знаний о видовом разнообразии организмов порождает потребность привести эти знания в систему, то есть найти способ относительно быстрого и легкого распознавания видов. Для этого создаются принципы классификации, система таксонов, диагнозы, номенклатура и прочие атрибуты систематики. От века к веку диагнозы укорачиваются и становятся все более точными. Усложняется иерархия таксонов. Трудями Каспара Баурина и Карла Линнея в науку вводится унифицированная система латинских названий, в том числе бинарная номенклатура для видов. Джон Рэй и тот же Линней разрабатывают первые общие представления о виде как о базовой, универсальной единице систематики. Характерно, что первые системы животных и растений являются искусственными, то есть создаются с целью различения видов и не более того. Поэтому виды объединяются в таксон по степени сходства. Все варианты классификаций изначально строятся на линейной основе. Для этого используется еще античное представление о «лестнице существ». Каждая ступень лестницы объединяет виды с определенной степенью сложности организации. Лестница в целом представляет собой ряд восходящих ступеней организации. Внутри каждой ступени – такой же восходящий ряд более мелких таксонов, а внутри каждого из них – восходящие ряды еще более мелких. Таксоны никак не связаны друг с другом. Это просто иерархия неизменных во времени форм, сотворенных богом. Однако к 19 в. постепенно распространяется мысль о необходимости создания естественной системы организмов. В подобной системе виды объединяются в таксон по степени родства. А ведь *родство биологических видов не может быть никаким,*

кроме как эволюционным. Отсюда естественным образом возникает идея преобразования одних видов в другие. В 1785 г. Ламарк в своей классификации растений открыто толкует восходящий ряд форм как отображение эволюционного развития растительного мира. «Лестница существ» также помаленьку перестает удовлетворять исследователей. Русский ученый Паллас предлагает изображать отношения между таксонами в виде дерева. Ламарк в первой половине 19 в. выстраивает два первых эволюционных дерева для животных и указывает на переходные формы между некоторыми таксонами, по существу делая первые наброски филогенетических (макроэволюционных) схем. Идея эволюционного дерева окончательно утвердилась в науке после работ Дарвина.

4. Морфология. Если развитие систематики стимулировали в основном работы ботаников, то основы современной морфологии закладывались преимущественно зоологами в конце 18 и в 19 вв. В этот период многие выдающиеся специалисты (Вольфганг Гете, Жорж Кювье, Этьен Жоффруа Сент-Илер, Ричард Оуэн, Анри Мильн-Эдвардс, Карл Гегенбаур и другие) изучают принципы устройства организмов, топографию органов, взаимосвязь строения разных структур в организме, модификации того или иного органа у представителей разных таксонов. Они формулируют ряд общих положений морфологии, и буквально на каждом шагу эти положения подводят к заключению о наличии в природе эволюционного процесса. Приведем некоторые примеры.

Сент-Илер закладывает основы так называемой *теории аналогов*, где называет аналогами органы сходного строения и положения. Затем Оуэн разделяет понятия «гомологичные органы» и «аналогичные органы». Он указывает, что аналоги – это разные органы, несущие сходную функцию у представителей различных видов, а гомологи – это одни и те же органы, независимо от степени сходства строения и функций. Оставалось непонятным, что значит «одни и те же» и «разные». Гегенбаур уточняет, что гомологи – это органы одинакового происхождения, а аналоги – разного. А ведь *происхождение органа может быть только эволюционным.* Иные варианты здесь нереальны. Уже в 20 в. выделяются три критерия гомологии, однако речь о них пойдет в одной из следующих глав. Сейчас ясно, что теория аналогов очень полезна для установления возможных путей эволюции различных структур. Например, на ее

основе Гете устанавливает, что клубни и плети растений – это видоизмененные побеги, защитные чешуи почек – бывшие листья, а сама почка – зачаток побега. То же с частями цветка: прицветники, нектарники, чашечка, венчик, тычинки и пестики – все бывшие листья. Бывшие – в эволюционном плане! Гете создает и первую теорию происхождения цветка из сильно укороченного побега, приспособившегося к размножению. На той же основе Гете разрабатывает первую теорию происхождения черепа из шести позвонков. Хотя она неверна, важен корректный подход к решению проблемы.

Гете и Мильн-Эдвардс формулируют ***принцип морфологического и физиологического разделения труда***. Суть его в том, что орган может разделяться на два или более дочерних. Сейчас известно множество примеров разделения: дифференцировка пищеварительного тракта, увеличение числа камер в сердце и т.д. Понятно, что *разделение труда происходит в процессе эволюции*. Иного пути нет. Разделение имеет важные следствия. Мильн-Эдвард пишет: «Когда один и тот же орган осуществляет одновременно много функций, то эффект их деятельности несовершенен, и всякий физиологический инструмент тем лучше выполняет свою роль, чем специальнее он... Чем дальше идет разделение труда и специализация функций, тем больше увеличивается число несходных органов животного и растет сложность машины». В том же ключе высказывается Гете: «Чем несовершеннее существо, тем более части его сходны меж собой и тем более они подобны целому. Чем совершеннее организм, тем несходнее его части... Чем больше части сходны меж собой, тем менее они подчинены друг другу: субординация частей является признаком более совершенного существа». Получается, что степень сложности организма, количество его разных частей – это своего рода критерий совершенства. Таким образом, прослеживается довольно четкая линия: разделение органов и функций ведет к их специализации, та – к уменьшению автономности частей и усилению связей между ними, и, как следствие, организм усложняется. Фактически мы имеем простенькое описание эволюционных преобразований.

Гете, Сент-Илер и Кювье вводят в науку ***принцип корреляции (равновесия, балансирования) органов***. Наибольшую роль в этом сыграл Кювье, и мы дадим описание принципа в нескольких замечательных цитатах из его работ:

1. «Каждый организм образует единое замкнутое целое, в котором ни одна из частей не может измениться, чтоб не изменились при этом и другие, и, следовательно, каждая из них, взятая отдельно, указывает и дает все остальные».

2. «Если пищеварительные органы животного устроены таким образом, что они годны для переваривания свежего мяса, то при этом требуется, чтобы и челюсти этого животного были устроены так, чтобы они могли хватать и поедать добычу; когти его должны быть устроены так, чтобы они могли схватывать и разрывать добычу на куски; зубы должны быть таковы, чтобы могли разрезать и разжевывать мясо; вся система членов или органов движения должна быть годна для преследования и схватывания добычи, и органы чувств должны быть приспособлены для узнавания ее на расстоянии».

3. «Чтобы челюсть могла хватать добычу, она должна иметь известную форму в мышечках, известную величину височной мышцы, требующей определенного пространства в принимающем ее углублении и определенной выпуклости в скуловом своде, под которым она проходит. Скуловой свод должен иметь известную силу, чтобы дать опору жевательной мышце и т.д., словом, форма и очертание зуба определяют форму мышечков, очертание лопатки, определяют очертание костей подобно тому, как уравнение дуги определяет все ее свойства».

4. «При жизни органы не просто объединены, но и влияют друг на друга и соучаствуют вместе во имя общей цели. Нет ни одной функции, которая не нуждалась бы в помощи и соучастии почти всех других отправлений и не чувствовала бы в большей или меньшей степени их энергии».

5. «Очевидно, что надлежащая гармония между взаимно действующими органами является необходимым условием существования того животного, которому они принадлежат, и что если какая-либо из этих функций будет изменена вне соответствия с изменением других отправлений организма, то он не сможет существовать».

Этот превосходный принцип показывает организм не простой суммой составляющих, а сложной системой, в которой части тесно взаимосвязаны. И здесь есть крайне важные для нас слова об изменении как частей, так и целого. Легко заметить, что **части**

организма изменяются в ходе эволюции, ибо Кювье не говорит о преобразованиях в онтогенезе. Не менее важно, что, по принципу корреляции, изменения возникают *комплексами*.

Принцип субординации органов и функций существует в двух толкованиях. Гете считает, что части организма равноценны. Они поддерживают существование друг друга и всего организма, а организм как целое обуславливает нормальное бытие частей. Совсем иначе звучит тот же принцип у Кювье. Он понимает субординацию буквально и говорит об иерархии структур и функций. Не все они равноценны. Значит, неравноценны и диагностические признаки животных. На первом месте стоит нервная система: «Нервная система по существу и есть все животное; другие системы служат лишь для того, чтобы ее поддерживать и обслуживать». Мы знаем, что это не так. Однако здесь уникальный случай, когда ошибочная предпосылка породила крупное и верное обобщение. Кювье выделяет четыре типа нервных систем и четыре крупных группы скоррелированных признаков. Эти группы он называет *планами композиции, планами строения, или типами*. У Кювье речь идет о позвоночных (центральная нервная система в форме трубки), мягкотелых (на современном языке это разбросанно-узловая нервная система моллюсков), членистых (брюшная нервная цепочка аннелид и членистоногих) и лучистых (нервная система радиальносимметричная – кишечнополостные и иглокожие). Будучи морфологическим открытием, теория типов оказалась очень ценной для систематики. В курсах ботаники и зоологии мы до сих пор изучаем признаки типов и отделов как группы скоррелированных признаков. Кювье, безусловно, ощущал удачу и не без некоторой самонадеянности писал: «Рассматривая царство животных, мы найдем, что существуют четыре главные формы, четыре, если можно так выразиться, общих плана, по которым как бы созданы все животные, и дальнейшие подразделения которых, как бы натуралисты их не величали, представляют собой всего лишь слабые модификации, вызванные развитием и добавлением некоторых частей, ничего не изменяющих в общем плане».

Вскоре Карл Бэр уточняет и дополняет теорию типов. В частности, он дает четкое определение типа: «Типом я называю отношение в расположении органических элементов и органов». Он считает, что надо знать морфологию и топографию всех систем

органов, а не только нервной. По его мнению, надо также знать не только строение систем органов у взрослых особей, но также путь их возникновения и развития. Каждому типу присущ самобытный характер развития и для верного понимания типовых признаков требуется иметь данные сравнительной эмбриологии. В отличие от Кювье, Бэр признает существование переходных, промежуточных форм, соединяющих в себе особенности разных типов. Теперь известно, что те или иные признаки нередко «кочуют» из типа в тип (целом, прото- и метанефридии, ортогон). Есть брюхоресничные черви, сочетающие признаки плоских и круглых червей. А по тем временам мнение Бэра было весьма нетипичным. Но оно опять-таки важно для эволюционистов, так как указывает на *родство типов, по своему характеру – эволюционное*. Изучение онтогенеза животных действительно оказалось впоследствии очень полезным при выявлении таксономической принадлежности некоторых животных. Так, известные исследования Александра Ковалевского позволили установить, что оболочники относятся к типу Хордовые. Многие паразитические раки изменены паразитизмом до неузнаваемости. И лишь по личинкам мы в состоянии выявить их принадлежность к классу и даже отряду.

В дополнениях Бэра есть еще одно принципиально важное место: «Для полной оценки организации того или иного живого существа и для того, чтобы точно определить его место в классификации, необходимо отличать *тип* развития животного от *степени* его развития... Тип совершенно отличен от степени развития, отличен, так как один и тот же тип может проявляться в различных степенях развития, и, наоборот, одна и та же степень развития может достигаться в различных типах... В смешении степени развития с типом организации и заключается, по-моему, причина многих неудачных классификаций, а ясное различие их дает достаточное доказательство тому, что животные отнюдь не представляют собой одного единственного ряда от монады к человеку». Благодаря этому бэровскому подходу мы сейчас выделяем примитивные и высшие группы в типах, да и в меньших таксонах: бескишечные и прямокишечные турбеллярии среди плоских червей, оболочники и приматы у хордовых, многоножки и общественные насекомые у трахейных членистоногих... Бэр показывает нам, что в любом принципе строения и функционирования ор-

ганизма заключен спектр возможностей. И *путь от низших форм к высшим является эволюционным путем*. Нам трудно ответить, кто выше развит: общественные насекомые или головоногие моллюски с их сложным строением и поведением. Типы здесь разные, а уровень развития примерно одинаков. Мы привыкли думать, что хордовые стоят выше любых беспозвоночных, но те же головоногие превосходят оболочников, подобно тому, как хорошее парусное судно опережает корабль со слабым мотором. Бэр подводит современников к мысли, что тип организации не является чем-то застывшим в эволюционном времени.

5. Эмбриология. Здесь следует сказать, пожалуй, лишь об одном, но эпохальном труде, который принадлежит перу лучшего из когда-либо живших эмбриологов – Карла Бэра. Это книга «История развития животных» (1837). Структурно она делится на две части – общую и сравнительную эмбриологию. Нас интересует вторая. Бэр анализирует онтогенез в разных группах животных и приходит к нескольким важнейшим обобщениям. Слово автору:

1. «Общее в каждой крупной группе животных формируется раньше, чем специальное». «Из наиболее общего в организации образуется менее общее, пока не появится самое специальное» (отметим, что сразу возникает вопрос, не бывает ли общее похожим в разных группах животных).

2. «В основе своей зародыш высшей животной формы никогда не бывает подобен другой животной форме, а лишь ее зародышу». «Зародыш отдельной животной формы вовсе не пробегает через ряд других определенных же форм, а скорее отдаляется от них». «История развития особи есть история растущей во всех отношениях индивидуальности» (мы видим, что сходство между зародышами представителей разных таксонов налицо).

3. «Чем более несходны друг с другом две животные формы, тем дальше в глубь истории эмбрионального развития нужно погрузиться для того, чтобы найти между ними сходство». «Чем дальше мы погружаемся в глубь эмбрионального развития, тем больше находим сходства даже у очень различных животных» (говоря современным языком, степень сходства эмбрионов пропорциональна эволюционной близости животных; стало быть, надо подумать, есть ли стадия, на которой сходны эмбрионы всех многоклеточных животных).

4. «...Простая форма пузыря является той самой общей основной формой, из которой развиваются все животные не только в идеальном смысле, но и чисто исторически».

Последнее положение – совершенно замечательное. Подобно систематикам, Бэр подходит к идее *эволюционного родства таксонов*, но уже на новом, более тонком уровне. Все приведенные положения укладываются в эволюционизм, как ключ в замок. И не случайно во всех школах учат закон Геккеля-Мюллера о том, что онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза. Он вырос именно из работы Бэра, и услуги, оказанные российским академиком эволюционной теории, неоценимы.

6. Клеточная теория. Мы не будем говорить обо всех перипетиях ее формирования. Это длинная история, от открытия клетки в начале 17 в. до классических трудов Шванна, Шлейдена и Вирхова, относящихся к середине 19 столетия. Между названными этапами лежат огромные усилия большого числа выдающихся специалистов, рассказ о которых является предметом истории цитологии. Для нас важен общий итог – положения клеточной теории, преподаваемые в школе. Каждое из них в очередной раз указывает на *родство живых организмов*, причем на сей раз вообще всех, независимо от систематического положения. И родство это прослеживается на очень тонком уровне. О нем говорят и клеточное строение всех живых существ, и гомология органоидов клетки, и то, что все клетки возникают одним и тем же путем – делением материнской. Подчеркнем еще раз, что клеточная теория объединила вообще всю живую природу на структурном и функциональном уровнях.

7. Биогеография. Основателем этой науки является немецкий корифей Александр Гумбольдт. В основе его теоретических обобщений лежат экспедиции по Европе, Азии, Центральной и Южной Америке. Гумбольдт подробно изучает зависимость климата от топографии разных местностей, их положения над уровнем моря, господствующих ветров, морских течений. На фоне физико-географических условий он анализирует состав флор. Общие положения, сформулированные Гумбольдтом, таковы:

1. Географическое распространение организмов зависит от климатических и других условий, не являясь случайным.

2. Распространение организмов менялось в ходе времени вместе с изменением планеты. Растения распространяются из одних областей в другие при помощи морских и воздушных течений, а также человека.

3. Растения в любом ландшафте набраны не как попало, а образуют четкие группировки.

4. Существует ограниченное число физиономических типов растений, создающих ландшафтные картины растительного покрова.

В обозначенных позициях заложена чрезвычайно важная мысль: *внешняя среда является формообразующей силой*. Физиономический тип сейчас называют *жизненной формой*. По современным представлениям,

Жизненная форма – это тип строения, сложившийся в неродственных группах под действием сходных факторов отбора

Работы Гумбольдта позднее дополняются трудами других биогеографов. В частности, английский зоолог Форбс выдвигает в 1846 г. идею о *центрах происхождения видов*. Н.А. Северцов, Друзе, Дильс, Склетер, Уоллес разрабатывают понятие «*зоогеографическая область*». В ряде работ отмечается сходство между вертикальным распространением организмов в горах и горизонтальным при продвижении с юга на север. Действием внешних факторов объясняют сходство видов в отдаленных областях и их различие в близлежащих. Таким образом, речь идет уже не просто о возможности трансформации биологических видов, но и о *механизмах трансформации*.

Еще одной важной предпосылкой эволюционных представлений была не конкретная область науки, а **крушение мифа о многократном самозарождении жизни**. С древнейших времен считалось, что живые организмы увеличиваются в числе не только путем «традиционных» форм полового и бесполого размножения, но также самозарождением. В этом случае в очередной раз работает гипноз очевидности, когда в гнилом мясе начинают копошиться черви, на продуктах вырастает плесень, а из ила лезут пиявки и лягушки. О механизме самозарождения особо не

задумываются. Разве что в 18 в. Бюффон предлагает уже изложенную версию об органических молекулах. А в Средние века представления о самозарождении доходят едва ли не до маразма, когда говорят о возможности выращивания из неживой субстанции даже гомункулусов (маленьких человечков). В первой половине 16 в. дают, например, такой рецепт: «Возьми известную человеческую жидкость и оставь ее гнить сперва в запечатанной тыкве, потом в лошадином желудке сорок дней, пока начнет жить, двигаться и копошиться, что легко заметить. То, что получилось, еще несколько не похоже на человека, но прозрачно и без тела. Если же потом ежедневно, втайне, осторожно и благоразумно питать его человеческой кровью и сохранять в продолжении сорока седмиц в постоянной равномерной теплоте лошадиного желудка, то произойдет настоящий живой ребенок, имеющий все члены, как дитя, родившееся от женщины, но только весьма маленького роста». И это пишет не неграмотная деревенская знахарка, а Филипп Ауреол Теофраст Парацельз Бомбаст фон Гогенгейм – «высокообразованный, бесподобнейший, широкоизвестнейший, ученейший муж, мистериарх, магистр искусств, монарх медицины, славнейший из философов, князь химиков...».

Любопытно, что гипотеза многократного самозарождения жизни была для своего времени не так уж и плоха. Ее огромное достоинство – материалистичность. Никакой божественной силы и никакого Сотворения мира. Неслучайно специалистов, выступавших против самозарождения, коллеги упрекают в пособничестве церковникам. Однако в любом случае гипотеза была неверной. Ее постепенно развенчивают сериями демонстрационных опытов, на которые у биологов уходит несколько столетий. Еще в 17 в. Марчелло Мальпиги показывает невозможность самозарождения высших растений в емкости с чистой землей, затянутой сверху тканью. В том же веке Франческо Рэди доказывает, что насекомые и лягушки размножаются половым путем, без всяких чудес. Однако он сдается перед галлообразователями и паразитами животных, полагая, что они развиваются из пластических соков хозяина. В 18 в. Паллас экспериментально показывает, что паразитические черви развиваются из яиц, тем или иным путем попадающих в тело хозяина. Постепенно в распоряжении сторонников многократного самозарождения остаются только одноклеточные

формы. В 18 в. Лацарро Спалланцани ставит опыты с микробами. Он кипятит питательные среды до стерильности и оставляет их в сосудах, которые либо запаяны, либо нет. В запаянных микробы не заводятся, а в открытых число микробов пропорционально степени сообщения сосудов с атмосферой. Сохраняется мнение, что воздух необходим для самозарождения микробов. Последнюю точку в долгих спорах ставит в 19 в. Луи Пастер, проведя свой знаменитый опыт с питательной средой в открытой колбе с кривоколенным горлом, показавший невозможность самозарождения бактерий даже в присутствии кислорода. Проведенная работа принципиально важна для эволюционистов. Во-первых, становится ясно, что *жизнь на Земле зародилась из неживой материи, но только один раз, то есть эволюционным путем*. Во-вторых, стала невозможной путаница с эволюционными отношениями между разными таксонами животных, одни из которых воспроизводятся размножением, а другие якобы самозарождением.

Нет возможности перечислить всех, кто высказывал отдельные правильные суждения о возможности эволюционного преобразования видов. Да это и не нужно. Пока нам достаточно знать, что, несмотря на силу религиозных традиций, сторонники трансформизма работают, получают результаты, дискутируют с коллегами, воспитывают учеников. И к началу 19 в. в умах специалистов постепенно откладываются отдельные **элементы эволюционного учения**:

1. Представление о естественном происхождении жизни на Земле.
2. Признание возможности трансформации биологических видов.
3. Понимание фактора времени в эволюционном процессе.
4. Признание внешней среды формообразующей силой и естественное происхождение целесообразности.
5. Наличие последовательности форм, связанных кровным родством.
6. Необходимость естественной классификации, основанной на эволюционном родстве видов.

Все эти элементы еще только предстоит связать воедино некоей системой представлений. Это происходит в 19 в.

Глава 3

Системы эволюционных представлений в 19 веке

Первая по времени целостная эволюционная теория принадлежит французскому естествоиспытателю Жану Батисту Ламарку. Он излагает ее в 1809 г. в своей знаменитой книге «Философия зоологии». Основой его эволюционных представлений стали долгие годы исследований в области ботаники, а затем – зоологии. В этих областях он оставил заметный след, описав множество видов животных и растений, сделав первый в мире ботанический определитель с дихотомическим ключом (теза – антитеза), составив ботанический словарь, написав капитальный труд «Система беспозвоночных животных».

Положения эволюционной теории Ламарка

Ламарк налагает своего рода ограничения на сферу деятельности Творца. Он считает, что **Бог создал** пространство, время, материю и законы ее развития. А дальше материя развивается по этим законам сама. На определенном этапе развития на Земле зарождается жизнь, которая эволюционирует до настоящего времени.

Эволюция живой природы идет **в масштабах геологического времени**. Ламарк первым выражает эту мысль в столь отчетливой форме. Он указывает, что наше повседневное восприятие с трудом привыкает оценивать эти масштабы: «Мне кажется, что я слышу, как маленькие насекомые, обитающие в углу какого-то здания, эти существа, жизнь которых длится один год, заняты обсуждением дошедших до них преданий, чтобы решить вопрос, как давно существует постройка, в которой они находятся. Дойдя в своей убогой генеалогии до двадцать пятого поколения, они единодушно решат, что здание, дающее им пристанище, вечно или, во всяком случае, существовало всегда; ведь они-то всегда видели его таким же, и им никогда не приходилось слышать о том, что оно когда-то было создано впервые». «Пространственные и временные величины всегда относитель-

ны, и стоит человеку глубже проникнуться этой истиной, он будет более осмотрителен в своих рассуждениях о постоянстве вещей в природе». Ламарк сравнивает жизнь человека с одной секундой и говорит, что человечество, глядящее на часы с геологическим временем, не в состоянии увидеть за поколение даже движения минутной стрелки.

Будучи частью материи, биологические виды развиваются во времени: «...так называемый вид... сложился тоже незаметно и последовательно, почему он **имеет относительное постоянство**, и не может быть таким же старым, как природа». Положение об относительном постоянстве видов является ключевым в любой эволюционной теории, поскольку без него говорить об эволюции вообще бессмысленно. К сожалению, на этом положении Ламарк не останавливается. Он вообще отрицает реальность видов и считает, что природа «создала только особей, nasledующих друг другу и имеющих сходство с породившими их». Ламарк приходит к этому ошибочному заключению из-за трудности различения многих близких видов. Он считает, что между видами существует плавный ряд переходных форм, и само понятие «вид» существует лишь для пользы систематиков. Тем не менее Ламарк охотно пользуется этим, пусть даже условным, понятием и пытается выяснить, почему и каким образом виды изменяются.

Обратим для начала внимание на крупные таксоны. Ламарк говорит, что «...природа, создавая в течение долгого времени животных и растения, образовала в том и другом царстве настоящую *лестницу* в смысле все увеличивающейся сложности их организации». Идея лестницы существ, как мы уже знаем, не нова. Она фигурирует еще в работах Аристотеля. Но у Ламарка она впервые является подвижной, то есть рассматривается как ряд последовательно развивающихся в эволюции форм. Лестница указывает на ступенчатый характер повышения организации, когда формируются качественно новые формы. **Повышение организации – это градация.** Есть в природе и **обратный процесс – деградация**, который сравнительно редок. **Связь ступеней есть свидетельство родства таксонов.** Сам термин «родственные связи» прижился в биологии благодаря Ламарку.

На ламарковской лестнице животных шесть ступеней, на которых размещены четырнадцать классов:

1. Нет нервной и сосудистой систем (инфузории и полипы).
2. Нет продольно-узлового мозга (брюшной нервной цепочки) и сосудов (лучистые и черви).
3. Нервы сходятся к продольно-узловому мозгу, есть трахеи (насекомые и пауки).
4. Нервы отходят от головного или продольно-узлового мозга, есть жабры, кровообращение (кольцецы, раки, моллюски).
5. Головной мозг не заполняет всей полости черепа, в сердце один желудочек (рыбы, амфибии, рептилии).
6. Головной мозг заполняет весь череп, в сердце два желудочка (птицы, звери).

Если говорится об эволюционном переходе с одной ступени на другую, необходимо объяснить, *чем градация вызвана*. По Ламарку, **причина градации – внутреннее стремление организмов к совершенству**. Ясно, что эта причина – надуманная. Прогрессивное развитие живой природы у Ламарка оторвано от материальных факторов развития. Он полагает, что стремление к совершенству является имманентным свойством живой материи, то есть присуще ей изначально. Но тогда требуется ответить на вопрос, почему за столь долгую эволюцию все живые существа *не добрались до верхней ступени* (до предельного совершенства), и все ступени лестницы, в том числе нижняя, заполнены. Ответ состоит в том, что **происходит постоянная «подпитка» нижней ступени путем непрерывного самозарождения жизни из неживой материи**. Это дань средневековым представлениям, о которых мы говорили выше. Путь к совершенству прям, и по логике вещей, все организмы должны проходить его однотипно. Тогда непонятно, *почему на каждой ступени лестницы множество совсем не похожих друг на друга видов*. Ламарк считает, что **причина видового разнообразия состоит во влиянии внешней среды**. В разных частях планеты она разная, и организмам приходится приспосабливаться к условиям, в которых они живут. Не приспособишься – не выживешь. Таким образом, прежде чем двигаться к совершенству, надо оказаться адаптированным. И получается, что приспособление к среде – это своего рода вынужденная мера, замедляющая градацию. Из-за действия

внешней среды путь к совершенству, становится тернистым и извилистым. Резюме автора таково: «Теперешнее состояние животных есть, с одной стороны, следствие нарастающей сложности организации, а с другой – результат влияния крайне многих и весьма различных внешних обстоятельств, постоянно стремящихся нарушить правильность градации в усложнении организации». Ламарк полагает, что признаки общего характера отражают этап на пути к совершенству, а частные – влияние внешних факторов.

Естественным образом напрашивается новый вопрос: *как именно среда влияет на живые организмы?* Ламарк отвечает, что **есть два типа влияния – прямое и непрямое**. На растения физико-химические факторы влияют прямо и непосредственно вызывают их изменения. Широко известен хрестоматийный ламарковский пример с листьями стрелолиста. У погруженных, плавающих и воздушных листьев разная форма, обусловленная пребыванием в неодинаковых условиях. Животные, в отличие от растений, обладают раздражимостью или даже имеют нервную систему. И на животных среда влияет косвенно. В природе есть тонкие, невесомые вещества непонятной природы – *флюиды*. В низших животных они проникают извне и тем обуславливают их жизнедеятельность. У высших флюиды постоянно находятся в теле. Притекая в разные точки организма, они вызывают появление *новых* органов. Таким путем, по мнению Ламарка, появились рога оленей, ибо в брачный сезон самцы при виде самок бесились, и флюиды, что называется, ударяли им в голову, точнее, в лобную кость, которая разрасталась в рога. Представление о флюидах родилось задолго до Ламарка. Его недостаток в том, что живая материя представляется пассивной, инертной и оживотворяется лишь некими веществами. Что же касается изменения *уже имеющихся* органов, то для этого предлагается иная схема: изменение *условий* ведет к изменению потребностей организма; новые *потребности* влекут за собой изменение действий; следствие новых *действий* – это новые *привычки*, и как результат – *упражнение или неупражнение* того или иного органа. Ламарк пишет: «У всякого животного, не достигшего предела своего развития, более частое и продолжительное употребление какого бы то ни было органа укрепляет мало-помалу этот орган,

развивает его, увеличивает и сообщает ему силу, пропорциональную продолжительности его употребления, тогда как постоянное неупотребление органа не приметно ослабляет его, приводит в упадок, прогрессивно уменьшает его способности и, наконец, заставляет его исчезнуть». Положение об упражнении и неупражнении известно под названием первого закона Ламарка. Автор приводит ряд примеров: развитие длинных ног у голенастых птиц, ног и шеи у жирафа, исчезновение глаз у крота и протей и т.д.

Под влиянием упражнения или неупражнения организация меняется. Ламарк указывает, что **приобретенные изменения наследуются**: «Все, что природа заставила особей приобрести или утратить под влиянием внешних обстоятельств, в которых с давних пор пребывала их порода, и, следовательно, под влиянием преобладающего употребления известного органа или под влиянием постоянного неупотребления известной части, все это она сохраняет путем размножения в новых особях, происходящих от прежних, если только приобретенные изменения общи обоим полам или тем особям, от которых произошли новые». Наследование приобретенных признаков сейчас называют вторым законом Ламарка. Для нас он важен по крайней мере по двум причинам. Во-первых, он показывает, что *признаки организмов создаются средой*, а не богом для среды. И это совершенно правильно. Во-вторых, он утверждает, что *изменения организмов бывают только полезными*. И это представление об изначальной целесообразности ошибочно, ибо изменение и приспособление приравниваются друг к другу.

Несмотря на указанные недостатки, теория Ламарка – замечательное достижение биологии 19 в. Это первая целостная система представлений по обсуждаемому предмету. Быть первым крайне трудно. Тем не менее Ламарк имеет великолепный «цемент», скрепляющий все его теоретические построения – идею исторического развития живой природы. Он четко различает, что предпосылками эволюции живой материи являются такие ее свойства, как наследственность и изменчивость. Он правильно оценивает масштабы эволюционного времени и факт относительного постоянства видов. Он понимает роль среды в трансформации видов и выделяет основные направления эволюции –

прогрессивную градацию и приспособительную дифференцировку видов. Наконец, он четко указывает на возможность наследственного закрепления новых свойств организмов.

При всех достоинствах теории, она была холодно принята современниками. Одним из очень немногих, отозвавшихся о ней благосклонно, был Чарльз Ляйель. Даже Дарвин по молодости лет давал ей резко отрицательную оценку. Справедливости ради отметим, что позднее он меняет ее на более продуманную и справедливую. Но до нее еще более полувека. А пока Жорж Кювье называет ламарковскую теорию «глупостями» и «печальным заблуждением». Он говорит о теории, что «...никто не считает ее настолько опасной, чтобы она нуждалась в опровержении». У столь прохладного приема есть две основные причины. Во-первых, умозрительность самой теории и слабость многих аргументов автора. Во-вторых, неподготовленность аудитории. Еще нет трудов Ляйеля и Бэра, клеточной теории и многого другого. Верное в идеях Ламарка читателям чуждо, а ошибочное не ново для них. Тогдашним умонастроениям гораздо больше удовлетворял другой взгляд на историю планеты, на виды и на возможность их эволюции, взгляд простой, четкий и гораздо лучше аргументированный. Это была «теория катастроф», разработанная Жоржем Кювье. К ее изложению мы и переходим, помня о том, сколь замечательным морфологом и палеонтологом был этот человек.

Представления Кювье о реальности эволюционного процесса

Выше мы ссылались на принцип корреляции, сформулированный Кювье. В нем есть мудрые слова об изменении частей, от которых легко перейти к мысли об эволюционном изменении целого. Однако Кювье этого не делает. Сейчас невозможно восстановить логику рассуждений давно умершего человека. Вероятно, он сосредоточился на положении о замкнутости организма как целого. И эту замкнутость перенес далее на биологический вид и на тип.

Кювье определяет вид как «собрание особей, происходящих одна от другой или от общих родителей и вообще сходных друг

с другом настолько, насколько сходны между собой подобные особи» (то есть родители и дети). Он честно ставит перед собой вопрос об изменяемости видов и отвечает на него отрицательно, опираясь на доступные ему аргументы и факты.

Давая определение вида, Кювье понимает, что сходство родителей и детей не абсолютно, и существуют различия между представителями одного вида. По его мнению, **внутривидовые различия возникают под действием внешних обстоятельств и обуславливают появление разновидностей**. На этом трансформирующая роль внешних воздействий заканчивается. Различия между разновидностями ничтожны в сравнении с межвидовыми различиями. Они затрагивают лишь поверхностные, наиболее изменчивые признаки, в то время как глубинные признаки остаются неизменными. Это хорошо видно на примере собак. Их размер, шерсть, форма конечностей, морды и т.д. могут меняться, но основные черты организации всегда одни и те же. Это относится и к другим домашним животным, а также к диким: «...у дикого животного даже эти вариации очень ограничены привычками животного, которое неохотно удаляется из мест, где оно в достаточной степени находит все необходимое для поддержания своего вида, и которое распространяется лишь настолько, насколько оно находит и совокупность этих условий».

Кювье полагает, что **межвидовое скрещивание не может привести к изменению вида**: «...природа позаботилась также о том, чтобы воспрепятствовать изменению видов, могущему произойти от скрещивания, тем, что она наделила их взаимным отвращением».

Кювье задается вопросом, играет ли время какую-то роль в эволюции. Он анализирует рисунки древних египтян и остатки мумифицированных ими животных. В частности он пишет книгу об ибисе, сравнивая его нынешнее состояние с таковым во времена фараонов. Резюме состоит в том, что **время не играет роли в трансформации видов**: «Я знаю, что иные натуралисты сильно рассчитывают на тысячи лет, которые они легко накопляют росчерком пера; но в таких вопросах мы можем судить о том, что могло бы произвести долгое время, лишь мысленно умножая то, что произвело более короткое». Иными словами,

сколько на ноль не умножай, получишь ноль. Сейчас ясно, что ученый оперировал слишком короткими отрезками времени.

По Кювье, **главным доказательством неизменности видов является отсутствие переходных форм между ними**. Он не находит их ни в современности, ни в древних геологических пластах: «...если бы виды менялись постепенно, то мы и сейчас имели бы перед собой следы этих постепенных изменений; а если бы они менялись на протяжении веков, то недра Земли должны были бы сохранить для нас остатки переходных форм, например, между палеотрием и какими-нибудь современными видами животных; а если нет переходных форм как между животными наших дней, так и между ними и животными минувших геологических эпох, то сама собой отпадает и излюбленная идея эволюционистов о генетической связи между различными таксономическими группами животных». Здесь в рассуждениях нет никакой ошибки. А есть тогдашний уровень знаний о природе, когда переходные формы еще не были обнаружены. Это произошло позже.

Итак, Кювье твердо придерживается мысли об **абсолютном постоянстве видов**: «Нет никаких доказательств, что все различия, наблюдаемые в настоящее время между существами, вызваны... внешними обстоятельствами. Все, что можно сказать по этому вопросу, носит гипотетический характер, а опыт показывает, напротив, что при настоящем состоянии земного шара разновидности заключены в весьма тесные границы и, насколько можно опуститься вглубь прошлого, мы видим, что эти границы были всегда такими же, как теперь. Таким образом, мы вынуждены принять *известное число форм, которые являются постоянными с возникновения всех вещей* и не выходящими из своих пределов, и все существа, относящиеся к каждой такой форме, составляют то, что называют видом. Разновидности же представляют случайные подразделения вида». Коль скоро неизменны виды, то неизменны и типы, очерченные Кювье. Они никак не связаны друг с другом. В итоге мы имеем единое замкнутое целое на трех уровнях – организменном, видовом и типовом. Однако требуется ответить на вопрос, откуда взялось видовое разнообразие. Мнение Кювье состоит в том, что **организмы созданы не средой, а для среды**: «Я думаю и вижу, что водные

животные созданы для воды, а прочие для воздуха, но чтобы они были ветвями или корнями, или, по крайней мере, частями того же самого ствола, – это, повторяю, как раз то, чего я не могу понять». Но если организмы созданы для среды, то кем они созданы? Ответа нет...

Вспомним, наконец, о Кювье-палеонтологе. Как один из отцов-основателей этой науки он совершенно ясно сформулировал закон постепенного усовершенствования ископаемых животных при подъеме от древних пластов к новейшим. И если не признавать эволюции, надо объяснить факт усовершенствования и смену флор и фаун как-то иначе. И Кювье выдвигает для объяснения свою знаменитую **теорию катастроф**. Суть ее в том, что земная кора преобразовывалась в ходе времени, но в разные периоды ее истории преобразовательные силы были разными. В далеком прошлом они действовали бурно и резко, вызывая на поверхности планеты мощнейшие катаклизмы: «Различные катастрофы нашей планеты не только постепенно выдвигали из лона вод различные части наших континентов; часто происходило и так, что приподнятые участки суши вновь покрывались водами... И эти сильные повышения и повторные понижения вовсе не были медленными, вовсе не происходили постепенно. Вызывавшие их катастрофы были в большинстве случаев внезапными... Бесчисленное множество живых существ пало жертвой этих катастроф; одни из них были уничтожены потопами, другие вместе с поднявшимся морским дном очутились на суше. Самые породы их исчезли навсегда, оставив миру кое-какие обломки, которые с трудом распознаются натуралистом... Эти великие и ужасные события всюду оставили ясные отпечатки для глаза, умеющего читать историю по сохранившимся памятникам...» Ныне работа геологических сил Земли протекает спокойно и незаметно. Лишь вулканы и землетрясения изредка и в ограниченных масштабах нарушают это спокойствие: «Нить событий прервалась, ход природы изменился, и ни одной из действующих сил, которыми она пользуется теперь, не было бы достаточно, чтобы произвести прежнюю работу».

Согласно предложенной схеме, животный мир старых эпох исчезал полностью и возобновлялся затем без всякой связи с предыдущим. Неясно только, откуда брался новый, и почему он

был другим. Напрашивается мысль о повторном божественном сотворении флор и фаун. Кювье обходит этот вопрос: «Я не утверждаю, что был необходим новый акт творения, чтобы произвести существующие теперь виды: я говорю лишь, что их не было раньше там, где мы видим их в настоящее время, и что *они должны были прийти туда из других мест*». Но где же те места обетованные, откуда приходят целые фауны? Нет ответа... По злой иронии судьбы ответ на этот вопрос дал ученик Кювье, крупный палеонтолог Орбиньи. Он особо не церемонился и постулировал, что планета пережила 26 катастроф и примерно столько же творческих актов, совершенных богом. Вполне логичный вывод ученика довел построения учителя до логического завершения, то есть до абсурда. Орбиньи уподобил бога бесталанному подмастерью, изделия которого регулярно ломаются, заставляя его бесконечно переделывать их.

Следует отметить, что многие лучшие умы того времени отнюдь не разделяли ламарковских позиций. В частности, Ляйель в третьей книге своих «Основ геологии» рассматривает теорию Ламарка и приходит к следующему заключению: «Все виды одарены способностью приспособляться в известных пределах к перемене внешних условий... Некоторые приобретенные этим путем особенности могут передаваться потомству, но эти особенности состоят только из таких качеств и свойств, которые находятся в тесной связи с естественными нуждами и склонностями вида... Малейший переход за эти строго определенные пределы оказывается губительным для существования особи... Из всего этого ясно, что виды действительно существуют в природе, и что каждый из них в эпоху своего создания был одарен теми свойствами и той организацией, которой он теперь отличается».

У Карла Бэра была несколько иная точка зрения: «...в очень отдаленное от нас геологическое время на Земле господствовала гораздо более значительная образовательная сила, чем мы видим это теперь, – независимо от того, проявлялась ли она в превращении уже существовавших тогда форм или в создании совершенно новых рядов форм». Таким образом, сотворение имело место. А дальше «...превращение известных первичных форм животных в ряду последующих поколений, весьма вероятно, происходило, но только в ограниченной степени». Получается, что эволюционное

превращение видов и родов возможно, а более крупных таксонов нет. Мы можем видеть, что в первой трети 19 в. есть *три мнения* о возможности эволюции живой природы (рис. 1). Суть первого в том, что все виды созданы природой, но неизменяемы и потому независимы друг от друга (Линней, Кювье, Ляйель). Второе предполагает трансформизм для мелких таксонов и его отсутствие для крупных (Бэр). Все биологические виды относительно постоянны и генеалогически связаны (Ламарк).

В чем бы ни ошибался Ламарк, его ключевая идея имела сторонников, и Кювье почувствовал их противодействие на собственной шкуре. Ему пришлось выдержать спор с другим крупным сравнительным анатомом – Этьеном Жоффруа Сент-Илером. Он уже знаком нам как автор теории аналогов и один из открывателей принципа корреляции органов. Но сперва несколько слов о его взглядах на эволюцию живой природы.

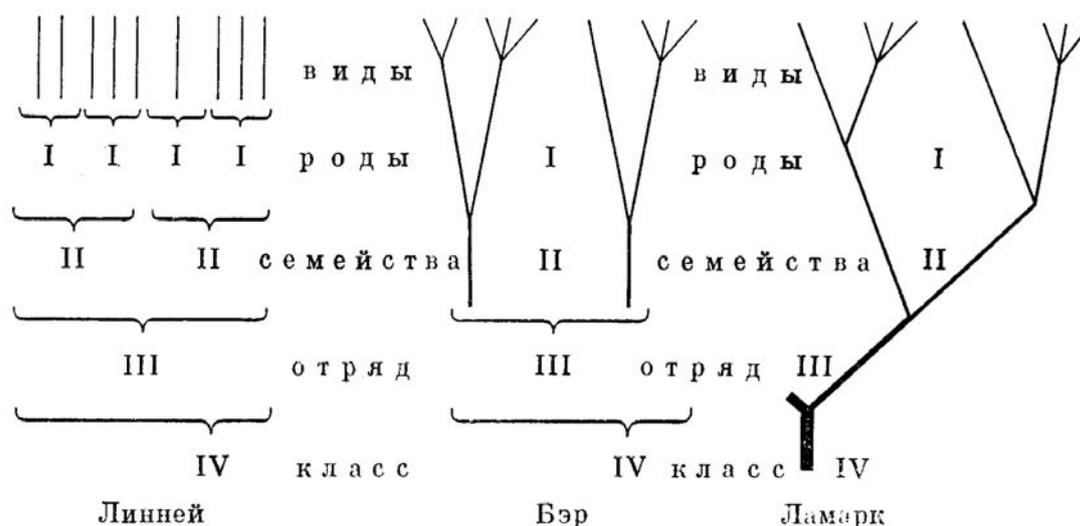


Рис. 1. Три взгляда на эволюцию живой природы (пояснения в тексте)

Система эволюционных представлений Сент-Илера

Его основной идеей, высказанной еще в 1795 г., является **идея о единстве плана строения всех животных**: «...природа создала всех живых существ по одному единственному плану, тождественному в своей основе, но изменяющемуся на тысячу

ладов во всех второстепенных частях». С точки зрения морфологии идея эта спекулятивна. О единстве можно говорить лишь на клеточном уровне, но не более того. Однако в поисках упомянутого единства Сент-Илер разрабатывает теорию аналогов, ибо на них можно хорошо единство показать. При сравнении разных классов позвоночных животных у него все получается. Но в 1820 г. он начинает аналогизировать позвоночных с беспозвоночными, и возникают тяжелые накладки: хитиновый панцирь членистоногих соответствует позвоночному столбу, членистоногие живут внутри своего позвоночника, а позвоночные — вне его и т.д.

Тем не менее неверная предпосылка приводит его к абсолютно правильной мысли об эволюционной связи разных таксонов. Размышляя о механизмах эволюции, Сент-Илер приходит к следующим заключениям. **Органы формируются и развиваются в эволюции**, а не существуют неизменными от вечности. В природе есть два фактора формообразования:

1. *Длительное, постепенное воздействие среды на взрослый организм*: «Окружающая среда всемогуща в изменении форм организмов. Изменение их бывает непрочно, если речь идет о промежутке в несколько лет. Но если вместо нескольких лет мы допустим промежуток в несколько веков, тогда изменение органических форм будет глубоким и более прочным». В частности, он пишет об эволюции органов дыхания: «Если допустить, что медленный и прогрессивный ход веков дает постепенно место изменениям в пропорции различных элементов атмосферы, то и организация соответственно, пропорционально будет их испытывать как строго необходимое в данном случае следствие».

2. *Внезапные изменения зародышей при воздействии на них ненормальных условий*. Чем более ранняя стадия онтогенеза подвергается воздействию, тем резче изменения взрослых форм.

Общий вывод по названным факторам состоит в том, что **превращение одного вида в другой чаще совершается в эмбриогенезе**, а не при изменении имагинальных (взрослых) стадий.

С точки зрения Сент-Илера, **изменения бывают как полезные, так и вредные**. Здесь он уходит далеко вперед от Ламарка,

признававшего лишь полезные изменения. Наличие в природе вредных изменений приводит автора к мысли, что **причина вымирания видов – несоответствие организации условиям**: «Если изменения вызывают вредные результаты, то животные, которые их испытывают, перестают существовать и заменяются другими, тоже испытывавшими изменения в организации, но изменения в соответствии с новыми условиями». Сент-Илер, опираясь на принцип корреляции, справедливо отмечает, что **эволюционные новообразования возникают комплексами**. И с этим до сих пор никто не спорит.

Можно видеть отличия взглядов Сент-Илера от ламарковских: всегда прямое действие среды, отсутствие стремления к совершенству, отсутствие изначальной целесообразности, верное видение причин вымирания, понимание возможности эволюции за счет изменений эмбрионов.

Понятно, что представления Сент-Илера и Кювье сильно расходятся. А работают они бок о бок, и их столкновение становится вопросом времени. Требовался лишь повод. И он, как водится, нашелся.

В начале 1830 г. Сент-Илер имел несчастье представить в Академию и похвалить работу своих учеников Лорансэ и Мейрана, пытавшихся свести организацию головоногих моллюсков к строению хордовых. Кювье выступил против этой работы и резко критиковал учение о едином плане строения животных. Сент-Илер не остался в долгу, и дебаты тянулись два месяца. Формально спор шел на морфологические темы, но по сути в его основе был вопрос об изменяемости видов. Дискуссия привлекла внимание всего тогдашнего ученого мира, тем более – всех еще немногочисленных сторонников эволюционной идеи. В глазах Гете, например, она была важнее июльской революции, произошедшей в том же году. По мнению современников, Кювье наголову разбил своего оппонента. В реальности же все было не так просто. Важно понимать, что бессмысленно навешивать на исследователей ярлыки и называть одних прогрессивными, а других – реакционными. Те и другие трудятся не затем, чтобы оказаться правыми, а чтобы приблизиться к истине. Каждый из них имеет право на ошибку, и грех упрекать за реализацию этого права. Представим обсуждаемый спор в виде небольшой табли-

цы. По каждому вопросу в ней курсивом выделены позиции, более верные с современной точки зрения.

Главные пункты дискуссии Кювье и Сент-Илера

№	Жорж Кювье	Этьен Сент-Илер
1	<i>У животных четыре плана строения</i>	У животных один план строения
2	Формы организмов не меняются с начала всех вещей	<i>Есть непрерывный ряд изменяющихся форм, от вымерших до современных</i>
3	Нынешних геологических сил недостаточно, чтобы изменять живую природу	<i>Сейчас природа работает так же, как и в древности</i>
4	Сдвиги в живой природе происходят от геологических катастроф	<i>В основе трансформации видов медленные изменения под влиянием среды в сочетании со скачкообразными перестройками онтогенеза</i>
5	Критерий общности форм – общность функции	Критерий общности – соотношение частей и общность индивидуального развития
6	Классификация животных должна опираться лишь на взрослые формы	<i>Классификация должна также учитывать характер эмбриогенеза</i>
7	Основная цель науки – регистрировать, описывать, классифицировать	<i>«Факты переходят к потомству только в сопровождении идей»</i>

Легко заметить, что в пятом пункте ни за кем нет «явного преимущества», поскольку оба автора излагают части корректного современного подхода к проблеме. Таким образом, в данном конкретном случае мнения коллег разошлись по целому ряду позиций. И оба оказались в равном положении: в одних вопросах ближе к истине, в других – дальше от нее.

Помимо Ламарка и Сент-Илера, одну из лучших додарвиновских эволюционных концепций сформулировал отечественный исследователь Карл Рулье.

Система эволюционных взглядов Рулье

По мнению Рулье, бытие живой природы в пространстве и времени зиждется на четырех общих законах.

1. Закон постепенного образования всего сущего. В трактовке автора он звучит так: «...нет ничего, от начала существующего, все последующее образуется из повторения предыдущего с прибавлением нового, все образуется путем постепенного, медленного развития». Действие закона простирается за пределы живой природы. Рулье принимает гипотезу Канта-Лапласа относительно возникновения Земли. Он полагает, что жизнь зародилась естественным путем в Мировом океане, причем сперва растительные организмы, а потом – животные. Те и другие были одноклеточными. В каждом царстве независимо возникла многоклеточность. Растения, а позднее и животные освоили сушу, где развиваются по сей день. Все последующие группы связаны с предыдущими кровным родством.

2. Закон усложнения организации. Рулье возводит в общий закон морфологический принцип деления труда, разобранный нами выше. Он пишет: «То животное совершеннее, которое имеет больше отдельных орудий и отправлений, у которого орудия служат к меньшему числу отправлений». Здесь трудно что-либо возразить, поскольку в ходе исторического развития степень дифференцировки организмов и степень их сложности в целом нарастают.

3. Закон нарастания разнообразия: «...чем ближе к первоначальному времени появления существ, тем менее разнообразия, тем всевозможные существа сходнее между собой... Развитие есть постепенное выделение разнообразия и противоположностей». Разнообразие живой природы растет потому, что развитие ее идет в разных направлениях и в разных условиях.

4. Закон общения животного с миром. Рулье указывает, что бессмысленно рассуждать о живых организмах вне их связи с внешней средой. Факторы среды являются формообразующей силой. В отношении характера их действия на организмы Рулье принимает точку зрения Ламарка.

Помимо этого, он указывает на возможность наследования приобретенных признаков. Однако здесь он делает существенный шаг вперед от Ламарка. Рулье указывает, что **не всякое приобретенное изменение будет наследоваться**. Это произойдет лишь в том случае, если внешние воздействия достаточны для преодоления устойчивости вида. Ему удалось заметить, что виды «стремятся» передать потомкам свои признаки неизменными. И сломать эту консервативность организма непросто. Заметим, что Рулье отказался и от линнеевских представлений о неизменяемости видов, и от ламарковского отрицания их реальности. По Рулье, вид реален, но изменчив.

К середине 19 в. требовалась система эволюционных представлений, более материалистичная, обширная и лучше скомпонованная, чем имеющиеся на то время. Честь ее создания выпала Дарвину. Наверное, ему повезло больше, чем Ламарку, поскольку ко времени выхода его эволюционных монографий почва для их восприятия была неплохо подготовлена.

Эволюционизм Дарвина имеет, пожалуй, два главных источника. Мы уже упоминали «Принципы геологии» Лайеля, в которых наша планета ярко представлена как эволюционирующее образование. В дополнение к этому Дарвин получает обширный биологический материал во время пятилетнего рейса военного судна «Бигль», где он служил в качестве натуралиста. В Южной Америке ему удастся отнаблюдать высокую степень сходства между современными и третичными мозолоногими и неполнозубыми. Он видит, что зональная смена американской фауны с севера на юг гораздо лучше объясняется действием среды, чем сотворением мира. На Галапагосских островах и островах Зеленого мыса он находит виды, похожие на материковые, но не идентичные им (вьюрки, дрозд-пересмешник, канюк, сова, различные рептилии). При этом в разных частях архипелага островные виды опять же неодинаковы. Это наводит на мысль об эволюционных модификациях какого-то исходного вида в новых условиях. Дарвин обнаруживает виды в «неподходящей» для них среде: гусей в горах, а также дятлов в пампасах, где тем приходится рыть норы вместо гнездования в дуплах. Последние факты проще объяснить адаптациями к новым условиям, чем

креационизмом. Стало быть, нужна альтернатива теории Сотворения. Ею и становится эволюционная теория.

Положения эволюционной теории Дарвина

Самая слабая часть теории – **проблема наследственности**. Положений классической генетики еще нет, и о природе наследственности Дарвин ничего не знает. Однако достаточно того, что он правильно видит наследственность как одну из предпосылок эволюции биологических видов. Без наследования новых черт изменение видов невозможно в принципе.

Проблема изменчивости разработана Дарвином не в пример более детально. Рассуждения о ней можно свести к нескольким основным пунктам.

1. Дарвин считает, что **изменчивость – это процесс возникновения у организма новых свойств**.

2. **Причина появления изменений – действие внешней среды**.

3. **В изменчивости надо различать два противоположных фактора – природу организма и природу условий**. Существенно, что первый из этих факторов важнее. Одни и те же условия вызывают у разных организмов подчас совершенно разные изменения: «Природа условий имеет в произведении каждого данного изменения менее значения, чем природа самого организма: быть может, первая влияет не более существенно, чем природа той искры, которая воспламеняет массу горючего материала и влияет на свойства вспыхивающего пламени». Иными словами, характер изменений сильно зависит от уже имеющихся признаков живых существ.

4. **При любых условиях изменчивость проявляется лишь в двух формах:**

а) **определенная (ненаследственная)** – одинаковые изменения всего потомства в новых условиях (при смене корма, климата и т.д.);

б) **неопределенная (наследственная)** – штучные слабые различия в самых разных направлениях, обуславливающие индивидуальные особенности организмов. Здесь Дарвин выделяет как особый вариант еще **коррелятивную изменчивость** – появ-

ление вслед за первичными вторичных изменений вследствие наличия корреляций в организме.

5. Роль разных видов изменчивости в эволюции различна: «Изменчивость ненаследственная не проливает никакого света на происхождение видов и совершенно бесполезна для человека... Неопределенная изменчивость является гораздо более распространенным результатом измененных условий, чем изменчивость определенная, и, вероятно, играла более выдающуюся роль в образовании наших домашних пород». Да и в дикой природе именно мелкие индивидуальные изменения играют главную роль в эволюции. При этом Дарвин не отрицает и роли крупных, резких изменений (у овец-мериносов – отличная шерсть в сочетании с короткими ногами). Здесь важно подчеркнуть выгодное отличие Дарвина от предшественников – Ламарка, Сент-Илера и Рулье. Они считали, что организмы меняются под действием среды в одном определенном направлении. Дарвин же говорит о неопределенно большом числе направлений в изменениях.

6. Неопределенная изменчивость наиболее резко выражена у широко расселенных видов и богатых видами родов. Это вполне естественно, так как в большом ареале больше разнообразие условий, да и значительная численность дает больше исходного материала (особей) для изменений.

7. Индивидуальные отклонения с течением времени поднимаются на более высокий уровень. Это означает, что новые свойства сначала являются атрибутом отдельной особи, затем (в ходе размножения) становятся принадлежностью группы особей. Группа от поколения к поколению растет, пока упомянутые свойства не сделаются признаком всех представителей вида. Дарвин пишет, что «...прирученные разновидности одного и того же вида отличаются между собой так же, как и ближайшие виды одного рода в естественном состоянии, только различия эти в большинстве случаев не так резки». Накопление различий начинается с изменения очень немногих или даже одной родоначальной особи. Но если в сельском хозяйстве все заканчивается образованием пород и сортов, то в диком мире дело идет дальше. И вот интересная цитата: «Не подлежит сомнению, что до настоящего времени не удалось провести ясной пограничной

черты между видами и подвидами... или между подвидами и резкими разновидностями, или, наконец, между менее резко выраженными разновидностями и индивидуальными различиями... На основании этого я считаю индивидуальные различия, хотя и мало интересными для систематики, крайне важными для нас в качестве первых шагов к образованию разновидностей, настолько незначительных, что о них, как обыкновенно полагают, не стоит даже упоминать в естественноисторических сочинениях. Разновидности, несколько более выраженные и постоянные, я считаю за шаги к более резко выраженным и постоянным разновидностям, а эти последние – за шаги к подвидам и видам... Термин "вид" я считаю совершенно произвольным, придуманным ради удобства для обозначения группы особей, близко между собою схожих, и существенно не отличающимся от термина "разновидность", обозначающего формы, менее резко различающиеся и колеблющиеся в своих признаках. Равно и термин "разновидность" в сравнении с индивидуальными различиями применяется произвольно и только ради удобства». Получается, что вслед за Ламарком Дарвин приходит к отрицанию реальности видов. Тем не менее он не ставит это отрицание во главу угла собственных теоретических построений, и их дальнейшая логика подразумевает представление о виде как о реальном природном явлении.

В поисках движущих сил эволюции Дарвин приходит к идее **борьбы за существование**, которая понимается метафорически, в смысле жизненной конкуренции. Борьба вытекает из **противоречия между избыточным размножением организмов и ограниченностью природных ресурсов**. Природа ставит перед размножающимися организмами препятствия в виде неблагоприятных климатических условий, болезней, сложных внутривидовых отношений и т.п. Жесткость борьбы пропорциональна степени сходства потребностей организмов. Поэтому самые свирепые формы она принимает внутри одного вида, где потребности особей максимально близки.

Идею борьбы за существование Дарвин заимствует у британского социолога 18 в. Томаса Мальтуса. Тот в своей книге «О народонаселении» указывает, что человечество размножается в геометрической прогрессии, а материальные блага преумножает

в арифметической. Острый дефицит различных благ порождает тяжелые социальные катаклизмы – эпидемии, голод, войны. В ходе их гибнет много людей, оставшимся начинает хватать благ, и цикл повторяется. Дарвин считает, что его теория – это «учение Мальтуса, приложенное к растительному и животному царству, и приложенное в строжайшем его смысле, потому что тут невозможно ни искусственное умножение пищи, ни осторожное воздержание от брака».

Отметим, что после Дарвина к вопросу о борьбе за существование не было добавлено ничего принципиально нового. Разве что ее четко разделили на межвидовую, внутривидовую и конституциональную, то есть борьбу с неблагоприятными абиотическими факторами.

Следствием борьбы за существование является **естественный отбор**. Суть его вытекает из сопоставления борьбы с наследственной изменчивостью. Индивидуальные отклонения возникают у организмов постоянно и бывают самыми разными. Те из них, что дают особям преимущества в борьбе за существование, получают ранг полезных изменений, то есть приспособлений. У особей с приспособлениями лучшего качества больше шансов на выживание, чем у прочих. Тот, кто их не имеет, либо имеет вредные отклонения, гибнет. Таким образом, мы имеем двусторонний процесс из выживания одних особей и элиминации (уничтожения) других. Слово Дарвину: «Сохранение полезных индивидуальных различий или изменений и уничтожение вредных я и назвал естественным отбором или переживанием наиболее приспособленных».

В качестве особой формы выделен **половой отбор**: «Эта форма отбора определяется не борьбой за существование по отношению к другим существам или внешним условиям, но борьбой между особями одного пола, преимущественно самцами, за обладание особями другого пола». Данный вид отбора формирует вторичные половые признаки, лежащие в основе полового диморфизма у многих животных. Эти признаки не касаются строения половой системы и не находятся в непосредственной связи с процессом деторождения. К ним относятся орудия борьбы (рога, клыки, гривы, шпоры и пр.), а также привлекающие

особенности самцов (яркая окраска, запахи, различные придатки, способность к пению и т.д.).

Заметим, что реальных доказательств существования отбора в природе у Дарвина не было: «Для того чтобы выяснить способ действия естественного отбора, как я его понимаю, я прошу разрешения привести несколько воображаемых примеров». Разбирать эти воображаемые примеры сейчас неинтересно, поскольку после Дарвина в изобилии были найдены реальные, часть которых мы приведем ниже.

Под действием отбора внутри вида происходит **накопление различий** между группами особей. Особенно ощутим этот процесс при большом ареале, поскольку в разных его частях выживание и вымирание происходят неодинаково. Постепенно внутри вида формируются расы, разновидности. По Дарвину, «разновидность есть зачинающийся вид, а вид – обособившаяся разновидность». В конечном счете разновидности становятся подвидами, а те – самостоятельными видами.

В практике сельского хозяйства существует **искусственный отбор**. Объясняя его сущность, Дарвин пишет следующее: «Ключ к объяснению заключается во власти человека накапливать изменения путем отбора: природа доставляет последовательные изменения, человек слагает их в известных полезных ему направлениях. В этом смысле можно сказать, что он сам создал полезные для него породы». **У искусственного отбора есть ряд черт, отличающих его от естественного:**

1. Он производится не факторами среды, а человеком.
2. Он происходит не по всем признакам, а лишь по некоторым, интересным человеку.
3. Борьба за существование исключена.
4. Отбираемые признаки могут не способствовать выживанию в естественных условиях и даже снижать выживаемость.
5. Создаются не новые виды, а лишь внутривидовые группировки особей.

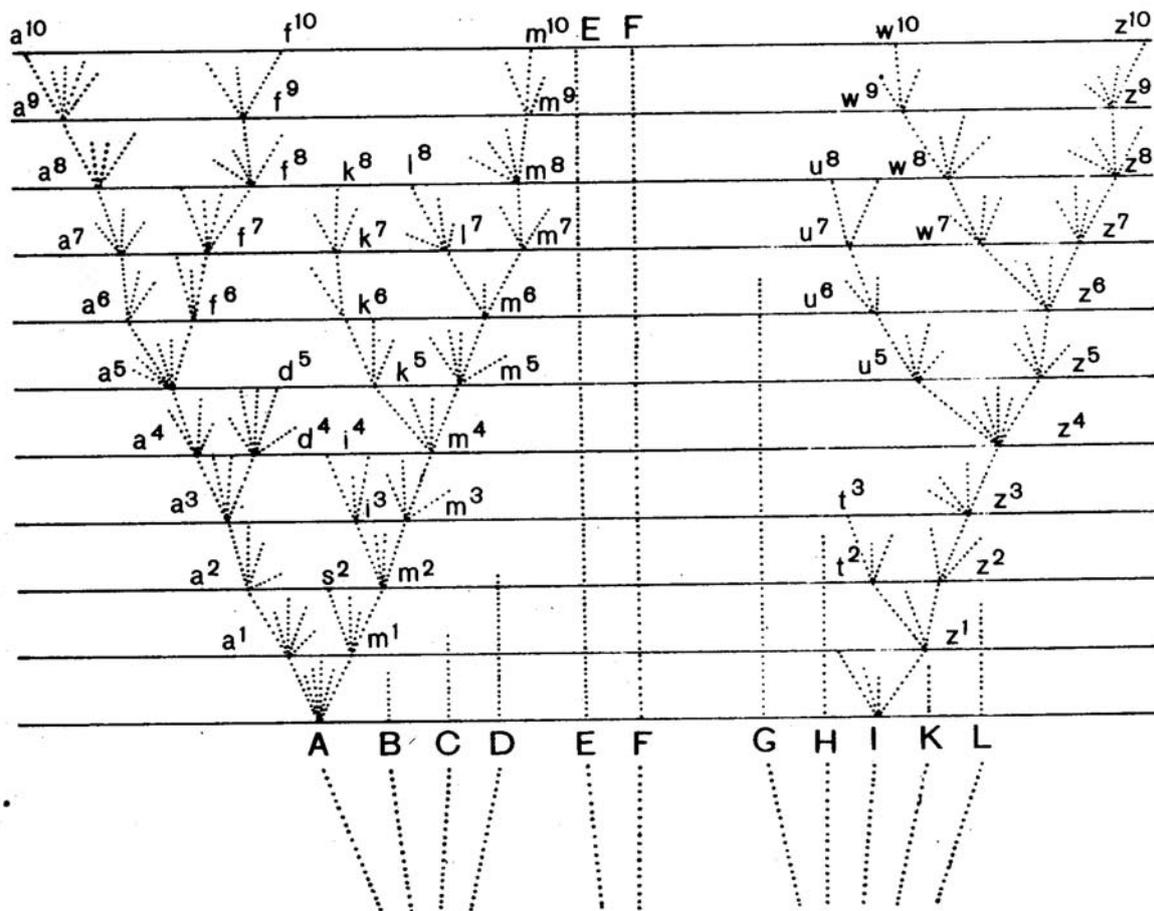


Рис. 2. Дарвиновская схема дивергенции (пояснения в тексте)

На проблеме образования нового вида Дарвин не останавливается, ибо возникает естественный вопрос, как образуются таксоны более высокого ранга? Для объяснения их происхождения предлагается **схема дивергентного видообразования** (рис. 2). Объяснить эту схему можно следующим образом. В нижнем ряду буквами обозначены виды одного рода в некий начальный момент эволюционного времени. Цифровые индексы означают десятки тысяч поколений. Таким образом, в «конечный» момент времени мы имеем виды через 14000 поколений. Схема показывает, что «за отчетный период» восемь видов из одиннадцати исходных вымерли, один («F») сохранился без изменений, а два («A» и «I») дали пучки дочерних форм. Степень родства видов на исходной позиции одинакова, чего нельзя сказать о видах в конце пути. Они в той или иной степени разошлись. Мы имеем три рода в потомках вида «A» и два рода в потомках вида «I». Потомки этих двух родоначальных видов образуют два подсемейства. Третье подсемейство представлено единст-

венным неизменившимся видом «F»). Вся совокупность видов составляет самостоятельное семейство. Дарвин говорит: «Таким образом, по моему мнению, из двух или более видов путем родственной преемственности, сопровождаемой изменениями, могут произойти два рода или еще большее их число. А эти два или более родоначальных вида, можно предположить, произошли от одного вида, принадлежащего к более древнему роду». Если высокие таксоны произошли описанным путем, то появляется следующий вопрос: *насколько далеко простирается действие механизма дивергенции?* Дарвин полагал, что до классов включительно, но «мы должны остановиться там, где прекращается ясное единство типа, независимое от цели и приспособления». Он считает, что «все до сих пор известные организмы являются потомками, вероятно, менее, чем десяти исходных форм» – по числу типов животного царства и отделов растительного. Но отсюда третий вопрос: *откуда появились эти исходные формы?* Ответ: «На основании начала естественного отбора, сопровождаемого расхождением признаков, не представляется невероятным, чтобы от какой-нибудь низкоорганизованной и промежуточной формы могли развиваться как животные, так и растения, а если мы допустим это, мы должны допустить, что и все органические существа, когда-либо жившие на Земле, могут происходить от одной первобытной формы. Но этот вывод опирается главным образом на аналогию, и несущественно, будет он принят или нет». Дарвин постепенно приходит к мысли о **монофилии** – происхождении любой естественной группы от одного корня, одной родоначальной формы.

Дивергенция на любом таксономическом уровне весьма полезна. Она уводит организмы от однотипных потребностей и ослабляет конкуренцию между ними. Поэтому многообразие форм – один из атрибутов эволюционного процесса и условие процветания жизни на Земле. Дарвин отмечает, что «наибольшая сумма жизни осуществляется при наибольшем разнообразии строения, отправления и потребностей». При дивергенции выживают прежде всего наиболее далеко разошедшиеся формы, а промежуточные вымирают.

В чем бы ни ошибался Дарвин, с современной точки зрения, его теория – одно из крупнейших достижений мировой биологической науки. Она стройна, и все ее части хорошо увязываются друг с другом. Но главное не в этом, а в реальных научных достоинствах.

1. Теория глубоко материалистична во всех своих частях. Дарвин целиком свободен от давления теории Сотворения и тем до сих пор неугоден церкви. Дарвин пишет: «Я не усматриваю необходимости вмешательства творческой силы, а допущение ее сделало бы теорию естественного отбора бесполезной». «Если я ошибся, приписав естественному отбору большую силу, – хотя я этого не считаю, – или преувеличил его значение, что и в самом деле вероятно, то по крайней мере я оказал, надеюсь, услугу тем, что способствовал ниспровержению догмата об особых актах творения». «Я не нашел доказательств в пользу бога».

2. В мировом научном сообществе (и не только в нем) теория утвердила мысль об историческом характере возникновения и развития органического мира. Исторический метод занимает с этого времени господствующее положение в биологии, ибо все явления живой природы стали изучаться в эволюционной динамике. А это совершенно новый этап развития науки.

3. Выделена природная движущая сила эволюции – естественный отбор. Замечательно, что в его природе и механизме действия нет никакой мистики.

4. Естественным образом объяснена целесообразность в живой природе. Раньше в возникновении, изменении и исчезновении органов видели некую цель. Теперь же становится ясно, что целесообразность – лишь следствие естественного отбора, то есть выживания одних организмов и элиминации других.

5. Материалистически объяснено прогрессивное развитие живой природы. Это уже не стремление к совершенству, а просто один из путей приспособления к внешней среде.

6. Стало ясно, как соотносятся непрерывность эволюционного развития и «прерывистость» биологических видов. Дарвину удалось совместить линнеевские представления о реальности видов с ламарковским постулатом об их относительном постоянстве.

7. Было доказано естественное происхождение человека. Детально мы обратимся к дарвиновской позиции ниже, в главе об антропогенезе. Пока лишь укажем, что его взгляды оказались хорошим вкладом в борьбу с антропоцентризмом. Он показал, что человек – не венец творения, а продукт естественного разви-

тия живой природы. Знать правду о своем месте в природе всегда полезно.

Теория Дарвина по широте поднятых проблем и значимости полученных результатов выходит далеко за рамки чисто биологического исследования, приближаясь по своим показателям к лучшим философским исследованиям. И не случайно этот великий англичанин похоронен в Вестминстерском аббатстве рядом с Ньютоном.

Практически одновременно с Дарвином и независимо от него ту же самую систему представлений сформулировал другой британский исследователь – Альфред Уоллес. Его взгляды базируются на обширном полевом материале, собранном более чем за десять лет в долине Амазонки и на Малайском архипелаге. Уоллес собрал обширную аргументацию в пользу эволюционной теории. Широко известны его работы по различным видам защитных окрасок, мимикрии, островной биогеографии. К идее борьбы за существование и естественного отбора он пришел самостоятельно, полагая, что биологические виды производят измененные формы, удаляющиеся от первобытного типа и дающие начало новым видам. Борьба за существование трактуется, как у Дарвина и, возможно, под влиянием все того же Мальтуса. В силу борьбы «полезные разновидности будут стремиться к увеличению, бесполезные или вредные – к уменьшению». В итоге «усовершенствованные разновидности постепенно вытесняют первоначальный вид». В отличие от Дарвина, Уоллес признает наличие только неопределенной изменчивости. Он был противником идеи полового отбора и выставил против нее так называемую «теорию птичьих гнезд». Суть в том, что если у птицы гнездо закрытое, и самка в нем не видна, то оба пола – с яркой окраской. При открытом гнезде самка окрашена скромно. То есть не самцы становятся яркими, а самки приобретают покровительственную окраску. Еще одно отличие от дарвиновских позиций в том, что человеческие расы считаются биологически неравноценными. Наконец, Уоллес считает, что в эволюцию трижды вмешивался бог. С его помощью пройдены такие ключевые моменты, как возникновение жизни, появление чувствительности и сознания и формирование духовных свойств человека.

Теория Дарвина быстро получила широкое и, казалось бы, всеобщее признание. Однако к началу 20 в. обозначились неко-

торые трудности. Как уже говорилось, Дарвин несведущ в вопросе о материальных основах наследственности. В своей неверной «временной гипотезе пангенезиса» он представлял наследственный материал как некий аналог жидкости или газа, который можно бесконечно разбавлять или сгущать в разных пропорциях. Переоткрытие законов Менделя, формирование мутационной теории и хромосомной теории наследования заставляют генетиков взглянуть критически на теорию Дарвина. Каскадная (скачкообразная) передача наследственной информации и резкие изменения организмов при мутациях плохо увязываются в их глазах с плавным процессом формирования нового вида. Кроме того, они показывают принципиальную невозможность передачи в ряду поколений благоприобретенных признаков. Теперь речь может идти только о приобретении наследственных признаков. К этому следует добавить, что вид у Дарвина элементарен как единица систематики. Но все элементарное (по определению) структурно однородно, неразложимо и ничего не может из себя выделить. Стало быть, вид из вида сделать нельзя. Требовался новый уровень осмысления научных данных.

Этот уровень достигается к середине 20 в. в виде синтеза генетики, популяционной экологии и эволюционной теории. Работами ряда исследователей показана сложная внутренняя структура вида, который состоит из популяций. Оказалось, что популяции насыщены разнообразными мутациями. Вследствие этого они генетически гетерогенны (неоднородны). Разрабатывается представление об идеальной, генетически равновесной популяции. Становится ясно, что именно популяцию, а не вид следует считать элементарной эволюционной единицей. Постепенно пересматривается набор движущих сил эволюции и оказывается, что естественный отбор – важный ее фактор, но отнюдь не единственный. На основе данных популяционной биологии пересматривается система представлений о биологическом виде и ликвидируется часть трактовок в линнеевском духе. К середине 20 в. складывается современная эволюционная теория, к которой мы переходим.

Глава 4

Современные методы изучения эволюции

Для познания механизмов эволюционного процесса наша наука пользуется многими методами различных отраслей естествознания. Конкретные методы легко объединяются в группы по разделам науки.

Палеонтологические методы

1. Изучение переходных форм. Они интересны тем, что сочетают в себе признаки древних и относительно молодых групп. К ним относятся известные из систематических циклов риниофиты, семенные папоротники, ихтиостегиды, зверозубые ящеры, археоптерикс. Анализ их признаков позволяет установить предковую группу для того или иного таксона и саму возможность перехода одного таксона в другой. В ряде случаев становится отчасти понятен и механизм упомянутого перехода.

2. Изучение палеонтологических рядов. Здесь имеются в виду несколько ископаемых форм, связанных друг с другом эволюционным родством. По существу, мы получаем информацию того же характера, что и предыдущим методом, но более детальную. Это относится, например, к рядам предков современной лошади, слонов, носорогов. Подчеркнем, что речь не идет о прямолинейном эволюционном развитии. В ходе филогенеза имелись пучки ископаемых форм, перемещавшиеся по разным континентам. Часть из них известна, часть – нет. Палеонтологический ряд порой выделяется искусственно, чтобы проследить интересную исследователям линию.

3. Изучение последовательности ископаемых форм. Оно дает предельно подробную палеонтологическую информацию, поскольку здесь мы сталкиваемся с довольно редкими случаями сохранения *всех* форм, связанных на определенном отрезке времени отношениями «предок – потомок». Примеры такого рода известны для фораминифер и некоторых брюхоногих моллюсков.

4. Реконструкция структуры экосистем прошлого. Она возможна только при комплексных исследованиях с использованием данных геологии, географии, климатологии и других наук. Мы получаем представление об условиях, в которых жили те или другие организмы. В свою очередь, это помогает объяснить некоторые признаки организмов, поскольку те являются приспособлениями к определенной среде.

Биогеографические методы

Они рассматривают возникновение, расцвет и вымирание групп в пространстве.

1. Изучение островных форм. Сравняются флора и фауна континента и отделившегося от него острова. Островные формы тем своеобразней, чем дальше их изоляция от континентальных. При сопоставлении числа одинаковых и измененных островной жизнью видов можно получить некоторое представление о темпах эволюции. А сравнение условий позволяет понять причины изменения видов на островах. Классический пример – фауны Британских островов и Мадагаскара. В Британии всего несколько десятков специфических видов животных, на Мадагаскаре же эндемичны более половины видов животных, а среди зверей – почти все. Напомним, что

<p>Эндемики – это виды, имеющие крайне узкий ареал</p>

Если брать большие отрезки эволюционного времени, то в качестве острова можно рассматривать Австралию с ее очень своеобразной флорой и фауной. Аналогичную картину демонстрируют пещеры и изолированные горные районы. Все сказанное относится не только к участкам суши, но также к изолированным водоемам. Отличный пример – озеро Байкал, в которое впадают сотни речек, а вытекает одна Ангара. Этот древний водоем изолирован давно и надежно, и в нем исключительно много эндемиков: бифкальская нерпа, разные виды рыб, рачков-бокоплавов, олигохет, турбеллярий. К самым большим масштабам исследований относится срав-

нение флор и фаун континентов – Евразии и Северной Америки, Северной Америки с Южной, Южной Америки и Африки.

2. Изучение центров происхождения видов. Центры определяют сопоставлением концентраций видов определенной группы в разных частях ареала (центр там, где концентрация максимальная). Условия в центре и за его пределами известны. Это помогает установить причины изменения расселяющихся видов. Если знать время «ухода» вида за пределы центра, можно опять-таки получить информацию о темпах эволюции.

3. Изучение прерывистого распространения видов и групп видов. Прежде всего рассматриваются причины прерывистости ареалов. Это приносит новые данные об эволюции климата и ландшафтов на больших территориях. Изоляты, где обитают представители вида или близкие виды, неодинаковы по условиям. И мы вновь можем узнать причины различий между сравниваемыми формами. Так, прерывисто распространение ландыша, вьюна, голубой сороки и многих других видов, дающих в разных частях ареала различия в признаках или даже расы.

4. Изучение реликтов, то есть видов с признаками давно вымерших групп (гаттерия, латимерия, гингковые, древовидные папоротники и др.). Реликты дают информацию двоякого рода. Во-первых, мы узнаем об условиях жизни в древние времена. Во-вторых, мы имеем важное дополнение к палентологическому материалу в виде живых существ и лучше понимаем, как истолковывать исчезнувшие признаки по скудным остаткам.

Морфологические методы

1. Изучение гомологий. Как известно,

Гомологичными называют органы и иные структуры с единым происхождением и сходным планом строения, находящиеся в сходных соотношениях с другими органами

Примеров известно много: лист и части цветка, конечности разных групп позвоночных, слуховые косточки тех же позвоночных и т.д. Их нельзя путать с **аналогичными органами**, где наблюдается внешнее и функциональное сходство при разном про-

исхождении – колючки стеблевого и листового происхождения, крылья позвоночных и беспозвоночных животных, глаза головоногих моллюсков и позвоночных и др. Установление гомологий как таковых позволяет сделать заключение о родстве представителей разных групп. Фактически работа с гомологами – это на сегодняшний день наиболее объективный способ установления родства. Рассматривая различия между гомологичными органами в разных группах организмов, мы узнаем о путях эволюции. Зная условия, в которых происходили изменения органов, мы способны установить причины изменений.

2. Изучение рудиментов и атавизмов. Установление родства между таксонами нередко затруднено, ибо гомологии могут быть не выражены. В этих случаях и полезна работа с рудиментами. Известно, что **рудиментация – это эволюционное ослабление органа**. Само наличие рудимента указывает на одно из направлений морфологической эволюции. Это относится к задним конечностям китообразных, оставившим после себя лишь несколько костей пояса, крыльям киви, кожной мускулатуре и аппендиксу человека и многим другим структурам. Ослабление органа вплоть до исчезновения не уничтожает гены, обуславливающие их развитие. Иногда эти гены включаются, и появляются **атавизмы – возврат к признакам предков**: те же задние ноги китов, волосатость и многососковость человека и пр. Атавизмы очень ценны для эволюционистов, так как показывают, какими были предки. Разница между рудиментами и атавизмами очевидна. Первые, хоть и малы, выполняют в организме определенную функциональную нагрузку, а вторые возникают скорее во вред, чем на пользу.

3. Изучение популяционной морфологии. В разных популяциях современного вида сравниваются морфологические параметры на фоне тех условий, в которых существует каждая конкретная популяция. Это дает доступ к пониманию причин межпопуляционных различий и, стало быть, к закономерностям разделения вида на дочерние.

Эмбриологические методы

1. Выявление зародышевого сходства. Напомним о классическом труде Бэра: чем более ранние эмбриональные стадии ис-

следуются, тем больше сходства между представителями разных таксонов. Вспомним, что одноклеточная стадия есть вообще у всех организмов, а стадия бластулы – у всех многоклеточных животных. Зародышевое сходство – показатель общности происхождения и единства начальных этапов эволюции сравниваемых групп организмов. Со времен Бэра устанавливаются все более мелкие детали эмбриогенеза – способы дробления зиготы, происхождение органов из тех или иных зародышевых листков и т.д. Это позволяет объективно сравнивать индивидуальное развитие разных видов, даже очень близких.

2. Изучение рекапитуляций. Этим термином обозначают повторения. По существу, это вывернутый наизнанку принцип зародышевого сходства. Он означает, что в ходе эмбрионального развития организма рекапитулируют (повторяются) черты развития предковых форм. На ранних стадиях развития мы ищем сходство с далекими предками, на поздних – с более близкими. Важно помнить, что надо изучать не только эмбрионы, но и личиночные стадии, что тоже дает замечательные результаты. По личинкам нередко удается оценить степень родства взрослых форм. Так, по личинкам выявили принадлежность оболочников к хордовым. То же относится к ряду ракообразных, измененных паразитизмом до неузнаваемости. Строение их личинок позволяет установить принадлежность даже к определенному отряду. Происхождение амфибий от рыб отчетливо проявляется в строении головастиков, имеющих боковую линию, жабры, двухкамерное сердце и один круг кровообращения. Рекапитуляции бывают не только морфологическими, но и физиолого-биохимическими, поскольку в индивидуальном развитии меняются и обменные процессы, например, продукты выделения. Отметим, что эмбриологические методы особенно нужны при изучении эволюции беспозвоночных животных, которые в основном мягкотелы и не оставляют палеонтологического материала.

Методы молекулярной биологии и генетики

Они стали развиваться сравнительно недавно при улучшении инструментальной базы науки и появлении новых тонких методов.

1. Изучение сходства белков и других классов органических веществ. Их синтез генетически обусловлен, и потому сравнение биохимических показателей является отражением степени генетического родства видов.

2. Сравнение хромосомных наборов. Метод напрямую вытекает из хромосомной теории наследования, где указано, что каждый вид имеет собственный набор – *кариотип*. Сопоставление кариотипов подводит к познанию путей их изменения у близких видов. Изменения особенно удобно наблюдать при индуцированных (искусственно вызванных) мутациях. Большое достоинство метода – точность и возможность эволюционного экспериментирования при выборе подходящих живых объектов.

3. Сравнение структуры нуклеиновых кислот. Берут по одной цепи ДНК от двух сравниваемых объектов и гибридизируют (совмещают) их. О степени родства судят по проценту комплементарных участков.

4. Прямое определение генетической совместимости гибридизацией особей. Скрещивание особей применяется в тех случаях, когда неясно, с одним видом мы имеем дело или же с двумя разными. Метод очень точен по результату, но выполнение технически непросто.

Практически любая биологическая дисциплина может дать прямые или косвенные данные для эволюционной теории. Перечисленные методы являются наиболее распространенными. Большинство из них, как легко заметить, применяются при выявлении закономерностей макроэволюции. Что же касается микроэволюционных процессов, то они познаются в основном с использованием средств популяционной биологии и генетики.

Рассказ о конкретных данных об эволюции живой природы мы начнем с проблемы ее возникновения на планете. Это тем более интересно, что представления по данной проблеме имеют очень большой возраст и различаются между собой подчас весьма сильно.

Глава 5

Возникновение и основные этапы развития жизни на земле

Замечания об определении понятия «жизнь»

Строго говоря, прежде чем рассуждать о происхождении жизни, надо знать, что такое жизнь, то есть иметь ее определение. А определения нет, ибо жизнь – явление столь сложное, многослойное, многогранное и многообразное в своих проявлениях, что выделить ее основные свойства, пригодные для определения, пока не представляется возможным. Скептик, таким образом, вполне может сказать, что биология – это наука ни о чем.

Вспомним Фридриха Энгельса: «Жизнь – это способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней средой, причем с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка». Данное определение – одно из лучших среди всех известных, хотя каждый его пункт легко оспорить.

Если нет определения, можно хотя бы попытаться выделить наиболее существенные черты живой материи. Здесь тоже есть много попыток. Одна из них – десять свойств живого вещества, выделенные В.И. Вернадским и изучаемые в разделе «Учение о биосфере». Ближе по содержанию к эволюционной теории другой список свойств, составленный Б.М. Медниковым и известный как «аксиомы биологии». Аксиомы названы по именам ученых, которые впервые отметили соответствующее природное явление. Их собственные формулировки устарели вместе с тогдашним уровнем знаний. Аксиомы в предлагаемом вам варианте адаптированы к современному уровню.

1. Аксиома Вейсмана: все живые организмы есть единство фенотипа и программы для его построения (генотипа), передающейся по наследству из поколения в поколение (Вейсман не знал сущности генетического кода и говорил о «семе» и «наследственной плазме»).

2. Аксиома Кольцова: генетическая программа образуется матричным путем; в качестве матрицы для построения гена будущего поколения используется ген предшествующего поколения (Кольцову не были известны состав и строение ДНК, которых еще не открыли; он полагал, что генетическая информация кодируется в последовательностях аминокислот, а хромосомы целиком состоят из белков).

3. Первая аксиома Дарвина: при передаче в ряду поколений генетические программы под действием разных причин изменяются случайно и ненаправленно, и лишь случайно такие изменения могут оказаться удачными в данной среде (речь о той самой наследственной изменчивости, которую мы уже разбирали в теории Дарвина).

4. Аксиома Тимофеева-Ресовского: случайные изменения генетических программ при становлении фенотипа многократно усиливаются. Здесь требуется пояснение. Представим себе зиготу с одним мутантным геном. При развитии многоклеточного организма этот ген оказывается в каждой клетке, то есть дублируется великое множество раз. На основе каждого дубля многократно синтезируется информационная РНК, то есть молекула, являющаяся его копией. На каждой и-РНК изготавливается астрономическое число белковых молекул. Таким образом, измененный однажды микроскопический кусочек ДНК реализуется в граммах или даже килограммах белка.

5. Вторая аксиома Дарвина: многократно усиленные изменения генетических программ подвергаются отбору условиями внешней среды (вспомним, что говорил Дарвин о естественном отборе).

Приведенные аксиомы замечательны. Каждая сама по себе является важным обобщением, и скомпонованы они очень изящно. Однако они все так же не годны, как способ быстро отличить живое существо от умершего, а живую материю от неживой. Мы используем их за неимением лучшего. Тем не менее они позволяют обсуждать вопрос о некоторых важных этапах возникновения клетки в далеком прошлом Земли.

Гипотезы происхождения жизни

На сегодняшний день основными являются пять гипотез (точнее, групп гипотез), между которыми имеются существенные различия.

1. Гипотеза Сотворения, согласно которой мир создан Богом (богами), то есть является объектом искусственного происхождения. Традиционно считается, что он создавался из неведомых людям побуждений, чтобы существовать вечно в неизменном виде. Не поленитесь заглянуть еще раз во вторую главу настоящего пособия (в философские предпосылки эволюционных учений) и вспомнить, почему эта гипотеза лежит вне сферы научных интересов. И на прощание с религиозной тематикой вспомним божественные по мастерству, добрые и ироничные стихи Иосифа Бродского:

В деревне Бог живет не по углам,
как думают насмешники, а всюду.
Он освящает кровлю и посуду
и честно двери делит пополам.
В деревне он в избытке. В чугуне
он варит по субботам чечевицу,
приплясывает сонно на огне,
подмигивает мне как очевидцу.
Он изгороди ставит, выдает
девицу за лесничего и в шутку
устраивает вечный недолет
объездчику, стреляющему в утку.
Возможность же все это наблюдать,
к осеннему прислушиваясь свисту,
единственная, в общем, благодать,
доступная в деревне атеисту.

2. Гипотеза многократного самозарождения: живые организмы постоянно образуются из элементов неживой природы. И вновь мы приглашаем вас вернуться к второй главе, в самый ее конец, где рассказано, как именно сошла на нет эта гипотеза.

Обе гипотезы, изложенные выше, имеют очень большой, можно сказать, донаучный возраст. Три другие, напротив, молоды и появились в оформленном виде в 19 в.

3. Гипотеза стационарного состояния: Вселенная (в частности, Земля), жизнь в ней и отдельные биологические виды существуют вечно. Гипотеза ошибочна, так как не учитывает конечность существования космических тел. Если речь идет о планетах, то они гибнут по тем или иным причинам вместе с жизнью на них. Даже без гибели планет был установлен факт вымирания одних видов и появления других по ископаемым остаткам. Гипотеза же утверждает, что появление новых ископаемых таксонов в определенных пластах земной коры – это не эволюционное возникновение, а результат простого увеличения численности, либо миграция в места, благоприятные для сохранения остатков. Однако сейчас ясно, что биологический вид легко уничтожить нацело, что человек многократно проделал за пару последних столетий. Ясно также, что и начало во времени у любого вида имеется. Достаточно вспомнить о полиплоидных видах растений, многие из которых созданы искусственно. Жизнь на Земле существует в форме биологических видов и скорее всего имеет временные границы.

4. Гипотеза панспермии, то есть внеземного происхождения жизни. Она была занесена на нашу планету в виде так называемых «спор жизни» – высокомолекулярных органических соединений или даже простейших организмов. Это не исключено, ибо в веществе комет и метеоритов действительно много органики, которая ежегодно попадает на Землю тысячами тонн. Недостаток гипотезы в том, что она не предлагает никакого пути первичного возникновения жизни, а лишь переносит проблему в иное место Вселенной. Но нас в данном случае интересует, не *где*, а *как* возникла жизнь.

5. Гипотеза однократного самозарождения из неживой материи. Это в чистом виде эволюционная гипотеза. Подобно всем остальным, она имеет изъян в виде невозможности проверить почти все положения. Слишком уж разведены во времени причины и следствия. Для более или менее корректной проверки понадобилась бы машина времени, либо, на худой конец, другая планета, схожая с Землей на ранних этапах развития, и сотни миллионов лет наблюдений. И все же пытливый ум заставляет ис-

следователей обсуждать разные варианты однократного самозарождения. В самом общем виде они выглядят так.

Возможные пути однократного самозарождения жизни на Земле

Известно, что возраст Земли примерно 4.5 млрд лет. Понадобилось полмиллиарда лет, чтобы температура планеты упала ниже температуры кипения воды. Конденсация водяных паров привела к формированию Мирового океана, где и зародилась жизнь. Воды в океане к этому времени была лишь одна десятая часть от нынешнего объема при $pH = 8-9$.

Следует отметить две важнейшие *химические основы жизни*. Первая из них – вода. В условиях нашей планеты она – универсальный растворитель. Полярность молекулы делает ее участником многих химических реакций. Оптимальная вязкость превращает воду в надежное транспортное средство в клетке и многоклеточном организме. А довольно большая теплоемкость позволяет ей участвовать в терморегуляции клетки.

Вторая основа – углерод. Данный химический элемент имеет оптимальную валентность IV. При меньшей валентности он был бы слишком сильным окислителем, при меньшей – легко окислялся бы сам. Способность к образованию четырех ковалентных связей – это источник разнообразия органических соединений, линейных и циклических, с одинарными и двойными связями. Углерод – скелет всей органики, и можно утверждать, что живая природа Земли имеет углеродную основу.

В Мировом океане развитие жизни, по-видимому, началось с **абиогенного синтеза органики**. Для этого в воде должны были оказаться различные соединения в виде ионов и простых молекул. Часть из них вымывалась из пород, составляющих дно океана, и часть поступала из атмосферы. В образовании ионов (например, нитратных и сульфидных) немалую роль сыграл кислород. В свободном виде его практически не было, поскольку он быстро вступал в соединение с другими химическими элементами. Он же – основа атмосферной углекислоты и угарного газа. Сам кислород образовывался при фотолизе воды космическими излучениями.

Относительно состава и свойств первичной атмосферы Земли есть разные версии:

1. *Нейтральная атмосфера* из водяного пара, метана и азота.
2. *Слабоокислительная атмосфера* из водяного пара, метана, азота, углекислоты и аммиака, причем аммиака мало.
3. *Восстановительная атмосфера* из водяного пара, метана, водорода и аммиака, причем аммиака много.

Здесь перечислены лишь основные из возможных компонентов атмосферы. Условия, в которых шел абиогенный синтез, – это упомянутая выше щелочная среда в океане, высокие температуры, мощное космическое излучение (озонового экрана еще нет) и атмосферное электричество. В этих условиях оказался возможным синтез многих классов органических веществ: углеводов, альдегидов, спиртов, органических кислот, аминокислот, нуклеотидов, АТФ и др. Образовывались даже короткие полинуклеотидные и полипептидные цепочки. Все перечисленные и многие другие соединения составили так называемый **первичный бульон**. Возможность синтеза органики – это практически единственное, что удалось хоть как-то подтвердить в эксперименте.

Для синтеза высокомолекулярных биополимеров требуется много энергии, а концентрация исходных реагентов должна быть довольно высокой. Уточняя вопрос об источниках энергии и условиях абиогенного синтеза, специалисты выдвинули несколько гипотез, описывающих этот процесс:

1. Термическая гипотеза, согласно которой, синтез шел в местах с температурой среды около 200°C . В опытах при таких условиях получают короткие полипептиды с молекулярным весом до нескольких тысяч. Однако полисахариды и нуклеиновые кислоты при этом не образуются.

2. Низкотемпературная гипотеза предполагает, что источником энергии являлась холодная плазма в виде молний, полярных сияний, излучений ионосферы Земли. Под ее действием удастся опытным путем получить полипептиды и жиры.

3. Адсорбционная гипотеза состоит в том, что растворы в воде весьма жидкие и содержат лишь 1% органики. Это слишком мало для возникновения живого организма. Возможно, шла адсорбция молекул на отложениях тонкодисперсных глин на мелководьях морей или пресных водоемов.

4. Коацерватная гипотеза получила свое название от латинского слова *coacervus* – сгусток, куча. В данном случае имеется в виду «куча» молекул. Данная гипотеза отличается от предыдущей местом синтеза органики, который шел в толще воды. В любой молекуле атомы закономерно расположены в пространстве. Множество молекул имеет полюсы с разными зарядами. Вокруг таких молекул и ионов образуются водные «рубашки», поскольку сама молекула воды, как мы уже говорили, полярна. В каждом конкретном случае водный диполь ориентируется к другой молекуле тем или иным полюсом. Толщина «рубашки» вокруг органической молекулы зависит от многих факторов: размера и заряда органической молекулы, концентрации солей в воде, температуры и т.д. Подобная водная оболочка возникает и вокруг групп молекул – коацерватов – и отделяет их от окружающего раствора. Коацерватные капли образуются в воде путем самосборки, которая доказывается опытным путем. Капли способны поглощать вещество и энергию их окружающей среды, а также выделять часть продуктов реакций. По существу, мы имеем дело с **предбиологическим обменом веществ**. Капли способны дробиться, и в принципе можно говорить о **предбиологическом размножении**. Кроме того, разнообразие молекул вокруг разных коацерватных капель приводит к химической разнородности последних. Одни живут сравнительно долго, другие быстро разрушаются. Начинается **предбиологический естественный отбор**.

Коацерват – это еще отнюдь не клетка. Открытым остается вопрос, как группа сложных молекул превратилась в простой организм. Ответа на него нет. Ясно лишь, что именно должно было образоваться, хотя не известен ни порядок, ни тем более механизм формирования этих приобретений. Посему ниже мы даем их перечень с краткими комментариями о биологическом значении.

1. Образование мембран. Их роль в клетке разнообразна и очень велика:

а) **мембрана – граница организма.** Благодаря замечательному свойству мембран – *полупроницаемости*, то есть избирательному пропусканию веществ в организм и из него, клетка отделяется от внешнего мира и становится в высокой степени автономной;

б) *мембрана – субстрат, на котором протекают различные химические реакции.* По этому субстрату молекулы могут перемещаться в пределах клетки;

в) *мембрана – способ разобщения начальных и конечных продуктов реакций.* Большинство органоидов клетки являются мембранными, то есть с собственной границей. Внутренние мембраны клетки обеспечивают ее компартментализацию. Это значит, что она разделена на отсеки, и их содержимое не перемешивается хаотично. Клетка становится сложной системой с разнообразным характером связей между ее частями.

2. Хиральная чистота живого. Напомним из курса биохимии, что органические молекулы могут иметь оптические изомеры, «правые» и «левые». Когда в растворе равномерно перемешаны те и другие, раствор называется рацемическим. Хиральная чистота означает, что в белках присутствуют только «левые» изомеры аминокислот, а в нуклеиновых кислотах – только «правые» сахара. Это крайне важно, ибо ДНК, состоящая из рацемических нуклеотидов, не способна к редупликации: ее азотистые основания будут торчать в разные стороны и двуспиральная структура молекулы станет невозможной.

3. Возникновение энергетических систем. Здесь имеется в виду соединение органики с разными формами фосфата, как например в АТФ. При переносе фосфат-иона выделяется или поглощается много энергии. Перенос необходим для образования эффективного энергетического обмена, без которого невозможно существование живого организма.

4. Формирование и совершенствование каталитических систем. Без огромной скорости разных реакций организм будет инертным и мало отличимым от компонентов неживой природы. В коацерватах катализаторами изначально могли быть очень простые соединения. Но постепенно главную роль в ускорении реакций стали играть белки, которые мы называем ферментами. Им была свойственна неспецифическая каталитическая активность за счет наличия на поверхности молекулы многих участков с разными зарядами. Вероятно, позднее возникли специфические ферменты, то есть те, что ускоряют лишь определенную реакцию. Когда число специфических ферментов увеличилось, стало возможным говорить о наличии каталитической системы в орга-

низме. Существенным этапом усовершенствования ферментов и увеличения скорости их работы является включение в их состав металлов.

5. Формирование генетического кода. Неясным для нас образом редуплицирующиеся (самовоспроизводящиеся) молекулы ДНК начинают кодировать структуру белков. В результате налаживается процесс матричного синтеза белка, благодаря которому химический состав клетки формируется не хаотически, а по программе. Наличие кода открывает путь к синтезу очень крупных белков с самыми разными функциями. Не менее существенно, что программа передается в ряду поколений за счет все той же редупликации ДНК.

Перечисленные свойства постепенно переводят клетку из предбиологических объектов в разряд объектов биологической природы. Поэтому дальше целесообразно поговорить о начальных этапах эволюции живой клетки. Приступая к этому, мы надеемся, что вы помните в общих чертах геохронологическую шкалу, изучаемую в школе, то есть последовательность эр и периодов в истории планеты.

Первые живые организмы известны из архейских пород возрастом около 3.5 млрд лет. Они были одноклеточными, прокариотными (доядерными), анаэробными (использующими бескислородный обмен), гетеротрофными (питающимися готовой органикой). До появления ядра пока далеко, свободного кислорода в атмосфере и воде еще нет, питаться удобно молекулами из первичного бульона. А потом удобство исчезло. Организмы размножаются и потребляют органику куда быстрее, чем идет ее абиогенный синтез в океане. Следствием этого стал глобальный пищевой кризис. Для живых существ обозначилась жесткая альтернатива: обеспечить себя пищевыми ресурсами либо вымереть. Живая материя пошла по первому пути, и выход из кризиса нашелся в виде **эволюционного формирования автотрофности**. Возможно, хемо- и фототрофы возникли независимо друг от друга. Это был огромный прогресс, ибо автотрофность устраняет нужду в абиогенном синтезе органики. Для самих автотрофов ее источником становится неорганический мир, а для гетеротрофов – размножающиеся автотрофы. На этом этапе, по всей видимости, появились первые, пока короткие пищевые цепи.

Развитие фототрофности было, вероятно, ступенчатым. Первые фототрофы могли не иметь химического пути, ведущего к образованию свободного кислорода. Такие виды есть и среди современных бактерий. **Фотосинтез с выделением кислорода** стал еще одним крайне важным этапом в эволюции жизни. Дело в том, что кислород для непривычных к нему организмов – страшный яд. Надо полагать, что, будучи сильным окислителем, он стал причиной великого множества смертей. Затем появились аэротолерантные (устойчивые к кислороду) формы, а позднее – аэробы. **Возникновение аэробности** – также прогрессивный шаг в эволюции жизни. Из биохимии вам известно, что кислородный обмен в двадцать раз превосходит бескислородный по энергетическому выходу. Легко понять, что при более интенсивном обмене организмы имеют гораздо больше перспектив в освоении окружающей среды – передвижении, добывании пищи, защите и т.д.

Кислород выделялся в воду, затем в атмосферу, накапливался в ней, и, в конце концов, накопление приводит к **образованию озонового слоя** вокруг планеты. Известно, что озон экранирует Землю от жестких космических излучений. Экранирование имеет как минимум два важных следствия. Во-первых, живые организмы становятся устойчивей в том плане, что меньше возникает мутаций. Во-вторых, снижение фона излучений замедляет абиогенный синтез органики, а это печально для организмов, зависящих от него. Можно предположить, что с образованием озонового экрана абиогенный синтез постепенно сходит на нет как важный источник питания, а образующаяся органика быстро выедается все более многочисленными гетеротрофами.

Еще до появления озонового слоя, на рубеже архейской и протерозойской эр, живая природа делает очередной прогрессивный шаг – **появляются эукариоты**. Чтобы лучше понять, в чем состоит прогресс, вспомним, что у прокариот есть лишь одна молекула ДНК. Вследствие этого, любая мутация сразу проявляется в фенотипе. Это крайне тяжелый генетический пресс, так как подавляющее большинство мутаций нарушает эволюционно сложившийся баланс генов, работающих согласованно. Поэтому мутанты как правило гибнут. Компенсировать немислимую смертность прокариотам в общем-то нечем, кроме быстрого размножения. В свою очередь, огромная скорость размножения за-

крывает путь к многоклеточности. Таким образом, несовершенство генетического аппарата навсегда оставило прокариот одноклеточными. У эукариот, которые имеют пары гомологичных хромосом с аллельными генами, мутации не проявляются фенотипически, если они рецессивны, а их носители гетерозиготны. А это большой плюс, ибо носитель даже летальной мутации может иметь нормальные признаки. Стало быть, смертность ниже, и не требуется бактериальная скорость размножения. Кроме того, мутации, хранящиеся в группе особей, могут пригодиться со временем, например, в новых условиях среды. Мы еще вернемся к этому, когда будем обсуждать проблемы микроэволюции.

Хромосомный аппарат эукариот открыл дорогу к еще одному прогрессивному явлению – **формированию полового процесса**. Обмен аллельными генами между гомологичными хромосомами в первом делении мейоза (кроссинговер), случайное расхождение гомологичных хромосом по разным дочерним клеткам в том же делении, а также случайная встреча гамет при оплодотворении стали практически неисчерпаемым источником комбинативной изменчивости, то есть генетического разнообразия живых организмов внутри любого вида. Разнообразие замечательно тем, что генетически разнородный вид имеет больше шансов на сохранение при резкой смене параметров среды. А когда все одинаковы, все одинаково и гибнут.

Необходимо, наконец, упомянуть еще два ранних этапа эволюции, касающиеся эукариот. Во-первых, они разделились на царства – Грибы, Животные и Растения. Во-вторых, в каждом царстве независимо **возникла многоклеточность**. У многоклеточных есть огромное преимущество перед одноклеточными – специализация клеток. Это значит, что каждый вид специализированных клеток определенную функцию выполняет исключительно хорошо, гораздо лучше, чем любая неспециализированная клетка. Однотипные клетки образуют ткани, а те входят в состав органов, обеспечивая их разнообразие и эффективность. Крупный организм со сложным строением и еще более сложными связями между частями намного превосходит одноклеточный по возможностям освоения окружающей среды. И неслучайно подавляющее большинство современных биологических видов многоклеточны.

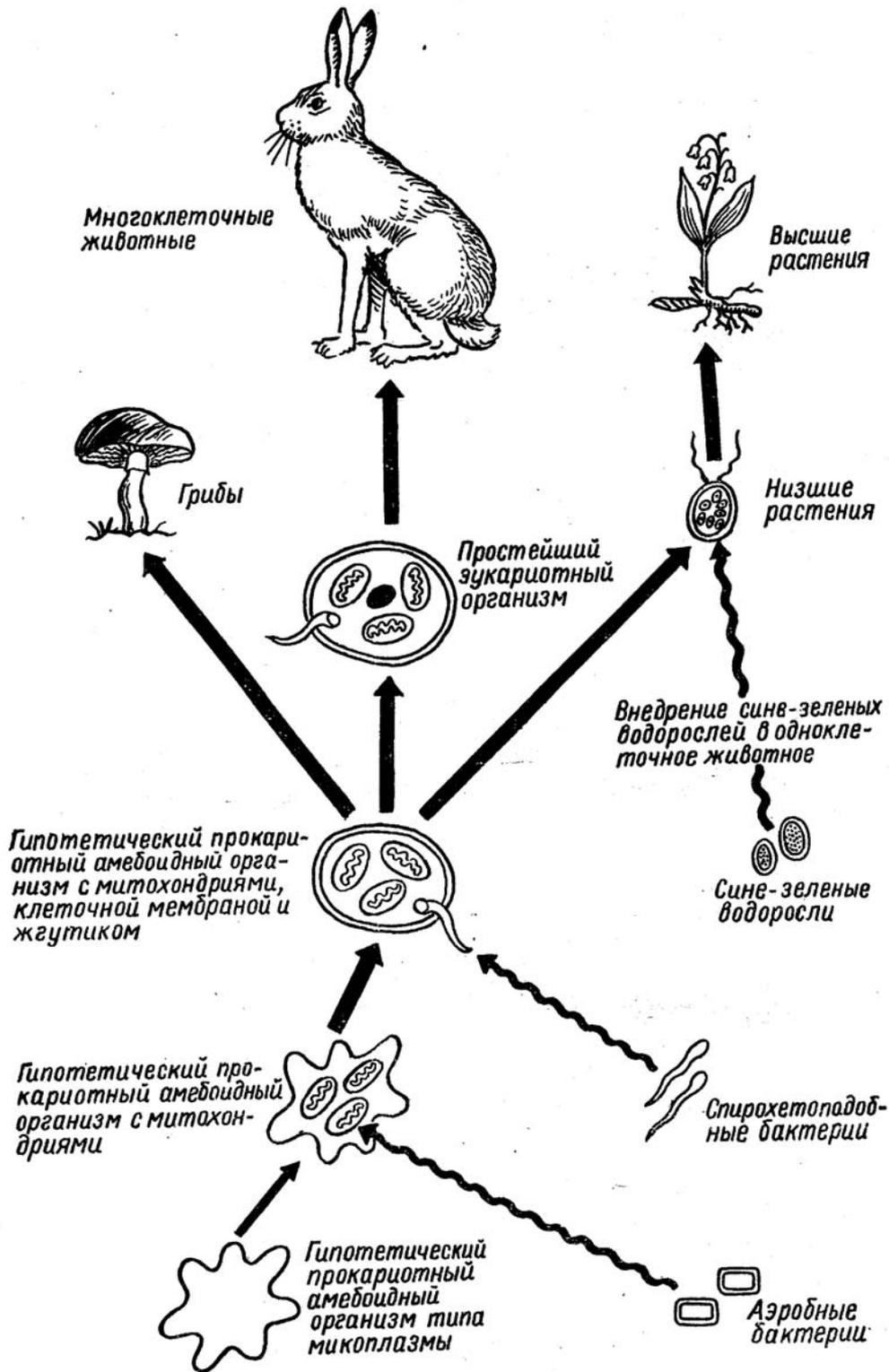


Рис. 3. Схема симбиотического происхождения клетки

Существует интересная и не лишенная оснований гипотеза, согласно которой клетки эукариот имеют **симбиотическое происхождение** (рис. 3). Предполагается, что митохондрии и пласти-

ды – это бывшие прокариотические паразиты других прокариот, превратившиеся в ходе эволюции в органоиды клетки. В пользу предположения говорит способность этих органоидов размножаться делением, наличие в них собственной ДНК, специфический набор белков и витаминов. Не исключено также, что мерцательные элементы клетки (жгутики и реснички) тоже являются бывшими спирохетоподобными паразитами, внедряющимися в клетку-хозяина лишь частично.

Подчеркнем в заключение, что возникновение жизни на Земле – это образование *не особей, а биологических видов*, которые положили начало биосфере планеты. Мы добрались до существования разных царств эукариот. Теперь целесообразно рассмотреть ход эволюции в двух крупнейших царствах.

Основные этапы эволюции растений

Древнейшие одноклеточные зеленые водоросли обнаружены в архейских породах, возраст которых 3 млрд лет. За время эволюции в водной среде жизни у водорослей появляются половой процесс и многоклеточность. Многоклеточные, по-видимому, начинаются с нитчатых форм, позднее появляются бурые водоросли, прикрепленные ко дну. Это талломные (по-другому, слоевищные) организмы с телом, не разделенным на органы, крепящиеся ко дну ризоидами. У бурых водорослей формируются сложные половые органы – гаметангии. В целом для водорослей характерна гаплоидность большинства стадий жизненного цикла, а диплоидной остается лишь зигота, два первых деления которой являются мейозом. В архее, протерозое и начале палеозоя водоросли являются единственной растительной группой на планете.

В силуре происходит *выход растений на сушу*, где первичные почвообразовательные процессы, начавшиеся в протерозое, в определенной мере подготовили для них условия. Древнейшие наземные формы – **псилофиты** – внешне похожи на водоросли и по-прежнему имеют не дифференцированное на органы тело.

Всякая смена среды жизни – это, если можно так выразиться, «эволюционный стресс» для тех, кто ее меняет. Большая гравитация на суше заставляет растения развивать опорные структуры в виде механической ткани. Дефицит воды приводит к необходимо-

сти добывать ее из грунта. Формируется корневая система, приходящая на смену ризоидам. Она же удерживает растения в грунте, что важно при высокой подвижности воздушных масс. Для доставки почвенных растворов вверх по растению нужна проводящая ткань, которая также совершенствуется. Защищаясь от пересыхания, растения формируют покровные ткани и кутикулы. Высокая освещенность наземно-воздушной среды – это стимул для усиления фотосинтеза. Надземная часть растений расчленяется на стебли и листья или аналоги листьев, образуя огромные фотосинтезирующие поверхности. Гаметангии приобретают защитную оболочку и становятся архегониями и антеридиями. Поэтому высшие растения называют архегонияльными. Таким образом, можно видеть две основные тенденции изменений, произошедших с выходом на сушу: *формирование и совершенствование тканевой структуры организма и разделение его на органы.*

На суше *обособляются две эволюционных линии – гаметофитная и спорофитная.* Первая, где из двух чередующихся в жизненном цикле поколений доминирует гаметофит, ныне представлена мхами. Напомним из ботаники, что гаплоидный гаметофит размножается половым путем (это те мхи, что мы видим на болотах и в лесах), а диплоидный спорофит размножается спорами и живет прямо на гаметофите в виде спорангиев. Мейоз происходит при образовании спор. Мхи до наших дней сохранили много примитивных черт – отсутствие корней, слабо развитая система тканей, слоевище у печеночных мхов. Большим ограничением является гаплоидность доминирующего поколения. Мы говорили выше, что отсутствие гомологичных хромосом увеличивает частоту проявления мутаций, увеличивая смертность. Видимо поэтому в растительном покрове суши стала преобладать спорофитная линия. Она включает в себя папоротниковидные и семенные растения.

У папоротниковидных гаметофит представлен лишь заростком с ризоидами. Спорофит же – сложно устроенное растение с придаточными корнями, а также тканями, развитыми гораздо лучше, чем у мхов. В палеозое появилось много форм, древесных и травянистых. Девон и карбон вообще стали временем господства обсуждаемой группы. Господствовать было легко, ибо мягкий и влажный в то время климат Земли не препятствовал осуществлению полового процесса. Дело в том, что мхи и папоротниковидные получили в

«наследство» от водорослей неспособность сперматозоидов перемещаться иначе, чем в воде. Ради эволюционных перспектив растениям необходимо было от этого ограничения уйти. Еще в девоне в разных группах появляются формы, дающие микро- и мегаспоры. Разноспоровость, вероятно, стала основой для семенных форм. Суть здесь в том, что микроспорангии – это будущие пыльники, а мегаспорангии – будущие семязачки. Гаметофит редуцируется фактически до нескольких клеток и живет на спорофите. Мелкие микроспоры с парой мужских гамет могут перемещаться по воздуху или иным способом. Половое размножение полностью освобождается от участия воды. Это приобретение приобщается в перми и мезозое, когда климат планеты сильно иссушается, и идет массовое вымирание папоротниковидных.

В перми *появляются голосеменные*. По разным версиям, они либо произошли от папоротниковидных, либо имели с последними общего предка. Ветровое опыление, наличие семязачек с защитным интегументом, семя с зародышем, запасом пищи и защитой в виде семенной кожуры – вот главные основы их процветания. Конец палеозоя и значительная часть мезозоя – эпоха голосеменных в истории земной флоры. Этот отдел растений не дал травянистых видов, но сумел освоить засушливые районы планеты, создав основы ландшафта на огромных пространствах, охватывающих все континенты.

Завершающий этап эволюции – *появление покрытосеменных (цветковых)*, которое относят к юре. Данный отдел по праву считается высшим в растительном мире. Помимо самой сложной анатомии, они имеют наибольшую скорость роста, самое мощное вегетативное размножение, защиту семени околоплодником, цветок, повышающий вероятность опыления. Их отличительный орган – цветок. В ходе эволюции его строение меняется от стробилиарного (вытянутого, как побег) к циклическому. Это происходит при укорочении оси цветка и сближении узлов. Опыление идет разными способами, и для каждого из них вырабатываются специфические приспособления. У ветроопыляемых видов в огромных количествах образуется мелкая и легкая пыльца. Цветы собраны в соцветия, а растения живут большими скоплениями и нередко цветут до распускания листвы. Формируются длинные тычиночные нити, позволяющие вывешивать тычинки из цветка, а также

крупные мохнатые рыльца пестиков с большой площадью улавливания пыльцы. При энтомофилии и опылении другими животными примитивные формы кормят опылителей пыльцой, которую производят в избыточном количестве. Позднее развиваются иные способы привлечения опылителей – нектарники, яркие венчики, ароматы. Строение цветков и опылителей взаимно «подгоняется». Жизненные циклы тех и других синхронизируются. В кайнозой сопряженная эволюция растений и опылителей достигает большого размаха и не прекращается по сей день. Цветковые растения эволюционируют очень бурно и к настоящему времени к этому отделу относится 60% всех известных видов растений.

Основные этапы эволюции животных

У животных, в отличие от представителей других царств, нет клеточных стенок, которые могли бы сохраниться в ископаемых остатках. Поэтому мягкотелые формы без наружных или внутренних скелетов практически не оставляют следов в осадочных породах. Таким образом, *начало эволюции животного царства не прослеживается*. Можно предположить, что начальные этапы эволюции животных, когда выделялись основные типы, идут (по эволюционным меркам) быстро. *К концу протерозоя известны все типы, кроме Хордовых. Хордовые появляются в ордовике в виде оболочников и бесчелюстных. В силуре возникает воздушное дыхание беспозвоночных.* Оно позволяет освоить сушу, что беспозвоночные и делают в том же периоде. Первопоселенцами суши считают паукообразных. Однако следует оговориться, что это первопоселенцы с обособленными дыхательными органами. Почти наверняка, до них суша была заселена простейшими и разными группами червей.

В девоне происходят три существенных события:

1. *Появление на суше насекомых.* В следующем периоде палеозоя, то есть в карбоне, они переходят к новому способу локомоции – полету. Эта замечательная способность резко расширила возможности расселения, поиска добычи, нападения и защиты. Насекомые – первая крылатая группа животных.

2. *Формирование воздушного дыхания хордовых.* Легкие образовались из плавательного пузыря у пресноводных двоякодыша-

щих и кистеперых рыб. Это обитатели мелких, хорошо прогреваемых, мутных водоемов с большим количеством органики. В таких условиях кислорода в воде мало, и воздушное дыхание – это вовсе не подготовка к бегству на сушу, а попытка выжить в воде.

3. *Выход хордовых на сушу.* Он все же случился, и для этого кистеперым рыбам пригодился еще один признак – массивные грудные и брюшные плавники с мощным скелетом. Они стали прообразом членистых конечностей наземных хордовых. Выход на сушу дал большие преимущества и перспективы в виде новых территорий, пищевых объектов, отсутствия водных врагов, конкурентов и паразитов. Переходной формой от рыб к амфибиям становятся *ихтиостегиды*. Они еще сохраняют хвостовой плавник и жаберные крышки, но уже имеют развитые конечности и общие очертания хвостатых амфибий.

Амфибии достигают расцвета в карбоне, климат которого упомянут выше. В чем-то этот класс позвоночных схож с папоротниковидными. Те и другие зависят от воды при размножении. У амфибий зависимость усугубляется тем, что дышат они не только легкими, но в значительной мере тонкой кожей, проницаемой для воды и газов. Для кожного дыхания поверхность тела должна быть увлажнена, а это – помеха для жизни в сухих местах. И неслучайно амфибии в массе вымирали параллельно с папоротниковидными при пермском иссушении климата Земли, оставив малую часть бывшего разнообразия. Однако в том же карбоне *появляются рептилии* – одна из ключевых групп в эволюции животных.

Их главным «достижением» является избавление от перечисленных выше ограничений земноводных. Кожное дыхание исчезает, и остается лишь легочное. Кожа становится сухой, чешуйчатой, практически без желез. Легкие, естественно, укрупняются и из мешковидных делаются ячеистыми. Наличие перегородок увеличивает площадь газообмена. Формируются верхние дыхательные пути – трахея и бронхи. Для глубокого легочного дыхания нужны мощные мышцы. Дыхательные движения осуществляются теперь не нижней стенкой ротовой полости, а грудной клеткой с собственной мускулатурой. Чтобы не размножаться в воде, можно перейти к внутреннему оплодотворению, что и происходит. Образуется копулятивный аппарат, а в жизненном цикле исчезает водная личинка и весь процесс ее метаморфоза. В организме матери

развивается яйцо в плотных оболочках, и зародыш имеет гораздо больший запас пищи в виде желтка. Яйца откладываются и инкубируются в окружающей среде, а часть видов переходит к живорождению. К этому комплексу признаков следует добавить большое число шейных позвонков, увеличивающих подвижность головы, более развитый головной мозг, отличный зубной аппарат и, наконец, разделение желудочка в трехкамерном сердце частичной продольной перегородкой. Разделение уменьшает смешивание в желудочке артериальной и венозной крови и дает более интенсивный обмен веществ. Перечисленное позволило рептилиям заселить планету практически целиком, включая освоение воздушной среды. Десятки миллионов лет они являются самой высокоорганизованной группой животных и дают колоссальное разнообразие видов, резко различающихся размером, местом и образом жизни, строением, физиологией и, скорее всего, поведением. Еще более существенно, что рептилии не стали тупиковой группой, а дали начало теплокровным позвоночным.

В юре *появляются птицы*. Предположительно, класс образовался от древесных лазающих рептилий, чешуи которых трансформировались в перьевой покров, который способствовал сперва планирующему, а затем машущему полету. Соответствующие изменения происходят и в скелете: образуются киль, цевка, неподвижное сочленение всех позвонков, кроме шейных, укорачивается хвостовой отдел позвоночника и т.д. Легкие из ячеистых делаются губчатыми с огромной дыхательной поверхностью, и развиваются воздушные мешки. В качестве компенсации за утраченные зубы развивается двухкамерный желудок с сильным мускульным отделом. При образовании четырехкамерного сердца полностью разделяются круги кровообращения. В сочетании с теплоизоляцией перьями, это дает теплокровность, что означает огромную интенсивность всех проявлений жизнедеятельности на пике активности. Птицы по сей день остаются одной из процветающих групп животных.

Появление зверей относится к еще более раннему времени, а именно к триасу. По всей вероятности, первые группы из этого класса были яйцекладущими, наподобие современных утконоса и ехидны. Настоящие же плацентарные впервые отмечаются в мелу. Их основные прогрессивные черты хорошо известны. Помимо те-

плокровности, есть дифференцированные зубы с корнями, развитие плода в матке с последующими родами, выкармливание потомства молоком и высокая степень заботы о нем, очень развитый мозг и т.д. Во всех экосистемах планеты звери и птицы постепенно занимают экологические ниши, ранее принадлежавшие рептилиям.

В кайнозое самая бурная эволюция идет у зверей, птиц и насекомых. Сопряженную эволюцию насекомых и цветковых растений мы уже упоминали. Надо сказать еще об одном важном этапе эволюции, относящемся к текущей эре. Это *возникновение социальности*. Оно произошло независимо в классах насекомых и зверей. Напомним из курса экологии, что главные признаки любого общества – разделение труда и обмен информацией. Понятно, что у столь разных животных то и другое происходит совсем не одинаково. Около трех миллионов лет назад на базе зверей из отряда Приматы *возникает человек*. Проблеме его происхождения будет посвящена отдельная глава.

Рассказ об эволюции растений и животных до сих пор носил констатационный характер, ибо мы практически не касались ее механизмов. Истолкованию механизмов эволюционного процесса будут посвящены все оставшиеся главы.

Глава 6

Закономерности микроэволюции

Микроэволюция – это эволюционные процессы, которые идут внутри вида и приводят к его дифференцировке, завершаясь видообразованием

Для того чтобы правильно понимать закономерности данного процесса, необходимо держать в уме связанные с ним основные понятия, которые мы перечисляли выше, характеризуя данный раздел эволюционной теории. При верном понимании их сути и соотношения изложение материала не должно представлять большой сложности.

Элементарная эволюционная единица

Такая единица должна удовлетворять двум требованиям. Во-первых, *быть неразделимой* и реагировать как целое на внешние воздействия. Во-вторых, *иметь собственную эволюционную судьбу*, то есть изменяться на эволюционно значимых отрезках времени. Понятно, что особь не удовлетворяет второму требованию, так как живет мало. А вид не удовлетворяет первому требованию в силу наличия сложной внутренней структуры. Сейчас считается, что обоим требованиям удовлетворяет популяция.

Вспомним некоторые общие сведения о популяции из курса общей экологии.

Популяция – это минимальная внутривидовая группировка, длительное время занимающая определенное пространство и относительно изолированная от других аналогичных группировок

Пространство, занимаемое популяцией, называется **ареалом**. Его размер в целом зависит от естественных преград и от степени

подвижности особей. Длительное время существования означает длинный ряд поколений. Применительно к популяциям пользуются **биологическим временем**, измеряемым *в поколениях*. Любая популяция имеет сложную *внутреннюю структуру*: пространственную, возрастную, половую, а в ряде случаев – социальную. Она состоит из особей с разными генотипами и потому является генетически неоднородной. Эта разнокачественность может рассматриваться как основа приспособленности к внешней среде. *Популяция – образование пластичное*, так как все ее параметры изменчивы во времени.

Изолированность популяции является *генетической*. Она означает, что представители одной популяции скрещиваются друг с другом несравненно чаще, чем члены разных. Данный факт надо взять на заметку, поскольку он имеет ряд генетических последствий, важных для эволюционного процесса. О них мы сейчас и поговорим.

Внутри популяции между особями происходит свободное скрещивание, которое нельзя путать с развратом. На научном языке оно называется панмиксия.

<p>Панмиксия – это равная вероятность образования пар в любых комбинациях в цикле размножения</p>
--

Подчеркнем, что речь идет именно и только о *вероятности*, но ни в коем случае не об обязательном скрещивании всех со всеми. Каждый конкретный цикл размножения реализует часть вероятностей. В длинном ряду поколений это постепенно приводит к образованию родственных связей между всеми членами популяции (так называемое **сетчатое родство**), которое легко наблюдать в маленьких изолированных популяциях людей, вроде эскимосского стойбища, горного кишлака или таежной деревни. Таким образом, популяция за счет панмиксии получает два интереснейших свойства:

1. **Генетическое единство.** При сетчатом родстве в популяции все аллели равномерно распределяются между особями, и те имеют высокую степень генетического сходства друг с другом.

2. Генетическая уникальность. Она является обратной стороной единства. Внутри вида каждая популяция генетически едина. Это означает, что ее представители отличаются от представителей других популяций. Отличия состоят в процентных соотношениях разных аллелей. Грубо говоря, в одной популяции все кареглазые, в другой все голубоглазые, а в прочих – разное соотношение особей с тем и другим цветом глаз. Обратите внимание, что измеряется соотношение *аллелей, а не генов*. Раз мы имеем дело с популяциями одного вида, то гены-то у всех представителей вида как раз одинаковы. Если продолжать пример с глазами, то ген, определяющий их цвет, есть у всех. А вот формы этого гена – аллели – в каждой популяции встречаются в разных пропорциях. Учитывая, что генов великое множество, а аллелей и того больше, легко понять, что любая популяция имеет своеобразную и весьма пеструю «карту аллелей». Иными словами, у всех популяций одного вида *совершенно одинаковый генофонд, но разный фонд аллелей*.

Еще раз вспомним из определения, что изолированность популяций одного вида относительна. Панмиксия дает генетическое единство популяции, а межпопуляционное скрещивание обеспечивает генетическое единство вида и потому является совершенно необходимым для его нормального существования. Забегая вперед, можно сказать, что *новый вид образуется из популяции тогда, когда ее относительная изолированность превращается в абсолютную*.

В природе есть довольно много случаев, при которых сетчатое родство в популяции невозможно. Это виды, не знающие полового процесса, либо те, у которых нет перекрестного оплодотворения. Примерами являются прокариоты, часть одноклеточных эукариот, самоопыляющиеся растения и т.п. Так, известно, что популяции *Elodea Canadensis* представлены в Евразии только вегетативно размножающимися женскими особями. Популяции серебряного карася в Европе состоят из партеногенетически размножающихся самок. Неизвестны самцы у некоторых видов нематод. Есть турбеллярии, которые воспроизводятся только делением особей. В этих случаях мы имеем дело с клонами. Напомним, что **клон – это потомство одной особи**.

В ряду поколений родство внутри клона должно изображаться в виде древа. Это так называемое **дихотомическое родство**. По-

добного рода популяции генетически гораздо менее разнообразны, ибо отсутствие перекрестного оплодотворения сводит к минимуму комбинативную изменчивость. Во многих случаях она обеспечивается только кроссинговером. Если же полового процесса нет вовсе, изменчивость поддерживается лишь мутациями, а у бактерий еще и горизонтальным переносом генов. Мы уже говорили, что излишняя генетическая однотипность особей снижает выживаемость группы. Преимуществом же ее является быстрое распространение какого-либо удачного признака, ибо в потомстве он присутствует практически у каждой особи.

Зная основные свойства популяции как единицы эволюционного процесса, мы должны рассмотреть механизмы ее изменений. Но перед этим целесообразно взглянуть на идеальную популяцию, то есть такую, которая невозможна в природе. Изучение всякого идеального объекта (идеального газа в физике, фундаментальной экологической ниши в экологии и др.) очень полезно. Сравнивая его свойства со свойствами реальных объектов, мы получаем верное представление о механизмах и характере протекания многих процессов. Что касается идеальной популяции, то ее идеальность состоит в *абсолютном генетическом равновесии*, которое описывается **принципом Харди**:

**При свободном скрещивании частоты аллелей
в популяции достигают равновесия
за одно поколение и не меняются
во всех последующих поколениях**

Данный принцип показывает, что наследование как таковое не меняет частоту аллелей в популяции. Частота (процент) любого аллеля складывается из гомозиготных по этому аллелю особей и половины гетерозигот. Действие принципа прекрасно видно на примере моногибридного скрещивания, описанного Менделем. Вспомним, что мы имеем в поколениях:

P AA x aa
F1 Aa
F2 AA Aa Aa aa

Обратите внимание, что каждая буква, обозначает какой-либо аллель: прописная – доминантный, строчная – рецессивный. В каждом из трех поколений соотношение тех и других не меняется и составляет в данном случае 1:1. Из генетики известно, что в дальнейших поколениях самоопыляющихся растений, на которых это скрещивание изучалось, соотношение останется прежним. От гомозигот по обоим аллелям пойдут такие же потомки, уравнивающие друг друга. А потомство гетерозигот вновь даст расщепление 3:1, как во втором поколении гибридов, где пропорции двух аллелей равные. Менделевское скрещивание, естественно, не учитывает многих явлений генетики – промежуточного наследования, взаимодействия генов и т.д. Оно тоже представляет собой упрощенный, до известной степени идеализированный взгляд на ситуацию. Поэтому идеальную популяцию называют еще *менделевской*.

Принцип Харди действует только при соблюдении ряда условий:

1. *Отсутствие мутаций.* Это понятно, поскольку мутации, особенно создающие новые аллели, неизбежно сдвигают равновесие.

2. *Отсутствие миграций.* Особи, приходящие в популяцию из соседних либо уходящие из нее, приходят и уходят вместе с аллелями, что тоже сдвигает генетическое равновесие.

3. *Равная выживаемость всех аллелей.* При неравной выживаемости поддержание равновесия невозможно в принципе.

4. *Большая численность популяции.* При низкой численности любая случайная смерть вызовет резкий сдвиг в соотношении аллелей. Чтобы понять это, взгляните еще раз на схему моногибридного скрещивания и представьте, что популяция состоит из четырех особей и с генотипами, как во втором поколении гибридов. Если погибнет особь, гомозиготная по доминантному признаку, в группе останется три особи, и популяция станет такой: Аа, Аа, аа. Соотношение доминантного и рецессивного аллелей в ней будет 1:2, или 33.3:66.6 %. Получается, что одна единственная смерть снижает частоту доминантного аллеля сразу на 17% и на столько же повышает частоту рецессивного аллеля. А вот в популяции, где не четыре, а четыре миллиона особей, эта смерть не вызвала бы никакого существенного генетического сдвига.

Нетрудно понять, что условия, при которых действует принцип Харди, практически не выполнимы. Разве что миграции могут быть исключены, если популяция находится в наглухо изолированном ареале. Численность ее не может быть перманентно высокой, не все аллели выживают одинаково, и от мутаций избавиться невозможно. Перечисленные условия нарушаются постоянно, и «нарушителями» являются движущие силы эволюции, то есть ее факторы, о которых самое время потолковать.

Элементарные эволюционные факторы

Если мы говорим о *движущей силе* некоего процесса, то ясно, что эта сила является чем-то внешним по отношению к объекту, а кроме того она выполняет определенную работу по изменению его параметров. В данном случае работа состоит в изменении генетических параметров элементарной эволюционной единицы, то есть популяции. Изменения многоэтапны, и потому движущих сил у эволюционного процесса несколько, с неодинаковым характером деятельности. Исходя из сказанного рассказ о каждом факторе эволюции будет складываться из трех неравных по размеру частей: определения, описания свойств и обозначения эволюционной роли. Мы начнем с фактора, который является своего рода детонатором микроэволюции, осуществляющим ее запуск.

Мутационный процесс

<p>Мутационный процесс – это процесс непрерывной поставки мутаций в популяцию</p>
--

«Поставщиком» мутаций является внешняя среда, сами же мутации служат **элементарным эволюционным материалом**, тем «сырьем», которое будет «обрабатываться» в ходе эволюции. По существу, мутационный процесс приносит в популяцию нечто абсолютно новое в виде не существовавших ранее генов и хромосомных конфигураций.

Мутации крайне разнообразны, возникают непрерывно, одна и та же мутация возникает многократно. Исходя из сказанного,

можно говорить о постоянном давлении мутационного процесса на популяцию. Здесь очень важно не перепутать мутации с мутационным процессом. Для этого представьте себе толпу людей, стоящую под дождем. Дождь состоит из капель. Никогда не знаешь, какая именно капля на кого упадет и по какому месту ударит. Однако все мокнут. Так вот, капля – это мутация, а дождь – мутационный процесс. Сей процесс имеет *три главных свойства*:

1. **Случайность и ненаправленность.** Она, в свою очередь, складывается из двух показателей:

а) **неопределенность во времени и пространстве** – невозможность предсказать, в каком поколении и у какой конкретно особи возникнет данная мутация;

б) **непредсказуемость типа мутаций**:

– будут они генными, хромосомными или геномными;

– каким образом будут изменяться гены, хромосомы или набор хромосом;

– каким образом изменится тот или иной признак: появится, исчезнет, ослабнет, усилится;

– будут отклонения от исходного типа маленькими или большими, вплоть до патологий и летальности.

По последнему пункту заметим, что не надо думать, будто «величина» мутации всегда пропорциональна размерам затронутых ею генетических структур. Большие мутации – не всегда хромосомные или геномные. Иногда единственная генная мутация затрагивает ключевые структуры и функции и открывает организмам новые обширные возможности. Например, от бактерий до млекопитающих известны мутации по одному гену, дающие устойчивость к определенным токсинам. Такая устойчивость – путь к преодолению жесткой конкуренции, к избавлению от хищника, к новым пищевым объектам, к жизни в ранее недоступных местах. По отклонению от нормы это большие мутации, хотя по измененному генетическому материалу – точечные.

Как большие, так и малые мутации могут давать положительный эффект с точки зрения выживания, но как «сырье» для эволюционного процесса в целом лучше малые. При своем появлении они реже вызывают резкую дисгармонию в организме, реже ведут к смерти особей и потому лучше сохраняются в популяции.

Действительно, если у автомобиля лопнула шина, он с горем пополам может ехать, но если заклинило мотор, встанет намертво.

2. **Широкий спектр мутантных признаков.** Современные данные позволяют думать, что мутантны все признаки – качественные (альтернативные, проявляющиеся по принципу «или-или») и количественные, где мутации дают различия в средних значениях.

3. **Количественные характеристики.** Таких характеристик две.

**Частота возникновения мутаций –
процент гамет или иных клеток поколения
с определенной мутацией**

Определение первого количественного параметра указывает на несколько существенных моментов. Во-первых, как было сказано чуть раньше, одна и та же мутация может *возникать повторно*. Во-вторых, характеристики и динамика мутационного процесса даются *в биологическом времени*, в котором существует популяция. В-третьих, мутации ищут обычно не во взрослых организмах, которые часто многоклеточны, а *в гаметах*, и одна и та же мутация может в принципе иметь место в целом ряде гамет одной особи. В-четвертых, под иными клетками подразумеваются соматические, если мутантная клетка дает начало новому организму. Речь также может идти об одноклеточных, не размножающихся половым путем. Частота возникновения разных мутаций меняется в пределах 10^{-10} – 10^{-4} . Это значит, что при самом частом возникновении лишь одна из 10 000 гамет будет нести данную мутацию. При взгляде на эту цифру кажется, что давление мутационного процесса на популяцию совсем не велико. Однако присмотримся ко второй количественной характеристике процесса.

**Встречаемость мутаций в популяции –
процент гамет или иных клеток поколения
с какой-либо мутацией**

Природные популяции насыщены разнообразными мутациями, и названный показатель позволяет оценить их общее число. Цифры здесь совершенно иные – от двух до тридцати с лишним

процентов. Это значит, что каждая третья гамета может в принципе нести ту или иную мутацию.

Последние цифры весьма велики, и становится понятно, что давление мутационного процесса должно иметь некий оптимальный диапазон значений. Слишком слабое давление не даст популяции возможности эволюционировать. Слишком же сильное давление приведет к хаотическим изменениям наследственных структур и к невозможности *направленных* эволюционных изменений. Поэтому в природе есть факторы как усиливающие работу мутационного процесса, так и сдерживающие ее, причем вторых явно больше.

Усиление действия мутационного процесса обеспечивают особые **гены-мутаторы**. Они повышают частоту мутирования определенных генов.

Ослабление действия мутационного процесса достигается с помощью действия нескольких механизмов:

1. **Стабильность генетических структур** – это в буквальном смысле устойчивость молекул ДНК и хромосом. В ходе эволюции выработался оптимальный уровень устойчивости, который не так уж легко нарушить. Кроме того, нарушения в ДНК часто исправляются работающей в любом организме **системой репарации** (починки).

2. **Наличие видовых границ изменчивости**. В генетическом материале может изменяться только то, что выработано предшествующей эволюцией. Для любых изменений нужны предпосылки. Например, у дрозофил не бывает мутаций, дающих синие или зеленые глаза, поскольку нет соответствующих генов, которые можно было бы изменить. Точно так же нельзя ожидать у человека мутации, меняющей форму крыльев. Границы изменчивости существуют и у более крупных таксонов, что хорошо отражено в известном **законе Вавилова (законе гомологических рядов наследственной изменчивости)**:

<p>Чем ближе между собой виды и роды, тем больше сходства в изменчивости их признаков</p>
--

Закон понять легко, ибо у близкородственных видов много одинаковых генов, следовательно много одинаковых изменений этих генов. Н.И. Вавилов установил, что одинаковый признак возникает у родственных видов тремя путями, и выделил **виды гомологий в наследственной изменчивости**:

– **полная гомология** при одинаковых изменениях одного и того же гена;

– **неполная гомология** при разных изменениях одного и того же гена (аномальные гемоглобины с иммунитетом к малярии);

– **ложная гомология** – изменения разных генов с одинаковым фенотипическим эффектом (альбинизм).

3. Приспособление к мутагенам, то есть к факторам среды, вызывающим мутации. Мутагены вызывают наследственные изменения у представителей лишь тех видов, которые с ними мало сталкиваются. Примеров приспособлений много. Ряд бактерий (род *Deinococcus*) живет при высоком уровне радиации в охладителях ядерных реакторов. Архипелаг Новая Каледония имеет богатый животный и растительный мир, хотя почва островов буквально «нашпигована» солями тяжелых металлов. Генетики вызывают искусственную полиплоидию у растений, действуя на их клетки колхицином, разрушающим веретено деления. А вещество это выделяют из растения *Colchicum autumnale* (безвременник осенний), у которого с веретеном деления и вообще с митозами все в порядке.

4. Гибель мутантов. Это самый высокоэффективный и радикальный способ сдержать действие мутационного процесса. Мы уже говорили, что большинство мутаций «хуже» исходного типа, так как своим появлением они нарушают сформированный в ряду поколений баланс генов. Смерть носителя мутации снимает проблему. Напомним, однако, что у про- и эукариот процесс гибели идет по-разному (см. главу о происхождении жизни).

Прокариоты гаплоидны, их признаки просты, и мутации почти тотчас проявляются у них фенотипически, вызывая огромную смертность. У эукариот, особенно многоклеточных, все иначе. Они имеют много сложных признаков, каждый из которых регулируется слаженной работой многих генов. Любая мутация должна «найти место» в этом сложном механизме. «Поиск» облегчается наличием полового процесса и диплоидностью, резко

снижающими смертность. Рecessивные мутации не проявляются у гетерозигот, а потому сохраняются в популяции лучше доминантных, хотя возникают не чаще их. В гетерозиготном состоянии они выживают в течение многих поколений, а вымирают лишь гомозиготы по мутантному признаку. Из поколения в поколение в генофонд популяции поступает некоторое количество мутантных аллелей, которые аккумулируются в упомянутом генофонде. С.С. Четвериков писал, что популяции впитывают мутации, как губка впитывает воду. Скопившиеся мутации создают **резервный (мобилизационный) фонд наследственной изменчивости**. Фонд может быть использован позднее. Таким образом мы видим, что диплоидность с наличием аллелей отсрочивает немедленный эффект действия мутационного процесса, создавая *временной люфт* между поставкой многих мутаций в популяцию и их проверкой на пригодность в определенных условиях.

Существует фактор, который может как усиливать, так и ослаблять эффект действия мутационного процесса – **миграция особей (поток генов)**. Характер действия миграций зависит от двух вещей. Во-первых, от того, *куда* мигрируют особи – в популяцию или из нее. Во-вторых, от того, *кто* мигрирует – нормальные или мутантные особи. Эмиграция мутантов сдерживает мутационный процесс, а иммиграция усиливает его действие. С нормальными особями все наоборот: их эмиграция усиливает действие мутационного процесса, а иммиграция сдерживает его.

Обсудим еще один существенный момент. Мы привычно говорим о полезных и вредных мутациях. Между тем слова «польза» и «вред» следует всегда брать в кавычки. Эти понятия изменчивы: вредное в одних условиях оказывается полезным в других, и наоборот. Французский генетик Ж. Тесье показал это в красивом опыте. У дрозофил есть «вредная» мутация «зачаточные крылья». Ученый держал экспериментальную популяцию в открытом ящике рядом с морем, где сильные ветра. За два месяца доля мутантов в популяции выросла с 2.5 % до 67 %, ибо крылатых мух выдувало. Но когда ящик перенесли в закрытое помещение, «нормальные» мухи, как более плодовитые, опять вытеснили бескрылых.

Добавим, что многие мутации в гетерозиготном состоянии не просто сохраняются, но повышают жизнеспособность мутантов.

Классический пример – мутация серповидноклеточной анемии. В гомозиготном состоянии она ведет к смерти из-за неполноценных эритроцитов, а в гетерозиготном обуславливает устойчивость к малярии. Такой эффект действия рецессивных мутаций назвали **сверхдоминированием**. Таким образом, мы вправе говорить только об условно вредных и условно полезных мутациях.

Эволюционная роль мутационного процесса состоит в нарушении генетического равновесия в популяции. Он не дает существовать идеальной популяции Харди (см. выше) и насыщает реальную популяцию разнокачественным элементарным эволюционным материалом (мутациями), и делает ее более разнообразной, создавая генетически уникальных особей. Упомянутая разнокачественность проявляется, в частности, в том, что не все мутанты выживают, как, впрочем, и не все нормальные особи. Количественная сторона этого явления описывается в экологии как смертность и выживаемость в популяции. При выяснении качественной стороны требуется ответить на вопрос, *кто именно выживает*. Ответ можно получить, обратившись к следующему элементарному фактору эволюции.

Естественный отбор

Дарвин, который ввел данное понятие в научный обиход биологов, определял **отбор как выживание наиболее приспособленных особей**. Однако совершенно очевидно, что данное определение не вполне корректно. Существует немало случаев, при которых вполне приспособленные особи *не имеют никакого значения* для эволюции. Характерными примерами являются бесплодные гибриды вроде мула. Поскольку они не оставляют потомства, говорить об их участии в эволюционном процессе бессмысленно. Поэтому сейчас предпочтительно иное определение:

<p>Естественный отбор – это избирательное воспроизведение генотипов</p>
--

В принципе, определение можно дать не через воспроизведение, а через гибель, то есть через *избирательную элиминацию*

(уничтожение) генотипов. Обратите также внимание, что здесь говорится о *воспроизведении*, которое невозможно без выживания. Вводя в определение генетический термин, мы «адаптируем» Дарвина, не знавшего закономерностей наследования, к современному уровню науки. Слово «избирательность» показывает нам одно из свойств отбора и позволяет перейти к описанию **свойств**.

1. Естественный отбор имеет вероятностный характер. Данная черта выражается двумя показателями:

а) **статистичность**. Отбор действует на популяцию, и исследователь всегда работает с *выборкой* особей и *ведет подсчет* особей, аллелей, признаков и т.д., то есть имеет дело со статистикой;

б) **стохастичность**. Действие отбора *не имеет абсолютного характера*. Это означает, что выживают и размножаются, во-первых, *не только* самые приспособленные и, во-вторых, *не все* самые приспособленные. В нашей обыденной жизни есть понятия «везение» и «невезение». Обстоятельства жизни сравнительно слабых особей могут сложиться наилучшим образом, а у лучших представителей популяции – наоборот. Поэтому в дикой природе отбор – дело долгое.

Заметим в скобках, что, к сожалению, понятие «приспособленность» звучит очень неопределенно. Нет единиц ее измерения, и мы традиционно мыслим от обратного: если ты выжил, то являешься приспособленным. Но так бывает не всегда. К тому же организмы – это не серийные заводские штамповки, в которых все выверено до микрометра и миллиграмма. В популяции по любому признаку существует некий диапазон показателей. Даже ряд случаев порока сердца у людей врачи определяют как вариант нормы. Следовательно, необходимо выявлять некую «среднюю норму», которая тоже не имеет определения и воспринимается скорее интуитивно, чем по строгим критериям.

2. Естественный отбор имеет три уровня действия:

а) **уровень признака**. У любой особи тысячи признаков, каждый из которых проверяется отбором на соответствие условиям среды. Поэтому признак – точка приложения отбора;

б) **организменный уровень**. Какой бы признак ни оказался плохим в конкретных условиях (пигментация покровов, длина конечностей, число устьиц на листе и т.д.), следствием будет гибель особи. Поэтому особь – объект отбора;

в) **популяционный уровень.** Уничтожая отдельных особей с определенными генетическими характеристиками и сохраняя особей с иными характеристиками, отбор в конечном итоге меняет генетические свойства всей популяции. Поэтому **популяция – поле действия отбора.**

Нетрудно понять, что отбор действует ежесекундно на каждый признак каждого члена популяции и потому является *самым мощным* фактором эволюции.

3. Естественный отбор происходит по фенотипам. Действительно, если животное бредет по лесу, запинаясь за каждый корень, то запинаясь оно ногами, а не генами. Диалектика здесь состоит в том, что вместе с признаками сохраняются или уничтожаются гены, обуславливающие их развитие. Если на признаки отбор действует прямо, то на гены – косвенно. Поскольку гибнет не отдельный признак, а целая особь, легко понять, что в конечном счете отбирается целостный фенотип как сбалансированная система признаков, а вместе с ним – генотип, в котором работа всех генов тоже сбалансирована.

4. Естественный отбор имеет направленный характер. Коль скоро отбираются признаки и сохраняются особи, адаптированные к конкретной среде, мы можем видеть, что направление у отбора всегда одно – на установление равновесия между популяцией и окружающей средой. Равновесие весьма устойчиво, ибо, создавая его, отбор делает возможным существование популяции на больших отрезках времени.

5. Естественный отбор существует в двух формах. Вообще-то форм отбора выделяют множество, но в этой «классификации» нет единого, удовлетворительного принципа. Поэтому мы придерживаемся старых представлений о двух формах – движущем и стабилизирующем отборе.

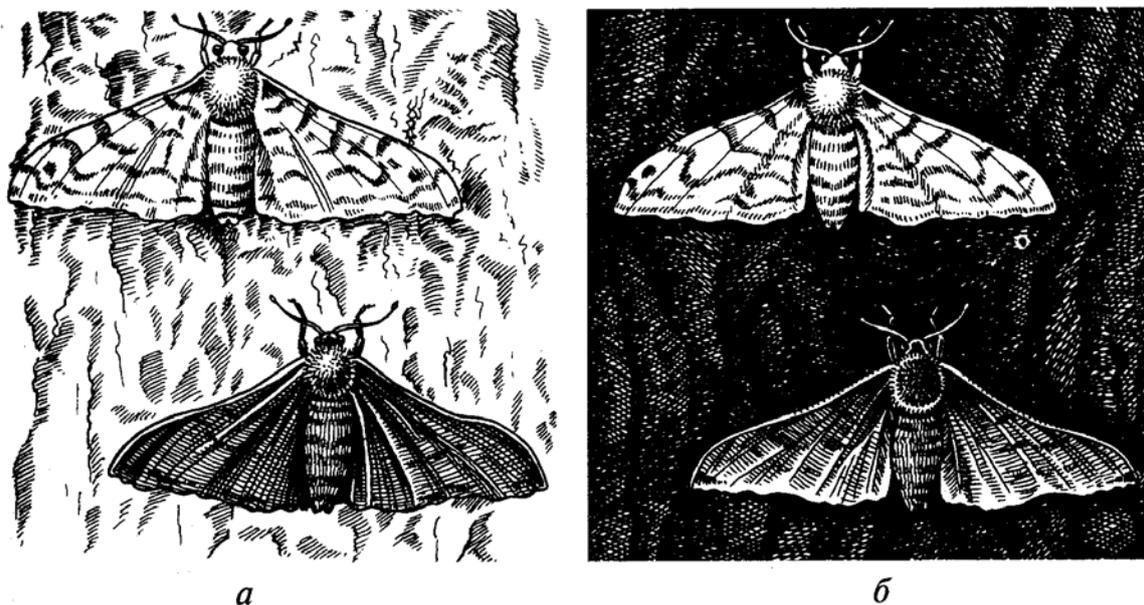
Движущий отбор – отбор в пользу отклонений от средней нормы
--

За среднюю норму обычно принимают особей с усредненной суммой фенотипических показателей.

В простейшем случае происходит сравнительно медленный сдвиг в условиях среды. Он приводит к отбору. Это значит, что

одни гены встречаются в ряду поколений реже и реже, вплоть до полного исчезновения. Другие, даже очень редкие, напротив, воспроизводятся во все большем числе, пока не станут атрибутом всех членов популяции. Приведем некоторые хрестоматийные примеры движущего отбора:

1. В Англии в 19 в. был тщательно изучен меланизм (мутация черной окраски) у бабочек березовой пяденицы. Известно, что в 1848 г. в ее популяциях было не более 1% меланистов. Они выжили плохо, так как на светлых березовых стволах смотрелись контрастно и склевывались насекомоядными птицами. С развитием промышленности происходило задымление и почернение березовых стволов, отчего ситуация изменилась до своей прямой противоположности: заметными для хищников стали типичные светлые формы (рис. 4). За полвека доля меланистов выросла до 99%. Позднее, с проведением природоохранных мероприятий, во многих районах вновь прошло осветление стволов и частичный или полный возврат популяции к исходному состоянию. До сих пор в загрязненных районах страны в популяциях больше темных форм, в чистых районах – светлых.



*Рис. 4. Меланизм березовой пяденицы:
а – черная форма, контрастная на светлой коре;
б – нормальная форма, контрастная на закопченном стволе*

Меланистические формы есть у многих видов бабочек, мышевидных грызунов и других животных. Известны виды мышей, у которых светлая форма держится на песчаных грунтах, а темная – на темных субстратах.

2. В США, на озере Эри, живут ужи. В потомстве рождается целый ряд форм от светлых до темных (с большим числом полос). В разных биотопах отбор идет в разных направлениях. На болотах по берегам озера выживают в основном темные формы, а на известняковых скалах островов – светлые. В обоих случаях сохраняются особи с покровительственной окраской.

3. В 19 в. в гавани города Плимута построили мол, отделивший акваторию порта от моря. Две реки, впадающие в гавань, нанесли туда много извести, которая более не уносилась. В гавани обитала популяция краба *Carcinus maenas*, представленная двумя формами – узкопанцирной и широкопанцирной. Вторая из этих форм вымерла, так как известь забивала жаберные полости и нарушала газообмен. В популяции сохранилась лишь узкопанцирная форма.

4. В озере Белом (Вологодская область) мутная вода, а во впадающих в него речках – прозрачная. В реках живет щука с типичной боковой линией. В озерной же популяции распространилась мутантная форма с гипертрофированной боковой линией, заменяющей глаза, которые в мутной воде почти бесполезны.

5. Известен широкий круг примеров приспособления бактерий к антибиотикам, насекомых – к инсектицидам, крыс – к крысиным ядам. Во всех случаях в популяции преимущество получают мутанты, устойчивые к токсинам, и в конце концов это свойство приобретают все члены популяции. Механизмы устойчивости могут быть разными. У насекомых, например, образуются ферментные системы, разрушающие яд, формируются непроницаемые покровы, поведение меняется и позволяет избегать опрысканных субстратов. Нередко наблюдается еще один этап отбора: среди устойчивых форм появляются такие, которые могут употреблять бывшие токсины в пищу.

В ряде случаев движущий отбор ведет к установлению в популяции сбалансированного существования двух или более форм. Это явление назвали **полиморфизмом**.

Полиморфизм – существование в популяции нескольких генетически различных форм в состоянии длительного равновесия в таких соотношениях, что частоту даже самой редкой формы нельзя объяснить только повторным мутированием

Полиморфизм встречается в двух формах:

1. Гетерозиготный полиморфизм. У человека есть рецессивная летальная мутация серповидноклеточной анемии. При этой смертельной форме малокровия образуются дефектные эритроциты, не способные переносить кислород. Люди, гомозиготные по гену серповидноклеточности (aa), гибнут. Однако у гетерозиготных особей (Aa) мутантный аллель обуславливает устойчивость к малярии. Поэтому в малярийных очагах человеческие популяции представлены в основном устойчивыми гетерозиготными формами и гомозиготами по доминантному аллелю (AA). В центрах малярийных очагов концентрация гетерозигот максимальна и может достигать 20 %.

2. Адаптационный полиморфизм. У божьей коровки *Adalia bipunctata* популяция состоит из красной и черной форм. Черные коровки лучше размножаются летом, а красные лучше переносят зимний холод. Поэтому в популяции летом больше черных особей, а весной – красных. В целом это позволяет популяции держать устойчивый баланс с внешней средой.

Полиморфизм является одной из основ изменения популяции *сразу в нескольких разных направлениях*. Еще Дарвином был описан пример преобразования островных популяций насекомых. Они оказались в условиях мощных ветров, с которыми их летательный аппарат не справлялся. В результате от исходной формы образовалось *две* новых. Крылья одной усилились и смогли противостоят ветрам. Вторая форма потеряла крылья. Подобные случаи получили название **дизруптивного (разрывающего) отбора**.

Движущий отбор происходит при изменении соотношения между популяцией и средой. При этом вовсе не обязательно должны происходить сдвиги в условиях среды. Данная форма отбора действует и тогда, *когда прежняя среда начинает осваиваться новы-*

ми способами. Если бы эволюция живой природы каждый раз «дождалась» изменений в среде, столько биологических видов, сколько известно, никогда бы не образовалось.

Преобразования в генетическом «паспорте» группы позволяют говорить о *минимальном регистрируемом шаге эволюции*.

**Длительное, направленное и необратимое
изменение генофонда популяции
называется элементарным эволюционным явлением**

Напомним, что

**Генофонд популяции – это совокупность генов,
имеющихся у ее представителей**

В определении элементарного эволюционного явления длительность означает, что на изменение генофонда требуется длинный ряд поколений. Направленность – та самая, которая характерна для естественного отбора (см. выше). При этом вектор отбора, то есть *характер* изменений популяции в каждом конкретном случае, свой. Необратимость изменений обусловлена теорией вероятности. Для исчезновения новых генетических структур и возвращения исчезнувших вероятность практически нулевая, тем более что новые гены уже прошли отбор и «доказали» свою состоятельность в данной среде.

Движущий отбор может ускоряться либо замедляться еще одним вспомогательным эволюционным фактором под названием **популяционные волны**. Мы считаем названный фактор вспомогательным, ибо, на наш взгляд, он не является строго обязательным для образования нового вида. Напомним, что популяционные волны – это колебания численности популяции. Когда в ней имеется небольшое число мутантов, носящих новый полезный признак, на их распространение уходит, как уже говорилось, много поколений. Если же при резком падении численности (например, от природных катаклизмов) они сохраняются, их процент среди выживших становится существенно больше. При восстановлении численности их гены гораздо быстрее передадутся всем членам популяции. Возможна и обратная ситуация, при которой падение

численности приведет к их частичной или полной гибели. Это замедлит или вовсе остановит генетическое изменение популяции. Легко понять, что скорость распространения мутантных аллелей меняется во всех этих случаях случайным образом, безотносительно к их ценности.

Роль популяционных волн особенно велика, когда численность популяции сокращается до экстремально низких величин – десятков особей или даже единиц. В этой ситуации роль случайностей особенно велика, и одна случайная смерть может *резко (!)* изменить процент того или иного аллеля в популяции. Достаточно представить модельную популяцию из четырех особей с менделевскими генотипами: AA, Aa, Aa, aa. Гибель любой из гомозиготных особей изменит процент соответствующего аллеля с 50 до 33.3%. Посчитайте заглавные и строчные буквы и убедитесь, что у четырех особей они имеются в равных количествах, а у трех будут в соотношении 1:2 или 2:1, в зависимости от того, кто из гомозигот погиб. При случайной гибели особей в малочисленных популяциях тот или иной аллель может практически мгновенно (с точки зрения эволюционного времени) закрепиться в популяции или, напротив, начисто выпасть из нее. Напомним еще раз, что одно из условий соблюдения закона Харди – большая численность популяции. Теперь понятно, как низкая численность нарушает генетическое равновесие в популяции.

Случайный компонент в скорости распространения аллелей в популяции – это дрейф генов (генетико-автоматические процессы)

Нередко дрейф генов называют самостоятельным эволюционным фактором. Но, по существу, это лишь крайний случай действия популяционных волн. Их *эволюционная роль состоит в том, что они подставляют под действие движущего отбора редкие мутации.*

Есть мнение, что при движущем отборе период низкой численности популяции – явление универсальное. Образование нового вида от нескольких исходных особей было названо **принципом основателя**. В пользу данного суждения говорят известные примеры мощного размножения и распространения организмов на

новых территориях. Так, кролики Австралии начались с 24 завезенных туда особей. Сорная рыба ротан и растение элодея канадская дали в Европе аналогичные вспышки численности. Правда, в эволюции особи-основатели – это еще не новый вид, а лишь самое его начало. Нарождающемуся виду предстоит размножиться и расселиться, сформировав видовой ареал, и образовать в ареале систему популяций.

Теперь о второй форме естественного отбора:

**Стабилизирующий отбор –
отбор в пользу средней нормы**

Эта форма характерна для устойчивого, стационарного соотношения между популяцией и средой. Здесь требуется некий оптимальный фенотип или группа фенотипов. Усредненные показатели «консервируются» в ряду поколений, а крайние варианты изменчивости уничтожаются. Если отвлечься от популяционного уровня, то стабилизирующим отбором можно объяснить все случаи длительного сохранения признаков в эволюции: число глаз или конечностей во многих таксонах животных, строение органоидов клетки, строение гемма в гемоглобине и т.д. Многие признаки реликтовых групп (гингковые растения, мечехвосты, кистеперые рыбы, клювоголовые рептилии) поддерживаются уже сотни миллионов лет все тем же стабилизирующим отбором.

Механизм действия обсуждаемой формы отбора хорошо иллюстрируется классическим примером. В 1898 г. американский исследователь Бампас подобрал после сильного снегопада 136 оглушенных домовых воробьев, из которых 72 выжили и 64 погибли. У всех измерили вес тела, общую длину, размах крыльев, длину кия и клюва и ряд других показателей. Выяснилось, что у всех погибших особей эти показатели существенно отклонялись от известных средних величин. Понятно, что их гибель способствовала сохранению в популяции *именно средних* норм признаков (рис. 5).

При стабилизирующем отборе постоянство фенотипа не означает генетической неизменности популяции. Несмотря на внешнее постоянство, в ней идет накопление разнообразных рецессивных мутаций, которые скрываются и сохраняются в поколениях в гетерозиготном состоянии (см. раздел о мутационном процессе). Эти

мутации – аварийный запас, часть которого может пригодиться при изменении соотношений между популяцией и внешней средой.

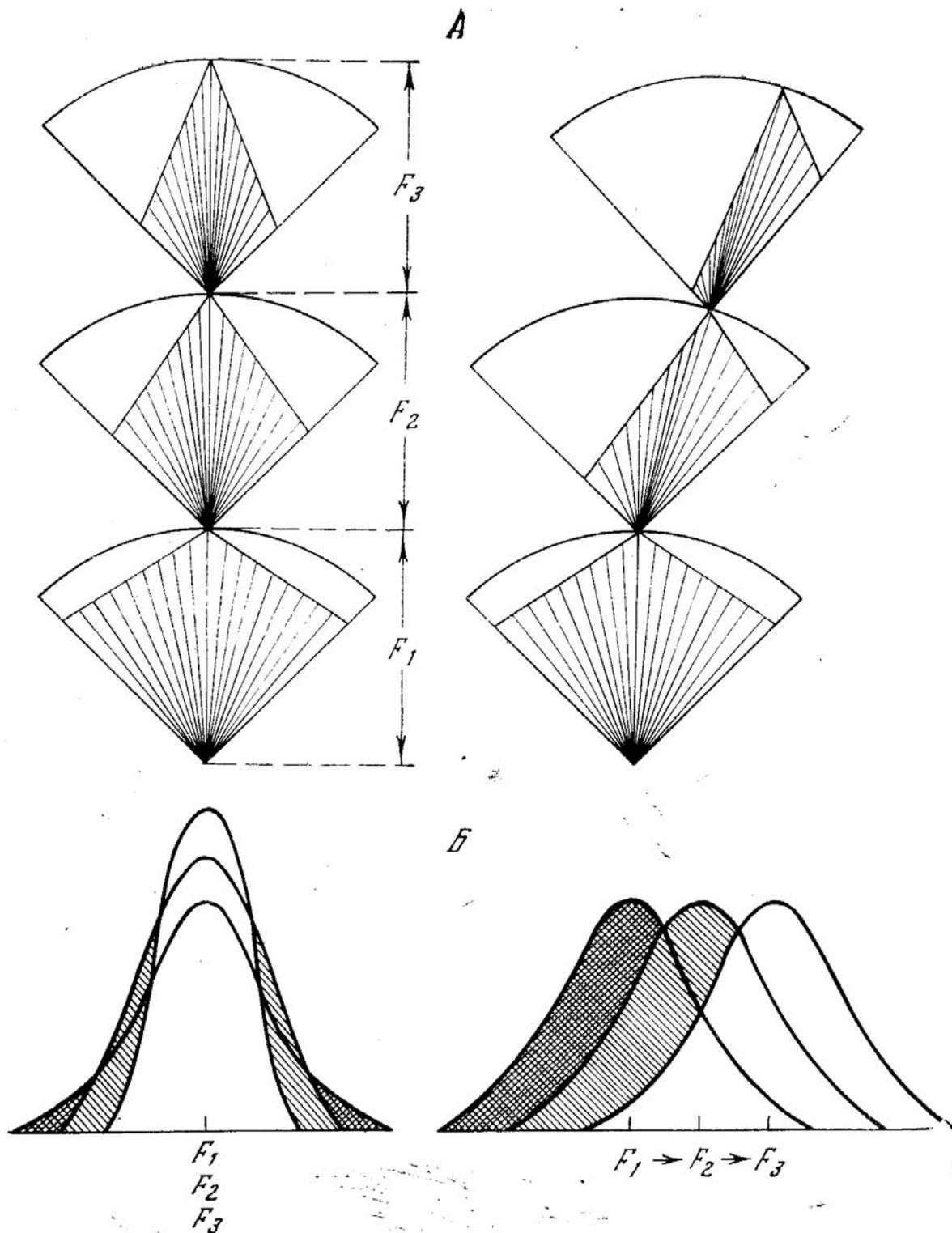


Рис. 5. Схема действия стабилизирующего (слева) и движущего (справа) отбора:
 А, Б – разные проекции; F – поколение

В изучении стабилизирующего отбора есть трудности, связанные с тем, что он нередко маскирует наличие движущего отбора. Маскировка происходит по крайней мере в двух случаях. Во-первых, есть много «тонких» признаков, относящихся к физиологии и биохимии организма. Их трудно зарегистрировать, и нередко при их изменениях, когда уже идет движущий отбор, мы этого не замечаем, ориентируясь на более грубые и наглядные признаки строения. Во-вторых, очень часто происходит эволюционное изменение варьирующих признаков, которое крайне трудно отследить. Касательно варьирующих признаков (рост, вес, пигментация покровов, удоиность коров, яйценоскость кур и т.д.) мы знаем, что наследуется не их конкретное значение, а норма реакции. Иными словами, наследуется диапазон их изменений. В природе нередко мутации, которые сужают норму реакции.

Определить данный факт крайне сложно. Обычно полагают, что имеют дело с обычной модификационной изменчивостью особей, хотя в реальности популяция уже изменилась генетически. Случаи эволюционного изменения нормы реакции называют **генокопиями модификаций**. Приведем конкретные примеры.

1. У одуванчика лекарственного давно известны долинная и горная (карликовая) формы. Если взять куски корня долинной особи и высадить в разных условиях, из них вырастают обе формы. Однако недавно выяснили, что горные популяции, постоянно живущие на большой высоте, утратили способность давать долинную форму при спуске вниз.

2. В умеренной зоне мыши и крысы, развиваясь при низкой температуре, вырастают с относительно короткими ушами и хвостами. В северных районах эти признаки стали постоянными в популяциях грызунов.

3. У людей, живущих на равнинах, при пребывании в горах растёт количество гемоглобина в крови. У многих же народов высокогорий высокий гемоглобин генетически закреплен и не падает при переезде на равнины.

4. Каждый знает, что при трении на коже образуются мозоли. У человека на подошвах (а у бородавочника – на кистевом суставе) утолщенная кожа появляется еще в зародыше.

Все примеры показывают одно и то же: одна из модификаций стала генетически закрепленной, более узкой нормой реакции.

В природе стабилизирующий и движущий отборы закономерно сменяют друг друга. Периоды стабильного существования рано или поздно сменяются периодом видообразования. Соотношение сроков действия этих форм отбора пока не оценено.

Эволюционная роль естественного отбора чрезвычайно велика. Данный фактор сортирует мутации, имеющиеся в популяции, сохраняя оптимальные в данной среде и уничтожая менее подходящие. Тем самым он выступает как антагонист мутационного процесса, поскольку не увеличивает, а уменьшает генетическую разнородность популяции. К тому же, в отличие от мутационного процесса, отбор не случаен, а векторизован, направлен. Конечный результат его действия – *формирование генетически уникальной популяции (!)*. Здесь видно отличие отбора от мутационного процесса по масштабам действия, ибо мутации создают генетически уникальных особей, не более того. Действию отбора, как мы уже отмечали, способствуют популяционные волны, при которых численность популяции становится мала. В мелких популяциях новые свойства закрепляются быстро. При этом близкородственное скрещивание позволяет сохранять не только мутации, но и полезные комбинации имеющихся генов.

Итак, естественный отбор создает генетически уникальную популяцию, не способную вернуться к исходному состоянию. Однако такая популяция – это еще не новый биологический вид. Ее обычно называют **группой видового ранга**. Группе предстоит отделиться от материнского вида. Это значит, что *относительная изолированность популяции должна перерасти в абсолютную генетическую изолированность нового вида (!)*. Переход к абсолютной изолированности обеспечивается действием последнего из элементарных эволюционных факторов под названием *изоляция*. Мы переходим к рассказу о названном факторе, завершающем микроэволюционный процесс и обособление нового вида.

Изоляция

<p>Изоляция – это барьеры, препятствующие межпопуляционному скрещиванию</p>
--

Сейчас выделяют два типа изоляции.

I. Территориально-механическая (географическая) изоляция. Согласно этому названию, изолировать популяции друг от друга могут любые непреодолимые для организмов природные образования: горы для равнинных видов, суша для водных, леса для пустынных и т.д. Отделенные друг от друга группировки оказываются в не совсем одинаковых условиях, и их эволюция может пойти разными путями. Непреодолимые преграды необязательны. Часто бывает достаточно просто больших расстояний, как это случается у видов с большим ареалом. В этих случаях давление изоляции определяется соотношением размеров ареала и радиуса индивидуальной активности организмов. Надо сказать, что измерить радиус для животных относительно просто. У растений же он определяется намного сложнее. Сами они не перемещаются. Поэтому приходится рассчитывать расстояние, на которое могут отстоять от родителя вегетативные потомки, дальность полета пыльцы и расстояние, на которое разносятся семена водой, ветром и животными. Вот некоторые примеры географической изоляции:

1. Соболь имеет огромный ареал, занимающий значительную часть таежной зоны России. В далеко отстоящих друг от друга частях ареала наблюдаются отчетливые различия между популяциями, поскольку особи из них давно не обмениваются генами. Например, знаменитый баргузинский соболь с Байкала – относительно мелкий зверек с угольно-черной шерстью, в которую вкраплены отдельные седые волоски. А в Приморье соболь крупнее, бурый, с темной полосой вдоль хребта. А лишь несколько десятилетий назад единый ареал был разбит на изоляты в результате непомерного промысла. Генетические контакты между изолятами были сведены к минимуму (рис. 6).

2. У медведя бурого ареал включает значительную часть Евразии и большую часть Северной Америки. Его популяции в Европе, в горах Памира, на Камчатке, Аляске и в других местах имеют отчетливые различия по размерам, окраске и ряду других признаков.

3. У косули есть два подвида – европейский и сибирский, разделенные Уральским хребтом. Представители подвидов отличаются по размерам почти в полтора раза.

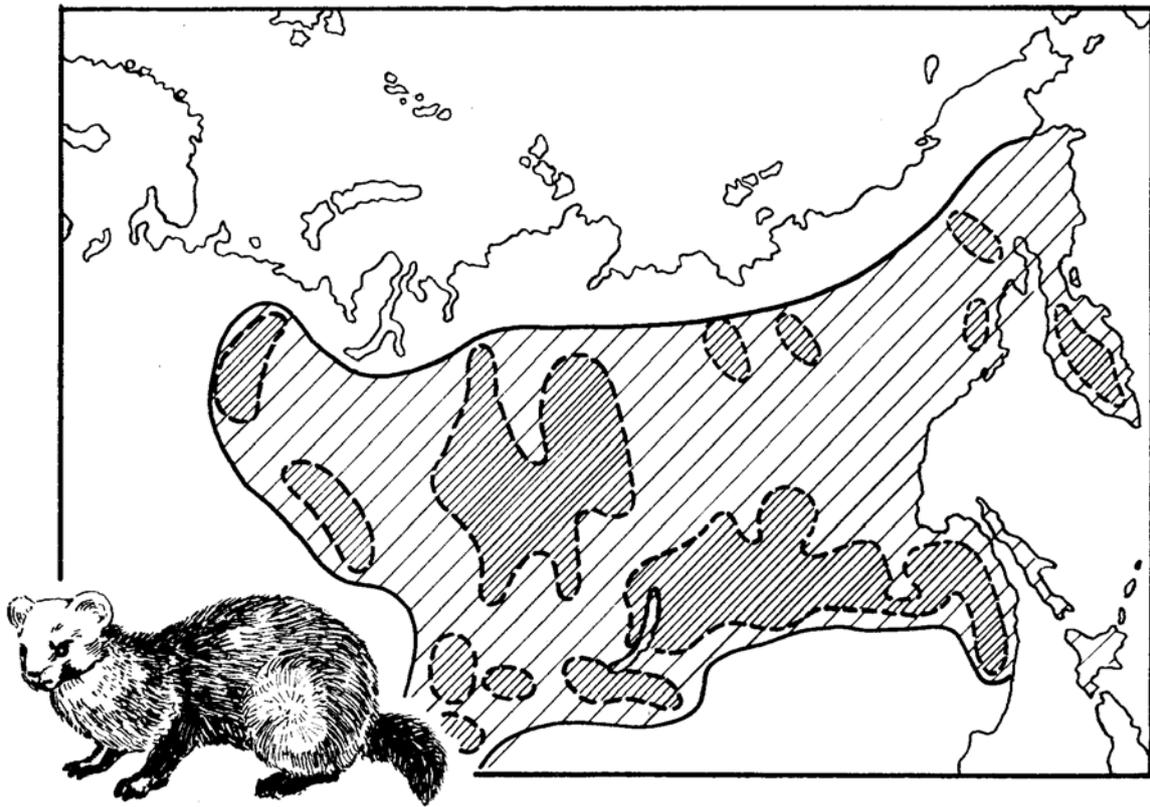


Рис. 6. Мозаичный ареал соболя, сформировавшийся к 30-м гг. 20 в. из сплошного ареала при истреблении вида, и границы современного восстановленного ареала

4. Нескрещивающиеся популяции серны европейской, ряда грызунов и растений имеют вполне демонстративные отличия, хотя и внутривидового характера.

5. История человечества на стадии образования рас – аналогичный пример изоляции. С точки зрения биологии наши расы имеют статус подвидов.

II. Репродуктивная изоляция. По существу, это невозможность оставления потомства даже при нахождении представителей разных популяций на одной территории. Чтобы понимать данное явление, полезно помнить, что размножение – многостадийный процесс, который может быть прекращен на самых разных стадиях. Перечислим этапы, где идет его прекращение:

1. *Скрещивание в разных биотопах.* У желтогорлой лесной мыши в Молдавии есть нескрещивающиеся популяции, которые придерживаются либо лесных биотопов, где кормятся семенами деревьев, либо степных участков, в которых питаются семенами

злаков. У лягушек есть расы, мечущие икру либо в болотах и прудах, либо в ручейках и лужах. Морские стада тихоокеанских лососей разделяются перед нерестом: каждая группа идет в ту реку, где родилась. Аналогичным образом, у перелетных птиц существует гнездовой консерватизм – размножение лишь в тех местах, где вывелись сами. Поэтому «популяция» после зимовки разделяется на группы, улетающие в разные места. Перечисленные примеры очень сходны с примерами географической изоляции, но пространственные масштабы здесь меньше.

2. *Разные сроки скрещивания.* Есть большой круг примеров образования нерестовых рас у атлантической сельди, севанской форели, других лососей, миног. Разные сроки нереста в одних местах практически начисто исключают межпопуляционное скрещивание. Причина образования рас – дефицит площадей для нереста при высокой численности особей. Расы решают эту проблему, разводя нерестящиеся группировки во времени. В Калифорнии сосна *Pinus radiata* сыплет пыльцу в феврале, а близкий вид *Pinus attenuate* – через шесть недель, в апреле. Некоторые близкие виды дрозофил скрещиваются в один сезон, но в разное время суток.

3. *Разные брачные ритуалы.* К ним относятся брачная окраска, позы, поведение, звуки, запахи. Например, западный и восточный соловьи при внешней идентичности различны по песне. Близкие виды овсянок, наоборот, неразличимы по голосам, но легко различимы внешне. У близких видов жуков-светляков в брачный период отличаются длительность и частота вспышек, а также интенсивность свечения самок. Межвидовое скрещивание пауков часто невозможно из-за разного рисунка брачного танца.

4. *Несовпадение копулятивных аппаратов.* Цветы бывают устроены так, что опылитель не способен перенести на них чужую пыльцу, ибо она липнет не к тем частям тела. У животных копулятивные аппараты разных полов подходят друг к другу по принципу ключа и замка. Очень часто эти органы имеют весьма сложную конфигурацию (плоские черви, членистоногие, рептилии, грызуны), и малейшее несоответствие форм приводит к невозможности скрещивания.

5. *Несовпадение внутренних сред организма.* Сюда относятся температура, рН, наличие тех или иных веществ и т.д. Спермато-

зоиды гибнут в чужих половых путях. У растений пыльца на чужом пестике не прорастает либо недоразвивается пыльцевая трубка. Физиологическая совместимость устанавливается на очень тонком уровне взаимодействия молекул. При наружном оплодотворении гаметы «узнают» друг друга по химической структуре. Известен показательный опыт, в котором смешали яйцеклетки и сперму нескольких видов морских ежей рода *Strongylocentrotus*. В этой смеси гамет сперматозоиды оплодотворяли только «свои» яйцеклетки.

6. *Несоответствие хромосомных наборов*, ведущее к гибели зигот и эмбрионов, слабой жизнеспособности, малой плодовитости или стерильности потомства. Популярными примерами являются бесплодные гибриды кобылы и осла (мул), либо ослицы и жеребца (лошак). У растений гибриды ди- и тетраплоидных форм триплоидны и стерильны.

Первые четыре способа репродуктивной изоляции предотвращают напрасную трату гамет. Поэтому их объединяют под общим названием **прекопуляционная изоляция**. Два последних способа происходят с потерей гамет. Их относят к **посткопуляционной изоляции**. Она менее совершенна, поскольку напрасные затраты организма относительно велики.

Два описанных типа изоляции неравнозначны в эволюционном процессе. Географическая изоляция носит не генетический, а физический характер. Поэтому она интересна лишь как предпосылка к возникновению истинной репродуктивной изоляции, которая как раз и разделяет биологические виды. Длительная географическая изолированность – еще не гарантия разделения видов. Люди заселили Америку около 20 тысяч лет назад. И весь этот срок американские индейцы были изолированы от европейцев. Однако при освоении последними Америки межрасовое скрещивание пошло без помех. Могут скрещиваться зубр и бизон, кряква и американская черная утка. Их гибриды жизнеспособны и плодовиты. С эволюционной точки зрения их нельзя считать обособившимися видами. Эволюционистам интересна *точка необратимого разделения видов*, по достижении которой различия между группами становятся столь велики, что генетический контакт групп прекращается навсегда. К сожалению, определять эту точку генетическими методами еще не научились.

Подводя итог, можно сказать, что *эволюционная роль изоляции* состоит в том, что она ограничивает круг особей, могущих обмениваться генами. Тем самым новый вид выделяется из материнского, завершая процесс микроэволюции.

Давайте окинем единым взглядом микроэволюционный процесс. Его элементарной единицей является популяция. Ее идеально равновесное генетическое состояние описывается принципом Харди. В реальной природе оно невозможно. Это состояние постоянно нарушается движущими силами эволюции – элементарными эволюционными факторами. На каждую популяцию действует ненаправленный мутационный процесс, поставляющий в нее элементарный эволюционный материал – мутации. Каждая мутация включается в генофонд популяции, рано или поздно проявляется в фенотипе особей и проверяется на пригодность в данной среде естественным отбором. Если мутации дают преимущество в борьбе за существование, то их носители выживают в большем числе, нежели особи, лишённые их. Популяция постепенно насыщается новыми аллелями, и ее генофонд в ряду поколений необратимо изменяется. По изменению можно зафиксировать элементарное эволюционное явление – минимальный шаг эволюционного процесса. Изменение генофонда может быть как ускорено, так и замедлено действием популяционных волн, которые меняют процент тех или иных аллелей в популяции. Отсортированные изменения концентрируются в группе особей, как правило, небольшой. Эта группа – особи-основатели нового биологического вида. Данная группа с той или иной скоростью генетически изолируется от близкородственных групп. При формировании абсолютной изолированности образуется новый биологический вид. Он будет существовать либо в форме единственной популяции, либо, расселяясь, образует систему популяций. Эти популяции будут относительно изолированы друг от друга и полностью изолированы репродуктивно от популяций других видов.

Видообразование и концепция вида

Завершив рассказ об общих *механизмах* видообразования, мы можем перейти к более частному вопросу о конкретных *способах* видообразования, в которых работают одни и те же механизмы, но

со специфическими особенностями, характерными для каждой группы ситуаций. Нам также предстоит выяснить, что представляет собой биологический вид с современной точки зрения. Мы начнем с вопроса о видообразовании.

Видообразование

Биологический вид – основная форма существования жизни на Земле, и потому проблема видообразования является узловой в любой эволюционной теории. Сразу оговоримся, что нельзя путать сходно звучащие понятия «видообразование» и «формообразование». Второе из них обозначает возникновение признаков у особей, независимо от характера наследования этих признаков и их адаптивной ценности. Итак,

Видообразование – разделение в пространстве и времени единого вида на два или более путем создания генетически изолированного набора адаптивных сочетаний генов

В настоящее время уже известно много способов видообразования. Некоторые из них отличаются друг от друга лишь в деталях, другие различаются принципиально. Дать надежную классификацию способов видообразования пока не удастся, поскольку не найден единый принцип. Мы остановимся кратко на двух разных принципах и приведем некоторые примеры по каждому из них.

I. По характеру изоляции:

1. Аллопатрическое видообразование (allos – разный, patria – родина). Данный способ базируется на географической изоляции, разделяющей популяции в пространстве. Отметим, что с эволюционной точки зрения наиболее интересным объектом являются популяции, находящиеся на периферии видовых ареалов. Дело в том, что периферия – это граница пригодных для вида условий. Приграничные жители больше всех прочих подвергаются экстремальным воздействиям внешних факторов и одновременно имеют наибольшие шансы освоить новые условия с помощью новых признаков. Вероятно, многие новые виды обособлялись в краевых популяциях материнских видов.

а) несколько миллионов лет назад Панамский перешеек между двумя Америками находился под водой, и на его месте в океане обитало много видов рыб. Поднявшись, перешеек разделил Атлантический и Тихий океаны. Представители практически каждого тамошнего вида рыб оказались разделены, а условия их жизни не совпадали полностью. В дальнейшем группы эволюционировали независимо друг от друга. Сейчас по обе стороны перешейка обитает 1200 видов рыб. Из этого списка одинаковыми являются лишь около 70 видов, то есть всего 6%;

б) на Гавайские острова были заселены африканские сухопутные улитки семейства Achatinellidae. Они малоподвижны, и в долинах между горными хребтами исходный вид образовал много непохожих друг на друга изолятов. Сейчас разные специалисты выделяют на Гавайях от нескольких десятков до 300 новых видов улиток. На одном лишь острове Оаху в каждой их двадцати пяти долин свой вид улиток;

в) в разных частях острова Новая Гвинея пять оседлых видов райских сорок образовались от одного исходного;

г) в ледниковый период большие ареалы многих видов были разделены ледниками на то или иное количество изолятов, в каждом из которых эволюция шла особым путем и давала отчетливые различия между группами. С уходом ледников целостность единого когда-то ареала может и не восстановиться. Например, таким способом образовались пять рас ландыша – европейская, кавказская, дальневосточная, сахалино-японская и североамериканская. Три расы – европейская, кавказская и сибирская – сформировались у купыря лесного (*Anthriscus silvestris*). Ареал рыбы вьюн сейчас представляет собой два изолята в Европе и на Дальнем Востоке;

д) в районе Берингова пролива сформировался некий вид чак, который расселялся от этого центра по побережью Ледовитого океана. Расселение шло в двух направлениях – евразийском и североамериканском. По ходу расселения на разных участках побережья образовалось более двадцати подвидов. Все соседние подвиды скрещиваются друг с другом. Обе линии расселения встретились в Северо-Западной Европе, и оказалось, что «окружность» не может замкнуться, ибо встретившиеся группы не скрещиваются. Мы знаем их как серебристую чайку (*Larus argentatus*) и клушу-хохотунью (*Larus fuscus*);

е) аналогично предыдущему случаю, большая синица живет от Ирландии до Индонезии. В ходе эволюции она расселялась из Европы на восток по двум направлениям. Северное направление шло по лесам умеренной зоны, а южное – через Иран, по тропическим лесам Южной Азии. В обоих направлениях образовывались подвиды общим числом более тридцати. В бассейне Амура круг замкнулся, и опять-таки «концевые» подвиды (*Parus major major* и *Parus major minor*) скрещиваться не способны. Два последних случая называют **кругом рас**, либо **кольцевым видом** (рис. 7).

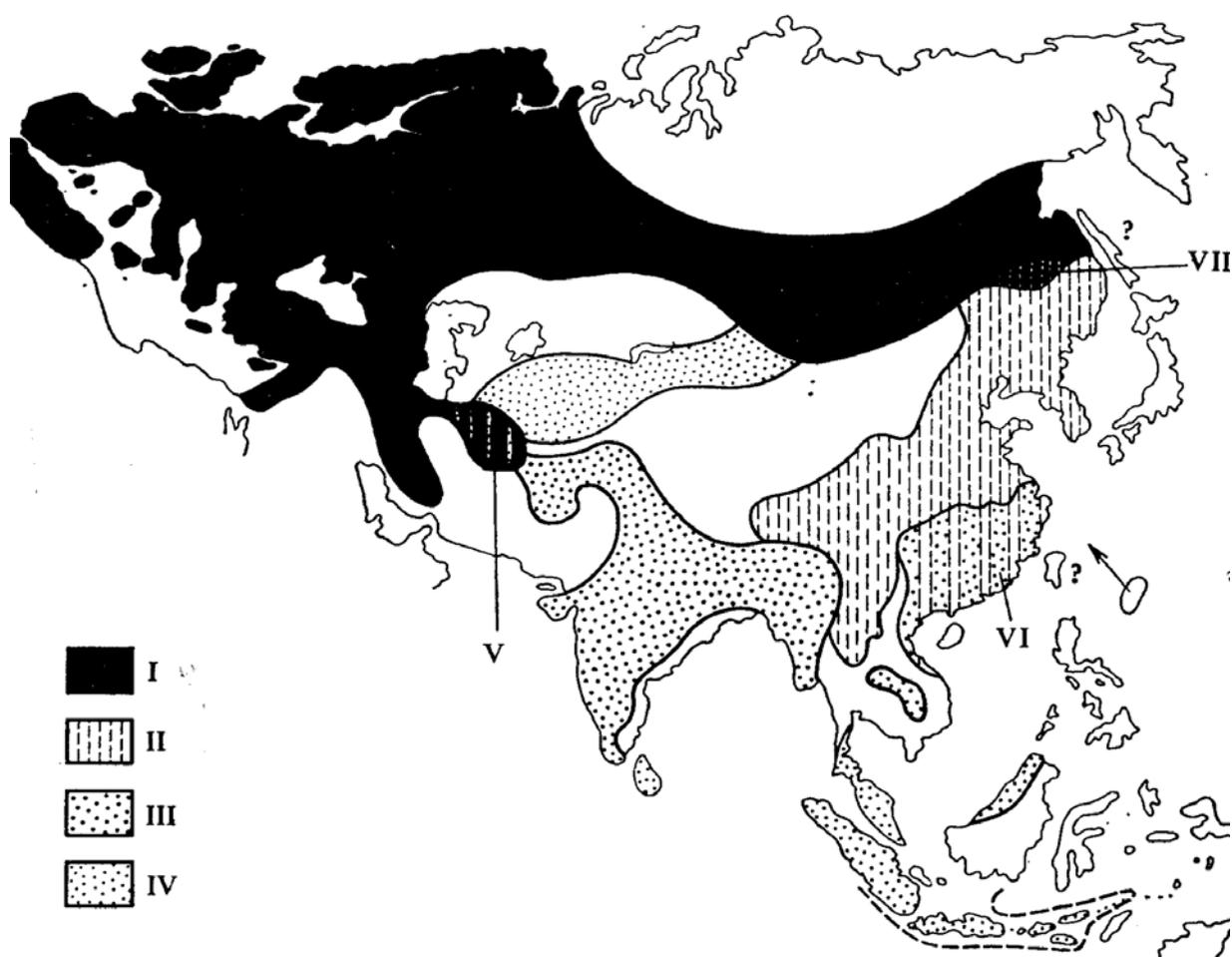


Рис. 7. Кольцевой ареал большой синицы (*Parus major*):
 I – *Parus major major*; II – *P.m. minor*; III – *P.m. cinereus*;
 IV – *P.m. boxharensis*; V – переходные популяции (*major x cinereus*);
 VI – переходные популяции (*cinereus x minor*);
 VII – перекрывание ареалов *major* и *minor*

ж) широко известный пример – население Австралии, Мадагаскара и Новозеландского архипелага. Длительная изоляция этих территорий привела к появлению огромного числа эндемичных ви-

дов, отсутствующих в других местах (см. методы изучения эволюции).

Еще раз вспомним, что репродуктивная изоляция как этап формирования нового вида может возникать и без территориально-механической изоляции, то есть на одной территории. Отсюда второй пункт обсуждаемой классификации.

2. Симпатрическое видообразование (sim – вместе, patria – родина).

а) в рассказе о репродуктивной изоляции мы уже привели целый ряд примеров этого пути видообразования: нескрещивающиеся нерестовые расы рыб и миног, близкие виды дрозофил и сосен с разными сроками размножения, виды пауков, отличающихся лишь брачным танцем, и виды соловьев с разной песней, светляки с разным характером свечения;

б) у самоопыляющихся растений ястребинок близкие виды отличаются предпочтением тех или иных субстратов (пески, скалистые склоны, засоленные участки почвы);

в) сходным образом олигохеты Байкала дали много симпатрических видов со специфической привязкой к микробиотопам (пескам, илам, камням, обрастаниям), каждый из которых дает разные типы укрытий и обуславливает формирование характерных морфологических черт;

г) обнаруживается все больше примеров видов-двойников у насекомых, обитающих на одних территориях. Различия между видами выявляются в строении копулятивных аппаратов.

По современному состоянию флоры и фауны не всегда просто определить способ видообразования. Виды, получившиеся аллопатрическим путем, могут при расселении снова оказываться в одном ареале или в соприкасающихся. И если не знать истории их возникновения, можно ошибиться в отношении способов видообразования.

Есть красивый пример с австралийскими мухоловками. У исходного вида был широкий ареал, вытянутый с запада на восток континента. При иссушении климата он разбился на два участка, в одном из которых сформировался новый вид. При изменении климата в обратную сторону произошло расселение исходной формы, и ареал нового вида оказался в пределах ареала материнского. Позднее ареал вновь раскололся на два. Теперь на востоке

Австралии мы имеем вторичную симпатрию при аллопатрическом видообразовании.

Точно так же пресноводная лососевая рыба ленок имеет две формы – острорылую (бронзовая с черными пятнами) и тупорылую (серебристая с радужными пятнами). В ледниковый период тупорылый ленок образовался в Джунгарии, а острорылый – на Дальнем Востоке. В послеледниковое время они расселялись навстречу друг другу, и ныне их ареалы перекрываются, давая симпатрию при аллопатрическом видообразовании. Подобные ситуации мы находим при перекрывании ареалов западного и восточного соловьев в Центральной Европе, а также при многократном вселении на острова, в водоемы и пещеры.

При незавершенном аллопатрическом видообразовании дивергенция видов обратима, и возможны реверсии на разных ее этапах. Например, в местах соприкосновения ареалов серой и черной ворон есть узкие зоны гибридизации. В ледниковое время обособились подвиды снегиря. Один из них (*Pyrrhula pyrrhula pyrrhula*) обитал на северо-востоке Европы и в Северной Азии, а второй (*P.p. minor*) – в Западной Европе. При послеледниковой встрече подвидов в Центральной Европе образовался подвид *P.p. germanica*, являющийся результатом гибридизации. В Италии есть гибридная популяция воробьев, которая скрещивается на севере с домовым воробьем (*Passer domesticus*), а на юге – с испанским (*P. hispaniolensis*).

3. Филетическое видообразование. Это особый случай, при котором популяция постепенно изменяется в определенном направлении без раскола на формы (своего рода эволюция «строго по прямой»). Данный способ устанавливается лишь палеонтологическими методами, дающими последовательность ископаемых форм (см. палеонтологические методы эволюции). Непрерывный временной ряд состояний популяции называют **филетической линией**. Выделять филетические линии трудно, поскольку всегда существует опасность упустить какие-то эволюционные ответвления. Примеры, приведенные в разделе о методах эволюционной теории, можно рассматривать лишь для ограниченного отрезка времени. Рано или поздно происходит раскол на разные виды и на прямой эволюционной ветви появляются боковые «побеги». Кроме того, при медленном непрерывном изменении состояния груп-

пы почти невозможно установить границы вида. Они всегда будут условны, ибо трудно сказать, где на филетической линии кончается один вид и начинается другой.

II. По скорости формирования полной генетической изолированности вида.

1. Аккумулятивное (постепенное) видообразование. Его примерами являются все, рассмотренные выше. Их объединяет то, что путь к полной генетической изолированности нового биологического вида долог и занимает много поколений.

2. Неоформогенное (мгновенное) видообразование. Принципиальное отличие данного способа видообразования состоит в том, что формирование нового вида не завершается полной генетической изолированностью, а начинается с нее. Вот некоторые примеры:

а) *гетероплоидия*. У австралийского кузнечика *Moraba scuria* существует изолированная популяция, где у особей 17 хромосом, а не 15, как во всех остальных популяциях. Понятно, что эта группировка появилась после мутации гетероплоидии у небольшого числа особей. Мутанты генетически изолированы с момента своего появления и в принципе не могут давать плодовитого потомства при скрещивании с исходной формой. Аналогичные абберрантные популяции выявлены у слепушонок, божьих коровок, дрозофил, малярийных комаров;

б) *автополиплоидия*. Напомним, что этот термин обозначает умножение гаплоидных наборов хромосом. У растений это обычный тип мутаций, который не редко обуславливает увеличение мощности вегетативных органов. Это особенно хорошо в суровых условиях заполярья и высокогорий. Например, на Шпицбергене 80% видов растений являются автополиплоидами. Предполагается, что этим путем возникло более половины современных растительных видов. Встречаются ряды полиплоидов с кратным ростом числа хромосом. Так, у хризантем наборы, кратные девяти, составляют ряд от 18 до 90 хромосом. У табаков при кратности 12 есть виды с 24, 48 и 72 хромосомами. Пшеницы при кратности 9 образуют ряд от 14 до 42 хромосом. Ряды известны для овсов, груш, роз, бобовых. Они бывают короткие и длинные, непрерывные и прерывистые. Прерывистость ряда обусловлена тем, что не всякий полиплоид жизнеспособен. У животных полиплоидия

встречается сравнительно редко, в основном у видов, размножающихся партеногенезом, и у гермафродитов. Как правило, их полиплоиды нежизнеспособны из-за ограниченности роста, резкой дифференцировки полов и сложности полового процесса. Полиплоиды известны у некоторых плоских и круглых червей, тутового шелкопряда, жуков-долгоносиков, лососевых, у ряда амфибий и хомяков.

в) *аллополиплоидия* – слияние гамет разных видов с последующим удвоением гибридного набора хромосом. Удвоение необходимо потому, что дает каждой хромосоме гомологичную и делает возможными последующие митозы. Например, этот механизм работал при скрещивании рябины (*Sorbus sibirica*) и кизила (*Cotaneaster melanocarpa*). Гибрид известен под названием рябинокизильник. Слива, в кариотипе которой 48 хромосом, – это аллополиплоид терновника (32 хромосомы) и алычи (16 хромосом). Разные виды табаков, ирисов, брюквы, полыни, пикульника, малины образуют аллополиплоиды. Они также получены при искусственном скрещивании ржи и пшеницы, пшеницы и пырея, капусты и редьки.

г) *тератогенное видообразование* хорошо известно из селекции растений. У особи происходит мутация не в гаметах, а в соматических клетках. Из этих клеток вырастают вегетативные потомки, все клетки которых мутантны, и приступают к половому размножению. Таким путем в селекции получают растения с излишней ветвистостью, пестролистностью и махровыми цветами.

Неоформогенное видообразование по существу начинается с единственной особи, которая является генетическим изолятом. Следовательно, ни о каком *изменении* популяции речи нет. Речь идет о *создании* популяции, которой предстоит образоваться при размножении мутантных особей. Данное обстоятельство указывает на то, что определение элементарного эволюционного явления, приведенное выше, не объединяет всех способов видообразования и должно быть в дальнейшем пересмотрено. Строго говоря, обсуждаемая классификация имеет недостатки. Любой способ видообразования является неоформогенным по определению, поскольку создает новые формы. Кроме того, любой способ аккумулятивен в силу длительности. Большое время требуется как на распространение мутантных аллелей в популяции, так и на создание популяции

путем размножения. Сейчас трудно говорить, что происходит быстрее. Но вполне очевидно, что быть «мгновенным» видообразование не может. Таким образом, при аккумулятивном видообразовании медленно создается полная генетическая изолированность популяции, а при неоформогенном видообразовании столь же медленно создается популяция из генетически изолированных особей.

Есть два способа видообразования, которые плохо уместаются в традиционные классификации.

1. Видообразование путем неотении. Явление неотении состоит в том, что половое созревание организмов сдвигается на более ранние стадии жизненного цикла, чем у предков, и сам жизненный цикл укорачивается. Взрослой формой становится бывшая личиночная или просто более ранняя стадия цикла. Например, у хвостатых амфибий (протеи, сирены) сейчас существуют зрелые личинки, а взрослые формы исчезли в ходе эволюции «за ненужностью». Амбистом мы застаем на другой стадии эволюции: уже появилась зрелая личинка (аксолотль), но взрослые формы еще не исчезли. Подобное явление встречается у ряда трематод, продуцирующих яйца на личиночной стадии метацеркарии. Есть версия, что тип Хордовые произошел от неотенических личинок каких-то беспозвоночных животных. Предполагают также, что у высших споровых растений травянистые виды – это неотенические формы древесных. Эволюционные преимущества неотении очевидны: укорочение жизненного цикла дает больше шансов на оставление плодovитого потомства, поскольку малое время цикла снижает риск гибели.

2. Симбиотическое видообразование. В природе очень часты симбиозы мутуалистического характера. Мутуализм означает обязательное для партнеров сожительство, при котором существовать порознь они не в состоянии. В разделе о происхождении жизни на Земле мы уже рассказывали гипотезу о симбиотическом происхождении таких органоидов клетки, как митохондрии и пластиды. Есть и другие примеры. Человек не живет без кишечной палочки, как и она без него. Термиты и жгутиконосцы отряда *Nudermastygina*, перерабатывающие целлюлозу, – тоже неразделимая пара. У многих растительноядных животных в пищеварительных трактах обитают одноклеточные мутуалы. Описано много случаев мутуализма растений с грибами, дающими микоризу, и

с клубеньковыми бактериями. Интересным в этом способе видообразования является факт объединения представителей разных и далеких друг от друга систематических единиц (типы у термитов и гипермастигин, царства у грибов и растений).

Подводя итог отметим, что в ходе видообразования новое возникает в виде мутаций, рекомбинаций, гибридизаций и мутуализма. Пройдя отбор, новые свойства либо распространяются в сравнительно большой популяции, либо популяция начинается с единичных особей. Теперь целесообразно поговорить о том, что представляет собой биологический вид с современной точки зрения, и как формировалась современная система представлений о нем.

Концепция вида

Проблема вида – одна из центральных в биологии, поскольку вид – основная единица существования жизни на Земле и основной качественный этап ее развития. Формирование любой концепции – дело долгое. Поэтому обратимся к истории науки.

Понятие «вид» впервые используется Аристотелем и Теофрастом для обозначения группы сходных между собой организмов. В то время данное понятие является не систематическим, а чисто логическим. Вид понимается не как характер или уровень организации, а как частная категория по отношению к более общей – роду. Иными словами, среди организмов такого-то рода есть организмы таких-то видов. Точно в таком же ключе говорилось о любых других группах предметов и явлений. Например, внутри рода предметов под названием «оружие» есть такие виды предметов, как мечи, копья, палицы и т.д. Таким образом, под видом понималось то, что можно различить, выделить. Недаром латинское слово «*species*» (вид) происходит от глагола «*specere*» – смотреть, разглядывать (от того же корня происходит понятие «специалист», то есть рассматриватель). Такой подход к виду называется **номиналистическим**. Он сохраняется в науке вплоть до 17 в.

В 17 в выдающийся британский биолог Джон Рэй впервые говорит о виде как о единице биологической систематики. В системе таксонов он выделяет вид и род. При этом понятие «род» он делит на три: *genus* (современный род), *genus subalternum* (примерно соответствует отряду или семейству), *genus summum* (современный класс). По Рэю, вид как единица систематики *элемен-*

тарен, неразложим. Критериями вида Рэй считает морфологическое сходство особей и передачу признаков потомкам при размножении.

Следующим важным шагом в развитии представлений о биологическом виде становятся работы Карла Линнея. Он указывает, что *вид реален*. Доказательством реальности Линней считает наличие отчетливых межвидовых границ. Внутри любого вида наблюдаются вариации признаков вокруг некой средней нормы. При внутривидовых вариациях всегда имеет место *постепенность в изменении признаков*. Если же оценивать межвидовые различия, то между видами существует *hiatus* (щель) – перерыв постепенности в изменении признаков. Хиатусом определяется *дискретность вида*. Это значит, что вид есть отдельность, которую можно вычленишь из всего мира. Вслед за Рэем Линней считает, что *вид – элементарная, универсальная единица систематики*. Будучи создан богом, *вид абсолютно устойчив*, то есть неизменен с начала до конца времен. В систематике виды объединяются в более высокие таксоны *по сходству*. В трактовке Линнея, вид чем-то напоминает демокритовские атомы, разные по величине и форме, нерасчленимые, вечные, неизменные. Линней стал основоположником **типологической концепции вида**. Принадлежность к виду устанавливается путем сравнения с типичными особями. Эталоном для сравнения является в данном случае **голотип** – экземпляр, по которому вид описан, либо идентичные ему экземпляры – **паратипы**. Сравнение ведется лишь по признакам строения. Отголоски этой концепции легко увидеть в любом определителе с дихотомическим ключом.

Другие исследователи замечают, что виды далеко не всегда легко различать и что границы между ними могут быть плохо заметными. Отсюда постепенно развивается *трансформизм – учение об изменяемости видов*. Следовательно, появляется необходимость в новых критериях вида. Выясняется, что скрещивание представителей вида воспроизводит видовые признаки в потомстве, в отличие от межвидового скрещивания. На этой основе современник Линнея Жорж Бюффон дает известный **критерий нескрещиваемости: особи, дающие плодовитое потомство, принадлежат к одному виду, и наоборот**.

Несколько позже Ламарк приходит к **номиналистическому** представлению о виде. Вы уже помните его суть: вид – не реальная, а номинальная категория, введенная систематиками для собственного удобства, голое имя (*nomen nudum*). Так рождается дилемма: *либо виды без эволюции, либо эволюция без видов*. Дарвин частично решает ее, утвердив в научном сообществе представление об относительном постоянстве видов. Он полагает, что *вид реален, дискретен, элементарен, универсален и относительно постоянен*. И вот тут возникает одна неясность: если вид *действительно* элементарен, неделим, он не может разделяться на части, вычлняя из себя дочерние виды. Если же он делится на дочерние виды, остается неясным механизм деления. Чтобы понять механизм, следует признать, что вид имеет сложную внутреннюю структуру и какие-то его составляющие способны дать начало дочернему виду.

При Дарвине о структуре вида почти ничего не известно. Настоящая ломка представлений о виде как об однородной совокупности особей начинается в 20 в. Развиваются представления о географических расах (подвидах). Позднее открывают существование экологических и физиологических рас. Ставится вопрос о причинах внутривидового разнообразия. С.П. Семенов-Тянь-Шанский в статье «Таксономические границы вида и его подразделений» рассматривает внутреннюю структуру вида с эволюционных позиций. Он указывает, что вид – образование развивающееся, то есть дифференцирующееся. Именно в этом контексте следует понимать существование подвигов. Подвид – «состояние вида до полного отщепления от ствола родоначальной формы». Позднее, в работе «Линнеевский вид как система», Н.И. Вавилов развивает эти представления. По его мнению, внутривидовое разнообразие определяется как незавершенностью процесса разделения вида, так и разными адаптациями в разных частях ареала. Внутренняя структура служит гомеостатическим механизмом, который придает виду устойчивость в колеблющихся условиях среды. Внутривидовые группировки, сколь бы разнообразны они ни были, обмениваются генами друг с другом, тем самым поддерживая целостность вида. Вавилов впервые четко называет вид системой, способной к саморегуляции и к изменениям. Эти представления легли в основу **политипической концепции вида**. Позже стано-

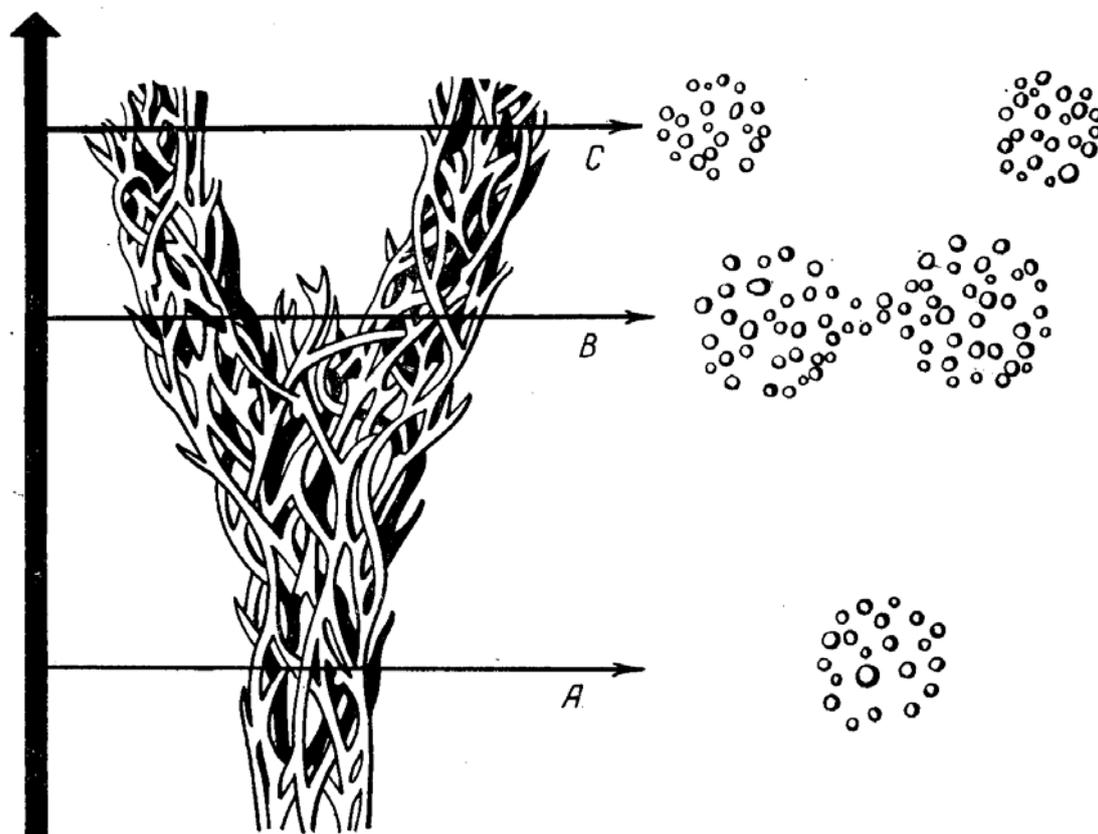
вится ясно, что для установления видовой принадлежности недостаточно одних морфологических признаков и надо учитывать *все* признаки. Развиваются представления о популяции как элементарной единице вида. Когда становятся более или менее ясны некоторые основы популяционной генетики, рассмотренные выше, формируется современная **биологическая концепция вида**. Одним из основных ее авторов является выдающийся американский орнитолог Эрнст Майр. Он изложил суть концепции в нескольких кратких постулатах: 1) биологические виды состоят не из особей, а из популяций; 2) популяции одного вида репродуктивно изолированы от популяций других видов; 3) виды определяются не различием признаков, а генетической обособленностью. Приведенные положения указывают на две очень важные вещи. Во-первых, *популяции одного вида в силу способности к скрещиванию способны замещать одна другую – викарнировать*. Если в одной популяции гибнет много особей, она может пополняться за счет представителей других популяций. Между популяциями разных видов подобное невозможно: они сосуществуют бок о бок либо вытесняют друг друга. Во-вторых, *вид является генетически закрытой системой*. В этом состоит его фундаментальное отличие от популяции, которая представляет собой генетически открытую систему (рис. 8). Ошеломляющее разнообразие жизни на Земле – это разнообразие видов, которые можно различить благодаря именно закрытости, не позволяющей распространять видовые свойства бесконечно. Сказанное позволяет дать рабочее определение вида:

Вид – совокупность особей, образующих генетически закрытую систему викарнирующих популяций

Как всякая система, вид имеет пространственные и временные границы. Он реагирует на внешние воздействия как единое целое, имея при этом внутреннюю популяционную структуру. Вид способен к саморегуляции за счет полиморфизма и колебаний численности.

Мы перечислили то, что можно сказать о виде с большей или меньшей определенностью. Однако неопределенностей на сегодняшний день тоже немало. Назовем некоторые проблемы, связанные с понятием «биологический вид».

I. Вид у агамных форм. Это виды, не знающие полового процесса, партеногенетические, либо самооплодотворяющиеся, о которых говорилось в разделе о популяции как об элементарной эволюционной единице. Их популяции состоят по существу из клонов, и генетическое единство этих видов, вероятно, обеспечивается несколько иными законами, чем изложенные выше. Однако эти законы пока не выявлены.



*Рис. 8. Схема видообразования, в которой каждая веточка сплетения – это популяция:
 А – вид един; В – имеются два четко обособленных подвида;
 С – два самостоятельных вида*

II. Вид в палеонтологии. Здесь понятие вида практически неприменимо. Нам недоступно не только большинство морфологических, но и практически все физиолого-биохимические и поведенческие признаки ископаемых видов. Другая сторона проблемы состоит в том, что палеонтолог лишен возможности изучать виды в пространстве, как изучают современные виды. Кроме того, у современных групп можно изучать степень кровного родства по об-

мену генами или его отсутствию. Это невозможно в палеонтологии, где кровное родство в любом временном срезе неустановимо.

III. Структура вида. Сейчас мало кто сомневается в реальности популяций и подвидов. При этом у разных групп организмов выделено много внутривидовых группировок как допопуляционного, так и надпопуляционного ранга, связанных той или иной степенью генетической общности, – семья, клон, экотип, дем, группа демов, группа популяций, полувид и т.д. Иерархию этих группировок и место каждой из них во внутренней структуре вида еще предстоит выяснить.

IV. Критерии вида. Приведенное выше определение вида использует понятия генетики и популяционной биологии. При изучении концепции вида оно проходит хорошо. Однако оно непригодно для повседневных нужд систематики. При определении видовой принадлежности особи бессмысленно говорить о системе популяций. Поэтому в практической систематике используется ряд критериев вида. Они применяются по принципу дополнительности, поскольку ни один из них не является универсальным. Обратимся к описанию критериев, отмечая ситуации, в которых тот или иной критерий не работает.

1. Морфологический критерий. Он обозначает, что у всех представителей вида одинаков набор признаков строения. Данный критерий бывает затруднительно применять в случаях отчетливого полового диморфизма, заметных различий между подвидами, изменения морфологии по сезонам года и при резких различиях в строении разных стадий жизненного цикла. Критерий не работает для видов-двойников. Разницу между ними найти можно, но настолько трудно, что в практической работе систематика использование критерия практически бесполезно. Виды-двойники различаются по ритмам активности, срокам созревания, особенностям обмена, поведению и т.д. Проблема еще и в том, что мы мало знаем о таксономическом значении тех или иных признаков. Например, у пород многих домашних животных форма, размер и окраска варьируют очень сильно, но все различия не выходят за рамки внутривидовых. А в природе куда более мелкие отличия нередко оказываются видовыми.

2. Физиолого-биохимический критерий. Критерий включает в себя характер и интенсивность процессов жизнедеятельности, а

также набор и структуру органических веществ (пигментов, алкалоидов, ферментов и иных белков, липо- и нуклеопротеидов и др.). При использовании этого теста большое внимание уделяют иммунным реакциям и тестам на тканевую совместимость. Следуя формальной логике, можно ожидать, что различия организмов по белковому составу пропорциональны степени эволюционной дивергенции. Однако и этот критерий сложен в применении, ибо показатели физиологии и биохимии нередко дают большую внутривидовую изменчивость, которую трудно отличить от межвидовых различий. Так, без всякого полиморфизма и наличия подвидов разные стадии жизненного цикла аскарид являются аэробами (личинки) и анаэробами (взрослые особи). Поэтому при трудностях систематики можно обратиться к еще более тонкому критерию.

3. Генетический критерий. Согласно хромосомной теории наследования, каждый биологический вид характеризуется уникальным **кариотипом** – набором хромосом, где учитываются их число, размер и форма. Однако сейчас известно довольно много примеров вариаций числа хромосом в диплоидном наборе вида (лошадиная аскарида, ряд оленей, куных и т.д.). Есть случаи гетероплоидии (изменение числа хромосом, не кратное гаплоидному набору), совместимые с жизнью. Все это затрудняет идентификацию видов по хромосомным наборам. Более тонкий генетический метод – сравнение степени сходства путем гибридизации ДНК. Но и тут существует уже обозначенная проблема широкой внутривидовой изменчивости, которую еще не научились отличать от межвидовых различий. Наконец, можно проводить скрещивания особей и смотреть, получится ли плодовитое потомство. Эта техника дает, пожалуй, наиболее точный ответ, однако она громоздка и для систематиков не вполне удобна. Кроме того, у видов, не имеющих полового процесса, затруднительно говорить о генетическом единстве вида, если оно практически ничем не поддерживается.

4. Географический критерий. Академик В.Л. Комаров очень красиво сказал, что «вид – это морфологическая система, помноженная на географическую определенность». Критерий подразумевает, что у каждого вида имеется собственный ареал. Данный критерий тоже не универсален. Его затруднительно использовать при быстрых изменениях ареала (расселение, интродукция, выми-

рание) и для видов-космополитов. Помимо этого, существует много примеров точного совпадения ареала для пар совершенно разных видов, тесно связанных экологически. Сюда относятся пары хищник – жертва, паразит – хозяин, а также растения и специфические опылители. К названному можно добавить недавно разошедшиеся симпатрические виды.

Таким образом, мы видим, что на всех уровнях систематики еще долго будет мешать незнание границ внутривидовой изменчивости и конвергенции между систематически неблизкими формами. Тем не менее использование совокупности критериев позволяет в большинстве случаев различать биологические виды, а порой и адекватно оценивать степень их родства.

Глава 7

Закономерности макроэволюции

Соотношение микро- и макроэволюции

Прежде всего, разберемся в сути термина «макроэволюция». В науке есть два внешне непохожих определения. Первое из них принадлежит перу отечественного академика И.И. Шмальгаузена:

Макроэволюция – это исторический ряд прошедших естественный отбор онтогенезов

Иными словами, под макроэволюцией понимается очень длинный ряд особей, связанных отношениями «предок – потомок».

Второе определение сформулировал выдающийся американский исследователь Д.Г. Симпсон:

Макроэволюция – это эволюция надвидовых таксонов

Таким образом, мы оказываемся перед вопросом, о чем же идет речь: то ли об эволюции организации особей, то ли об эволюции систематических единиц. Однако при всех различиях эти определения по существу синонимичны, ибо эволюцию таксонов невозможно понять без знаний об эволюции строения, физиологии и поведения. Это несложно понять на следующем примере. Теоретически от любого живущего сейчас человека можно проследить непрерывный ряд поколений до самого возникновения жизни на Земле. В этом ряду можно рассматривать изменение каких-либо свойств, например, строение глаза. Очевидно, что при движении в глубь времен через определенное число поколений глаз будет принадлежать уже не человеку, а зверю, потом рептилии, амфибии и т.д. При этом на каждом временном отрезке его устройство будет *типичным для всех представителей* того или

иного класса. То же самое относится к любым другим признакам, их группам и совокупностям.

Существует якобы дискуссионный вопрос о соотношении микро- и макроэволюции. Есть мнение, что эти «типы» эволюции управляются *разными законами*. Причина подобного подхода, по-видимому, в разной технике работы двух отраслей эволюционной теории. Микроэволюция изучается специалистами по популяционной биологии и генетике. Вопросы макроэволюции рассматривают в основном палеонтология, эмбриология, сравнительная анатомия и физиология. Естественно, что у специалистов в столь разных областях не совпадают характер подготовки, методики, образ мышления. Тем не менее, приняв постулат о принципиальных различиях законов микро- и макроэволюции, мы автоматически вынуждены признать, что после образования нового вида на него перестают действовать элементарные эволюционные факторы. Очевидно, что это не так. Действие факторов микроэволюции непрерывно, и разрыва между двумя «типами» эволюции нет, так как он заполнен процессом видообразования. Закономерности макроэволюции естественным образом вырастают из микроэволюционных, не противореча им и не отменяя их.

В этой связи необходимо четко понимать, в чем состоит разница между микро- и макроэволюцией. Она отчетливо видна в немногих пунктах:

1. Ряд микроэволюционных процессов *обратим и предсказуем*. Можно ожидать повторного появления тех или иных мутаций; встречаются обратные мутации; изменившееся соотношение аллелей может вернуться к исходному и т.д. А вот макроэволюция – процесс чисто исторический, то есть *необратимый*.

2. В микро- и макроэволюции *разный исходный материал*. В первом случае это популяция, во втором – меняющаяся организация.

3. Изменения материала отслеживаются *на разных отрезках времени*, причем в макроэволюции промежутки времени на порядки больше.

В больших временных масштабах видообразование как результат микроэволюции закономерно переходит в сложную иерархию таксонов. Нам надо разобраться в причинах формирования иерархии. Основных причин три:

1. Разные виды *дифференцируются в разной степени*. В результате образуются таксоны как бедные, так и очень богатые видами. Среди растений отдел Покрытосеменные включает около 250 000 видов, а отдел Голосеменные – всего 660. У животных в типе Скребни число видов едва перевалило за 1000, а в типе Членистоногие их больше 1 000 000. Понятно, что в богатых видами типах куда больше дочерних таксонов, чем в бедных.

2. В разных таксонах *различаются темпы видообразования*. Это ведет к сосуществованию как быстро развивающихся, так и архаичных групп, например воробьиных птиц и кистеперых рыб.

3. Сложность иерархии усугубляется тем, что *виды имеют разные сроки существования*. Так, время существования австралопитеков и реликтовой гаттерии различается на два порядка.

Коль скоро система таксонов столь сложна, необходимо установить, кто есть кто в этой системе. Для этого требуется установить степень родства между различными видами, то есть реконструировать ход макроэволюции. В основе реконструкции лежит понятие гомологии, поскольку именно оно позволяет установить родство. Гомологичными называют структуры с общим происхождением, безотносительно к степени сходства. При работе с ними имеет место интересный казус. Гомологичные органы достаются разным видам от общих предков. Но беда в том, что предки, как правило, неизвестны. И исследователь вынужден двигаться, что называется, задом наперед: вместо того чтобы по предкам устанавливать гомологии, он по гомологиям находит предков. Таким образом, для реконструирования макроэволюции надо научиться выявлять гомологии *и отличать гомологи от аналогов*, то есть от структур сходных, но не связанных общим происхождением. В середине 20 в. предложены три *критерия гомологии*:

1. Критерий положения – структуры гомологичны, если они имеют одинаковую топографию в сравниваемых системах. Критерий основан на стабильности пространственных отношений органов. Например, нервная трубка всех хордовых лежит дорсально от пищеварительной и потому у всех она гомологична. Критерий не универсален. Глаза насекомых и позвоночных расположены на голове, но гомологами не являются.

2. Критерий специальных качеств – структуры гомологичны, если они имеют много общих свойств. Примерами яв-

ляются плакоидные чешуи акул и зубы зверей. Те и другие состоят из эмали, дентинового тела и пульпарного канала. Примеры биохимических гомологий – цикл Кребса, гликолиз, фотосинтез, сходные во многих группах организмов.

3. Критерий непрерывности систем – даже несходные структуры гомологичны, если между ними есть ряд переходов. Подобные переходы имеются, к примеру, между чешуями хрящевых и костистых рыб.

Сама возможность гомологизации обеспечивается тем, что разные части организма эволюционируют с разной скоростью. Это явление называют по-разному: **перекрест специализации, эволюционная гетерохрония, гетеробатмизм, мозаичная эволюция.** В отсутствие мозаичности, при равной скорости изменения всех структур, найти гомологии было бы невозможно. В реальном эволюционном процессе одни признаки стойки, другие нет. Поэтому рядом с недавно возникшими признаками мы сплошь и рядом находим архаичные. У всех позвоночных само наличие позвонков и гемм гемоглобина неизменны. А вот строение позвонков и боковые цепи гемоглобина многократно менялись. Отсюда проистекает как разнообразие видов, так и единство крупных таксонов. *О происхождении и родстве мы судим по неизменным признакам, а о характере и степени дивергенции – по изменяющимся.*

Изучение макроэволюции на современном морфологическом материале дополняется не очень большим, но ценным материалом палеонтологии. При всей своей неполноте палеонтологическая летопись вводит в морфологические исследования координатную ось времени и позволяет оценивать не только суть, но и темпы макроэволюционных преобразований. Не менее ценным дополнением является эмбриология, открывающая в зародышах черты предковых групп.

Макроэволюционные исследования рассматривают много важных проблем эволюционной теории: общие положения об адаптациях, направления, правила, формы и темпы эволюции филогенетических групп (то есть таксонов), закономерности эволюции органов и функций и ряд других. Мы переходим к рассмотрению некоторых из этих тем.

Теория адаптаций

Мы говорили о том, что в ходе естественного отбора элиминируются неприспособленные особи. Приспособленность подразумевает наличие адаптаций.

Адаптация – это свойство организма, обеспечивающее выживание и размножение в конкретной среде

Из определения ясно, что не всякий признак организма может быть признан адаптацией; достаточно вспомнить о вредных мутациях. Тем не менее подавляющее большинство признаков любой особи являются адаптациями. Если учесть количество живущих на планете биологических видов, становится очевидным колоссальное разнообразие адаптаций. Разнообразие, в свою очередь, требует *классификации адаптаций*. С этим есть некоторая сложность, ибо приспособительные признаки характеризуются очень многими параметрами. Поэтому используют несколько классификаций, основанных на совершенно несхожих принципах.

I. По природе:

1. Морфологические. Данная группа адаптаций наиболее полно описана в учебной литературе, к которой мы отсылаем читателей за деталями. К основным группам приспособлений относятся, например, **средства пассивной защиты**, которые защищают самим фактом своего наличия: клеточные стенки, кутикулы, раковины, панцири, иглы, колючки и т.п. Другая группа – **защитные окраски**, а именно покровительственная, предостерегающая и отпугивающая. Следует упомянуть также **подражание предметам природы и мимикрию**. Последнее явление понимается как сходство беззащитного вида с одним или несколькими защищенными. Здесь выделяют модель и имитатора. Всем хорошо известна **мимикрия Бейтса**, при которой имитатор съедобен для хищников, например, мухи и бабочки, подражающие жалящим перепончатокрылым. Гораздо менее известна **мимикрия Мюллера**, где несъедобны и модель, и имитатор. Это значит, что одни защищенные виды подражают другим столь же защищенным. Подобное подражание дает великолепный биологический эффект.

Хищник несколько раз пробуется насекомое, прежде чем научиться его не трогать. Пока он пробует, насекомые гибнут. А если есть несколько сходных опасных видов, при пробах особи каждого из них погибают в меньшем числе. В Южной Америке известны **кольца мимикрии**, образованные ядовитыми бабочками семейств *Danaidae*, *Heliconidae* и *Neotropidae*.

2. Физиолого-биохимические. Имеются в виду особенности химического строения и обмена веществ. Это соединения, входящие в состав наружных скелетов одно- и многоклеточных организмов, наличие тех или иных дыхательных пигментов, определенные конечные продукты обмена, ритмы дыхания, показатели гормональной регуляции, особенности работы иммунной системы и многие другие.

3. Поведенческие. Они характерны исключительно для животных и включают реакции бегства, оборонительные действия, стратегию пищевого поиска, охрану индивидуального участка, строительные инстинкты, миграционное поведение, брачные ритуалы, заботу о потомстве (охрану, выкармливание, обучение) и иные формы поведения.

II. По ритмам проявления:

1. Статические, т.е. не меняющиеся или очень слабо меняющиеся во времени: концентрация сахара в крови, наличие и строение многих органов, форма тела, его постоянная температура и целый ряд других признаков.

2. Динамические, т.е. закономерно меняющиеся во времени. Они обуславливают устойчивость организмов к колебаниям экологических факторов. В данную группу адаптаций входят все, связанные с биоритмами: смена сна и бодрствования, сезонные изменения окраски и спектра питания, нагулы жира, изменения метаболизма при впадении в спячку, половое созревание и т.д. Очень красивый пример – изменение механизма осмотической регуляции у проходных рыб. При жизни в море они откачивают из организма преимущественно соли, а при миграции в реки переходят на откачивание воды. У разных стадий жизненного цикла паразитов аэробный обмен сменяется анаэробным, как это происходит у аскарид, трематод, ленточных червей и у некоторых других животных.

III. По количеству составляющих адаптацию признаков:

1. Простые включают один или немного признаков. К ним можно отнести наличие панциря, синтез определенного яда или иного вещества, белую зимнюю окраску зверей.

2. Сложные представляют собой комбинации многих признаков. В качестве примеров назовем глаз сложного строения со всеми его оболочками, рецепторами и вспомогательными структурами, а также ловчий аппарат хищного растения росянки, который включает чувствительные волоски, секреторные клетки, выделяющие вещества для приклеивания добычи и пищеварительные ферменты, плюс механизм свертывания аппарата. Еще один пример – сложные формы поведения животных вроде строительных инстинктов и брачных ритуалов.

IV. По масштабам:

1. Общие, пригодные в широком диапазоне условий и характерные для крупных таксонов: теплокровность, аэробный обмен, половой процесс, кутикулы.

2. Специальные, пригодные в узколокальных условиях и характерные для мелких таксонов: язык муравьеда и другие признаки, связанные с его пищевой специализацией, конечности ленивца, особенности обмена бактерий из горячих источников и галофильных растений, живущих на засоленных почвах.

Следует отметить, что общие адаптации необязательно являются сложными. Так, кутикуляризация покровов нематод и членистоногих – простая адаптация с куда большим биологическим значением и масштабом, нежели насекомоядность растений.

Помимо классификации адаптаций, теория эволюции рассматривает важный, но еще плохо разработанный вопрос о том, каковы *пути возникновения адаптаций*. Сейчас говорят о трех путях:

1. Комбинативный путь. Под ним понимается мгновенное в историческом плане возникновение адаптаций, при котором полезные мутации включаются в генотип, взаимодействуя с другими мутациями и имевшимися ранее генами. Полезные свойства быстро распространяются в ходе размножения особей. Иллюстрациями могут служить многочисленные случаи полиплоидии, сверхдоминирование, рассмотренное нами на примере серповидноклеточной анемии, случаи эпистатического и полимерного взаи-

модействия генов. По логике вещей, этим путем возникают все адаптации прокариот. У них, как нам уже известно, каждая мутация имеет мгновенное фенотипическое проявление.

2. Преадаптивный путь. Строго говоря, в этом пути смешаны две совсем разные категории ситуаций:

а) адаптации переходят из «старой» среды в «новую», при освоении ее организмами. Кажется, что организмы заранее «готовились» к переходу в новые условия. Потому и говорят о преадаптациях. Однако и в «старой» среде эти признаки были адаптациями, иначе в норме они бы не существовали. Хрестоматийный пример – мощный скелет плавников и воздушное дыхание кистеперых рыб, вполне пригодившиеся при выходе на сушу. У нематод, которые изначально были почвенными животными, целый ряд приспособлений оказывается «преадаптацией» для перехода к паразитизму. Это универсальная для всех сред жизни веретеновидная форма тела, анаэробный обмен и кутикула, защищающая от химической агрессивности организменной среды;

б) вредная рецессивная мутация сохраняется в ряду поколений у гетерозиготных особей и входит в состав генетического груза популяции. В изменившихся условиях она получает статус полезной, как это происходит с меланизмом березовой пяденицы. Здесь тоже сложно говорить о преадаптации, поскольку вредная мутация ни к чему организмы не готовит.

3. Постадаптивный путь. Адаптацией становится не новое свойство организмов, а утрата старого, уже не нужного. Сюда следует отнести все случаи редукции органов вплоть до их полной утраты: задние конечности и волосяной покров китообразных, слепой отросток кишечника и третье веко людей и множество других. Интересно, что исчезновение фенотипических черт не означает исчезновения соответствующих генов, которые просто выключаются. Не исключено, что в ходе дальнейшей эволюции они могут быть вновь включены. А «несвоевременное» включение обуславливает появление атавизмов, то есть возврата к признакам предков.

При всем своем разнообразии адаптации имеют два общих свойства:

1. Ограниченность. Эволюция создает все более совершенные адаптации, но процесс совершенствования не бесконечен. Известны два ограничителя:

а) **физические свойства живой материи.** Невозможно ожидать появления в филогенезе зубов с твердостью алмаза или нервных импульсов, идущих со скоростью света. Хотя некоторые органы приближаются к пределам, характерным для нашей части Вселенной. Отбор на фиксирование минимальной интенсивности звука привел к тому, что некоторые ночные хищники могут слышать тепловое движение молекул. Глаз человека различает в темноте пламя свечи на расстоянии 2 км, то есть регистрирует световую энергию в один фотон, меньше которой уже не бывает;

б) **отсутствие необходимости бесконечного развития.** Если продолжить разговор о зубах, то в алмазной твердости просто нет нужды. Самые твердые на Земле зубы имеют моллюски класса Хитоны. В их радуле твердость зубцов равна 6 (из 10 возможных) по геологической шкале твердости. Это соответствует твердости полевого шпата и вполне достаточно для соскребания обрастаний с камней на морском дне. Для разделения кругов кровообращения позвоночным достаточно четырехкамерного сердца, и большее число камер не требуется.

2. Относительность:

а) **во времени.** Адаптации не вечны, о чем говорят многочисленные случаи рудиментации органов, упомянутые чуть выше;

б) **в пространстве.** Любой признак является адаптивным *только в определенных условиях (!)*. Стоит только переместить белого медведя в Сахару или кокосовую пальму в Антарктиду, как весь их фенотип окажется бесполезным для выживания;

в) **функциональная.** Любой признак является адаптивным *только при определенном образе жизни (!)*. Щучьи зубы непригодны для дробления моллюсков, хотя карповые рыбы, живущие рядом со щукой, дробят их легко, имея иной зубной аппарат. Точно так же короткие ноги и длинные крылья стрижа не позволяют ему взлетать с грунта, хотя он легко пикирует с карнизов.

Эволюция органов и функций

Изучая макроэволюцию, можно рассматривать не отдельные адаптации, а структуру организма, который состоит из отдельных частей, называемых органами (у одноклеточных – органоидами). Четкое, общепринятое определение понятия «орган» еще не создано. Обычно под органами подразумеваются четко обособленные части организма, состоящие из разных тканей и выполняющие определенную функциональную нагрузку. Под функциями мы понимаем процессы жизнедеятельности. В общем виде жизнь (жизнедеятельность) представляет собой процесс, обеспечиваемый структурой под названием организм. Жизнедеятельность состоит из более мелких, частных процессов – питания, дыхания, выделения и т.д. Они обеспечиваются системами органов. В свою очередь относительно крупные функции дробятся на более мелкие. Например, в питании выделяют механическое измельчение пищи, ее химическое изменение, всасывание и другие процессы. Они обеспечиваются уже отдельными органами. Таким образом, в живой природе наблюдается иерархия структур и функций, которая не всегда отчетливо выражена.

«Взаимоотношения» органов и функций состоят в следующем. *Органы и функции нераздельны и при этом независимы.* Эта парадоксальная, на первый взгляд, фраза означает, что в эволюционной статике нет ни одного органа, который не выполнял бы в организме каких-либо функций. Точно так же нет ни одной функции, которая не обеспечивалась бы какими-либо органами. Об этом существует превосходный афоризм: «структура без функции – труп, функция без структуры – призрак». Независимость заключается в том, что в эволюционной динамике определенные органы не привязаны намертво к тем или иным функциям, и наоборот.

Органы и функции эволюционируют, и предпосылками эволюционных изменений являются их фундаментальные свойства. Общим свойством органов является **мультифункциональность**. Это значит, что любой орган выполняет в организме более одной функции. К примеру, глаза млекопитающих служат не только органами зрения, но и участвуют в регуляции внутричерепного давления. Легкие человека – орган дыхания и одновременно орган

выделения, так как через них из организма удаляется ряд летучих соединений (этиловый спирт, наркотный эфир и др.). Понятие multifunctionality не относится к разряду биологических закономерностей. Это именно свойство органов, выявляемое эмпирически. Орган с большим числом функций «хорош» в том плане, что имеет большие потенциальные возможности на случай изменившегося соотношения организма и среды, то есть большие эволюционные возможности. У органа с меньшим числом функций возможности соответственно меньше. Отсюда очевидно, что число функций, выполняемых органом, может изменяться в ходе эволюции.

Соответствующим свойством функций является **мультиорганность**, состоящая в том, что любая функция обеспечивается более чем одним органом. Подчеркнем, что речь идет не о парных органах вроде почек и не о полимерных, как позвонки, а о *разнородных* органах. Понять данное явление легко, вспомнив о наличии кровеносной, половой, выделительной и прочих *систем органов*. Само понятие «система» является прямым и недвусмысленным указанием на мультиорганность функций, и дальнейшие пояснения здесь излишни.

Мы видим, что органы познаются через выполняемые функции, а функции – через органы-исполнители. Сочетание multifunctionality и мультиорганности показывает организм не как набор частей, а как целостную систему со сложными внутренними связями, где и связи, и части меняются в эволюции согласованно. Оба свойства хорошо дополняют друг друга. В паре они чем-то напоминают генетические явления *плейотропии* и *полимерии*, где один ген может влиять на формирование нескольких признаков, а один признак – определяться действием нескольких генов. Адаптивная роль мультиорганности столь же очевидна, как и аналогичная роль multifunctionality. Широкий набор структур, обеспечивающих функцию, дает много точек приложения естественного отбора. Таким образом, открываются многие и разные пути исполнения функции и обеспечивается приспособленность организма (филогенетической группы) в широком диапазоне условий.

Базовые свойства органов и функций позволяют начать разговор о конкретных способах их преобразований в филогенезе, то есть о **модусах эволюции органов и функций**.

I. Модусы эволюции органов.

1. Увеличение числа функций:

а) весьма показательный пример – листья алоэ. Функция запасаения воды появляется у них в дополнение к прочим в засушливых условиях среды;

б) у ряда растений (болотный кипарис и др.), живущих на затопленных водой грунтах, часть корней приобретает в ходе эволюции дыхательную функцию, забирая кислород прямо из атмосферы;

в) при эволюционном формировании класса Млекопитающие покровы приобретают функцию дыхания, которой не было у рептилий;

г) вооруженные покровы многих трематод принимают активное участие в фиксации, а также в питании, хотя у их свободноживущих предков (турбеллярий) они этих функций не выполняли.

2. Уменьшение числа функций:

а) воздушные корни тропических орхидей утрачивают функцию поглощения солей;

б) кожа рептилий утрачивает дыхательную функцию, имевшуюся у предкового класса Амфибии;

в) у страусообразных птиц крылья теряют функцию полета;

г) в связи с мощным развитием трахейной системы, кровеносная система большинства насекомых перестает участвовать в газообмене.

В ходе эволюции увеличение и уменьшение числа функций нередко чередуются. Результатом чередования становится явление, известное как **смена функции**. По всей вероятности, оно имеет вторичный, составной характер. Известно, что при смене побочная функция интенсифицируется и становится главной, а бывшая главная редуцируется. Например, брюшные конечности предков насекомых начинают участвовать в откладке яиц, направляя их к субстрату. Это увеличение числа функций. Впоследствии они утрачивают локомоторную функцию и видоизменяются в створки яйцеклада – уменьшение числа функций. У жалящих перепончатокрылых яйцеклад аналогичным путем превращается в жало. Человеческий аппендикс, по-видимому, сперва приобретает функции

лимфоидного органа и лишь затем перестает участвовать в пищеварении. Мы опять же видим, как увеличение числа функций сменяется уменьшением. Подобная картина имеет место при образовании колючек кактуса, приобретающих защитную функцию и теряющих способность к фотосинтезу. Скорее всего, такой же механизм у превращения листа в лепесток и лепестка в тычинку.

3. Разделение органов. Данный модус, по-видимому, является одним из самых распространенных. В филогенезе хордовых увеличивается число камер в сердце. Однокамерный желудок позвоночных делится на две камеры (птицы, ряд грызунов) или даже на четыре (жвачные парнокопытные). У киленогих и головоногих моллюсков нога дифференцируется соответственно на два отдела и на щупальца и воронку. Практически во всех типах животных наблюдается более или менее сложная дифференцировка пищеварительных, выделительных и половых протоков. Число сходных примеров можно умножать долго.

4. Объединение органов. Этот модус пока практически не изучен, и не исключено, что в эволюции органов он редок. Очень характерный пример – формирование хобота слонов и прочих хоботных. Хобот, как известно, является результатом слияния носа и верхней губы. Нефромиксии полихет образуются при объединении половых и выделительных органов. Вентро-генитальный комплекс трематод семейства *Heterophyidae* – весьма своеобразная структура. Здесь терминальная часть половой системы проходит сквозь стенку брюшной присоски, и из совершенно разнородных органов формируется один. Вероятно, клоаки различных животных тоже имеют смешанное происхождение из участков пищеварительной, выделительной и половой систем.

II. Модусы эволюции функций.

Любая функция эволюционно пластична. Ее преобразование в определенном направлении означает прежде всего смену механизмов осуществления. Механизмы, в свою очередь, подразумевают наличие структурного обеспечения функции. А мультиорганность свидетельствует о том, что это обеспечение многокомпонентно. Следовательно, разнообразие направлений эволюции функции пропорционально числу органов-исполнителей. При изменении условий существования или новом способе освоения ресурсов среды возможно перераспределение

между ними функциональной нагрузки. И чем органов-исполнителей больше, тем больше потенциальных вариантов перераспределения, тем большим числом способов функция может быть выполнена. Напротив, уменьшение их числа снижает количество таких потенциальных вариантов. Отсюда видно, что расширение числа органов, выполняющих определенную функцию, повышает ее эволюционную пластичность и способствует выживанию организмов; сужение числа органов приводит к обратному эффекту. Поэтому ясно, что доминирующими модусами эволюции функций являются **увеличение и уменьшение числа органов-исполнителей**. Покажем их на примерах более детально, поскольку в учебной литературе их описания до сих пор отсутствуют.

В эволюции локомоторной функции красивейший пример расширения числа органов – приобретение крыльев насекомыми. Появление летательного аппарата дало, как известно, мощный толчок развитию этого таксона и во многом обусловило его современное видовое разнообразие. Важно отметить, что освоение воздушной среды интересно не как другая скорость, а как другой способ локомоции. У вторичнобескрылых насекомых набор локомоторных органов сужается вновь.

У рыб, помимо типичных для них жабр, функция дыхания может осуществляться различными дополнительными органами. Сюда относятся наджаберный орган лабиринтовых рыб, легкие и наружные жаберы, встречающиеся у двоякодышащих, эпителий кишечника и плавательного пузыря ряда костистых рыб. Голая кожа угрей участвует в газообмене и в воде, и на воздухе, а у электрического угря (*Electrophorus*) газообмен идет преимущественно через сосочки выстилки ротовой полости. Здесь для расширения числа органов существует рациональное объяснение. Многие обладатели вспомогательных органов дыхания обитают в областях с жарким засушливым климатом. В сезоны засухи им приходится жить в относительно малом объеме воды, насыщенной взвесями и сильно прогретой, что уменьшает растворимость в ней кислорода. Все это затрудняет пользование жабрами. В результате дополнительные дыхательные структуры способствуют выживанию в специфических условиях, а порой позволяют перейти и к амфибиотическому существованию (ползун – *Anabas* и др.).

Среди органов дыхания высших хордовых есть примеры сходных эволюционных приобретений. Система воздушных мешков птиц и диафрагма млекопитающих играют важную роль в вентиляции легких и являются признаками соответствующих классов.

Можно предположить, что образование сложно дифференцированных пищеварительных трактов в самых разнообразных группах животных отражает эволюцию функции пищеварения через расширение числа органов. В дальнейшем, в связи со специализацией, часть органов может быть утрачена, и общее число их сужено. Примерами могут служить вторичное исчезновение у хордовых желудка (химеры, двоякодышащие и некоторые костистые рыбы) и желчного пузыря (многие птицы и млекопитающие). Сходная ситуация, по-видимому, имеет место в эволюции функции размножения при образовании у позвоночных копулятивных аппаратов. Оно происходило независимо у хрящевых и части костистых рыб, у амфибий (червяги – *Caeciliidae*) и у амниот. Биологические преимущества внутреннего оплодотворения общеизвестны. Амниотам, помимо всего прочего, оно позволило перейти к наземному образу жизни. Вторичная утрата копулятивного аппарата произошла у большинства птиц.

Превосходный материал для изучения эволюции функций дают плоские черви. Группа эта уникальна в том отношении, что здесь практически впервые у животных образуются сложные системы органов, образуются, казалось бы, из ничего и в огромной пестроте вариантов. Это тем более интересно, что Plathelminthes предположительно являются филогенетической основой для большинства других типов многоклеточных животных. Рассмотрим некоторые случаи расширения и сужения числа органов в эволюции отдельных функций для двух классов внутри типа.

Пищеварение. В простейшем случае, у многих бескишечных турбеллярий (*Ascoela*) рот в виде простого отверстия в покровах ведет прямо в пищеварительную паренхиму. Но уже в пределах этого примитивного отряда появляется новый орган – глотка, которая становится характерным атрибутом высших турбеллярий и дает несколько типов строения. Появление глотки, несомненно, стало этапом в эволюции функции, так как усовершенствовало механизм захвата и транспорта пищи. Другой важный этап, обусловленный расширением числа органов, – образование оформленного кишеч-

ника. С формированием замкнутой кишечной трубки развивается процесс химической обработки пищи через сочетание полостного и внутриклеточного пищеварения и процесс ее транспорта. Последнее особенно существенно в отсутствие кровеносной системы. Развитие ветвящихся кишечника открывает путь к достижению крупных размеров тела, обычных, например, в отряде Polycladida, и к занятию, таким образом, новых экологических ниш.

Дальнейшее расширение числа пищеварительных органов наблюдается в классе Trematoda, берущем свое начало от турбеллярий. Паразитический образ жизни, связанная с ним необходимость прикрепляться к тканям хозяина и питание его тканями сделали типичной чертой мариц трематод наличие двух присосок, из которых ротовую следует включить в состав пищеварительной системы. При втягивании тканей хозяина она приводит их в непосредственный контакт с глоткой, осуществляя тем самым начальный этап транспорта пищи. Коль скоро субстрат, на котором обитают трематоды, съедобен, в пищеварительную систему многих из них входит еще один компонент – хитиноидное вооружение покровов. Одним из основных назначений кутикулярных шипов трематод считается, как говорилось выше, истирание тканей хозяина. При этом выделяется тканевый экссудат, поглощаемый затем паразитом, – нечастый в природе случай внеорганизменной механической обработки пищи. У трематод отряда Strigeidida в дополнение к перечисленным органам имеется еще один, известный под названием органа Брандеса (adhesive organ), расположенный на вентральной стороне тела позади присосок. В разных семействах его форма варьирует от присоскоподобной до лопастной. Наряду с прикрепительной функцией, он участвует во внекишечном пищеварении, выделяя гистолитические вещества, которые разрушают слизистую кишки хозяина. Продукты внекишечного пищеварения заглатываются сосальщиком и, кроме того, поступают в его организм через тегумент органа Брандеса. Часть семейств внутри отряда приобрела еще и пару псевдоприсосок, функции которых сходны с таковыми органа Брандеса.

Наличие вокруг трематод жидких и полужидких субстанций, содержащих пригодные для потребления вещества, приводит к тому, что многие из них способны всасывать пищу всей поверхностью тела. Этот путь увеличения числа органов присущ парази-

там в целом и конвергентно возникает в разных таксонах, в том числе за пределами типа Plathelminthes.

Число органов пищеварения может у трематод вторично сужаться. Отсутствие глотки у кровепаразитов (Sanguinicolidae, Spiororchidae, Bilharziellidae, Schistosomatidae) объясняется, вероятно, их гематофагией. Жидкая консистенция крови не требует больших усилий при поглощении. У сангвиниколид нет также ротовой присоски.

Размножение. Гермафродитная половая система высших Plathelminthes не имеет равных себе по сложности. Однако у низших форм четко обособленные органы размножения отсутствуют. В простейшем случае в паренхиме диффузно разбросаны группы ово- и сперматогониев. Семя через рот выделяется в воду и активно проникает в другую особь. Яйца выводятся наружу через рот или через разрыв покровов. Эволюция функции от примитивных турбеллярий до паразитических плоских червей дает картину неуклонного нарастания числа органов-исполнителей. Основными ступенями были следующие: копулятивные аппараты различного происхождения, независимо возникающие в разных группах турбеллярий; компактные половые железы в собственных оболочках; дифференцировка женских половых желез на яичники и желточники через стадию гермовителляриев; формирование протоков. Различные участки половых протоков морфологически обособляются, расширяя число структурных звеньев, обслуживающих функцию. Появляются семенной пузырек, семяприемник, оотип, матка, метратерм и пр.

С приобретением широкого набора органов, обслуживающих функцию размножения, совершенствуются производство, передача и хранение гамет, формирование и выведение яиц и т.д. Функция становится все более эволюционно пластичной за счет возможностей выпадения отдельных органов-исполнителей, изменения их морфологии, пространственного расположения, скорости развития и сроков действия, перераспределения функциональной нагрузки.

Известно, что очень часто «потерянный» для функции орган замещается другим. Эти ситуации укладываются в явление **субституции (замещения) органов**. Субституцию нелегко понять и объяснить вне представлений о мультиорганности функций, ибо в

данном процессе есть два обязательных этапа. На одном из них замещающий орган уже включается в выполнение функции, а замещаемый еще продолжает ее выполнять. На втором замещаемый орган перестает выполнять данную функцию. По такой схеме идет замещение у пиявок кровеносной системы на лакунарную: кровеносная система (*Acanthobdellida*) – кровеносная система плюс лакунарная (*Rhynchobdellida*) – лакунарная система (*Gnathobdellida*). В филогенезе хордовых к органам водного дыхания добавлялись органы воздушного, а затем первые были утрачены. Во всех случаях расширение числа органов сменяется сужением. Эти и другие примеры подводят к предположению, что субституция касается эволюции функций, но не может считаться *способом* их филогенетического преобразования. Она представляет собою вторичное явление составного характера, отражающее некий этап эволюции функции, приметными границами которого служат «старый» и «новый» органы. Однако в пределах его функция преобразуется более элементарными способами – расширением и сужением числа органов, и их набор меняется по крайней мере дважды. Говоря «по крайней мере», мы полагаем, что процесс субституции может оказаться гораздо более сложным, чем кажется на первый взгляд.

Считается общеизвестным, что покровы цестод заменили собою исчезнувшую в ходе эволюции пищеварительную трубку. У турбелляриеобразных предков цестод в ее состав должны были, судя по всему, всходить не менее двух органов – глотка и кишка (не исключена возможность существования ротовой присоски). У современных цестод, согласно одной из гипотез, в пищеварительную систему входят, не считая тегумента, еще и протонефридальные органы. Они по преимуществу отвечают за циркуляцию поглощенных питательных веществ. Два или три органа, имевшихся вначале, вряд ли исчезли одновременно; более вероятно, что их отпадение от функции пищеварения шло в определенной последовательности. По-видимому, последовательно включались в выполнение функции и новые органы. Отсюда понятно, что субституция может представлять собой многоступенчатый процесс. Отдельные ступени, порядок которых не всегда ясен, – это расширение или сужение числа органов.

Известные на сегодня принципы эволюции органов и функций не образуют строгой системы. Ее созданию будет, по нашему мнению, способствовать работа в трех относительно независимых направлениях. Первое – разделение принципов по предмету исследования (орган или функция). Оно целесообразно уже потому, что за функциями признается способность эволюционировать. Очередным закономерным шагом будет попытка найти законы, управляющие их эволюцией. Это поможет лучше понять характер взаимосвязи органов и функций, а также степень их автономности в филогенезе. Второе направление касается выявления среди принципов элементарных и составных, что позволит сократить общее их число. Третье направление состоит в распределении принципов в соответствии с разными этапами преобразований органов и функций. Такими этапами можно считать появление новых органов и функций, изменения имеющихся и их утрата.

Эволюция филогенетических групп

Когда рассматривают не отдельные структуры и функции организмов, а совокупности признаков, речь идет уже об эволюции **филогенетических групп**, то есть таксонов надвидового ранга, от рода до царства включительно. На этом уровне существует ряд совершенно иных закономерностей, к рассмотрению которых мы приступаем.

Направления эволюции филогенетических групп

В биологии существует представление о **биологическом прогрессе**, иными словами, о процветании филогенетических групп. Считают, что биологический прогресс характеризуется тремя чертами:

1. Рост общей численности особей.
2. Расширение ареала группы.
3. Интенсивное видообразование.

Противоположное состояние под названием **биологический регресс** (вымирание) характеризуется теми же параметрами, но значение их прямо противоположное.

Названные параметры понимаются интуитивно, однако использовать их в практической деятельности практически невозможно. У таксона в ранге, скажем, отряда можно установить ареал в конкретный момент времени, но отследить его изменения на эволюционно протяженных отрезках времени, мягко говоря, затруднительно. Не менее трудно оценивать численность особей в высоких таксонах. На палеонтологическом материале это просто нереально. Лишь о видовом богатстве таксона мы можем составить относительно верное суждение.

При всем несовершенстве критериев, процветание или вымирание филогенетических групп выявляется довольно точно. К настоящему времени выделяют два основных способа достижения биологического прогресса, или два направления эволюции филогенетических групп.

1. Арогенез. У данного направления нет общепринятого определения. Мы придерживаемся точки зрения, согласно которой **арогенез – это эволюционное формирование нового принципа устройства и функционирования организма.** Формирование подразумевает появление не отдельного свойства, а их *комплекса (!)*. Такие свойства называются **ароморфозами**. Отличительной чертой арогенеза является то, что новые черты имеют *общий (!)* характер и позволяют группе приспособиться к широкому диапазону условий. Арогенным путем образуются крупные систематические единицы – царства, типы и классы. Комплексы ароморфных черт отражены в признаках соответствующих таксонов. Так, плоские черви – это билатерально симметричные, трехслойные, паренхиматозные животные с кожно-мускульным мешком, замкнутой пищеварительной трубкой, протонефридиальной системой, ортогоном и т.д. Сочетание этих свойств позволило им заселить водоемы различных типов, грунты, другие организмы, а также дать начало многим крупным таксонам. То же самое относится к признакам других таксонов, будь то класс Птицы или отдел Покрытосеменные.

Предполагается, что арогенез – это довольно быстрый путь развития в том смысле, что крупные таксоны формируются за сравнительно короткое эволюционное время. Есть мнение, что при арогенезах происходит повышение уровня организации групп. Если рассматривать основные этапы эволюционного пути

от прокариот до приматов, все, вроде бы, так и есть. Однако это интуитивное, а не строго научное понимание, поскольку нет единиц измерения для высоты организации. Кроме того, по «высоте» нет единого правильного ряда, хотя арогенезы изображают на схеме чередой ступеней, каждая из которых знаменует повышение уровня организации. Например, высшие представители моллюсков и членистоногих ни в чем не уступают друг другу и не связаны отношениями «предок-потомок».

2. Аллогенез. Исходя из приведенного выше рабочего определения арогенеза, мы полагаем, что **аллогенез – это эволюционное формирование вариантов устройства и функционирования организма в рамках одного базового принципа.** На основе определения нетрудно понять сходство и отличия между аро- и аллогенезами. При аллогенном направлении эволюции каждая филогенетическая группа приобретает опять-таки комплекс признаков, называемых **алломорфозами.** На этом сходство заканчивается. Алломорфозы – признаки более частные, чем ароморфозы. Соответственно адаптивные возможности, приобретаемые группой, меньше, чем при арогенезах. Эти возможности позволяют процветать в более узком диапазоне условий. При образовании все более мелких таксонов образуются все более частные признаки вплоть до весьма узкой специализации. По-видимому, аллогенное направление наблюдается при образовании таксонов от рода до отряда включительно. Диагностические признаки этих таксонов представляют собой наборы аллогенезов. При этом ароморфные, общие черты остаются в неприкосновенности. В графической схеме, приведенной выше, аллогенезам соответствует «плоскостное» развитие. К примеру, есть множество отрядов зверей, которые, на первый взгляд, совсем не схожи. Действительно, грызуны и китообразные, рукокрылые и хоботные, парнокопытные и приматы имеют демонстративные различия. Но при этом каждый отряд сохраняет все признаки класса: строение покровов, круги кровообращения, специфику размножения и т.д. Подобным же образом в рамках общего принципа строения цветковых растений формируются характерные особенности порядков, а в рамках общих черт порядков – признаки семейств.

В ходе эволюции аро- и аллогенезы закономерно сменяют друг друга (рис. 9).

Арогенным путем возникает некий принцип строения и работы организма. В его рамках заключен спектр возможностей, которые реализуются при аллогенном направлении эволюции. На определенном этапе одна из аллогенных групп становится основой следующего арогенеза, который приводит к образованию нового крупного таксона. Фактически мы имеем то, о чем говорил еще Ламарк: ступени лестницы существ и приспособительное развитие внутри каждой ступени. Только объяснения здесь другие, без стремления организмов к совершенству. Прогрессивное развитие – это лишь один из способов приспособления к конкретной среде. Просто способ оказывается хорош и для иных условий, которые арогенный таксон осваивает в дальнейшем.

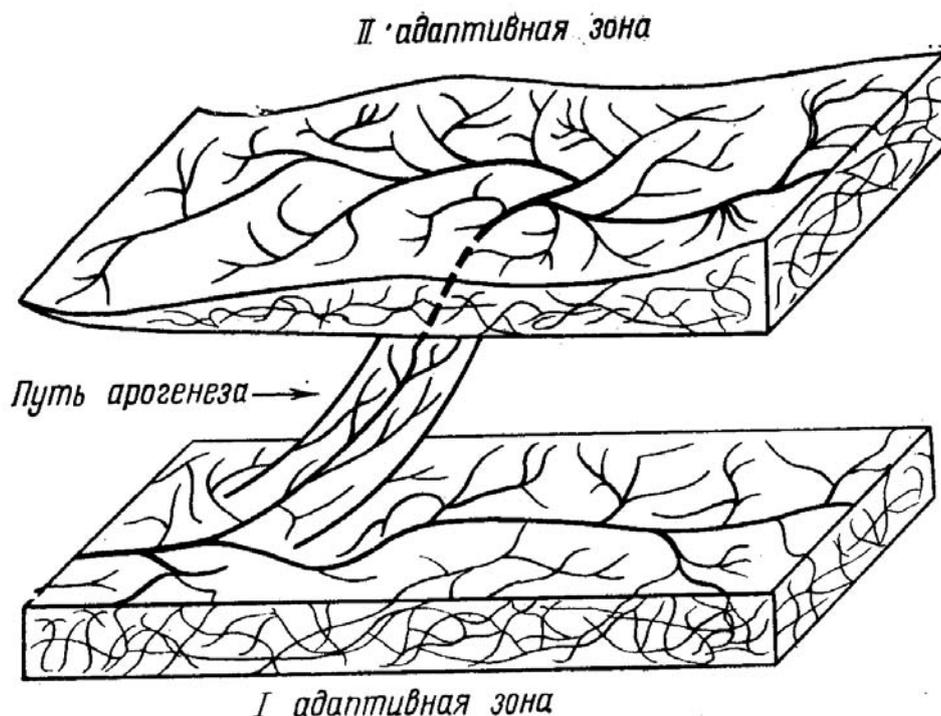


Рис. 9. Схема соотношения арогенезов и аллогенезов в макроэволюции

Формы эволюции филогенетических групп

Данный раздел во многих отношениях спорен и не до конца разработан. Основные его положения сводятся к следующему.

Существуют три формы филогенеза:

1. Филетическая эволюция – изменения в одном стволе эволюционного древа без ответвлений. В главе о микроэволюции мы уже обсуждали филетическое видообразование. В макро-

эволюционном масштабе все происходит аналогично. Это значит, что совершенно прямая, без ответвлений эволюционная ветвь составляет лишь очень малую часть эволюционного дерева и характерна для небольших отрезков эволюционного времени. Из-за недостатка палеонтологического материала до сих пор неясно, какой ранг таксонов может возникать при данной форме эволюции и насколько она распространена.

2. Дивергентная эволюция – расхождение ветвей дерева жизни от общего ствола. Схему дивергенции мы рассмотрели достаточно полно в разделе о Дарвине, который как раз разбирает формирование таксонов надвидового ранга. Именно эта форма филогенеза вносит основной вклад в увеличение видового разнообразия биосферы Земли. Есть много примеров возникновения обширных пучков форм от одной или немногих родоначальных: галапагосские вьюрки, антилопы Африки, рачки-бокоплавы, турбеллярии и олигохеты Байкала и многие другие. Ранее мы разбирали механизм появления дивергентных различий на микроэволюционном уровне. Отличительной чертой макроэволюционных дивергенций является их *необратимость*. Разделившиеся виды уже не объединятся в один.

3. Конвергенция – процесс формирования сходных фенотипических параметров в двух или более филогенетических группах. Принято говорить о конвергентном развитии, либо о конвергентной эволюции, что не совсем верно. Эволюция дивергентна по своей сути, а конвергенция – лишь одно из ее следствий. Есть много ярких примеров обсуждаемого явления: саблезубость в разных ветвях семейства кошачьих, прыгуны открытых пространств (кенгуру, тушканчики, прыгунчики), строение тела обыкновенного и сумчатого кротов, форма тела акул, ихтиозавров и китообразных, зубные системы зайцеобразных и грызунов и другие (рис. 10).

В основе конвергенций лежит формирование сходных способов освоения среды представителями разных таксонов. Многие авторы различают конвергенции и параллелизмы, считая, что конвергенции возникают между систематически далекими группами, а параллелизмы – между близкими. Однако нет никакого критерия, по которому можно разделить далекое и близкое родство.

Поэтому нет смысла выделять параллелизмы как самостоятельное явление в макроэволюции.

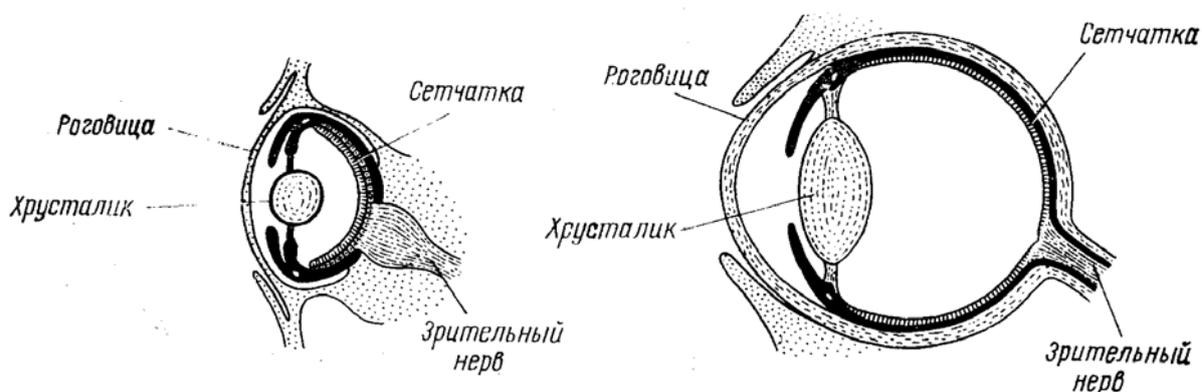


Рис. 10. Конвергенция в строении глаз головоногих моллюсков и хордовых

Правила эволюции филогенетических групп

Правилами в данном случае называют некоторые общие черты эволюции групп, которые устанавливаются эмпирически. Не все правила бесспорны и пока не известно, полон ли их список.

1. Правило необратимости эволюции (Л. Долло, 1893): *филогенетическая группа не может вернуться к состоянию, характерному для предковой группы.*

В простых словах это означает, что звери, как бы ни шла их эволюция, не станут вновь рептилиями, земноводные – рыбами и т.д. Известно много случаев возврата групп в ту среду, которую покинули их предки. Но даже возврат в прежние условия не возвращает предковых свойств. Причиной необратимости является обычная статистика. Если возврат отдельного признака еще возможен, то вероятность повторного возникновения целых генных комплексов (и соответственно комплексов генов) стремится к нулю.

2. Правило чередования направлений эволюции (И. Шмальгаузен, 1939): *арогенная эволюция чередуется с периодами аллогенной эволюции.*

Данное правило мы уже рассмотрели в разделе о направлениях эволюции групп. Вся эволюция живой природы показывает факт чередования направлений. Длительность периодов аллогенеза в каждом конкретном случае разная, а арогенезы происходят относительно быстро.

3. Правило адаптивной радиации (Г. Осборн, 1902): *филогенез любой группы идет в форме ее разделения на ряд филогенетических стволов, расходящихся в разных адаптивных направлениях от некоего исходного среднего состояния.*

Это правило вытекает из предыдущего. Легко заметить, что оно описывает аллогенную эволюцию и по сути совпадает с дарвиновскими положениями о дивергенции.

4. Правило прогрессирующей специализации (Ш. Депере, 1876): *группа, вступившая на путь специализации, как правило, идет по пути ее дальнейшего углубления.*

Понять это правило легко, если помнить замечательный афоризм: «всякое приобретение есть прежде всего ограничение». Появление специализированных признаков ставит запрет на развитие в иных направлениях. Группе остается лишь развивать специализированные черты. Минус узкой специализации состоит в небольшом диапазоне условий, где она пригодна. Плюс же в том, что в оптимальном диапазоне специализированные формы не имеют достойных конкурентов. Мы не уверены, что обсуждаемое правило имеет право на существование. Дело в том, что адаптивная радиация, создающая все более мелкие таксоны, сама по себе является прогрессирующей специализацией.

5. Правило происхождения от неспециализированных предков (Э. Коп, 1896): *крупные группы берут начало от слабо специализированных представителей предковой группы.*

Упомянутая эволюционная тупиковость специализированных форм действительно препятствует формированию на их основе новых групп, не имеющих специализации. Напротив, неспециализированная группа имеет большие эволюционные потенции. Вероятность того, что она даст начало новой крупной группе, весьма велика. Известно, что целый ряд высоких таксонов (млекопитающие, голо- и покрытосеменные) берет начало от неспециализированных предковых групп. Однако сейчас выясняется, что правило далеко не абсолютно и на каждый пример можно отыскать контрпример. Так, предками птиц являются высокоспециализированные древесные рептилии. Предки паразитических плоских червей – специализированный отряд Прямокишечные турбеллярии (*Rhabdocoela*). Признаки пресноводных кистеперых рыб, ставшие основой формирования амфибий (мощные конечности и воздушное

дыхание), тоже считаются специализированными для водной среды. Реальность, по всей видимости, состоит в том, что «прорыв» к новым крупным группам может происходить при самой разной степени специализации предков.

6. Правило усиления интеграции биосистем (И. Шмальгаузен, 1961): *биосистемы в ходе эволюции становятся все более интегрированными, со все более сложными регуляторными механизмами.*

Интеграция растет в ходе усложнения организации живых существ. Большое число органов и их систем создает все более развитые способы гуморальной и нервной регуляции. На популяционном уровне половой процесс и панмиксия дают определенный уровень гетерозиготности, за счет которой сохраняется «генетический груз», способный оказаться полезным в новых условиях. Все более сложными становятся механизмы саморегуляции популяций через миграции и колебания численности. Увеличение суммы жизни на Земле делает экосистемы и биосферу в целом все более многочленными. Взаимодействия биологических видов усложняются, и устойчивость экосистем регулируется через разнообразные биотические взаимодействия и взаимозаменяемость членов экосистем. Таким образом, усиление интеграции прослеживается практически на всех уровнях организации живой материи.

Глава 8

Антропогенез

Проблема антропогенеза с чисто биологической точки зрения представляет собой небольшой частный раздел теории эволюции. Однако его обсуждение традиционно включается в соответствующий университетский курс. Для этого есть несколько причин. Во-первых, естественное человеческое любопытство, заставляющее нас интересоваться собственной эволюционной родословной. Во-вторых, большое методологическое значение материалистического, а не религиозного решения вопроса о происхождении человека. В-третьих, возможность проследить, как чисто биологическая форма движения материи отчасти уступает место социальной форме движения. Вопрос о своем происхождении интересует человека с незапамятных времен. В результате к настоящему времени *Homo sapiens* является видом, о формировании, современном состоянии и эволюционных перспективах которого известно гораздо больше, чем о любом другом виде. Важнейшим этапом разработки этого вопроса стала эволюционная концепция Чарльза Дарвина, многое объясняющая в историческом развитии как всей живой природы, так и человека. В соответствии со сказанным, данная глава разбита на три части. В первой кратко обсуждается состояние проблемы до Дарвина. Вторая посвящена изложению эволюционных представлений Дарвина и их роли в разработке теории антропогенеза. Третья часть содержит обзор данных и идей «последарвиновского» периода.

Состояние проблемы антропогенеза до Дарвина

Уже в Древней Индии и Древнем Китае философы пишут о сходстве строения человека и обезьяны и говорят об «обезьяньем» прошлом людей. Однако в те времена подобные рассуждения остаются чисто умозрительными. Научному же обсуждению проблема происхождения человека начала подвергаться лишь в 18 в.

Первым, кто четко поставил вопрос о месте человека в животном мире, является великий шведский систематик Карл Лин-

ней. В 1758 г. он помещает человека в отряд приматов, который сам и выделяет, в отдельное семейство *Hominidae*. Ему же принадлежит латинское название *Homo sapiens*. Сходство людей с человекообразными обезьянами бросается в глаза любому систематику. Теоретически Линней мог сделать заключение о происхождении человека от других приматов. Такого заключения он не делает, поскольку довольно твердо придерживается теории сотворения: «...если бы я назвал человека обезьяной или наоборот, то был бы неминуемо отлучен от церкви. Однако как натуралист я, быть может, обязан поступить именно так».

Креационизм во времена Линнея (и до середины 19 столетия) является господствующей доктриной в биологической науке. Поэтому мало кому приходит в голову вести поиск предков человека. Одновременно многие биологи считают, что разные человеческие расы неравны биологически, поскольку ведут происхождение от разных сыновей Ноя – Иафета, Сима и Хама. Мнение о неравенстве хорошо иллюстрируется словами Жоржа Кювье: «Самая низкая человеческая раса, раса негров, облик которых наиболее близок к облику неразумного животного, и ум которых нигде не развивается настолько, чтобы достигнуть регулярного образа правления, ...нигде не сохранила ни летописей, ни древних преданий». Таким образом, креационизм соседствует с расизмом, который в то время имеет библейскую, а не биологическую основу. Теория сотворения легко «объясняет» разрыв как между разными биологическими видами, так и между человеческими расами. Любой вид признается созданным не средой, а для среды, о чем мы уже говорили, цитируя Кювье в одной из предыдущих глав. Для ломки этих представлений требуется сочетание экологического и эволюционного подходов к живым объектам.

Человеком, совершившим прорыв в указанном направлении, становится Жан Батист Ламарк. Высказываясь о происхождении человека, он более осторожен. Во вводных рассуждениях к своей книге он говорит, что человек – продукт прогрессивного развития организации. В первой части книги приводится гипотеза о животном происхождении человека. В качестве предков рассматриваются человекообразные обезьяны. Выделяется два мощных фактора антропогенеза: прямохождение при работе свободными руками и обмен информацией (он употребляет слово «знаки») с

помощью членораздельной речи. Эти явления обеспечивают человеку господство над другими видами, быстрое размножение и широкое расселение по планете. Окончание рассуждений несколько неожиданно: «Вот какие выводы можно было бы сделать, если бы человек, рассматриваемый нами здесь как представитель господствующей породы, отличался от животных только признаками своей организации и если бы его происхождение не было иным, нежели у них». Историки науки склоняются к мнению, что здесь, в намеке на божественное происхождение человека, делается явный реверанс в сторону церкви, возможно, из опасения, что книга не будет издана.

В первой половине 19 в. практически единственным, кроме Ламарка, кто твердо придерживается естественноисторических взглядов на происхождение человека, остается Карл Бэр. Его рукописи и работы 1820 – 1850-х гг. содержат теоретические основы научной антропологии, одним из родоначальников которой Бэр является. Он считает необходимым сравнивать по черепам представителей ныне живущих рас и народов. Это, по его мнению, позволяет восстановить историю формирования и расселения человечества. Бэр полагает, что современные расы происходят от одного корня и представляют собой результат приспособления к разнородным внешним условиям. Будучи сторонником монофилии человечества, Бэр считает необходимым научное доказательство данного факта. С этой целью он составляет программу антропологических исследований и унифицирует краниометрические (черепные) характеристики рас. На данной основе его ученик Н.Н. Миклухо-Маклай позднее показывает отсутствие принципиальных различий между «дикими» жителями Океании и представителями «цивилизованной» белой расы. В статье «О древнейших обитателях Европы» Бэр перечисляет такие движущие силы антропогенеза, как развитие мозга, формирование альтруистического поведения, освоение огня и в особенности орудийную деятельность. В работе Бэра впервые в сжатом виде представлена трудовая теория антропогенеза, которую позднее развивает Ф. Энгельс. Добавим попутно, что еще до находок древнейших людей Бэр предсказывает наличие у них низкого, скошенного назад лба. Эти положения Бэра совпадают по времени с выходом в свет теории Дарвина.

Эволюционная концепция Дарвина и проблема антропогенеза во второй половине 19 в.

Интересно, что в своем главном эволюционном труде Дарвин не говорит ничего конкретного об антропогенезе. Он обходится общей фразой о том, что его теория со временем прольет свет на происхождение человека. Этого оказалось достаточно для резкого неприятия теории церковью, которая не может примириться с идеей существования наших животных предков.

У церкви неожиданно нашелся мощный союзник с биологическим образованием – Альфред Уоллес. Он публикует статью «Развитие человеческих рас под действием естественного отбора», где отмечает, что «...некоторое высшее интеллигентное существо давало определенное направление развитию человека, направляло его к специальной цели совершенно так же, как человек руководит развитием многих животных и растительных форм». При этом прочие организмы подвержены действию естественных законов. Логика, приведшая Уоллеса к такому умозаключению, довольно проста. В одной из экспедиций он замечает, что туземцы Малайского архипелага не уступают по интеллектуальному развитию европейцам (по словам самого Уоллеса, «членам научных обществ»). Отсюда делается вывод, что при их образе жизни столь мощный мозг не нужен. А естественный отбор ненужного не создает. Стало быть, разум создан богом. Кроме мозга, Уоллес считает сотворенными и другие важнейшие структуры – человеческие органы речи и руку. В более поздних работах он подходит к вопросу о божественном вмешательстве еще более широко и указывает, что оно имело место в истории Земли по крайней мере трижды: при образовании живой материи, при появлении чувствительности и при возникновении духовных свойств человека. По Уоллесу, с образованием интеллекта морфологическая эволюция человека останавливается. За счет труда человек поддерживает гармонию между неизменяющимся телом и изменяющейся Вселенной.

После теории Дарвина идеи Уоллеса не получают поддержки в научных кругах. Хотя к его здравой мысли об остановке морфологической эволюции человека мы еще вернемся. А в то время

биологи все активней разрабатывают вопрос о степени родства человека и животных. В этом направлении выделяется работа британского зоолога Томаса Гексли «Место человека в природе». Автор четко показывает принципиальное сходство строения человека и различных групп позвоночных животных, указав около семидесяти общих признаков устройства важнейших систем органов. А его взгляд на рудименты как на остатки прежде развитых структур и на атавизмы как на возврат к признакам предков стал хрестоматийным и ныне входит в школьные учебники по всей планете. Гексли особо остановился на сравнении строения мозга человека и обезьян, показав, что и здесь отчетливо наблюдается высокая степень родства. Заметки Гексли о мозге Дарвин счел необходимым включить в свою книгу «Происхождение человека и половой отбор», вышедшую в 1871 г. Обратимся к основным положениям этой работы.

Само название книги показывает, что в ней рассматриваются две проблемы, связанные скорее косвенно, чем прямо. Вопрос о происхождении человека занимает первые семь глав, т.е. примерно четверть объема работы. Основная мысль Дарвина по проблеме антропогенеза – естественный путь возникновения вида *Homo sapiens*.

В первой главе обсуждается *очевидность происхождения человека от эволюционно примитивных (возникших раньше) животных форм*. Черты сходства с низшими животными образуют несколько групп:

- 1) гомологичность всех человеческих органов, включая мозг, соответствующим органам позвоночных;
- 2) сходство стадий зародышевого развития;
- 3) общие болезни;
- 4) близкие или даже одинаковые виды паразитов;
- 5) рудименты человека, находящиеся в развитом состоянии у других видов (подкожные и ушные мышцы, третье веко, обонятельные рецепторы, зубы мудрости, аппендикс, копчиковая кость и др.).

По последнему пункту делается вывод, что рудиментация – результат эволюционного развития.

Вторая глава посвящена вопросу о *способе развития человека* из низшей формы. Здесь доказывається, что на человека действуют те же законы природы, что и на другие биологические виды:

1) наследственность, а также изменчивость в обеих ее формах;

2) остановки развития (в качестве примера дается мозг идиотов);

3) появление атавистических признаков (две матки, многососковость, полидактилия, большие клыки и т.д.);

4) борьба за существование;

5) естественный отбор.

Обезьяноподобные предки человека, спустившись с деревьев, встают перед эволюционной альтернативой: ходить на четырех ногах или на двух. Итогом становится прямохождение. В результате образуются стопа с прижатым большим пальцем, изгибы позвоночника, мощный таз, новое положение головы. Кроме того, уменьшаются клыки, увеличиваются мозг и мозговая часть черепа. Относительно трудовой деятельности отмечается, что она является частью следствием, частью причиной прямохождения. Основой доминирования человека в природе Дарвин считает его строение, умственные способности и общественные инстинкты, которые в совокупности компенсируют физическую слабость.

Глава третья отведена *сравнению умственных способностей человека и животных*. Ее цель – показать отсутствие принципиальных различий в этом плане между человеком и высшими млекопитающими. По мысли Дарвина, между ними имеются плавные количественные переходы без отчетливой качественной границы. С современной точки зрения, эта глава, пожалуй, самая слабая. У животных признаются практически все человеческие черты: любовь и ревность, способность к обману и мести, великодушие и чувство благодарности, честность и понятие о собственности, абстрактное мышление и речь, самосознание и чувство красоты... Сейчас невозможно восстановить ход мысли автора. Не исключено, что подобное очеловечивание дикой природы было формой протеста против церковных представлений об исключительности и, значит, божественном происхождении человека. Дарвин их совершенно не принимает. Он подчеркивает, что человеческая речь происходит из способности к подражанию, которая хорошо раз-

вита у приматов. Поэтому возникновение разума не требует Творения, а возникает естественным путем через ряд промежуточных форм. Возникновение религии рассматривается как попытка человека объяснить окружающий мир при слабых способностях к объяснению. Отношение собаки к хозяину признается похожим на религиозное чувство.

В четвертой главе речь идет *об общественном образе жизни человека*. Он достался нам от предков в готовом виде. Общественный инстинкт помогает выживать, и из него вырастает нравственность. Группа не может выжить без соблюдения общих интересов. Поэтому первоначально пользовались уважением лишь общественные добродетели: прекращение внутренней вражды и убийств, самопожертвование в интересах группы и т.п. При этом соблюдение нравственных норм не требуется при общении с представителями других обществ. Позднее наши предки начинают ценить и личные достоинства особей. Нравственные нормы передаются в ряду поколений воспитанием.

Небольшая пятая глава содержит рассуждение *о формировании человеческого интеллекта путем естественного отбора*, который в настоящее время ослабел. За высокий уровень культуры современный человек платит высокую цену. Мы сохраняем жизнь больным и немощным. Это ведет к биологическому ослаблению вида, что является большим злом. Выхода из тупика Дарвин не видит и не предлагает.

В шестой главе, где рассматривается *генеалогия нашего вида*, автор принимает приведенные выше линнеевские представления о месте человека в системе животного мира. В качестве ближайших предков названы человекообразные обезьяны, но не современные, а какие-то вымершие. Предки человека прослеживаются вглубь филогенетического древа от обезьян через однопроходных и рептилий к рыбообразным формам и далее к примитивным хордовым, вроде личинок асцидий. Предполагается, что исторической родиной человека является Африка. Основанием для этого предположения служит географический анализ: в Африке обитают самые близкие к нам виды – шимпанзе и горилла. «Очеловечивание» обезьян начинается в третичном периоде.

Седьмая глава посвящена *проблеме человеческих рас*. Дарвин указывает, что человек относится к полиморфным видам, и все

расы происходят от одного общего корня. Их появление – следствие естественного отбора в разных условиях среды (здесь он повторяет Карла Бэра). В формировании межрасовых различий большая роль отводится половому отбору. Он обуславливает половую привлекательность особей и закрепление тех или иных внешних признаков, а с ними – и различных представлений о красоте. Следует заметить, что само понятие «раса» у Дарвина весьма расплывчато. Он говорит, например, о разных европейских расах, о расах «диких» и «цивилизованных» и т.д. Вообще формулировки автора несколько отдают расизмом, поскольку он непрерывно употребляет такие обороты, как «дикари», «низшие народы», «дикие расы», «низшие расы». Легко видеть, что у Дарвина смешаны представления о расах (в биологическом смысле), этносах и общественно-экономических формациях.

Завершая книгу, Дарвин еще раз подчеркивает естественное происхождение человека и произносит прекрасные слова: «Человеку можно простить, если он чувствует некоторую гордость при мысли, что он поднялся... на высшую ступень органической лестницы; и то, что он на нее поднялся, вместо того чтобы быть поставленным здесь с самого начала, может внушать ему надежду на еще более высокую участь в отдаленном будущем».

Подведем промежуточный итог. Дарвин верно указывает на некоторые существенные моменты, которые должны входить в теорию антропогенеза:

- 1) место человека в живой природе;
- 2) предковая группа;
- 3) географический центр происхождения;
- 4) время происхождения;
- 5) факторы эволюции человека.

Здесь не хватает разве что этапов эволюции и описания морфологических перестроек, характерных для каждого этапа. С этим во времена Дарвина дело обстоит еще очень сложно из-за острого дефицита палеонтологических данных. Взгляды Дарвина на происхождение человека, как уже говорилось, не устраивают церковь своей материалистичностью. Не устраивают они и расистов, но по иной причине. Дело в том, что признание общего происхождения рас, не дает возможности биологически обосновывать их неравенство. Соображения, высказанные Дарвином, определяют направ-

ления исследований и темы профессиональных дискуссий на десятилетия вперед. Таким образом, к концу 19 в. формируется довольно стройная система представлений о происхождении человека. В ее основе лежат материалистичные по сути теория эволюции Дарвина и трудовая теория антропогенеза Энгельса. Их главным недостатком остается умозрительность, ибо палеонтологическая и археологическая информация в то время почти отсутствовала. Теории предстояло проверять фактами. К настоящему времени таких фактов скопилось много, хотя все еще недостаточно. Поэтому целесообразно перейти к изложению современного состояния проблемы антропогенеза.

Некоторые вопросы современной теории антропогенеза

Современное состояние проблемы антропогенеза может быть сведено к обсуждению восьми основных пунктов, часть которых в 19 в. вообще не рассматривалась. Поэтому дадим их краткое изложение, подчеркивая то новое, что было внесено после Дарвина.

I. Место человека в живой природе. Представления по данному вопросу не изменились со времен Линнея. В системе отряда Приматы по-прежнему выделяется семейство *Hominidae* с единственным родом, который представлен одним видом *Homo sapiens*.

II. Предпосылки «очеловечивания» обезьян. Считалось, что «точкой отсчета» в антропогенезе является переход к наземному образу жизни, который повлек за собой прямохождение, орудийную деятельность и т.п. Однако сейчас выясняется, что ряд важнейших предпосылок был приобретен нашими далекими предками еще при древесном образе жизни:

1. Хватательная конечность. Будучи неспециализированным органом, она стала морфологической основой трудовой деятельности. Отличительная черта такой конечности – отсутствие специализации. Раз специализации нет, конечность может выполнять самые разные операции, чего не скажешь о лошадином копыте, крыле летучей мыши или лапе кита. Характерно также, что через этот орган, точнее, через чувство осязания обезьяны и человек получают значительную часть информации об окружающем мире.

2. Стереоскопическое зрение. Глаза приматов лежат в одной плоскости, и их оптические оси параллельны. Это дает исключи-

тельный уровень объемности зрения – второго из основных чувств, при помощи которых мы добываем информацию о мире (следует добавить факт богатого цветовосприятия, совсем не частый у зверей). В природе объемное зрение встречается очень редко. При жизни на деревьях оно необходимо, поскольку лазанье и прыжки по качающимся и гнущимся ветвям требуют высокой способности к акробатическим импровизациям. Умение фокусировать взгляд на предметах и точно оценивать расстояние, несомненно, развивало также и мозг.

3. Социальность приматов (от полуобезьян к шимпанзе) прошла ряд эволюционных стадий:

- а) одиночные самцы и материнские семьи (мать и дитя);
- б) семейная группа – самец, самка и дети;
- в) стадо с одним самцом;
- г) стадо со многими самцами (у самцов иерархия по возрасту, силе и уму);
- д) истинное многосамцовое стадо – самцы относительно терпимы друг к другу.

Отмечается, что параллельно с развитием социальной структуры растет размер стада. Его последний тип встречается при полуназемном образе жизни. Роль социальности громадна, ибо обмен информацией в группе невозможен, как вы помните, без развитого мозга. Чем крупней социум, чем сложнее его внутренняя структура, чем сложнее связи между отдельными особями и их группами, тем более мощный интеллект требуется для регулирования разнообразных отношений и ситуаций.

III. Ближайшая предковая группа. Таковой считается группа видов с общим названием австралопитеки. Из всех обезьян они наиболее близки по морфологии к современному человеку: практически сформировано прямохождение, включая нижнее положение затылочного отверстия черепа и мощные ягодичные мышцы, зубы располагаются дугой, а не клином, клыки редуцированы, вес мозга довольно велик и достигает 550 г (550 см³). Если вас не впечатляет эта цифра, вспомните, что важно оценивать не только абсолютные, но и относительные параметры, а в данном случае – соотношение размеров мозга и тела. Например, мозги современного человека меньше слоновьих, но мы куда интеллектуальней слона, в частности потому, что наш мозг обслуживает не пятитон-

ное тело, а менее центнера живой материи. Австралопитеки были не слишком крупными обезьянами и имели рост 1.0 – 1.5 м при весе 20 – 65 кг. Для сравнения: у гориллы при росте под 2 м и весе более центнера вес мозга лишь 460 г.

Эволюционное формирование австралопитеков, вероятно, связано с существенным изменением климата на больших пространствах Африки и Евразии. Иссущение и похолодание приводит к замене многих лесных экосистем степными. Туда переходят жить лесные обезьяны, которые около 10 млн лет назад дают начало австралопитекам. Причиной ухода из лесных экосистем в саванны может быть ожесточившаяся при уменьшении площади лесов конкуренция за пищу и пространство, пресс хищников либо что-то иное. Австралопитеки живут стадами на открытых местах. Они всеядны, причем всеядность включает в себя каннибализм. Они используют подручные предметы в качестве орудий и могут подолгу поддерживать огонь, зажженный природными силами (прометеев австралопитек). Эта группа обезьян существует долго, вымерев лишь 750 000 лет назад. Какой именно вид австралопитеков был нашим прямым предком, сказать точно затруднительно. По одной из версий, это афарский австралопитек (*Australopithecus afarensis*), не обладающий чертами какой-либо узкой специализации. Его останки возрастом около 3.5 млн лет обнаружены в Эфиопии.

IV. Место возникновения человека. Широкая география ископаемых находок приводит часть ученых к отказу от постулата об африканских корнях человечества. На смену дарвиновскому моноцентризму приходит теория полицентризма. Согласно ей, человек возникал независимо и неоднократно в разных частях планеты. Исходя из этого современные расы – это разные биологические виды, и сходство их является конвергентным. Это сомнительно, так как столь глубокое сходство едва ли достижимо конвергентным путем. Во всяком случае другие подобные примеры науке неизвестны. Есть и третий подход к решению проблемы – теория широкого моноцентризма. По этой версии, у человечества один центр происхождения, охватывающий значительную часть Африки, Ближний Восток и Средиземноморье. Между тем данный подход противоречит теории о центрах происхождения видов: слишком уж велик центр. Вопрос находится в стадии обсуждения.

V. Время возникновения человека. По разным данным, оно оценивается от 1,75 до 3 млн лет. Причина разночтений – несовершенство изотопного метода датировок. Древнейшая находка, которую оценивают как реального человека, – это *Homo habilis* (Человек умелый). Вместе с его останками найдены примитивные галечные орудия. Вес мозга Человека умелого заметно больше, чем у австралопитеков – до 775 г. Первый палец на ноге не отведен в сторону, а прижат к другим, как у нас. Концевые фаланги пальцев *Homo habilis* уплощены, что свидетельствует о регулярной орудийной работе. Следует заметить, что *переход к изготовлению орудий – практически единственный критерий человека, который удается оценить по ископаемым остаткам.* Все, касающееся речи и других форм интеллектуальной деятельности, утрачено безвозвратно. Да и в материальной культуре сохраняется лишь малая часть, и пропадают предметы, сделанные из нестойких материалов: одежда, украшения, резьба по дереву и другие деревянные изделия, венки, раскраска, татуировка и т.д.

VI. Ключевые группы ископаемых людей. Человек умелый, по всей вероятности, быстро расселяется по Африке, Средиземноморью, Южной, Центральной и Восточной Азии. В разных частях ареала, попадая в разные условия, он дает группу дочерних форм (питекантроп, синантроп, телантроп, атлантроп, гейдельбергский человек и др.). Таксономический статус этих форм – самостоятельные виды или один полиморфный вид – неясен. Их объединяют под латинским названием *Homo erectus* (Человек выпрямленный), а также называют **архантропами, или древнейшими людьми.** Они похожи на нас, хотя имеют мощный надбровный валик, низкий и покатый лоб, плоский нос, а подбородочный выступ у них не развит. Средний рост варьирует в разных частях ареала. Половой диморфизм значителен. Вес мозга 800 – 1000 г. При таком или чуть меньшем весе мозга овладевает речью ребенок современного человека. Это позволяет предположить, что у архантропов уже есть настоящая членораздельная речь, хотя еще примитивная.

Архантропы живут главным образом в пещерах, но способны строить каменные укрытия. Они используют огонь, который, видимо, не добывают, а поддерживают, беря в местах естественных пожаров. Орудийная деятельность развита. Добыча включает

весьма крупных животных, в том числе носорогов. Ее добывание, несомненно, является коллективным и требует большой слаженности действий в группе. Максимального расцвета архантропы достигают 600 – 400 тыс. лет назад, после чего сравнительно быстро вымирают (140 тыс. лет назад), дав начало следующей группе (виду?) – **палеоантропам, или неандертальцам** (*Homo sapiens neandertalensis*).

Стоянки и останки неандертальцев обнаружены в сотнях мест Африки, Европы и Азии. Их возраст 250 – 25 тыс. лет. Неандертальцы – промежуточная группа между архантропами и людьми современного типа. Пропорции их тела близки к современным. Еще сохраняются большой надбровный валик, низкий скошенный лоб и затылок, отсутствие подбородочного выступа, массивный скелет и мощная мускулатура при росте 155 – 165 см. Лицо неандертальцев – крупное, с большими, широко расставленными глазами, кисти широкие, с широкими и толстыми ногтями. Вес мозга 1500 г и более, тогда как у современных людей средний вес мозга 1300 г. Их орудия разнообразней и совершенней, чем у архантропов. Судя по всему, помимо приобретения более мощного мозга, существенно расширяются орудийная деятельность и работа с огнем.

Установлено, что описанный тип строения является у неандертальцев не единственным. Самые древние их формы имеют более грациальные черты: надбровный валик меньше, подбородок больше, лоб выше, кости тоньше. Предполагается, что поздняя, массивная ветвь эволюции оказалась тупиковой, а более ранняя 50 – 40 тыс. лет назад дает **неоантропов (кроманьонцев), или людей современного типа** (*Homo sapiens*).

Описывать их облик нет нужды, ибо он соответствует нашему. По сравнению с неандертальцами, фигура становится стройней, увеличивается рост, уменьшается лицевая часть черепа. Вес мозга не изменяется, но усовершенствуется его структура. Есть гипотеза, что современные люди и неандертальцы относятся к одному биологическому виду, ибо раскопки указывают на многие случаи смешения одних с другими с образованием промежуточных форм. Со временем неандертальский тип вытесняется современным как в генетическом, так и в культурном плане. Кроманьонцы с высокой скоростью расселяются по всем континентам, кроме Антарктиды, разделяясь в ходе расселения на большие и

малые расы. Помимо этого, у людей современного типа происходят две революции:

1. **Неолитическая революция** – приручение животных и окультуривание растений (10 тыс. лет назад).

2. **Научно-техническая революция**, давшая современную техническую мощь (последние 2 тыс. лет). Но это уже предмет других наук.

VII. Факторы эволюции человека. Общепризнанно действие всех без исключения элементарных эволюционных факторов на всех этапах формирования человека вплоть до замены биологической эволюции на социальную. Сохраняет силу и положение о дивергентном характере эволюции. Подтверждение тому – обнаруженные виды австралопитеков, группа форм древнейших людей, а также две формы неандертальцев. Последний по времени пучок форм связан с формированием современных рас. Таким образом, дивергенция работает на всех этапах антропогенеза. Сказанное означает, что с «технической» точки зрения происхождение человека ничем не отличается от происхождения прочих биологических видов.

VIII. Структурные и физиологические приобретения человека. Последовательность их появления на сегодняшний день достоверно не установлена. Поэтому мы лишь перечислим основные «достижения» человека и обозначим некоторые дискуссионные моменты.

1. **Прямохождение.** Возможно, что комплекс связанных с ним признаков окончательно формируется на стадии Человека умелого. К таким признакам относят положение затылочного отверстия, четыре изгиба позвоночника и сводчатую стопу, которые амортизируют вертикальные нагрузки, широкий таз и брюшной пресс, поддерживающие органы брюшной полости, грудную клетку, сжатую дорсовентрально, чтобы не клонило вперед, мощные икроножные и ягодичные мышцы, помогающие удерживать равновесие. Энгельс писал, что прямохождение освободило руку для труда. Между тем есть мнение, что все было как раз наоборот: не прямохождение освободило руку, а ручная работа ускорила переход к прямохождению. При этом предполагается, что использование предметов в качестве орудий – весьма раннее приобретение приматов, не требующее наличия большого мозга и двуногости. Возможно, наи-

более приемлемой является не одна из этих крайних точек зрения, а цитированная выше дарвиновская: трудовая деятельность – частью следствие, частью причина прямохождения. Некоторые авторы указывают, что происхождение вертикальной походки могло быть вообще никак не связано с трудом, который развился позднее. Биомеханиками подсчитано, что двуногость резко снижает скорость передвижения, но она очень экономична при долгом перемещении, что дает преимущества в поиске пищи. Кроме того, двуногость – отличный способ расширения обзора при жизни на открытых местах, который конвергентно возникает во множестве групп животных, от рептилий до зверей.

2. Всеядность. Переход к ней произошел еще на стадии обезьяны и, возможно, был вынужденным: при переходе к наземной жизни (нижний ярус леса, степь) обезьянам стали недоступны плоды, и качество растительной пищи ухудшилось. В ходе эволюции доля животной пищи возрастает. Всеядность упрощает строение и уменьшает размер пищеварительного тракта, поскольку животная пища усваивается не в пример легче растительной. Кроме того, разнообразие добычи усложняет стратегию пищевого поиска и тем самым стимулирует развитие мозга.

3. Развитие руки проходит в трех направлениях. Во-первых, уменьшается ее относительный размер по сравнению с обезьяньей рукой. Во-вторых, увеличивается подвижность суставов и разнообразие мышц. В-третьих, большой палец приобретает способность обхватывать предметы, тогда как до стадии неандертальца включительно предметы сгребались четырьмя пальцами.

4. Развитие органов речи реконструируется плохо, поскольку мягкие ткани не сохраняются в отложениях. Самый демонстративный показатель их прогресса – развитие подбородочного выступа, к которому крепятся мышцы языка и гортани. Подбородок формируется полностью лишь у людей современного типа.

5. Развитие мозга сперва идет по пути увеличения его размеров, который, как уже сказано, у неандертальцев превосходил современный. Но сейчас хорошо известно, что интеллект определяется не только весом мозга. Так, у И.С. Тургенева он достигал 2 кг, а у Анатоля Франса составлял всего 900 г, но оба были личностями экстраординарными. Следовательно, важна и внутренняя структура органа. Сейчас по слепкам ископаемых черепов установлено, что у

кроманьонцев (людей современного типа) мозг стал меньше неандертальского, но в нем сильно развиты лобные доли больших полушарий, связанные со сложными формами мышления.

6. Образование современных рас. Это последний из регистрируемых этапов морфологической эволюции человека. Общее происхождение рас признается большинством исследователей. Полиморфность *Homo sapiens* – это способ сохранения целостности вида в разнообразных и изменчивых условиях среды. Помимо специфических черепных признаков, особенностей иммунного статуса и ряда других параметров характеристики трех «больших» рас включают ряд признаков, легко различаемых визуально:

а) **австрало-негроидная (негроидная):** темная кожа, волнистые или курчавые волосы, широкий и мало выступающий нос с поперечными ноздрями, толстые губы;

б) **европеидная (евразийская):** светлая или смуглая кожа, прямые или волнистые мягкие волосы, узкий выступающий нос, тонкие губы, сильное развитие усов и бороды у мужчин;

в) **монголоидная (азиатско-американская):** смуглая или светлая кожа, прямые, часто жесткие волосы, средняя ширина носа и губ, сравнительно крупный размер уплощенного лица, сильное выступание скул, подкожные жировые отложения на лице, заметное развитие эпикантуса («третьего века»).

Ареалы рас до эпохи европейской колонизации были таковы:

– *австрало-негроидная*: Старый Свет к югу от тропика Рака;

– *европеидная*: Европа, Северная Африка, Передняя Азия, Северная Индия;

– *монголоидная*: Азия (Северная, Центральная, Восточная, Юго-Восточная) и обе Америки.

Названные межрасовые признаки являются адаптациями к условиям, характерным для той или иной части планеты. Например, темная кожа – защита от интенсивного облучения, так как высокая концентрация в ней меланина останавливает проникновение ультрафиолета в организм. Крупная носовая полость европеоидов – место согревания холодного воздуха. Подкожная жировая клетчатка на лице монголоидов защищает от обмерзания во время холодных континентальных зим.

По совокупности черт первые две расы ближе друг к другу, нежели к монголоидной. Межрасовые различия касаются второ-

степенных признаков, не затрагивая базовые черты строения, физиологии и поведения людей. Поэтому бессмысленно придавать этим различиям большое значение и указывать на биологическую неравноценность человеческих рас. Все варианты межрасовой гибридизации дают плодовитое потомство, зачастую с ярко выраженным эффектом гетерозиса (гибридной силы). Одного этого вполне достаточно, чтобы понять принадлежность всех людей к одному биологическому виду.

Перечисленные выше приобретения составили принципиально новый комплекс признаков, обеспечивший колоссальный биологический прогресс человека. При этом общее прогрессивное развитие сопровождается регрессивными изменениями целого ряда структур: зубного аппарата, костных гребней на черепе, червеобразного отростка кишечника, волосяного покрова и др.

IX. Возникновение социальности человеческого типа. Общественный образ жизни – эволюционно позднее приобретение животных. Мы уже говорили, что он возникает лишь в кайнозое у насекомых и зверей. Разделение труда и обмен информацией у насекомых жестко запрограммированы генетически, поэтому мы не станем обсуждать их далее. Что касается зверей, их социальность базируется главным образом на высшей нервной деятельности, то есть на деятельности коры больших полушарий. Эта деятельность связана со способностью к обучению и передаче приобретенных навыков потомству. Для такой передачи даже не требуется общество. Крупные хищники обучают детей охоте, которой сами научились от родителей, и уводят их от опасностей, познанных на личном опыте. У приматов названные способности достигают значительного развития, в основном благодаря развитию общения мимикой и вокализацией.

Высшая нервная деятельность человека выходит на совершенно новую ступень. Суть выхода состоит в появлении второй сигнальной системы. Если первая сигнальная система животных представляет собой реакции на раздражители внешнего мира, то вторая – это слова, обозначающие раздражители. Появление членораздельной речи становится возможным благодаря усовершенствованию структуры не только мозга, но и гортани, без которой сложное речевое общение не возникло бы при любом мозге.

Потребность во второй сигнальной системе обусловлена многими причинами. Это упоминавшийся рост численности первобытных человеческих стад с их сложной возрастной и половой структурой. Это необходимость прокормить и защитить коллектив. Это орудийная деятельность. Она обусловила два очень значимых в истории человечества события. Одно из них – освоение огня. Огонь не только согревает, защищает и делает пищу более усвояемой, но также позволяет усовершенствовать обработку орудий – обжигать, отпаривать, вываривать и т.д. Даже приготовление пищи – это технология, включающая использование разной посуды и техники обработки пищи. Другое событие – окультуривание растений и одомашнивание животных. Сельское хозяйство не только позволяет быть относительно независимым от пищевых ресурсов среды, но также нуждается в разнообразных орудиях и в слаженной деятельности многих людей. Нельзя забывать и о том, что орудийная деятельность, помимо преимуществ в освоении среды, делает вооруженных людей потенциально опасными друг для друга и требует упорядоченных взаимоотношений между ними. Важнейшим элементом упорядоченности является отбор по «генам альтруизма». Начинается поддержание соплеменников, слабых физически, но ценных умственными способностями или профессиональными навыками (изготовители орудий, следопыты, художники и т.д.). Формируется также умение ставить интересы рода выше личных и жертвовать собой во имя этих интересов. От «жертвенности» муравьев или пчел человеческая отличается высочайшим уровнем осознанности, что в животном мире практически невозможно. По существу, альтруистические наклонности и делают нас людьми, а не высокоорганизованными обезьянами.

В таких условиях идет отбор на способность к обучению и восприятию больших объемов информации. Жестко детерминированная генетическая программа заменяется так называемой «открытой программой». На обучение надо все больше времени. Детство удлиняется, и забота о потомстве спланирует коллектив еще сильнее.

Социальность растет и в ходе эволюции семьи. Возникновение экзогамии в родах (запрет на половые отношения внутри коллектива) сейчас пытаются объяснить двумя гипотезами. Первая из них – «биологическая». Она состоит в том, что древние люди ви-

дят либо вредные последствия близкородственного скрещивания, либо гибридную силу при скрещивании межродовом. «Политическая» гипотеза трактует экзогамию как средство установления и закрепления связей между родами. Предотвращение войны опять-таки усиливает социальные связи.

Вследствие всего перечисленного, обмен информацией поднимается у человека на огромную высоту. Развиваются символический язык, способность к абстрагированию, концептуальное мышление. Рождается человеческая культура. Кроме языка, она включает в себя моду на еду, одежду, обряды и обычаи, искусство, технику, одним словом, идеи. Подобно генам, они передаются в ряду поколений. Но, в отличие от генов, они могут с большой скоростью передаваться по горизонтали, то есть в пределах одного поколения. Элементы культуры эволюционируют быстрее, чем виды, и часто выживают лучше, как, например, идеи великих мыслителей. Единица передачи культурного наследия называется **мим, или единица имитации**. Распространение мимов напоминает процессы в живой природе. Передача информации от человека к человеку – аналог репликации (копирования) гена. Интерпретирование нарушает точность передачи, что аналогично мутациям. Теории, концепции, мифы участвуют в борьбе за существование, которая происходит в человеческом мозге, книгах, газетах, на радио и телевидении. Неудачные мимы гибнут, не пройдя отбор. До появления кроманьонцев идет интенсивная морфологическая эволюция при слабой культурной. Естественный отбор постепенно создает тип строения и физиологии, при котором возможно колоссальное расширение и углубление деятельности без заметных перестроек организма. С этого момента начинается резкое доминирование социальных законов. Численность и ареалы человеческих групп зависят теперь от исторических, а не биологических причин.

Таким образом, возникновение человечества представляет собой качественный скачок в живой природе с двумя поворотными моментами – началом трудовой деятельности и переходом к гегемонии социальности. Гегемония не означает, что все биологическое в человеке исчезло. Оно сохраняется в его структурных и физиологических признаках, в его темпераменте, который также наследуется. Однако на темперамент наслаиваются так называемые

вековые типы характера, свойственные любому обществу, независимо от времени и места на планете. Сюда входят владение речевыми навыками, контроль над эмоциями, способность к интеллектуальному анализу и синтезу и многое другое. Хорошо известно, что при рождении в человеке нет ничего социального. Но по своим биологическим особенностям он готов к восприятию огромной социальной программы. Это возможно только в обществе, что хорошо доказывается двумя десятками известных случаев воспитания детей животными, при которых получались не книжные Маугли, а дикие звери. Над вековыми типами характера стоят **нравы, или социально-психические типы**. Они непостоянны, вытекают из жизни определенной эпохи и местности и являются свойствами этносов. Любой этнос сцементирован единством культурных черт (языка, поведения, форм хозяйства), а также осознанием своего единства и отличия от других этносов. Легко заметить, что каждый человек представляет собой неповторимое сочетание морфофизиологических признаков, темперамента и различных социальных категорий.

Х. Перспективы эволюции человека. Мы говорили, что биологическая эволюция человека закончилась. Навсегда ли она закончилась, достоверно никому не известно. Кроме того, на человека не перестали действовать элементарные эволюционные факторы. Изменился лишь *характер* их действия.

Мутационный процесс сохраняет прежнее значение. Более того, в ряде районов планеты его давление явно усиливается из-за загрязнения биосферы множеством разнообразных мутагенов. Рост процента мутантов во многих популяциях таит в себе опасность, поскольку наращивание генетического груза не может быть бесконечным. А мы дополнительно способствуем его наращиванию, сохраняя больных людей, что порождает проблемы, на которые указывал Дарвин, хотя, безусловно, гуманно.

Естественный отбор резко ослабляет свое действие. Точнее, ослабевает его движущая форма, а работает в основном стабилизирующая, которая устраняет из человеческих популяций многие летальные и полулетальные мутации.

Изоляция постепенно сходит на нет вследствие развития средств транспорта. Нарушение изоляционных барьеров приводит к возникновению большого числа уникальных наследственных

комбинаций, которые появляются при межнациональной и межрасовой гибридизации. Например, в Центральной и Южной Америке, где идет интенсивное смешение всех трех рас, сложился совершенно специфический облик людей, нигде ранее не встречавшийся.

Популяционные волны не играют большой роли, поскольку колебания численности в человеческих популяциях не так резки, как в былые века. Их действие возможно разве что в локальных условиях, там, где еще есть относительно изолированные поселения людей.

На сегодняшний день не приходится говорить о каких-либо принципиальных изменениях человеческого облика. Судить же об отдаленных перспективах человечества пока затруднительно. Есть ряд опасностей в виде повышения общего числа разнонаправленных мутаций, роста числа раковых заболеваний и аллергий, особо опасных инфекций и т.д. Любая из них в принципе может вызвать столь разрушительные биологические последствия, что это создаст трудности для самого существования человеческого общества. Пока это не произошло, нам необходимо поставить под контроль развитие ситуации вокруг нашего собственного вида, который не имеет права на вымирание в обозримом будущем.

Заключение

Мы с вами рассмотрели в общих чертах, что представляет собой теория эволюции как наука. Мы выявили различные предпосылки возникновения эволюционизма в биологии и первые, еще не совершенные системы эволюционных представлений. Мы прошли путь от этих представлений до теперешнего состояния науки.

Нам известны современные методы эволюционной теории и основные положения различных ее разделов. От проблемы происхождения и этапов эволюции жизни на Земле мы перешли к механизмам видообразования, а затем – к закономерностям макроэволюции, закончив наш беглый обзор весьма интересной темой антропогенеза.

Эволюционное мировосприятие внедрилось в науку нелегко. В развитии эволюционной теории были взлеты и застои. В каждом разделе по сей день остается великое множество нерешенных и дискуссионных проблем, и настоящее пособие отражает лишь очень малую их часть. Наличие проблем – большое благо для любой науки. До тех пор пока вопросов в ней больше, чем ответов, она жива и имеет перспективы развития.

Изучение закономерностей исторического развития живой природы Земли находится в самом своем начале. За пределами современных достижений в этой замечательной области скрывается еще много интересных закономерностей, которые со временем непременно будут узнаны.

Рекомендуемая литература

1. Берман, З.И. Современные проблемы эволюционной теории / З.И. Берман, К.М. Завадский, А.Л. Зеликман, А.А. Парамонов, Ю.И. Полянский. – Л.: Наука, 1967. – 489 с.
2. Грант, В. Эволюционный процесс / В. Грант. – М.: Мир, 1991. – 488 с.
3. Дарвин, Ч. Происхождение человека и половой отбор / Ч. Дарвин // Собрание сочинений. – СПб.: Изд-во О.Н. Поповой, 1899. – Т. 2. – С. 1 – 427.
4. Дарвин, Ч. Происхождение видов путем естественного отбора / Ч. Дарвин. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – 821 с.
5. Дарвин, Ч. Изменения домашних животных и культурных растений / Ч. Дарвин. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – 781 с.
6. Докинз, Р. Эгоистичный ген / Р. Докинз. – М.: Мир, 1993. – 317 с.
7. Константинов, А.В. Основы эволюционной теории / А.В. Константинов. – Минск: Вышэйшая школа, 1979. – 399 с.
8. Ламарк, Ж. Философия зоологии / Ж. Ламарк // Избранные труды. – М.: Изд-во АН СССР, 1955. – Т. 1. – С. 165–775.
9. Майр, Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майр. – М.: Мир, 1968. – 597 с.
10. Медников, Б.М. Дарвинизм в XX веке / Б.М. Медников. – М.: Советская Россия, 1975. – 224 с.
11. Парамонов, А.А. Дарвинизм / А.А. Парамонов. – М.: Просвещение, 1978. – 335 с.
12. Северцов, А.Н. Морфологические закономерности эволюции / А.Н. Северцов. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – 610 с.
13. Северцов, А.С. Основы теории эволюции / А.С. Северцов. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 320 с.
14. Северцов, А.С. Направленность эволюции / А.С. Северцов. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 272 с.
15. Тимофеев-Ресовский, Н.И. Краткий очерк теории эволюции / Н.И. Тимофеев-Ресовский, Н.Н. Воронцов, А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1977. – 301 с.

16. Филипченко, Ю.А. Эволюционная идея в биологии. Исторический обзор эволюционных учений XIX века / Ю.А. Филипченко. – М.: Наука, 1977. – 227 с.

17. Шмальгаузен, И.И. Проблемы дарвинизма / И.И. Шмальгаузен. – Л.: Наука, 1969. – 493 с.

18. Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса: Избранные труды / И.И. Шмальгаузен. – М.: Наука, 1983. – 360 с.

19. Яблоков, А.В. Эволюционное учение / А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов. – М.: Высшая школа, 1989. – 335 с.

Оглавление

Введение	3
Глава 1 Теория эволюции как наука	5
Глава 2 Предпосылки возникновения эволюционных учений	9
Глава 3 Системы эволюционных представлений в 19 веке	28
<i>Положения эволюционной теории Ламарка</i>	28
<i>Представления Кювье о реальности эволюционного процесса</i>	33
<i>Система эволюционных представлений Сент-Илера</i>	38
<i>Система эволюционных взглядов Рулье</i>	42
<i>Положения эволюционной теории Дарвина</i>	44
Глава 4 Современные методы изучения эволюции	54
<i>Палеонтологические методы</i>	54
<i>Биогеографические методы</i>	55
<i>Морфологические методы</i>	56
<i>Эмбриологические методы</i>	57
<i>Методы молекулярной биологии и генетики</i>	58
Глава 5 Возникновение и основные этапы развития жизни на земле	60
<i>Замечания об определении понятия «жизнь»</i>	60
<i>Гипотезы происхождения жизни</i>	62
<i>Возможные пути однократного самозарождения жизни на Земле</i>	64

<i>Основные этапы эволюции растений</i>	72
<i>Основные этапы эволюции животных</i>	75
Глава 6 Закономерности микроэволюции	79
<i>Элементарная эволюционная единица</i>	79
<i>Элементарные эволюционные факторы</i>	84
<i>Естественный отбор</i>	90
<i>Видообразование и концепция вида</i>	106
Глава 7 Закономерности макроэволюции	123
<i>Соотношение микро- и макроэволюции</i>	123
<i>Теория адаптаций</i>	127
<i>Эволюция органов и функций</i>	132
<i>Эволюция филогенетических групп</i>	141
Глава 8 Антропогенез	149
<i>Состояние проблемы антропогенеза до Дарвина</i>	149
<i>Эволюционная концепция Дарвина и проблема антропогенеза во второй половине 19 в.</i>	152
Заключение	170
Рекомендуемая литература	171

Учебное издание

**Ястребов М.В.
Ястребова И.В.**

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Учебное пособие

Редактор, корректор М.В. Никулина
Компьютерная верстка И.Н. Ивановой

Подписано в печать 29.10.2008. Формат 60х84/16. Бумага тип.
Усл. печ. л. 10,23. Уч.-изд. л. 8,6. Тираж 100 экз. Заказ .

Оригинал-макет подготовлен
в редакционно-издательском отделе ЯрГУ
Ярославский государственный университет.
150000 Ярославль, ул. Советская, 14.

Отпечатано
ООО «Ремдер» ЛР ИД № 06151 от 26.10.2001.
г. Ярославль, пр. Октября, 94, оф. 37
тел. (4852) 73-35-03, 58-03-48, факс 58-03-49.

