

**Министерство образования и науки Российской Федерации**

**Орский гуманитарно-технологический институт (филиал)  
Государственного образовательного учреждения  
высшего профессионального образования  
«Оренбургский государственный университет»**

**О. А. Саблина**

# **ОСНОВЫ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ**

**Часть I**

*Утверждено редакционно-издательским советом ОГТИ  
в качестве учебного пособия*



**Орск 2011**

УДК 576.12  
ББК 28.69  
С 12

### **Научный редактор**

*Старков В. А., кандидат биологических наук, доцент кафедры  
общей биологии, декан естественно-научного факультета  
Орского гуманитарно-технологического института*

### **Рецензенты:**

*Русанов А. М., доктор биологических наук, профессор,  
декан химико-биологического факультета  
ГОУ ВПО «Оренбургский государственный университет»;*

*Алёхина Г. П., кандидат биологических наук,  
доцент кафедры общей биологии  
ГОУ ВПО «Оренбургский государственный университет»*

**С 12 Саблина, О. А. Основы теории эволюции : в 2 ч. : учебное пособие / О. А. Саблина. – Орск : Издательство ОГТИ, 2011. – Часть 1. – 143 с. – ISBN 978-5-8424-0587-9.**

*Учебное пособие предназначено для студентов биологических специальностей высших учебных заведений. В первой части учебного пособия дается краткий исторический обзор развития эволюционных концепций, описываются методы изучения эволюционного процесса, рассматриваются вопросы происхождения и развития органического мира.*

ISBN 978-5-8424-0587-9

© Саблина О. А., 2011  
© Издательство ОГТИ, 2011

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	4
ЧАСТЬ I. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ИЗУЧЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА .....	7
Глава 1. История развития эволюционных идей .....	7
1.1. Ранние этапы развития эволюционных представлений .....	7
1.2 Эволюционная теория Ж.Б.Ламарка .....	13
1.3 Научные предпосылки возникновения дарвинизма.....	17
1.4 Эволюционная теория Ч. Дарвина.....	22
1.5 Развитие эволюционной теории в последарвиновский период .....	34
1.6 Неоламаркизм и попытки его экспериментального доказательства .....	43
1.7 Формирование синтетической теории эволюции.....	47
Глава 2. Современные методы изучения эволюционного процесса .....	52
2.1 Палеонтологические методы изучения эволюции .....	52
2.2 Биогеографические методы изучения эволюции .....	55
2.3 Морфологические методы изучения эволюции .....	59
2.4 Эмбриологические методы изучения эволюции .....	63
2.5 Генетические и биохимические методы изучения эволюции .....	65
ЧАСТЬ II. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА.....	69
Глава 3. Происхождение жизни на Земле .....	69
3.1 Обзор концепций происхождения жизни на Земле .....	69
3.2 Абиогенный синтез органических соединений.....	74
3.3 Образование протоклетки .....	78
3.4 Эволюция протоклетки и образование первичной клетки .....	82
Глава 4. Эволюция органического мира.....	90
4.1 Происхождение эукариотической клетки .....	90
4.2 Происхождение многоклеточных организмов .....	92
4.3 Эволюция растений.....	96
4.4 Эволюция беспозвоночных животных.....	103
4.5 Эволюция позвоночных животных .....	115
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	130
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК .....	133

## ВВЕДЕНИЕ

В современной биологии выделилась область, специально изучающая механизмы и общие закономерности эволюционного процесса и представляющая собой, в сущности, особую биологическую науку. Эту дисциплину называют по-разному: *эволюционное учение*, *дарвинизм* (подчеркивая особое значение трудов Ч. Дарвина в создании эволюционной теории), *эволюционистика*, *теория эволюции*. Теорию эволюции можно определить как биологическую науку, изучающую причины, движущие силы, механизмы и закономерности эволюции организмов.

*Органическая эволюция – это исторический процесс адаптивных преобразований живой природы на разных уровнях ее организации – от макромолекулярного до биосферы в целом, характеризующийся необратимостью и общей прогрессивной направленностью.*

Необходимо подчеркнуть, что эволюция организмов представляет собой исторические преобразования всех уровней организации биологических систем – от молекулярного до экосистемного, включая и биосферу в целом. В связи с этим в современной эволюционистике сформировались три основных направления исследований эволюционного процесса, связанных с разными уровнями организации биологических систем и использующих методы разных биологических наук: 1) *молекулярно-биологическое* (анализ молекулярной эволюции, то есть процессов эволюционных преобразований биологических макромолекул, в первую очередь нуклеиновых кислот и белков, методами молекулярной биологии); 2) *генетико-экологическое* (исследования микроэволюции, то есть преобразований генофондов популяций, и процессов видообразования, а также эволюции биологических макросистем – биоценозов и биосферы в целом – методами популяционной генетики, экологии, систематики, фенетики); 3) *эволюционно-морфологическое* (изучение макроэволюции – эволюционных перестроек целостных организмов и их онтогенезов методами палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии).

Эволюционная теория решает ряд принципиальных проблем: 1) общие причины и движущие силы эволюции организмов; 2) механизмы развития приспособлений (адаптации) организмов к условиям их обитания и изменениям этих условий; 3) причины и механизмы возникновения поразительного разнообразия форм организмов, а также причины сходств и различий разных видов и их групп; 4) причины

эволюционного прогресса – нарастающего усложнения и совершенствования организации живых существ в ходе эволюции – при одновременном сохранении более примитивных и просто устроенных видов.

Эволюционная теория основывается на двух принципах: историзма и актуализма, с которыми связаны конкретные методы и направления исследований органической эволюции. *Принцип историзма* заключается в использовании для изучения современных организмов тех знаний, которые получены при изучении прошлой эволюции. Его сущность хорошо выражает афоризм: «Изучение прошлого есть ключ к познанию настоящего». *Принцип актуализма* заключается в экстраполяции знаний настоящего на события прошлого. Его сущность выражает афоризм: «Изучение настоящего есть ключ к познанию прошлого». Доступные экспериментальному изучению процессы микроэволюции могут служить надежной моделью тех процессов, которые происходили в прошлом и которые уже недоступны непосредственному наблюдению. Принципы историзма и актуализма и лежащие в их основе разные направления исследований эволюции (палеонтологическое, сравнительно-морфологическое и эмбриологическое, биогеографическое и др.) в комплексе позволяют наиболее полно восстановить и глубоко изучить эволюционный процесс в его многообразных проявлениях.

*Связь теории эволюции с другими науками.* Эволюционная теория – самостоятельная биологическая дисциплина и вместе с тем область, смежная со многими отраслями естествознания, социальными науками, с философией. Она опирается на разные направления биологии (палеонтологию, морфологию, эмбриологию, генетику, экологию и др.), связана с науками, имеющими практическое значение, является основой для разработки общенаучных и философских проблем биологии.

С разными отраслями биологии, а также с небιологическими науками эволюционную теорию объединяет изучение основных форм организации живого, предпосылок и результатов их эволюции. Каждая из этих форм (организменная, видовая, биоценотическая) выступает в качестве эволюционирующей системы, имеет сложную внутреннюю структуру и исследуется соответственно этому разными науками. Организм представлен молекулярным, клеточным, тканевым, системно-органным уровнями, поэтому изучается такими науками, как молекулярная генетика и биохимия, цитология, гистоло-

гия, анатомия, физиология. Надорганизменные формы (популяция, биогеоценоз) исследуются генетикой и экологией популяций, биогеоценологией. Изучение предпосылок эволюционного процесса, закономерностей филогенетического развития конкретных групп организмов составляет область другого комплекса наук: эволюционной морфологии и физиологии, генетики, экологии, палеонтологии. Например, генетика и экология занимаются изучением таких важнейших предпосылок эволюционного процесса, как формы изменчивости, процессы колебаний численности популяций, противоречивые отношения между организмами и их адаптации. По исследованию многих общих закономерностей эволюции (направленность и необратимость, неравномерность темпов, тупики развития и вымирание) богатейший материал предоставляет палеонтология.

За миллионы лет эволюция живой природы нашла решения многих технических задач, которые стали предметом специальной науки – бионики, соединившей в себе два слова: «биология» и «техника». Информация, полученная в ходе познания адаптивных свойств организмов, выработанных в ходе эволюции, используется для создания оптимальных технических систем, в строительстве, в получении новых материалов и т. д. Например, конструкции многих архитектурных сооружений заимствованы у растений, детали кораблей и самолетов построены по аналогии с органами рыб, водных млекопитающих, птиц.

На материале эволюционной теории наиболее успешно разрабатываются проблемы в рамках философских вопросов биологии. Это, в частности, связано с тем, что областью эволюционной теории является проблема происхождения человека (антропосоциогенез).

Данное учебное пособие предназначено для студентов биологических специальностей высших учебных заведений. Оно состоит из двух частей. В первой части дается краткий исторический обзор развития эволюционных концепций, описываются методы изучения эволюционного процесса, рассматриваются вопросы происхождения и развития органического мира.

# ЧАСТЬ I. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ИЗУЧЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

## Глава 1. История развития эволюционных идей

### 1.1. Ранние этапы развития эволюционных представлений

*Эволюционные представления в древности.* Идея развития живой природы прослеживается в трудах древних материалистов Индии, Китая, Месопотамии, Египта, Греции. Еще в начале I тысячелетия до н. э. в Индии существовали философские школы, которые отстаивали идеи развития материального мира (в том числе и органического) из «праматерии». В еще более древних текстах Аюрвед утверждается, что человек произошел от обезьян, живших около 18 млн. лет назад (при переводе на современное летосчисление) на материке, объединявшем Индостан и Юго-Восточную Азию. По этим представлениям, примерно 4 млн. лет назад предки современных людей перешли к коллективному добыванию пищи, а современный человек появился менее 1 млн. лет назад. В Китае за 2 тыс. лет до н. э. проводилась специальная селекция для выведения различных пород крупного рогатого скота, лошадей, рыб и декоративных растений. В конце I тысячелетия до н. э. там уже были распространены учения о возможности превращения в процессе эволюции одних живых существ в другие.

В трудах древних философов стран Средиземноморья аналогичные взгляды также получили развитие. Так, *Гераклит Эфесский* (представитель ионийской школы греческих философов, живший в VI в. до н. э.) считал, что все живые существа, и человек в том числе, развились естественным путем из первичной материи. Он известен как создатель концепции вечного движения и изменчивости всего существующего. По представлениям *Эмпедокла* (ок. 490 – ок. 430 до н. э.), организмы сформировались из первоначального хаоса в процессе случайного соединения отдельных структур, причем неудачные варианты погибали, а гармоничные сочетания сохранялись (своего рода наивные представления об отборе как направляющей силе развития). Автор атомистической концепции строения мира *Демокрит* (ок. 460 – ок. 370 до н. э.) полагал, что организмы могут приспосабливаться к изменениям внешней среды. Наконец, *Тит Лукреций Кар* (ок. 95 – 55 до н. э.) в своей знаменитой поэме «О природе вещей» высказал мысли об изменчивости мира и самозарождении жизни.

Из философов Античности наибольшей известностью и авторитетом среди натуралистов в последующие эпохи (в частности, в период Средневековья) пользовался *Аристотель* (384-322 до н. э.). Аристотель не поддерживал, во всяком случае в достаточно ясной форме, идею изменчивости окружающего мира. Однако многие его обобщения, сами по себе укладывавшиеся в общую картину неизменности мира, сыграли в дальнейшем важную роль в развитии эволюционных представлений. Таковы мысли Аристотеля о единстве плана строения высших животных (сходство строения соответствующих органов у разных видов было названо Аристотелем «аналогией»), о постепенном усложнении («градации») строения в ряду организмов, о многообразии форм причинности. Его фундаментальные произведения «О частях животных», «Истории животных», «О возникновении животных» оказали большое влияние на последующее развитие биологии.

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

*Эволюционные представления в эпоху Средневековья и Возрождения.* Эпоха Средневековья стала временем затянувшегося почти на полторы тысячи лет застоя в развитии эволюционных представлений. Господствовавшие догматические формы религиозного мировоззрения не допускали идеи изменчивости мира. Соответствующие представления античных философов были преданы забвению. Изучение природы было фактически запрещено; сотни талантливых ученых, тысячи древних книг были уничтожены за это время. Только в Испании на кострах за столетия инквизиции было сожжено около 35 тыс. человек и более 300 тыс. подвергнуты пыткам. Неудивительно, что в такой обстановке естественнонаучные знания накапливались крайне медленно.

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



знаний о живой природе были многотомное «Зеркало природы» *Венсена де Бове* (XIII в.), «Поучение Владимира Мономаха» (XI в.), ходившие в списках на Руси, «О поучениях и сходствах вещей» доминиканского монаха *Иоанна Сиенского* (начало XIV в.). В сочинениях Средневековья растения или животные часто интересуют авторов не сами по себе, а как символы, обозначающие и выражающие идею творца.

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

Возможности для развития эволюционных идей появились лишь после эпохи Возрождения (XV-XVI вв.), когда европейская наука сделала значительные шаги вперед в познании окружающего мира. С наступлением эпохи Возрождения вновь получают распространение сочинения античных натуралистов (Аристотеля, Плиния, Платона, Теофраста). В результате развития торговли и мореплавания быстро растут знания о многообразии органического мира, проводится инвентаризация флоры и фауны.

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

В XVI в. после снятия запрещения вскрытия трупов людей блестящих успехов достигает анатомия. В 1628 г. *У. Гарвей* публикует свое учение о кровообращении. С созданием микроскопа расширяются возможности исследования живых существ: изучаются клеточное строение растений (*Р. Гук*, 1665), мир микроорганизмов, эритроциты и сперматозоиды (*А. Левенгук*, 1683), движение крови в капиллярах (*М. Мальпиги*, 1661). *Ф. Реди* в XVII в. экспериментально доказал невозможность самозарождения сколько-нибудь сложных животных (окончательно версия о самозарождении была развенчана *Л. Пастером* лишь в середине XIX в.).

Растущие естественно-научные знания нуждались в систематизации и обобщении. Появляются первые многотомные описания

животного и растительного мира. Уже в 1583 г. итальянский медик, естествоиспытатель и философ *А. Чезальпино* сделал попытку классификации растений на основе строения семян, цветков и плодов. Английский биолог *Дж. Рей*, описывая свыше 18 600 видов растений в «Истории растений» (1686-1704), впервые ввел понятия «вид» и «род». Он допускал образование разновидностей под влиянием внешних условий, но, отражая общепринятые взгляды времени, был убежден в невозможности изменения видов.

*Эволюционные представления в XVII-XVIII веках.* Благодаря успехам систематики, сравнительной анатомии, биогеографии XVII-XVIII вв. в естествознании происходит дальнейшее накопление фактического материала. Эти данные нуждались в систематизации. Важный вклад в этой области был сделан знаменитым шведским естествоиспытателем *К. Линнеем* (1707-1778), которого справедливо называют создателем научной систематики организмов (рис. 1). Он создал всеобъемлющую для того времени работу «Система природы» (1735). Одна из крупных заслуг его – введение биномиальной номенклатуры, которая и поныне используется в биологии. Как и Рей, Линней допускал естественное возникновение разновидностей, но был убежден в том, что «видов столько, сколько различных форм сотворила предвечная сущность». Он рассматривал вид как стабильный элемент в природе и верил в библейскую легенду о сотворении видов.



*Рис. 1. К. Линней*

В XVII-XVIII вв. наряду с господствовавшим мировоззрением, основанным на религиозных догмах о неизменности созданного Творцом мира и получившим название «креационизм», постепенно начали вновь формироваться представления об изменяемости мира и, в частности, о возможности исторических изменений видов организмов. Эти представления именовались «трансформизмом». Наиболее яркими представителями трансформизма были естествоиспытатели

и философы *Р. Гук* (1635-1703), *Ж. Ламеттри* (1709-1751), *Ж. Бюффон* (1707-1788), *Д. Дидро* (1713-1784), *Эразм Дарвин* (1731-1802), *И. В. Гёте* (1749-1832), *Э. Жоффруа Сент-Илер* (1772-1844).

*Г. В. Лейбниц* (1646-1716), развивая идеи Аристотеля, провозгласил принцип градации и предсказал существование переходных форм между растениями и животными. В 1749 г. начинает выходить многотомная «Естественная история» *Ж. Бюффона* (до 1788 г. вышло 36 томов), в которой он обосновывает гипотезу о развитии Земли. По его мнению, это развитие охватывает 80-90 тыс. лет (в неопубликованных записках он приводит цифру даже в 500 тыс. лет), но лишь в последние периоды на Земле появляются из неорганических веществ живые организмы: сначала растения, потом животные и человек. *Ж. Бюффон* видел доказательство единства происхождения в плане строения животных и объяснял сходство близких форм их происхождением от общих предков.

Идея эволюции заложена и в трудах энциклопедиста *Д. Дидро* (1713-1784), который считал, что мелкие изменения всех существ и длительность времени существования Земли могут вполне объяснить возникновение разнообразия органического мира. Французский ученый *П. Мопертюи* (1698-1759) высказывает гениальные догадки о корпускулярной природе наследственности, эволюционной роли уничтожения форм, не приспособленных к существованию, значении изоляции в развитии новых форм. Дед Ч. Дарвина *Эразм Дарвин* (1731-1802) в поэтической форме утверждает принцип единства происхождения всех живых существ, указывает, что органический мир развивался миллионы лет. *И. Кант* (1724-1804) в «Космогонии» (1755) говорит о сотнях млн. лет развития Земли. *К. Линней* в последние годы жизни приходит к ограниченному признанию эволюции, считая, что близкие виды внутри рода могли развиваться естественным путем, без участия божественной силы.

У трансформистов еще не сложилось целостной концепции эволюции органического мира; их взгляды были во многом эклектичными и непоследовательными, объединявшими материалистические и идеалистические представления. Общим для всех трансформистов было признание изменчивости видов организмов под воздействием окружающей среды, к которым организмы приспособляются благодаря заложенной в них изначально способности целесообразно реагировать на внешние воздействия, а приобретенные

этим путем изменения наследуются (так называемое «наследование приобретенных признаков»). При этом изменения видов не столько доказывались, сколько постулировались трансформистами, что делало слабыми их позиции в дискуссиях со сторонниками креационизма. Не случайно в 1830 г. на знаменитом диспуте во Французской академии наук между Э. Жоффруа Сент-Илером и научным лидером креационизма Ж. Кювье первый потерпел сокрушительное поражение, не сумев доказать реальности исторических изменений организмов.

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

Во второй половине XVIII в. отмечается пробуждение естественнаучной мысли в России. В той или иной форме эволюционные взгляды были характерны для таких естествоиспытателей, как М. В. Ломоносов, К. Ф. Вольф, П. С. Паллас, А. Н. Радищев. М. В. Ломоносов (1711-1765) в трактате «О слоях земных» (1763) писал: «...напрасно многие думают, что все как мы видим, сначала творцом создано...». М. В. Ломоносов закладывает основы современной науки в России. Изменения в неживой природе он рассматривал как непосредственную причину изменений животного и растительного мира, по останкам вымерших форм (моллюски и насекомые) он судил об условиях их существования в прошлом.

Петербургский академик К. Ф. Вольф (1734-1794) наносит первый серьезный удар по преформизму. Изучение хода развития эмбрионов у птиц и почек у растений приводит его к выводу о «постепенном развитии гетерогенного из гомогенного» путем новообразования структур (концепция эпигенеза).

## 1.2 Эволюционная теория Ж.Б.Ламарка

С момента выступления первых трансформистов и до возникновения дарвинизма наиболее примечательным событием в развитии теории эволюции стала научная деятельность *Ж. Б. Ламарка* (рис. 2). Его взгляды представляли собой первую глубоко продуманную и относительно целостную концепцию эволюционного развития.



*Рис. 2. Ж. Б. Ламарк*

Основы своей концепции Жан Батист Ламарк изложил в наиболее известном своем труде «Философия зоологии» (1809). Название этой книги удачно подчеркивает важную особенность обобщений Ламарка – их умозрительный характер. Эта теория представляет собой стройное здание логических построений, дающих ответы на большинство основных вопросов эволюционистики, но эти ответы отыскивались не столько путем анализа научных (то есть хорошо проверенных, достоверных) фактов, сколько выводились логически из нескольких основных положений, принятых как постулаты.

При этом нельзя сказать, что Ламарк совсем не опирался на факты: именно наблюдения над некоторыми проявлениями изменчивости организмов были стимулом для переосмысления господствовавших креационистских представлений. Среди этих проявлений изменчивости наиболее очевидными были приспособительные изменения организмов, подвергавшихся воздействию новых условий (например, развитие из одинаковых семян при их выращивании в разных условиях растений различного облика; усиление мускулов у человека и животных при их усиленном упражнении и ослабление этих мускулов при отсутствии соответствующей физической нагрузки и т. п.). Ламарк обратил внимание и на существование разновидностей, выглядящих как промежуточные формы между разными видами, и на изменения организмов в результате процессов одомашнивания, и на отличия ископаемых форм организмов от современных.

Общим выводом Ламарка из этих наблюдений было признание исторической изменчивости, трансформации организмов во времени, то есть их эволюции. Однако этот вывод уже не был оригинальным: исторические преобразования видов организмов под влиянием изменений внешней среды признавали, как уже было отмечено, все трансформисты.

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

Движущей силой градации Ламарк считал «стремление природы к прогрессу», которое изначально присуще всем живым существам, будучи вложено в них Творцом, то есть Богом. Ламарковское объяснение прогрессивной эволюции, очевидно, является *телеологическим* (от греч. – цель), поскольку оно приписывает организмам стремление к совершенствованию, то есть к определенной цели. Философская концепция, приписывающая Богу роль «первопричины» или «перводвигателя», «заводящего часы» мироздания, после чего Вселенная развивается сама (в соответствии с законами, заложенными Творцом), называется *деизмом*.

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

правильность градаций. Этим нарушается равномерное и неуклонное изменение организмов на пути прогресса, и различные эволюционные линии уклоняются в сторону, задерживаются на примитивных уровнях организации. Так Ламарк объяснял одновременное существование на Земле высокоорганизованных и простых групп, а также разнообразие форм животных и растений. Любопытно, что Ламарк отвергал возможность «естественного», без истребления человеком, вымирания видов организмов. По его мнению, все виды древних животных были предками тех или иных современных видов, при всем их несходстве.

Вторая часть теории Ламарка – об изменениях организмов под воздействием изменяющихся внешних условий – позже получила значительно большую известность, чем первая (учение о градации). Чтобы объяснить сущность приспособления организмов к различным условиям среды, Ламарк постулировал, что организмы изначально обладают способностью целесообразно реагировать на любые изменения внешних условий. Ламарк принимает модификационную ненаследственную изменчивость организмов, представляющую собой реакцию данного индивида на различные условия внешней среды, за наследственные изменения. В действительности такие модификационные изменения, как таковые, не наследуются.

Ламарк разработал более сложный механизм преобразований: 1) всякая значительная перемена во внешних условиях вызывает изменение в потребностях животных; 2) это влечет за собой новые действия животных и возникновение новых «привычек»; 3) в результате животные начинают чаще употреблять органы, которыми они раньше мало пользовались; эти органы значительно развиваются и увеличиваются, а если требуются новые органы, то они под влиянием потребностей возникают «усилиями внутреннего чувства». С обоснованием этого механизма эволюционных изменений животных под влиянием изменений внешних условий связана формулировка Ламарком двух так называемых законов:

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

2. Все, что организмы приобретают под влиянием преобладающего употребления или утрачивают под влиянием постоянного неупотребления каких-либо органов, в дальнейшем сохраняется в

потомстве, если только приобретенные изменения являются общими для обеих родительских особей.

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

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

Метафизичность концепций Ламарка проявляется также в отсутствии каких бы то ни было объяснений как «стремления организмов к прогрессу», так и свойства организмов целесообразно реагировать на внешние воздействия изменениями, которые Ламарк считал наследственными. И то и другое для Ламарка – «законы природы», изначальные свойства организмов, отличающие живое от неживого.

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

Следует прежде всего отдать должное Ламарку как создателю первой последовательной эволюционной теории. Подчеркнем еще раз, что основные положения теории Ламарка были не столько выведены и



доказаны исходя из научных фактов, сколько постулированы, так что теория в целом представляет собой, в сущности, умозрительную логическую схему. Метод доказательства, использованный Ламарком, Л. Я. Бляхер удачно назвал методом «подбора непротиворечащих примеров», которые при возможности другой их интерпретации сами по себе не могут служить доказательствами. Ламарк не доказывал эволюцию организмов, а постулировал ее. Теория Ламарка не была принята большинством ученых его времени; ее слабые стороны, противоречивость и шаткость аргументов были слишком очевидны, чтобы эта теория смогла преодолеть господствовавшие креационистские взгляды. Но как первая последовательная и цельная эволюционная концепция, теория Ламарка была прогрессивной для своего времени.

### ***1.3 Научные предпосылки возникновения дарвинизма***

Выдвинутая трансформистами и теоретически осмысленная Ламарком эволюционная идея требовала разносторонних и убедительных фактических доказательств. В додарвиновский период накопление этих доказательств шло по трем основным направлениям: сравнительной анатомии и морфологии; палеонтологии; биогеографии.

*Развитие сравнительной морфологии и анатомии.* Сравнительная морфология возникла в конце XVII в. Одним из ее основоположников был великий немецкий поэт *В. Гёте*, менее известный как естествоиспытатель. Он выдвинул и разработал учение о морфологическом типе. На примерах метаморфоза растений он показал, как надо понимать идею морфологического типа: различные части растений возникают из одного тождественного органа, который, оставаясь в своей основе всегда одним и тем же, модифицируется и изменяется путем прогрессивного развития. Гёте принадлежит гипотеза происхождения черепа в результате эволюционного преобразования последнего позвонка. В четкой формулировке задач сравнительной морфологии, которая, по словам Гёте, «занимается различием, образованием и преобразованием органических форм», отражено эволюционное содержание предмета этой науки.

Успехи сравнительной морфологии во многом были связаны с деятельностью выдающихся французских ученых *Э. Ж. Сент-Илера* и *Ж. Кювье*. Сент-Илер развивал концепцию единого типа строения, согласно которой план строения всех животных одинаков. Так, рука человека подобна крылу птицы, передней конечности лошади и т. д.

Удивительное единство в строении наблюдается не только в деталях скелета конечности (кисти, предплечья, плеча), но и мышц, сосудов, нервов.

*Ж. Кювье* (рис. 3) сделал большой вклад в развитие сравнительной морфологии, установив принцип корреляций, то есть соотношения частей целостного организма. Ни одна из частей организма, по Кювье, не может измениться без того, чтобы не изменились другие, и, следовательно, каждая из них (взятая отдельно) определяет все другие. На конкретных фактах Кювье показал не только согласованность органов, но и зависимость коррелятивных связей между ними от образа жизни организмов. У хищников, например, кишечник устроен в соответствии с приспособлением к перевариванию мясной пищи. Они имеют особое строение зубного аппарата (мощные клыки и резцы), органы движения (сильные конечности с когтями) и органы чувств, приспособленные к поискам добычи.

Вместе с тем Кювье рассматривал организм как систему, части которой «содействуют путем взаимного влияния одной конечной цели», то есть заранее predetermined существованию в данной среде. Следовательно, в трактовке органической целесообразности он возрождал аристотелевскую идею «конечных причин» и тем самым стоял на открыто телеологической позиции. В противоположность концепции Сент-Илера о едином типе строения Кювье выдвинул учение о четырех основных планах строения, разделив соответственно весь животный мир на четыре группы: позвоночные, моллюски, членистые и лучистые. Эти группы, по его мнению, резко разграничены и не имеют между собой никаких переходных форм.



*Рис. 3. Ж. Кювье*

Столь явное различие в теоретических позициях привело к историческому спору между этими учеными, получившему огласку далеко за пределами Парижской Академии наук. Формально в этой дискуссии победителем вышел Кювье, так как его оппонент не смог

представить убедительных доказательств в пользу концепции единого типа. Более того, попытка Сент-Илера включить в единый план строения не только всех позвоночных, но и беспозвоночных выглядела явным насилием над фактами. Тем не менее он был прав, утверждая идею общего сходства в строении разных групп организмов как свидетельство их происхождения от единого предка.

*Создание клеточной теории.* Убедительным доказательством общности происхождения организмов было открытие у них клеточного строения и создание клеточной теории немецким ученым *Т. Шванном*. Эта теория содержала три основных обобщения: возникновение клеток путем их деления; клеточное строение всех частей организма; распространение этих двух обобщений на рост и развитие организмов. Клеточная теория содержала также положение о том, что все многоклеточные организмы формируются в онтогенезе из одной оплодотворенной клетки (зиготы). Данное положение было использовано эволюционистами для доказательства происхождения многоклеточных от одноклеточных. С эволюционной точки зрения главная ценность клеточной теории заключалась в доказательстве универсальности клеточного строения всех животных и растений, из которых следовал вывод об их эволюционном родстве.

*Возникновение эмбриологии.* Крупным достижением сравнительной эмбриологии явилось учение о сходстве между строением эмбрионов и взрослыми формами животных разных таксонов. Выдающийся отечественный ученый *Карл Бэр* сформулировал ряд важных положений о соотношении между стадиями эмбриогенеза у разных классов позвоночных: общие признаки (признаки типа) формируются в ходе эмбриогенеза раньше, чем специальные (видовые признаки); после закладки общих признаков последовательно формируются менее общие признаки и, наконец, специальные признаки данного вида; эмбрион более высокого по организации животного сходен не со взрослой формой менее совершенного животного, а лишь с его эмбрионом.

Последнее положение Ч. Дарвин рассматривал как одно из существенных доказательств эволюции и дал ему название «закона зародышевого сходства». Наглядное подтверждение этого закона – закладка жаберных щелей у зародышей всех классов позвоночных, включая и человека.

Открытие отечественным исследователем *Х. Пандером* зародышевых листков и универсальности их закладки в эмбриогенезе

многоклеточных животных еще более укрепило идею о единстве происхождения животных. Факт же дифференциации специализированных тканей в эмбриогенезе свидетельствовал о том, что такая дифференциация происходила и в филогенезе, то есть в процессе исторического образования видов.

*Возникновение палеонтологии и исторической геологии.* Основателем палеонтологии был Ж. Кювье, начавший исследования в этой области на рубеже XVIII-XIX вв. Документальное изучение истории живой природы началось с проведенного этим ученым сравнения останков вымершего мамонта и слонов. При значительном сходстве этих животных он обнаружил и различия между ними, особенно в строении коренных зубов. Затем последовала серия открытий ископаемых остатков в слоях мезозойской эры – времени господства рептилий. В слоях третичного периода Кювье описал группу новых родов, сходных с тапирами, носорогами и верблюдами.

Собранные Кювье палеонтологические материалы доказывали общность строения близких групп (мамонт и слон), которую можно было объяснить историческим происхождением их от единого предка. Но сам ученый не склонен был высказываться в пользу идеи эволюции. Для объяснения резких разрывов между ископаемыми формами, когда одни вымершие организмы сменялись в вышележащих слоях совершенно другими организмами, он выдвинул «теорию катастроф». Причиной массового вымирания организмов он считал геологические процессы (тектонические сдвиги, оледенения, наводнения и осушения), более мощные по силе действия, чем в настоящее время. Опустошенная в результате таких катастроф территория заселялась новыми видами. Однако автор не пояснил, откуда пришли эти виды. «Теорию катастроф» поддержал ряд других палеонтологов. В период господства креационизма она сыграла сдерживающую роль в признании эволюционной идеи.

Несмотря на ошибочность этой теории, она способствовала выявлению четких границ в палеонтологической летописи. Трудami многих ученых к началу 40-х годов XIX в. была составлена геологическая хронология, крупные подразделения которой (эры, периоды) почти без изменений сохранились в современной хронологии Земли.

«Теория катастроф» стояла в конфронтации с идеей исторической изменчивости земной поверхности, выдвинутой еще Ж. Бюффеном, а затем развиваемой Ж. Б. Ламарком. Фактические доказа-

тельства правильности этой идеи привел *Ч. Лайель*, основатель исторического метода в геологии. В противоположность катастрофизму он выдвинул принцип униформизма, согласно которому причины геологических процессов в прошлом и настоящем одни и те же. Отсюда следовал первый вывод о непрерывном и медленном действии законов геологических преобразований. Основываясь на теории униформизма, Лайель сформулировал второе важное положение, получившее название «принцип актуализма» или «метод познания прошлого Земли», исходя из знаний ее настоящего состояния. Твердая уверенность в сходстве древних и современных геологических изменений, писал он, дает возможность «в каждом факте, указывающем на причины, повседневно действующие, увидеть ключ к истолкованию какой-нибудь тайны в прошедшем».

Таким образом, благодаря исследованиям Лайеля была создана эволюционная концепция в геологии, основанная на представлении о развитии как постепенном суммировании мелких изменений. По признанию самого Дарвина, эта концепция сыграла большую роль в развитии его эволюционных взглядов.

*Зарождение экологии и биогеографии.* Особое значение в формировании и развитии эволюционной теории имели экология и биогеография. Эти науки изучают роль внешней среды в жизнедеятельности и пространственном распределении организмов. Поскольку эволюционная теория исследует причины приспособления организмов к среде, ясно, что эта ее задача тесно переплетается с предметом названных наук.

На значение внешней среды как причины приспособительной изменчивости видов указывали трансформисты, а Ламарк рассматривал влияние среды в качестве необходимого фактора эволюции, особенно подчеркивая эволюционную роль абиотических условий (температуры, влажности и др.).

Первое содержательное определение понятию «приспособление» («адаптация») дал в начале XIX в. английский физиолог *Ч. Белл*. Адаптация есть установившееся и универсальное отношение между организацией и инстинктами животных, с одной стороны, и средой, в которой они существуют и добывают пищу, с другой. Это определение, сводящее сущность адаптации к соответствию между строением, функциями организмов и средой их обитания, в своей основе сохраняется и сегодня. Оно отразило понимание адаптации как способ-

ности организма существовать в определенной среде, однако без указания на то, каким образом эта способность была приобретена.

Первые экологи смогли лишь указать на определенное соответствие между строением организмов и особенностями условий их обитания. Много примеров приспособлений животных, взятых из личных наблюдений в природной обстановке, привел *П. Паллас*. Вывод о географической изменчивости морфологических признаков у птиц сделал польский ученый *К. Глогер*. Он показал, что по мере продвижения местообитаний видов с севера на юг усиливается пигментация оперения. Этот вывод получил название «правило Глогера».

Большое значение для формирования экологического мышления имели работы ученых из Германии и Франции – *А. Гумбольдта* и *А. Декандоля*, посвященные исследованиям географического распространения растений. Исходя из положения о тесной связи между растительными видами и климатическими условиями, Гумбольдт установил закономерности в распределении растений: горизонтальную зональность (с севера к экватору) и вертикальную поясность (от вершины гор к подножию). Огромный фактический материал в области зоогеографии собрал австрийский ученый *Л. Шмарда*, который объяснял характер распространения животных в зависимости от воздействия света, тепла, питания и других факторов среды.

#### ***1.4 Эволюционная теория Ч. Дарвина***

*Биография и научная деятельность Ч. Дарвина.* Ч. Дарвин родился 12 февраля 1809 г. в английском городке Шрусбери в семье врача. С ранних лет у него проявился интерес к общению с природой, к наблюдениям за растениями и животными в их естественной среде обитания. Глубокая наблюдательность, страсть к коллекционированию и систематизации материала, способность к сравнениям и широким обобщениям были свойствами личности Ч. Дарвина (рис. 4). Эти черты во многом определили создание им общебиологической концепции, не имевшей себе равных по масштабу и глубине синтеза естественнонаучных знаний во второй половине XIX в.



Рис. 4. Ч. Дарвин

Дарвин не прошел курса систематического обучения. Окончив школу, он некоторое время был студентом-медиком Эдинбургского университета. Затем по настоянию отца перешел в Кембриджский университет, чтобы получить образование священника. Уже в период обучения в Кембридже он общался с известными учеными: геологом *А. Седжвиком* и ботаником *Дж. Генсло*, которые способствовали развитию его природных способностей, знакомили с методикой полевых исследований.

Поворотным моментом в биографии Дарвина было его 5-летнее (1831-1836) путешествие в качестве натуралиста на корабле «*Бигль*». Во время путешествия Дарвин собрал большой фактический материал, обобщение которого привело к выводам, обусловившим подготовку к крутому перевороту в его мировоззрении.

Первая группа фактов свидетельствовала об исторической связи между вымершими и современными животными. В геологических слоях Южной Америки Дарвин обнаружил скелеты ленивцев (*Mylo-don robustus*), поразительно сходных со скелетами особей ныне живущего вида (*Bradipus tridactylus*) этой же группы, обитающего на той же территории. Кроме того, ряд ископаемых форм совмещали в себе признаки нескольких современных отрядов, что говорило о родстве между ними и о происхождении от общего предка.

Вторая группа обнаруженных Дарвином фактов, опровергающих концепцию постоянства видов, относилась к закономерностям географического распределения животных. При сравнении фауны южного и северного материков Америки обнаружились существенные различия в их видовом составе. В Южной Америке обитают броненосцы, ленивцы, муравьеды, тапиры и другие типичные для этого материка животные, а в Северной Америке – совершенно другие виды. Причиной такого разделения видового состава фаун,

по мнению Дарвина, были географические преграды, в частности обширное плоскогорье в районе Мексики, которое разделило ранее единый животный мир и способствовало формированию самостоятельных фаун на территории Южной и Северной Америки.

Третью группу фактов, свидетельствовавших в пользу идеи эволюции, Дарвин собрал при исследовании фауны островов Галапагосского архипелага. Эти острова населены многими эндемичными видами (вьюрки, черепахи, ящерицы, канюки, совы и др.). При сходстве с материковыми формами островные виды существенно отличаются от них. Резкие различия наблюдались и внутри островных групп животных. Особенно яркими являются различия между видами вьюрков по форме и величине клюва, отмечались и постепенные переходы в изменчивости этих признаков. Дарвин также подметил территориальную приуроченность каждого вида вьюрков к определенному острову. Наблюдения над вьюрками послужили затем одним из исходных пунктов для формулировки принципов постепенной изменчивости признаков в пределах данной группы и территориальной разобщенности видов.

По возвращении на родину Дарвин в течение нескольких лет обрабатывал собранный материал и все более убеждался в необходимости обоснования эволюционной идеи. С 1839 по 1843 г. Дарвин опубликовал материалы по геологии, изложил свою теорию постепенного происхождения коралловых рифов. В эти же годы он систематизировал данные по эволюции видов и приступил к созданию главного труда в своей жизни – *«Происхождение видов»*.

Первый очерк будущего учения Дарвин закончил в 1842 г. Примечательно, что в этом очерке автор уже наметил основные разделы и сформулировал главные идеи будущей книги *«Происхождение видов»*. Второй очерк, написанный в 1844 г., представлял собой расширенный до 200 страниц вариант первого. Основное внимание в нем Ч. Дарвин уделил разработке вопроса об искусственном отборе и в ясной форме изложил основы учения об эволюции путем естественного отбора.

В следующие полтора десятилетия, кроме сбора литературных данных, Дарвин провел собственные исследования, стараясь выявить как можно более убедительные доказательства эволюции. Он изучил строение, биологию и эволюцию усконогих раков и в итоге пришел к выводу, что наличие переходных форм в этой группе ныне живущих



и ископаемых видов, существование рудиментарных органов у самцов – все это факты, подтверждающие эволюционную концепцию. В 1855 г. он приступил к проверке своих эволюционных убеждений на массовом материале по селекции голубей. Для этого он развел породистых голубей, сравнил свои результаты с результатами других любителей и убедился в том, что все многообразие голубей (около 150 пород) произошло от одного предка – дикого скалистого голубя (*Columba livia*) под действием искусственного отбора.

По совету Ч. Лайеля Дарвин приступил к изложению своих взглядов в значительно более расширенном варианте по сравнению с очерком 1844 г. Через два года работы он осуществил свой план создания логически стройного и фактически обоснованного эволюционного учения. В 1858 г. Дарвин получил рукопись статьи своего соотечественника – молодого ученого А. Уоллеса с названием «*О наклонности разновидностей безгранично удаляться от их первоначального типа*». В этой работе автор излагал очень близкие Дарвину идеи о борьбе за существование и естественном отборе как причинах эволюции, а также трактовал видообразование как расхождение форм от родоначального предка. Основные положения Дарвина и Уоллеса об историческом развитии организмов были доложены на заседании Линнеевского общества, а затем опубликованы в журнале (1858 г.). Этот год можно считать временем рождения эволюционного учения.

Совпадение взглядов Дарвина и Уоллеса было весьма велико. Этот факт послужил основанием для обсуждения вопроса о приоритете создания эволюционного учения. Сам Уоллес писал: «Я всегда признавал и теперь признаю, что Ч. Дарвин начал заниматься этим вопросом гораздо раньше меня и исполнение трудной задачи – изложение происхождения видов – не выпало на мою долю». Позднее он специально подчеркнул приоритет Дарвина, опубликовав в 1875 г. книгу под названием «*Дарвинизм*».

В 1859 г. вышла в свет книга Дарвина «*Происхождение видов путем естественного отбора или сохранения благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь*». Издание ее (1250 экземпляров) было распродано за день – случай, беспрецедентный в книжной торговле того времени. В 1868 г. Ч. Дарвин опубликовал второй капитальный труд – «*Изменения домашних животных и культурных растений*», в котором приведен большой дополнительный материал в доказательство эволюционной идеи. Эта работа насыщена положениями,

составившими теоретическую основу научной селекции (учение об искусственном отборе).

В 1860-1870 гг. вышел ряд работ Дарвина, посвященных ботаническим исследованиям происхождения вьющихся и лазящих растений, значению перекрестного опыления для сопряженной эволюции энтомофильных растений и насекомых-опылителей. Цель этих работ – дальнейшее развитие на конкретном материале основных положений теории естественного отбора. В 1871 г. увидел свет третий фундаментальный труд – *«Происхождение человека и половой отбор»*, который завершил трилогию основных работ Дарвина по теории эволюции. В книге он осветил проблему естественного происхождения человека, намеренно не затронутую в *«Происхождении видов»*, чтобы не усложнять признание эволюционной идеи.

Умер великий ученый 19 апреля 1882 г. и был погребен в Вестминстерском аббатстве, месте захоронения многих великих ученых Англии, рядом с могилой Ньютона.

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

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

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

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

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

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

*Искусственный отбор.* Так как основной формой изменчивости, по Дарвину, является неопределенная, очевидно, что признания наследственной изменчивости организмов было еще недостаточно для объяснения процесса выведения новых пород животных или сортов сельскохозяйственных растений. Необходимо было указать еще силу, которая на основе незначительных различий особей формирует устойчивые и важные породные признаки. Ответ на этот вопрос Дарвин нашел в практике селекционеров, которые производят искусственный отбор на племя только тех особей, которые обладают интересующими человека признаками. В результате такого отбора от по-

колениа к поколению эти признаки становятся все более ярко выраженными. Отбор представляет собой творческую силу, преобразующую частные различия отдельных особей в признаки, характерные для данной породы или сорта.

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

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

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

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

Дарвин сделал вывод, что индивидуальные различия особей представляют собой основу для возникновения разновидностей. Разновидности при накоплении различий между ними превращаются в подвиды, а те, в свою очередь, – в отдельные виды. Следовательно, ясно выраженная разновидность может рассматриваться как первый шаг к обособлению нового вида (разновидность – «зачинающийся вид»). Дарвин считал, что между видом и разновидностью нет каче-

ственной разницы – это лишь разные этапы постепенного накопления различий между группами особей разного масштаба.

Большей изменчивостью характеризуются более широко распространенные виды, обитающие в более разнообразных условиях. В природе так же, как и в одомашненном состоянии, основной формой изменчивости организмов является неопределенная, служащая универсальным материалом для процесса видообразования. Если породы домашних животных и сорта растений, выведенные человеком с помощью искусственного отбора, целесообразно приспособлены к потребностям человека, то любые виды организмов в природе приспособлены к жизни в определенных условиях внешней среды; особенности строения и функций организмов способствуют их выживанию.

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

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

Другими словами, естественный отбор, или переживание наиболее приспособленных, представляет собой сохранение полезных индивидуальных различий или изменений и уничтожение вредных.

Изменения, нейтральные по своей ценности (неполезные и не вредные), не подвергаются действию отбора, а представляют непостоянный, колеблющийся элемент изменчивости. Естественный отбор сам по себе не вызывает изменчивости организмов, которая стимулируется изменениями внешних условий.

Важнейшее место в теории естественного отбора занимает концепция борьбы за существование. Согласно Дарвину, борьба за существование является результатом тенденции любого вида организмов к безграничному размножению. Термин «борьба за существование» (struggle for existence) не вполне точно соответствует тому значению, которое вкладывал в него сам Дарвин, предлагая понимать этот термин «в широком и метафорическом смысле». В сущности, Дарвин понимал под борьбой за существование совокупность всех сложных взаимодействий между организмом и внешней средой, определяющих успех или неудачу данной особи в ее выживании и оставлении потомства.

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

Действию естественного отбора благоприятствуют: 1) длительность времени; 2) высокая изменчивость; 3) большое число особей данного вида; 4) обширность его ареала (области распространения); 5) изоляция групп особей данного вида, уменьшающая их скрещивание с обитателями других частей ареала.

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

*Возникновение приспособлений (адаптации)* организмов к условиям их существования, придающее строению живых существ черты «целесообразности», является непосредственным результатом естественного отбора. Теория естественного отбора позволяет объяснить развитие самых сложных и совершенных приспособлений, в том числе таких, как взаимное приспособление друг к другу двух разных

видов, взаимодействие которых выгодно для обоих. Таковы, например, взаимные приспособления цветковых растений и опыляющих их насекомых.

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

Вторым (после возникновения адаптации) важнейшим следствием борьбы за существование и естественного отбора является, по Дарвину, *закономерное повышение разнообразия форм организмов, носящее характер дивергентной эволюции*. Поскольку наиболее острая конкуренция ожидается между наиболее сходно устроенными особями данного вида в силу сходства их жизненных потребностей, в более благоприятных условиях окажутся наиболее уклонившиеся от среднего состояния индивиды. По Дарвину, предковая и промежуточные формы имеют худшие шансы для выживания по сравнению с наиболее уклонившимися дочерними формами, поскольку первые более сходны друг с другом, и конкуренция между ними должна быть наиболее ожесточенной. В итоге от общего предка в ходе эволюции должны происходить все более разнообразные и отличающиеся друг от друга потомки.

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

усложняющуюся среду приводит к постепенному прогрессу организации. При этом Дарвин подчеркивал, что естественный отбор сам по себе не предполагает обязательно прогрессивного развития, действуя «только посредством сохранения и накопления изменений, благоприятных для организма при тех органических и неорганических условиях, в которых он существует во все периоды своей жизни». Одновременное существование на Земле сложно построенных, далеко ушедших по пути прогресса организмов и примитивных форм, сохранивших простое строение, является результатом эволюции различных групп организмов под контролем естественного отбора в разной жизненной среде. В одних условиях для организмов выгодно совершенствоваться, в других – сохранять простое строение; и то и другое обеспечивается отбором.

Частным случаем естественного отбора является *половой отбор*, который связан не с выживанием данной особи, а лишь с ее воспроизводительной функцией. По Дарвину, половой отбор возникает при конкуренции между особями одного пола в процессах размножения. Важность воспроизводительной функции самоочевидна; поэтому в некоторых случаях даже само сохранение данного организма может отступить на второй план по отношению к оставлению им потомства. Для сохранения вида жизнь данной особи важна лишь постольку, поскольку она участвует (прямо или косвенно) в процессе воспроизводства поколений. Половой отбор как раз и действует на признаки, связанные с различными аспектами этой важнейшей функции (взаимное обнаружение особей противоположного пола, половая стимуляция партнера, конкуренция между особями одного пола при выборе полового партнера и т. п.).

Половой отбор определяет различное участие разных особей в размножении: некоторые индивиды получают лучшие шансы оставить потомство (и передать ему свои признаки, обеспечившие этот успех), чем другие. Механизмами полового отбора являются, с одной стороны, активное соперничество между особями одного пола (обычно между самцами), с другой – предпочтение, оказываемое определенным особям другого пола при выборе полового партнера. Следствием полового отбора является развитие внешних признаков, различающих самцов и самок (вторичные половые признаки). Среди наиболее ярких примеров действия полового отбора можно назвать развитие рогов оленей, используемых как «турнирное оружие»



при столкновениях самцов во время гона, ярких окрасок и причудливого оперения самцов фазанов, знаменитого хвоста самцов павлинов и т. п.

*Прогрессивность и ошибочность теории Ч. Дарвина.* Таким образом, теория Дарвина дала логически последовательное объяснение важнейшим проблемам эволюции организмов и сложившейся в результате эволюционного процесса общей структуре органического мира. Дарвин первым доказал реальность эволюционных изменений организмов. Современная эволюционная теория сложилась на основе теории Дарвина. Необходимо упомянуть о некоторых нечеткостях и отдельных ошибочных утверждениях Дарвина. К ним относятся: 1) признание возможности эволюционных изменений на основе определенной изменчивости и упражнения и неупражнения органов; 2) переоценка роли перенаселения для обоснования борьбы за существование; 3) преувеличенное внимание к внутривидовой борьбе в объяснении дивергенции; 4) недостаточная разработанность концепции биологического вида как формы организации живой материи, принципиально отличающейся от подвидовых и надвидовых таксонов; 5) непонимание специфики макроэволюционных преобразований и их соотношений с видообразованием. Однако все эти не вполне отчетливые или даже неверные представления по некоторым вопросам совсем не умаляют исторической значимости гениального труда Дарвина и его роли для современной биологии. Указанные неточности соответствуют уровню развития науки во время создания теории Дарвина.

Так, допущение Дарвином прямой эволюционной роли определенной изменчивости и наследования результатов упражнения и неупражнения органов было связано с господствовавшими в его время представлениями о наследственности. Тогда наследственность рассматривали как своего рода «общее свойство» всего организма, присущее ему как целому («слитная наследственность»). С этим связано одно из возражений против теории естественного отбора, выдвинутое *Ф. Дженкином* и казавшееся самому Дарвину очень серьезным. Суть этого возражения сводилась к следующему. Пусть Дарвин прав, и эволюция организмов основывается на незначительных изменениях отдельных особей, первоначально неопределенных по отношению к изменениям внешней среды. Однако поскольку новые полезные признаки первоначально появляются у немногих особей и притом слабо выражены, то при скрещивании с другими особями того же вида, подав-

ляющее большинство которых еще не имеет данного нового признака, неминуемо должно происходить как бы «разбавление» полезного новоприобретения вдвое в каждом последующем поколении. И постепенно новый признак практически исчезнет, распределившись между множеством особей, и будет поглощен консервативным состоянием. Возражения Дженкина были одной из причин, побудивших Дарвина в более поздних изданиях «Происхождения видов» и других сочинениях в большей мере, чем прежде, склоняться к признанию эволюционной роли определенной изменчивости, то есть наследования признаков, приобретаемых организмами под прямым воздействием изменяющихся внешних условий.

### ***1.5 Развитие эволюционной теории в последарвиновский период***

Последарвиновский период характеризовался интенсивным развитием биологии. Дарвинизм внес исторический принцип в изучение живой природы и на этой основе перестроил весь комплекс биологических наук. В итоге сформировалось много направлений эволюционной биологии (эволюционная морфология, физиология, палеонтология, генетика, экология и т. д.). Эволюционное учение коренным образом повлияло на формирование современного научного мировоззрения и на развитие культуры вообще. Вместе с тем для его всестороннего доказательства необходимо было еще глубоко изучить генетические и экологические основы эволюционного процесса, а также его общие закономерности.

Основной причиной победы эволюционной идеи сразу же после опубликования «Происхождения видов» была убедительность приведенных в ней доказательств эволюции. Уже в 1860 г. появляется первый перевод книги Дарвина на немецком языке. В 1862 г. выходит французское ее издание. В 1864 г. публикуется русский перевод «Происхождения видов», а уже в следующем году выходит второе издание.

Ученые многих стран с воодушевлением приняли учение Дарвина. По словам самого Дарвина, главным борцом за дарвинизм в Англии был *Т. Гексли*. В лекциях на тему «Положение человека в природе» Гексли первый привел эмбриологические, морфологические и палеонтологические доказательства родства человека с высшими обезьянами. Глубокое понимание принципа эволюции, талант блестящего полемиста обеспечили Гексли победу в споре с защитником креационизма священником Вильберфорсом. Видные английские ботаники *Дж. Гу-*

кер и Г. Уотсон применили основные положения дарвинизма в своих флористических исследованиях. Г. Уотсон писал Ч. Дарвину: «Вы величайший революционер в естественной истории этого столетия, если не всех столетий». В книге по систематике радиолярий (1862) и в речи на съезде немецких врачей и естествоиспытателей в защиту дарвинизма и с его пропагандой открыто выступил немецкий биолог Э. Геккель.

В России учение Дарвина сразу нашло горячий прием и поддержку. Первое его обстоятельное изложение было опубликовано в 1861 г. *Н. Н. Соколовым*. Одновременно с выходом в свет русского перевода «Происхождения видов» в отечественных журналах появилось около десятка популярных изложений дарвиновского учения, среди них статья *К. А. Тимирязева* «Книга Дарвина, ее критики и комментаторы», написанная им еще студентом. В следующем году статья выходит отдельной брошюрой. Материалистический дух учения Дарвина, новаторский подход к решению проблемы развития были отражены в статьях *Д. И. Писарева* под общим названием «Прогресс в мире животных и растений» (1864).

Вместе с тем в эти же годы возникла оппозиция дарвинизму. Против идеи эволюции сразу же после появления дарвинизма выступили такие известные ученые, как геологи *А. Сэдэжвик*, *Ч. Лайель*, палеонтологи *Р. Оуэн*, *К. Брони*, биологи *П. Флуранс*, *Р. Вирхов* и др. Однако выступления этих ученых не смогли остановить победного шествия эволюционной идеи.

*Формирование эволюционной биологии и развитие дарвинизма.* На протяжении второй половины XIX в. в эволюционной теории сложилась своеобразная ситуация. Казалось бы, если открыт основной закон эволюции – естественный отбор, то именно он должен стать предметом первостепенного внимания, изучаться глубже и всесторонне. В действительности этого не произошло. Во второй половине XIX в. усилия исследователей направляются на изучение не причин, а результатов эволюции. Познание результатов эволюции осуществлялось через решение двух задач: 1) сбор доказательств эволюции и установление родственных связей между разными группами организмов; 2) сбор доказательств адаптивного характера эволюции (единства организационных и приспособительных признаков). Решение этих задач шло соответственно по двум направлениям – филогенетическому и экологическому.

*Филогенетическое направление.* Логически первой проблемой эволюционной теории было доказательство самого факта эволюции. Продолжался сбор прямых и косвенных доказательств эволюции. Интерес многих биологов привлекает также проблема восстановления истории органического мира. Обнаружение промежуточных форм в эволюции видов и более крупных таксонов составляло предмет эволюционной палеонтологии, непосредственно изучающей следы эволюционного прошлого. Палеонтологические находки представляли собой прямые доказательства эволюции. Они свидетельствовали о филогенетическом родстве таксонов. Примером такого рода доказательств явилось сенсационное открытие ископаемой первоптицы археоптерикса как связующего звена между рептилиями и птицами.

Выдающиеся достижения в накоплении прямых доказательств эволюции принадлежали отечественным ученым, прежде всего *В. О. Ковалевскому* – основоположнику эволюционной палеонтологии.

Как уже отмечалось, попытки создать естественную систему в додарвиновский период не увенчались успехом. Сам Дарвин подчеркивал, что «естественная система должна строиться на генеалогии», то есть на эволюционном родстве между таксонами. Для решения этой задачи *Э. Геккель* разработал получивший широкое признание *метод тройного параллелизма* – сопоставления сравнительно-морфологических, эмбриологических и палеонтологических исследований. Например, сравнительной морфологией установлено сходство (гомология) в строении скелета, внутренних органов, кровеносной, дыхательной и других систем у разных групп позвоночных. Параллелизм в закладке и развитии этих органов можно наблюдать в эмбриогенезе позвоночных. Наконец, палеонтологические находки дополнительно показали, что в ходе филогенеза позвоночных элементы скелета формировались у них как гомологичные признаки. Все эти данные свидетельствуют о происхождении позвоночных от единого предка.

Для подтверждения дарвиновского положения о монофилетическом и дивергентном развитии органического мира существенно было показать филогенетическое родство между беспозвоночными и позвоночными. Эту задачу блестяще разрешил отечественный ученый *А. О. Ковалевский* при исследовании эмбриогенеза ланцетника. В эмбриогенезе ланцетника *А. О. Ковалевский* обнаружил ряд особенностей, характерных как для позвоночных (формирование нервной трубки, хорды, кровеносной системы, жабр), так и для беспозвоноч-

ных (тип дробления яйца, развитие сегментарного строения тела, образование органов выделения). На основе исследований А. О. Ковалевского и Мюллера на ракообразных, а также собственных данных Геккель сформулировал *биогенетический закон*: онтогенез есть сжатое повторение филогенеза. Уже в 1870-х годах биогенетический закон стал отправным пунктом для исследования конкретных проблем теории филогенеза.

Опираясь на метод тройного параллелизма, на принципы монофилии и дивергенции, Геккель впервые сделал попытку построить общее филогенетическое древо жизни. В основание филогенетического древа он поместил монеры – гипотетические доклеточные существа. Древо начиналось общим стволом (принцип монофилии) и затем разветвлялось на три царства: растений, протистов, животных. Каждое из царств расчленялось еще на несколько мелких стволов с последующим все более дробным делением (принцип дивергенции). Работы Геккеля и его последователей сыграли важную роль в разработке эволюционной систематики, дали для построения естественной системы такой надежный инструмент, как метод тройного параллелизма.

*Экологическое направление.* Как ни важны были филогенетические исследования для развития эволюционной теории, они лежали преимущественно в области доказательств эволюции и не затрагивали главное положение дарвиновского учения – закон естественного отбора. Фундаментальное значение в этом отношении имели работы, положившие начало экологическому направлению, связанному с изучением адаптации как результата действия естественного отбора. Эта задача была положена в основу новой науки – эволюционной экологии. Внутри экологического направления сложилось несколько областей исследования на основе объединения экологии с классическими дисциплинами – морфологией, физиологией, палеонтологией.

*Эколого-морфологические исследования.* Начало этим исследованиям положил английский энтомолог *Г. Бейтс*. Он впервые обнаружил у тропических бабочек-белянок явление мимикрии. По форме, размерам, расцветке тела и крыльев эти бабочки очень сходны с другими видами бабочек – геликонидами. Возникновение мимикрии на основе образования морфологических адаптаций у вида-подражателя (белянок) Бейтс связывал с отбором, агентом которого являются насекомоядные птицы. Птицы не поедают геликонид, так как они ядовиты. Сходство белянок с геликонидами обеспечивает им и за-

щиту от хищников. Работы Бейтса Дарвин считал очень важными для доказательства творческой роли естественного отбора в выработке защитных адаптации. Исследования Бейтса продолжили английский ученый *А. Уоллес* и немецкие ученые *Ф. Мюллер* и *А. Вейсман* при изучении так называемых пассивных адаптаций (покровительственные и предупреждающие окраски, защитные структуры в виде костных, роговых, хитиновых покровов и т. п.).

*Эколого-физиологические исследования.* Одним из основоположников этого направления в ботанике был *К. А. Тимирязев*. Дарвиновское учение он считал исходной методологической основой исследований адаптивности физиологических явлений. Дарвинистская позиция помогла Тимирязеву в исследовании биологического значения зеленого цвета растений. Экспериментальными работами он доказал функциональную связь между зеленой окраской листьев (наличием хлорофилла) и фотосинтезом, отметив, что эта важнейшая для всего живого планеты адаптация возникла под действием отбора.

Комплекс исследований защитных свойств организмов на клеточном и тканевом уровнях был начат *И. И. Мечниковым*. Впервые на медузах, а затем на других организмах он установил, что у животных, имеющих мезодермальные ткани, инородные тела разрушаются подвижными паренхимальными клетками, названными им фагоцитами. Далее он показал, что обычное внутриклеточное пищеварение у простейших с усложнением организации в ходе эволюции начинает выполнять и защитную функцию, а у позвоночных и человека становится исключительно защитной адаптацией. Открытие Мечниковым фагоцитоза послужило основой для создания учения о воспалении и иммунитете и явилось блестящим примером творческого применения идей дарвинизма для решения частных биологических и медицинских проблем.

*Эколого-палеонтологические исследования.* Попытка же связать данные палеонтологии с теорией естественного отбора принадлежала *В. О. Ковалевскому* – основоположнику эколого-палеонтологического направления в исследовании адаптации. Детально изучив эволюцию семейства лошадиных, *В. О. Ковалевский* показал, что эволюция лошади началась с предковой формы размером с собаку и проходила путем дивергенции и вымирания боковых ветвей через ряд промежуточных форм.

Как ни велико было значение всех этих исследований для укрепления эволюционной теории, они пока только косвенно доказывали правильность дарвиновской концепции эволюции. Слаба была экспериментальная база дарвинизма, еще не созрели объективные условия для систематического экспериментального изучения ни отдельных факторов эволюции – наследственной изменчивости, борьбы за существование, ни ее основной движущей силы – естественного отбора. Все эти обстоятельства стали одной из главных причин возникновения течений внутри самого дарвинизма.

С середины 60-х годов взгляды сторонников учения Дарвина расходятся. Одни из них (большинство) придерживались классического дарвинизма, другие были сторонниками направления, названного ламарко-дарвинизмом. Позднее возникло еще одно направление – неodarвинизм.

Основу *классического дарвинизма* составляло учение о естественном отборе как главной движущей силе эволюции, но в качестве подчиненных факторов признавались также прямое приспособление и наследование приобретенных признаков. Такую точку зрения разделяли сам Ч. Дарвин, Т. Гексли, В. О. Ковалевский, И. И. Мечников, Ф. Мюллер, К. А. Тимирязев и другие известные ученые.

В *ламарко-дарвинизме* отбору и прямому приспособлению отводилась одинаковая роль в эволюции. Изменчивость и наследование измененных признаков рассматривались в качестве факторов, непосредственно создающих адаптацию организмов. Следовательно, отождествление изменчивости и приспособления по существу исключало необходимость отбора в эволюционном процессе. Сторонников подобной точки зрения было немного, среди них видные эволюционисты Э. Геккель, Г. Спенсер, М. Неймайр и др.

*Неodarвинизм* – направление, возникшее в 80-х годах в основном благодаря работам немецкого биолога А. Вейсмана, который смело и последовательно отстаивал положение о естественном отборе как единственном подлинно творческом факторе эволюции. Вейсман и его немногочисленные последователи решительно выступили против любых попыток объединения дарвинизма и ламаркизма. Они привели много данных, доказывающих несостоятельность ламаркистских принципов. В их числе пассивные адаптации (например, покровительственные окраски, мимикрия, защитные панцири), которые не могли возникнуть вследствие упражнения органов, а также факты, опровер-

гающие принцип наследования приобретенных признаков (например, возникновение сложных инстинктов у рабочих пчел, не участвующих непосредственно в размножении).

Таким образом, до конца XIX в. проблема движущих сил эволюции разрабатывалась преимущественно логическим путем, лишь с ограниченными попытками собрать прямые доказательства дарвиновской концепции, в том числе экспериментальные.

Перелом наступил после описания мутационной изменчивости и анализа на фактической основе ее роли в эволюции. Впервые это сделал русский ботаник *С. И. Коржинский*. Коржинский обратился к изучению изменчивости культурных форм и пришел к выводу, что они возникают сразу, путем резких изменений. Коржинский подметил ряд существенных особенностей изменчивости: изменения затрагивают самые различные признаки; они возникают случайно (ненаправленно); все изменения признаков устойчиво наследуются; они имеют резко выраженный скачкообразный характер; наследственная изменчивость может быть полезной, вредной, нейтральной. Одновременно с *С. И. Коржинским* описанные им особенности изменчивости отметил голландский ботаник *Г. де Фриз*. Он ввел понятие «мутация».

Новый этап в развитии дарвинизма был связан с точными количественными наблюдениями, а затем и более глубокими экспериментальными исследованиями причин эволюции, в первую очередь естественного отбора. Первые опыты по отбору были поставлены, чтобы выяснить причину эволюции покровительственных окрасок у насекомых. Английские энтомологи *Е. Паультон* и *С. Сандерс* наблюдали избирательное уничтожение птицами куколок бабочки-крапивницы, помещенных на различный цветовой фон среды (на крапиву и стволы деревьев). В большем количестве сохранились куколки, прикрепленные к крапиве, то есть к субстрату, на котором обитает бабочка-крапивница в естественной среде.

Первые исследования естественного отбора как причины образования рас у растений провели в начале века австрийский ботаник *Р. Ветштейн* с сотрудниками и русский ботаник *Н. В. Цингер*. Изучение *Н. В. Цингером* происхождения сезонных рас сорняка погремка показало, что данный процесс осуществлялся благодаря формированию раннесозревающей весенней и позднеосозревающей осенней расы. Причиной разделения на расы оказался летний покос трав. Скашивание травостоя послужило причиной образования и низкорослых



форм растений, например лебеды, поскольку низкорослые особи не скашивались.

Таким образом, второй этап связан с переходом в конце XIX в. от описательного и сравнительного методов изучения эволюции к экспериментальным исследованиям отбора как причины возникновения и сохранения адаптации и к изучению в природных условиях отбора как причины образования разновидностей и видов. На фактическом материале была дана характеристика наследственной изменчивости как исходного фактора эволюции. Вместе с тем эволюционная теория этого этапа переживает резкое обострение борьбы между дарвинизмом и другими направлениями и общий кризис эволюционной теории, продолжавшийся до середины 20-х годов XX в.

Главной причиной кризиса эволюционной теории было неправильное обобщение генетиками двух основных открытий: установления корпускулярной природы наследственных факторов (генов) и выявления мутационной изменчивости. Обнаружение еще в 1865 г. *Г. Менделем* факта несмешиваемости признаков при скрещиваниях (расщепление во втором поколении) снимало одно из главных возражений классическому дарвинизму – гипотезу английского инженера Ф. Дженкина о «слитной наследственности». К началу XX в. накопился достаточный материал по наследственной изменчивости как исходной предпосылки естественного отбора.

Однако многие основоположники генетики (*Г. де Фриз*, *В. Иоганнсен*) резко противопоставили данные своих исследований дарвинизму. Наследственная изменчивость рассматривалась ими в качестве главного и непосредственного фактора эволюции, а отбору отводилась второстепенная роль браковщика неудачных мутантных и гибридных форм.

Выступление первых генетиков против учения Дарвина вылилось в широкий фронт, объединивший несколько течений под общим названием «генетического антидарвинизма». На передовых позициях стояла концепция мутационизма, наиболее разработанная в труде *Г. де Фриза* «Мутационная теория». Мутационисты считали, что глубоко познать механизм эволюции можно лишь путем изучения скачкообразной наследственной изменчивости. Они отрицали концепцию «линнеевского» вида, то есть понятие о виде как сложной системе более мелких форм. Вместо нее была предложена трактовка вида как генетически

далее не разложимой единицы, отличающейся от другой подобной единицы лишь по одному наследственному признаку.

Факты устойчивости доминантных признаков некоторыми генетиками воспринимались как доказательство их неизменности. Исходя из такого представления, автор концепции «гибридогенеза» *Дж. Лотси* полагал, что видообразование есть всего лишь процесс перекомбинирования генов при скрещиваниях, а не их изменения путем мутаций, а уж тем более не результат постепенного накопления мелких мутаций отбором.

По мнению *А. Кено*, полезные признаки возникают не путем постепенного отбора или прямого приспособления, а появляются внезапно, в результате одноразовой мутации. Но главное здесь заключается в том, что вначале эти признаки существуют в качестве нейтральных, как бы ожидая в состоянии готовности благоприятной ситуации для своего проявления. Например, считалось, что обитатели пещер произошли от их наземных предков, уже имевших редуцированные глаза и непигментированные покровы тела.

Серьезным выступлением против дарвинизма на ранних порах развития экспериментальной генетики были выводы *В. Иоганнсена* из опытов по изучению роли отбора в «чистых линиях» у фасоли. Иоганнсен обнаружил, что в пределах генетически однородного материала (одной чистой линии) в процессе отбора сохраняется средняя норма, то есть средние массы, и размеры семян не сдвигаются ни в сторону их увеличения, ни в сторону уменьшения. Когда отбор проводился в популяциях, смешанных из чистых линий, результатом его действия оказывалось только выделение этих линий без их генетического изменения.

Позднее стало ясно, что в выводах Иоганнсена не могли быть учтены два момента. Во-первых, изменчивость в чистых линиях определяется внешними факторами (модификационная изменчивость), и, если при этом генотип остается неизменным, отбор модификаций не приведет к преобразованию нормы реакции генотипа. Во-вторых, в популяциях (в том числе и в чистых линиях-клонах) постоянно возникают мутации, изменяющие генотип и создающие материал для отбора.

Кризис в науке ошибочно рассматривать как показатель ее депрессии и застоя. В эволюционной теории кризис не ограничивался негативными выступлениями против дарвинизма. Он способствовал

быстрому накоплению данных для разработки учения о естественном отборе. Закономерное следствие кризиса в науке – это возрастание числа новых концепций. Часть из них содержит в себе ценные идеи, которые затем входят в научную теорию. Мутационисты обнаружили многочисленные факты изменчивости и описали их с таких важных сторон, как скачкообразный характер и свойство наследования измененных признаков, их дискретность и сохранение при скрещиваниях в следующих поколениях. В концепции гибридогенеза подчеркивалась эволюционная роль комбинативной изменчивости. Йоганнсен первым поставил на экспериментальную основу исследование действия отбора с точным количественным учетом его результатов.

Естественным выходом из кризиса было осознание ошибочности противопоставления генетики дарвинизму, осознание того, что генетика изучает один из факторов эволюции – наследственную изменчивость. Кризис продолжался до тех пор, пока новые факты позволили сделать ряд важнейших обобщений, которые вывели эволюционную теорию на путь синтеза дарвинизма с генетикой, экологией и экспериментальной микросистематикой, то есть на создание синтетической теории эволюции.

### ***1.6 Неоламаркизм и попытки его экспериментального доказательства***

Кризис дарвинизма и недопонимание роли генетики в объяснении эволюционных проблем способствовали возрождению ламаркистских взглядов, то есть появлению неоламаркистского течения. Неоламаркизм не представляет собой единой целостной концепции: различные ученые, склонные по тем или другим причинам разделять ламаркистские идеи, чаще всего принимают лишь одну из двух сторон теории Ламарка, либо автогенетический подход к объяснению прогресса и направленности эволюции, либо эктогенетические взгляды на развитие приспособлений организмов к изменяющимся условиям внешней среды. Автогенетические идеи в духе ламаркизма выдвигали Э. Коп, Г. Осборн, О. Шиндевольф, П. Тейяр де Шарден, Л. С. Берг. В концепциях этих авторов в разных вариантах организмам приписывается «стремление» к прогрессу, к усовершенствованию. Сущность этих взглядов принципиально не отличается от идеи Ламарка о градации: это телеологические и метафизические концепции, подменяющие объяснение наблюдаемых в природе процессов и явлений декларированием неких «изначальных свойств» живой материи.

Гораздо большее число сторонников находят эктогенетические взгляды, согласно которым эволюционные изменения организмов являются результатом целесообразной их реакции на изменения внешних условий. В разных вариантах эктогенетические идеи высказывали такие известные ученые, как Э. Геккель, Э. Коп, Г. Спенсер, К. Негели, Ф. Вайденрайх, Е. С. Смирнов, Л. Ш. Давиташвили и некоторые другие.

Сущность воззрений ученых, стоящих на позициях эктогенеза, сводится к признанию так называемой адекватной соматической индукции, под которой понимается способность организмов передавать по наследству модификационные изменения, возникающие в онтогенезе как приспособления к внешним условиям. Но нужно понимать, что модификационные изменения не являются наследственными, они не затрагивают генотип особи, следовательно, модификации соматических структур не оказывают никакого воздействия на половые клетки и не передаются следующему поколению.

Таким образом, адекватная соматическая индукция, на признании которой основываются неоламаркистские концепции, представляется в принципе невозможной. Однако неоламаркисты пытались доказать свои взгляды разного рода наблюдениями и экспериментами. Например, попыткам доказать наследственные изменения организмов под прямым воздействием изменяющихся внешних условий были посвящены многие работы П. Каммерера, выполненные в 1910-1923 годах. Упомянем из их числа достаточно показательные эксперименты с протеями и пятнистыми саламандрами.

Пещерные земноводные протеи в норме обладают недоразвитыми глазами и слабо пигментированной кожей. Каммерер выращивал протеев в лаборатории на свету и при более высокой температуре, чем в природных местообитаниях этих животных. В первом же поколении у протеев в лабораторных условиях кожа становилась темной, а глаза развивались в значительно большей степени, чем в природе. При этом протеи переходили к откладке яиц вместо живорождения, обычного для них в пещерных водоемах, где температура воды ниже 15°C. Эти результаты Каммерер интерпретировал как пример изменений организма, обусловленных изменениями внешней среды и наследуемых.

Однако на деле все обстоит как раз наоборот, что было справедливо отмечено Э. Гийено и А. Н. Северцовым. Способ размножения, недоразвитие глаз и пигментации покровов – признаки, развившиеся

у протей в результате приспособления к жизни в пещерах в течение многих тысяч поколений. Опыты Каммерера показали, что эти признаки как таковые ненаследственны, поскольку в первом же поколении они модифицировались к состоянию, которое было, вероятно, присуще предкам протей до их перехода к пещерной жизни. Очевидно, сильная или слабая пигментация покровов, большая или меньшая степень развития глаз, откладка яиц или живорождение представляют собою разные модификации, то есть фенотипические варианты, развивающиеся в разных условиях на основе одной и той же нормы реакции остающегося неизменным по этим признакам аппарата наследственности. Таким образом, наблюдения Каммерера показали, вопреки его собственному мнению, как раз ненаследственный характер рассмотренных им признаков протей.

Наиболее известны опыты Каммерера с пятнистыми саламандрами. Окраска этих земноводных состоит из черных и желтых пятен неправильной формы. При содержании личинок саламандр на желтом фоне субстрата у животных развивалось преобладание желтой, а на черном фоне – более темной окраски. Эти особенности сохранялись и усиливались в следующем поколении при содержании саламандр на том же фоне, но изменялись в обратном направлении при помещении на другой фон. Последнее показывает, что и в этом случае имеет место модификационное изменение окраски в соответствии с фоном внешней среды (вообще нередкое явление среди земноводных), но, кроме того, в данной работе Каммерера проявилась характерная методическая ошибка, которую часто допускают неоламаркисты.

В подобных случаях экспериментатор использует не чистую линию организмов, состоящую из генетически однородных особей, а случайную выборку, включающую организмы с разным наследственным состоянием изучаемого признака. В природных популяциях саламандр имеется значительная индивидуальная изменчивость окраски с наследственно обусловленным преобладанием черного или желтого цвета у различных особей. В эксперименте, подобном поставленному Каммерером, используются генетически разнокачественные особи, которые по-разному реагируют на фоновую окраску субстрата. Экспериментатор выбирает для дальнейших исследований тех животных, которые «лучше реагируют» на изменение условий (то есть тех, которые с самого начала наследственно предрасположены к большему развитию черной или желтой окраски в соответствующих

вариантах опыта). Естественно, что эти особи передают потомству свой наследственный признак, который не приобретен ими в ходе эксперимента, а существовал уже в природных популяциях как вариант изменчивости данного вида. Во всех подобных случаях экспериментатор производит своего рода «бессознательный искусственный отбор» в первоначально гетерогенной популяции, который и обуславливает изменение среднего состояния признака в следующем поколении в желательном для экспериментатора направлении.

Следует отметить еще, что Каммерер не регистрировал каких-либо точных количественных характеристик, все его описания сделаны на обобщенном качественном уровне (более темная или более светлая окраска). К. Гербст, повторивший опыты Каммерера, применил более точную регистрацию изменений цвета и пришел к выводу, что наметившиеся у личинок саламандр модификационные изменения окраски не сохраняются после метаморфоза у взрослых особей.

В 50-е гг. энтомологи *Е. С. Смирнов, С. И. Келейникова и Г. В. Самохвалова* выкармливали тлей *Neotyzus circumflexus* на мало-пригодных для питания этого вида растениях (вместо вики – на красном перце, горчице, гречихе и др.). Это сначала приводило к снижению плодовитости, а в опытах Самохваловой – также к повышенной смертности тлей, но начиная с седьмого-девятого поколений, происходило постепенное «привыкание» насекомых к новым кормам, выразившееся в увеличении плодовитости (и снижении смертности в опытах Самохваловой). При этом проявлялись морфологические различия с исходной популяцией тлей в рисунке кутикулы спинки, что Самохвалова трактовала как возникновение новой формы тлей. Совершенно очевидно, что и в этом случае речь идет о генетически гетерогенном исходном материале, включавшем тлей с разной наследственной способностью использовать новые корма, скоррелированной с особенностями склеротизации спинки насекомого. В ряду последовательных поколений происходил отбор именно этих изначально наиболее устойчивых к новым условиям особей, и в ходе эксперимента была выделена посредством отбора из разнородных особей линия насекомых, лучше усваивающих необычные корма.

Таким образом, наблюдения и эксперименты, которые пытались использовать для подтверждения неоламаркистских идей, либо являются примерами модификационной изменчивости, ошибочно принимаемой за появление новых наследственных признаков, либо пред-

ставляют собой результат отбора в генетически неоднородной популяции, либо недостоверны.

### ***1.7 Формирование синтетической теории эволюции***

Для формирования синтетической теории эволюции огромную роль сыграли генетико-экологические исследования эволюции. Крупным шагом в изучении закономерностей наследования были работы *Т. Моргана* и его сотрудников, заложившие основы хромосомной теории наследственности. В итоге этих исследований были углублены фундаментальные понятия классической генетики (понятие гена, генотипа и фенотипа), описаны разнообразные типы генных и хромосомных мутаций, открыты явления рекомбинации при кроссинговере.

Многолетними исследованиями на львином зеве и других растениях *Э. Баур* доказал существование в популяциях множества мелких мутаций, охватывающих широкий спектр преимущественно физиологических признаков. По данным Баура, в некоторых линиях львиного зева частота малых мутаций достигала относительно большой величины (до 5%).

Мутации были получены и в лаборатории воздействием радиевых и рентгеновских лучей на дрожжах (*Г. А. Надсон, Г. С. Филиппов*) и на дрозофиле (*Г. Мёллер*). Затем рентгеномутации удалось обнаружить на растениях, в частности на пшенице (*Л. Н. Делоне, А. А. Сапегин*). Данные этих экспериментов доказали, что мутации вызываются внешними причинами и не направлены в сторону приспособления, то есть носят случайный характер. Данные по мутационной изменчивости обосновали дарвиновское положение о неопределенной наследственной изменчивости как поставщике материала для естественного отбора.

Крупный вклад в создание эволюционной генетики внес *С. С. Четвериков*. Одним из первых он показал объективную необходимость объединения генетики с дарвинизмом. Четвериков сделал ряд обобщений, заложивших основы учения о генетической структуре природных популяций. Во-первых, естественно протекающий мутационный процесс все время поставляет новый материал, обогащая тем самым генофонд популяций, делая его все более разнообразным (гетерогенным). При этом мутанты по всей популяции распределяются неравномерно, а концентрации мутаций в различных частях популяций оказываются неодинаковыми. Во-вторых, большая часть мутаций находится в рецессивном состоянии (скрывается в гетерозиготах).

Скрытые рецессивные мутации обнаруживались при скрещивании в результате выщепления рецессивных аллелей в гомозиготах. Общий вывод С. С. Четверикова сводился к утверждению, что популяции, как «губки», насыщены малыми рецессивными мутациями, которые составляют неисчерпаемый материал для эволюции. Вывод Четверикова о насыщенности генофонда популяций рецессивными мутациями подтвердили далее советские ученые *Н. П. Дубинин, Д. Д. Ромашов*.

Большая роль в создании эволюционной генетики принадлежала другому советскому ученому – *А. С. Серебровскому*. Он обратил внимание на статистический характер отбора, то есть на возможность его действия в совокупностях особей – популяциях. Заслугой его было изучение закономерностей распространения генов в связи с особенностями местообитания популяций, что положило начало созданию новой науки – геногеографии. Известные исследования *Н. И. Вавилова* о центрах происхождения культурных растений на основе изучения генетического состава их родоначальных предков были, по существу, фундаментальным практическим воплощением идей Серебровского по геногеографии животных.

Для познания генетических основ эволюции велико было значение работ в области эволюционной цитогенетики. Она изучает строение хромосомных аппаратов, их изменения в процессе эволюции и роль этих изменений в видообразовании. Главная заслуга в создании эволюционной цитогенетики принадлежала отечественным ботаникам *Г. А. Левитскому, М. С. Навашину, Г. Д. Карпеченко, Л. И. Делоне*.

К 30-м годам работами английских ученых *Р. Фишера, Дж. Холдейна, С. Райта* была создана математическая теория эволюции, позволяющая формализованно описывать изменения генетической структуры популяций. Несмотря на значительную долю упрощения реальных процессов, полученные этими авторами математические выводы приблизили эволюционную теорию к точным наукам.

Работы эволюционных экологов 20-30-х годов были знаменательны тем, что они вновь включили в свои исследования борьбу за существование как важнейшего фактора эволюции. В эти годы синтез дарвинизма с экологией осуществлялся в основном исследованиями колебаний численности популяций, регулируемых борьбой за существование, внутри- и межвидовой конкуренцией. В целом же исследования борьбы за существование как фактора эволюции проводились по трем направлениям: экспериментальному, математико-



экспериментальному и основанному на обобщениях полевых наблюдений.

*В. Н. Сукачев* сделал важный вывод о том, что борьба за существование есть реальный факт, что она в итоге неизбежно приводит к адаптивным эволюционным преобразованиям. Именно поэтому работы *В. Н. Сукачева* были признаны впоследствии классическими и вошли во многие сводки работ по эволюционной теории.

Второе направление в синтезе дарвинизма с экологией было связано с созданием математической теории борьбы за существование. Математическая формализация экологических процессов строилась на описании колебаний численности в сопряженных системах «хищник – жертва». Одним из первых экспериментальную проверку выводов математической теории борьбы за существование провел отечественный ученый *Г. Ф. Гаузе*. Он поставил ряд простых, но очень наглядных опытов по изучению борьбы за существование внутри одного и между разными видами инфузорий. Гаузе доказал, что борьба за существование ведет к отбору как среди хищников, так и среди жертв. Широко вошел в мировую литературу «принцип Гаузе», согласно которому виды с одинаковыми экологическими требованиями не могут длительно существовать на одной территории. Опыты Гаузе убедительно подтвердили дарвиновский принцип дивергенции.

Третье направление заключалось в полевых исследованиях колебаний численности популяций с обработкой статистических данных. Наблюдаемые колебания численности популяций животных по годам подтверждали положение *Ч. Дарвина*, что тенденция организмов к безграничному размножению сдерживается борьбой за существование.

В 20-30-е годы борьба за существование стала исследоваться в единстве с другими факторами эволюции: колебаниями численности, миграцией, изоляцией, а также с естественным отбором. Данные исследований подготавливали почву для понимания борьбы за существование как сложного целостного процесса.

Начавшееся в 20-х годах объединение дарвинизма с экологией, генетикой принято считать периодом оформления синтетической теории эволюции как современного этапа в развитии дарвинизма.

Одной из первых работ, заложивших основы синтетической теории эволюции была работа *Ф. Г. Добжанского* «Генетика и происхождение видов» (1937). Основное внимание в этой работе направлено на изучение механизмов перестройки генетической структуры популяций в зависимости от совокупного действия нескольких факторов и

причин эволюции. В их число были включены наследственная изменчивость, колебания численности популяций, естественный отбор, миграция, репродуктивная изоляция новых форм, возникающих внутри вида. После работы Добжанского миграция и изоляция стали рассматриваться дарвинистами в качестве особых факторов эволюции наряду с наследственной изменчивостью и отбором.

Вклад в создание синтетической теории эволюции внес *И. И. Шмальгаузен*. На протяжении всего нескольких лет он опубликовал большое количество работ, новаторская разработка которых выдвинула Шмальгаузена в число наиболее видных создателей синтетической теории эволюции. Наиболее значительные из этих работ – «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938), «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939), «Факторы эволюции» (1946).

Видное место среди фундаментальных работ по созданию синтетической теории эволюции занимает книга *Дж. Гексли* «Эволюция. Современный синтез» (1942). На основе данных генетики популяций, экологии, эмбриологии, биогеографии автор раскрывает проблемы борьбы за существование, естественного отбора, адаптации, видообразования.

Крупный шаг в объединении систематики с теорией эволюции, генетикой, экологией представляли коллективная монография «Новая систематика» (1940) и книга *Э. Майра* «Систематика и происхождение видов» (1942). Этими работами были заложены основы концепции «биологического вида», учитывающие комплекс критериев вида: морфофизиологического, генетического, эколого-географического.

Было бы ошибкой сказать, что классические направления эволюционной биологии оказались вытесненными в связи с формированием синтетической теории эволюции. Выдающееся значение в разработке проблем, в частности эволюционной морфологии, имели труды *А. Н. Северцова*. Он создал учения об изменениях онтогенеза как источнике филогенетических преобразований, о главных направлениях эволюционного процесса, о способах функциональных преобразований органов.

Подводя краткие итоги, отметим основные достижения современной эволюционистики по отношению к классической теории Ч. Дарвина. В области микроэволюции: выяснена сущность изменчивости и наследственности организмов; исследована природа биологического вида, показана его сложная популяционная структура; выяснена роль популяций в эволюционном процессе; открыты новые факторы

и механизмы эволюционного процесса (дрейф генов, полиплоидизация, гибридизация); получила дальнейшее развитие теория естественного отбора. В области макроэволюции: выяснена сущность макроэволюции и ее соотношение с элементарными эволюционными изменениями; установлен ряд эмпирических закономерностей макрофилогенеза; показана эволюционная роль преобразований онтогенеза; проделан анализ причин направленности и неравномерности темпов макрофилогенеза; выяснены сущность и причины прогрессивной эволюции.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. В чем состоит прогрессивность и ошибочность идеи «лестницы существ» Аристотеля?
2. Каковы особенности эволюционных воззрений ученых эпохи Средневековья?
3. В чем состояла суть спора между креационистами и трансформистами XVIII-XIX века?
4. Сопоставьте фамилию ученого и его научные заслуги:

В. Гете	Создатель клеточной теории
Т. Шванн	Автор «закона зародышевого сходства»
К. Бэр	Основатель палеонтологии
Ж. Кювье	Создатель систематики организмов
К. Линней	Основатель сравнительной морфологии
5. Сформулируйте основные положения эктогенетической концепции Ж. Б. Ламарка.
6. Какие виды изменчивости организмов выделял Ч. Дарвин? Охарактеризуйте их.
7. Каковы результаты действия естественного отбора, по Ч. Дарвину?
8. Какие положения современной генетики опровергают концепции неоламаркистов, основанные на существовании «адекватной соматической индукции»?
9. Почему современный этап развития эволюционного учения называют синтетической теорией эволюции?

## Глава 2. Современные методы изучения эволюционного процесса

### 2.1 Палеонтологические методы изучения эволюции

По существу, все без исключения методы палеонтологии, как науки об ископаемых организмах, могут рассматриваться как методы изучения эволюционного процесса. Рассмотрим более подробно лишь главнейшие палеонтологические методы изучения эволюции: выявление ископаемых промежуточных форм, восстановление филогенетических рядов и обнаружение последовательности ископаемых форм.

*Ископаемые переходные формы* – формы организмов, сочетающие признаки более древних и молодых групп (рис. 5). Поиски и детальные описания таких форм служат важными методами восстановления филогенеза отдельных групп. Яркий представитель переходных форм – ископаемая *Ichthyostega*, позволяющая связать рыб с наземными позвоночными. Наиболее древние наземные позвоночные из группы стегоцефалов также сохраняют некоторые рыбообразные черты. Переходными формами от рептилий к птицам являются юрские первоптицы *Archaeopteryx* с длинным, как у рептилии, хвостом, несросшимися позвонками и брюшными ребрами, развитыми зубами. Тело их было покрыто хорошо развитыми перьями, передние конечности превращены в типичные крылья. Последний из рассматриваемых в этой связи примеров – звероподобная рептилия *Lusaeonops* из группы терапсид. Развитие большой зубной кости, вторичного костного неба, типичная для млекопитающих дифференцировка зубов на клыки, резцы и зарезцовые зубы, как и многие другие черты, делали общий облик этого животного похожим на хищных млекопитающих. Но по ряду основных черт строения и образу жизни это были настоящие рептилии.

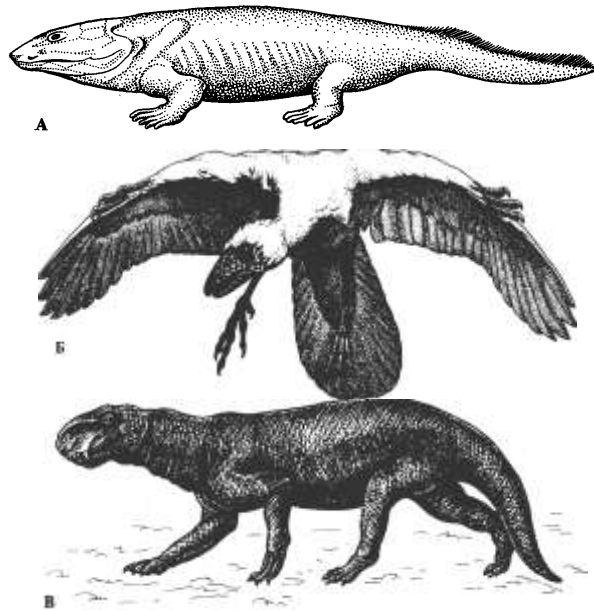


Рис. 5. Примеры ископаемых переходных форм:  
 А – *Ichthyostega*; Б – *Archaeopteryx*; В – *Lycaenops*

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

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

К настоящему времени известно довольно много палеонтологических рядов: лошадей, носорогов, слонов. Анализ эволюционного ряда лошадей (рис. 6) начат еще в выдающихся исследованиях основателя эволюционной палеонтологии В. О. Ковалевского (1842-1883).

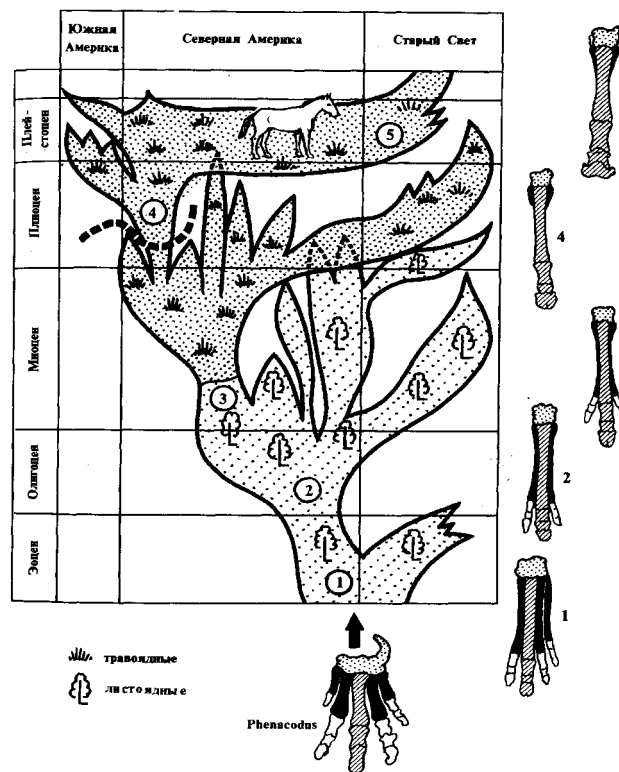


Рис. 6. Эволюционное древо семейства лошадиных (Equidae).  
 Видна постепенная смена листоядных форм травоядными  
 и сокращение числа пальцев от пяти до одного:  
 1 – Eohippus, 2 – Miohippus, 3 – Parahippus, 4 – Pliohippus, 5 – Equus

На примере анализа ствола лошадиных видна постепенность процесса эволюции, то, как сменяющие друг друга ископаемые формы приобретали все большее сходство с современными. При сравнении эоценового эогиппуса с современной лошадью трудно убедительно доказать их филогенетическую связь. Наличие многих последовательно сменяющих друг друга форм на обширных пространствах ряда континентов (эволюция лошадей происходила в основном в Северной Америке и Евразии, хотя некоторые формы проникли и в Южную Америку) позволило построить филогенетический ряд с высокой степенью достоверности. На этом же примере видно, что речь идет не просто о ряде форм, а о более сложных пространственно-временных отношениях групп. Развитие таких сменяющих друг друга пучков, или вееров, форм, чрезвычайно характерно для отдельных стволов любых групп в процессе эволюции.

*Последовательность ископаемых форм.* Палеонтологические ряды конструируются на основании анализа отдельных разрозненных находок, относящихся к разным территориям. При этом всегда остается вероятным, что какие-то формы, жившие в прошлом,

выпадают из-за отсутствия достаточно представительного материала. Однако современная палеонтология дает еще одно неопровержимое документальное свидетельство эволюционных процессов, протекавших в отдельных группах.

При определенных благоприятных условиях сохраняются в ископаемом состоянии в одном и том же месте все вымершие формы группы. При послойном анализе таких отложений можно получить истинную последовательность возникновения и изменения форм в эволюции.

Таким образом, палеонтологические методы являются ведущими при изучении процессов макроэволюционных (текущих обычно в масштабах сотен миллионов лет), но палеонтологические методы не могут быть применены, как правило, при изучении микроэволюционных процессов – во временных масштабах сотен и тысяч лет.

## ***2.2 Биogeографические методы изучения эволюции***

Биogeография дает в руки исследователей методы, позволяющие проанализировать общий ход эволюционного процесса в самых разных масштабах.

*Сравнение флор и фаун.* В конце триасового периода материк Пангея начал раскалываться на два сверхконтинента: северный – Лавразию и южный – Гондвану. Гондвана в свою очередь разделилась на южноамерикано-африканский континент, Австралию вместе с Антарктидой и огромный остров, который много лет спустя «причалит» к Азии, образуя Индостан. В конце юрского периода Лавразия начинает раскалываться на Северную Америку и Евразию. Но Южная Америка и Африка (вместе с Мадагаскаром) еще образуют монолит. Следы этого бывшего единства сохраняются в современной фауне. Таковы ящерицы – игуаны Мадагаскара и Южной Америки, многочисленные сомовые и харациновидные рыбы Южной Америки и Африки.

В конце мела – начале палеоген-неогена расположение материков начинает приближаться к современному. Возникает Атлантический океан, пока еще не очень широкий (через него из Африки в Южную Америку перебираются примитивные обезьяны и древесные дикобразы). Начинает намечаться разрыв между Австралией и Антарктидой. Мадагаскар отрывается от Африки и становится заповедником древних форм. Индостан движется на север, чтобы

в итоге, столкнувшись с Азией, закрыть древнее море Тетис и породить Гималаи. Но Лавразия еще не разделилась окончательно, и обмен организмами между Старым и Новым Светом продолжается.

Проанализируем несколько примеров сходства и различия населения отдельных территорий с эволюционной точки зрения. Фауна млекопитающих, характерная для Восточной Европы, сохраняется в основном такой же и за Уралом – в Северной Азии. Это объясняется тем, что на всей огромной территории Северной Евразии нет особых преград для расселения крупных и средних по величине млекопитающих. Фауна млекопитающих Северной Африки очень близка к таковой Северной Азии, и различие не превышает, как правило, родового ранга. Для фауны Северной Америки, так же как и для фауны Северной Евразии, характерны такие млекопитающие, как лоси, куницы, норки, россомахи, белые медведи, пищухи, летяги, бурундуки, сурки, суслики и многие другие близкие формы. Сходство фауны рассматриваемых территорий определяется тем обстоятельством, что сравнительно недавно существовал широкий «мост» между отделенными ныне континентами Евразии и Северной Америки – Берингия. Всего лишь миллион лет назад, как показывают палеогеографические данные, эти континенты были связаны друг с другом.

Сравним фауну млекопитающих Северной и Южной Америки. Несмотря на большую территориальную близость этих континентов, различия между фаунами оказываются огромными. Число эндемичных родов в Южной Америке достигает 80%. Только здесь живут ленивцы, муравьеды, броненосцы – представители отряда неполнозубых млекопитающих. Не меньшие отличия и у орнитофауны Южной Америки. Такое своеобразие животного населения этой части планеты объясняется тем, что на протяжении десятков миллионов лет Южная Америка была полностью изолирована от остальных континентов. Несколько раз возникавший узкий Панамский перешеек не мог обеспечить широкого обмена фауной. В сходном положении оказалась и Австралия: на протяжении более 120 млн. лет она не соединялась с другими материками. За это время на австралийском материке самостоятельно, без влияния со стороны других фаун, развивались сумчатые и клоачные млекопитающие.

*Особенности распространения близких форм.* В некоторых реках Англии и Ирландии в настоящее время встречаются три вида пресноводных сига рода *Coregonus*. В недавнем прошлом вся Северо-



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

*Островные формы.* Фауна и флора островов оказывается тем более своеобразной, чем глубже и дольше эти острова были изолированы от основной суши. Так, например, сравнительно недавно потерявшие связь с материком Британские острова имеют фауну с небольшим числом автохтонных (возникших именно здесь) видов. К последним относятся куропатка граус, два вида полевок, несколько пресноводных сигов, ряд улиток и некоторое число видов мелких насекомых. С другой стороны, давно обособившийся (десятки миллионов лет) от африканского материка остров Мадагаскар имеет фауну настолько своеобразную, что выделяется в особую зоогеографическую подобласть: из 36 родов млекопитающих 32 рода эндемичны; из 127 родов птиц эндемична почти половина.

Детальный анализ островной фауны позволяет восстановить пути эволюции группы близких видов. Со времени Ч. Дарвина классическим примером такого рода считается эволюция галапагосских вьюрков. 13 видов этих вьюрков обитают ныне на Галапагосах и острове Кокос (в нескольких сотнях километров к северу). Возраст Галапагосских островов – не более нескольких миллионов лет. Какой-то предок современных галапагосских вьюрков попал сюда, вероятно, задолго до других воробьиных птиц и обитал в изоляции от континентальных видов.

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

в окрестностях пещер. Так, например, ближайшие родичи обитающей в знаменитой Мамонтовой пещере в штате Кентукки (Северная Америка) слепой рыбы (*Amblyopsis spelaea*) – обычные обитатели водоемов этого района.

Сходное положение складывается при обитании организмов в изолированных горных районах. Склоны Килиманджаро и Кении (Африка), разделенные всего 300 километрами плоскогорья, имеют сходное население; 18 видам горно-лесных млекопитающих (обезьяны, белки, даманы и др.) со склонов горы Кения соответствуют 18 близкородственных, но все же иных видов со склонов Килиманджаро.

*Прерывистое распространение.* Убедительными эволюционными «документами» служат факты так называемого прерывистого распространения организмов. В истории нашей планеты обычными были случаи, когда организмы, населявшие большие территории, исчезали на большей части прежнего ареала, не приспособившись к темпам изменения среды. Такие виды сохранялись лишь в некоторых ограниченных участках, имеющих условия, близкие к прежним. Примером такого рода для Европы является Альпийская фауна – комплекс видов, широко распространенный во время ледниковых периодов. Сейчас эти виды населяют лишь отдельные высокогорные участки Альп, Пиринеев и более низменные районы Северной Европы.

Другой пример – майский ландыш (*Convallaria majalis*), широко распространенный по лесной зоне Европы. В лесах Кавказа обитает очень близкий вид *C. transcaucasica*, на Дальнем Востоке *C. keiskei*. Возможно, что прежде ландыш был широко распространен по всем лесным умеренным районам Северной Евразии, но во время наступления ледника сплошной ареал был разорван; ландыши сохранились лишь в немногих более теплых местообитаниях (Маньчжурия, Закавказье, Средиземноморье). После отступления ледника отдельные части прежде единого вида стали развиваться самостоятельно.

*Реликты.* О флоре и фауне далекого прошлого Земли свидетельствуют и реликтовые формы. Реликты – отдельные виды или небольшие группы видов с комплексом признаков, характерных для давно вымерших групп прошлых эпох. Среди животных одной из наиболее ярких реликтовых форм является, несомненно, гаттерия (*Sphenodon punctatus*). В ней отражены черты рептилий, живших на Земле десятки миллионов лет назад – в мезозое. Гаттерия живет

в глубоких норах на островах залива Пленти (Новая Зеландия). Другой известный реликт – кистеперая рыба латимерия (*Latimeria chalumnae*), сохранившаяся малоизмененной с девона в глубоководных участках прибрежных вод Восточной Африки. Среди растений реликтом может считаться гинкго (*Ginggo biloba*), ныне распространенное в Китае и Японии только как декоративное растение. Облик этого растения дает нам представление о древесных формах, вымерших в юрском периоде.

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

Таким образом, биогеографические методы дают возможность изучения как макроэволюционных процессов, так и процессов микроэволюции. В XX в. особенно возросло значение этих методов в изучении микроэволюции, что нашло свое выражение даже в возникновении специальных направлений динамической биогеографии (М. Удварди) и гено(фено)географии (А. С. Серебровский).

### ***2.3 Морфологические методы изучения эволюции***

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

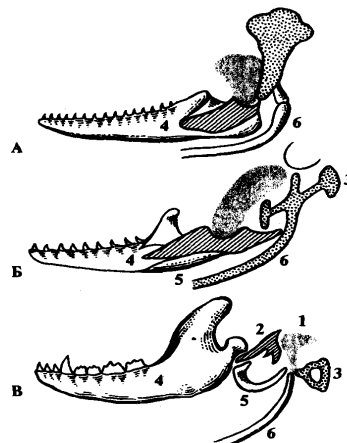
*Гомология органов.* Органы с общим планом строения, развивающиеся из сходных зачатков, находящиеся в сходном соотношении с другими органами и выполняющие как сходные, так и различные функции, называются гомологичными. Другими словами, это органы, имеющие глубокое сходство в строении, основанное на единстве происхождения соответствующих организмов.

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

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

низших и высших позвоночных (рис. 7) показывает, что у акулосых рыб центральная из костей – будущая наковальня – занимает в черепае важное конструктивное положение, являясь одной из мощных костей черепа. У костистых рыб она резко сокращается в размерах, сохраняя, однако, важный смысл в конструкции черепа. У рептилий она резко изменена и служит рычагом при подвеске челюсти, а у млекопитающих занимает место в системе слуховых косточек.

Явление гомологии, или гомологического сходства, необходимо отличать от явления аналогии, или аналогичного сходства. Аналогичные органы лишь внешне сходны, что вызвано, как правило, выполнением сходных функций, а не общим происхождением. Иногда сходство аналогичных органов бывает столь глубоким, что для выявления их характера требуются специальные сравнительно-анатомические и эмбриологические исследования. Строение глаза наземных позвоночных и головоногих моллюсков, несмотря на удивительное сходство, является аналогичным. Глаз кальмара и глаз позвоночного развивается из разных зачатков, сходство же определяется физической природой света. Недаром конструкция любого фотографического аппарата в точности повторяет строение глаза: хрусталик – объектив, радужка – диафрагма, сетчатка – чувствительная пленка, механизм аккомодации – наводка на резкость.



*Рис. 7. Гомология слуховых косточек среднего уха.*

*А – костной рыбы; Б – рептилии; В – млекопитающего:*

*1 – квадратная кость – наковальня млекопитающих,*

*2 – сочленовная кость – молоточек, 3 – гиомандибуляре-стремечко,*

*4 – зубная кость, 5 – угловая кость – барабанная кость млекопитающих,*

*6 – гиоид*

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

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

У китообразных на месте заднего пояса конечностей в толще туловищной мускулатуры располагаются от одной до трех небольших косточек, связанных в настоящее время лишь с мышцами мочеполовой системы. Эти рудименты тазовых костей подтверждают факт происхождения китов и дельфинов от наземных четвероногих предков с развитыми задними конечностями. Рудиментарные задние конечности питона также указывают на происхождение ныне безногих змей от предков с развитыми конечностями. У новозеландского нелетающего киви от крыльев остались лишь едва заметные выросты – рудименты, свидетельствующие, что у предков киви были настоящие крылья.

Много рудиментарных органов у человека. Это, например, ушные мышцы и мелкая мускулатура, поднимающая основание волосяных фолликулов (у человека осталась лишь способность образования «гусиной кожи»).

Органы или структуры, показывающие «возврат к предкам», называются атавистическими. Они проявляются в редких случаях только у некоторых особей вида. У человека атавизмами являются хвост, мощный волосяной покров на поверхности тела, наличие не двух, а нескольких пар сосков и т. п. Развитие у лошади вместо грифельных косточек (рудиментарных пальцев) настоящих боковых пальцев, так же как и развитие у китообразных выступающих на поверхность тела задних конечностей, – примеры атавизмов.

*Сравнительно-анатомические ряды.* На рисунке 8 изображен ряд конечностей современных непарнокопытных млекопитающих: тапира, носорога, лошади, показывающий путь эволюции, приведший к возникновению однопалой ноги у лошади. При переходе от обитания во влажных тропических лесах (тапир) к жизни в саванне (носорог) происходит редукция пальцев до трех. При переходе к жизни

на открытых пространствах (лошадь) редукция пальцев идет еще дальше – до сохранения лишь единственного центрального пальца (с биомеханической точки зрения хождение на одном пальце чрезвычайно выгодно для обеспечения мгновенного отталкивания и быстрого бега).

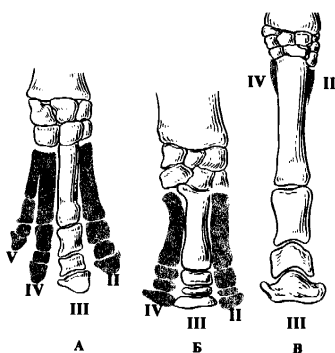


Рис. 8. Сравнительно-анатомический ряд.  
*А* – передние конечности тапира (*Tapirus*); *Б* – носорога (*Ceratotherium*);  
*В* – лошади (*Equus*); II – V – пальцы

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

Морфологические методы позволяют выделять среди однородной группы признаков те, которые находятся под большим или меньшим давлением со стороны отбора, хотя в этом случае само адаптивное значение признака может быть вскрыто лишь дополнительными эколого-физиологическими исследованиями. Одной из трудностей в применении морфологических методов к изучению процесса микроэволюции является сложность разграничения действия современных эволюционных факторов от изменчивости, определяемой широкой нормой реакций.

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

## 2.4 Эмбриологические методы изучения эволюции

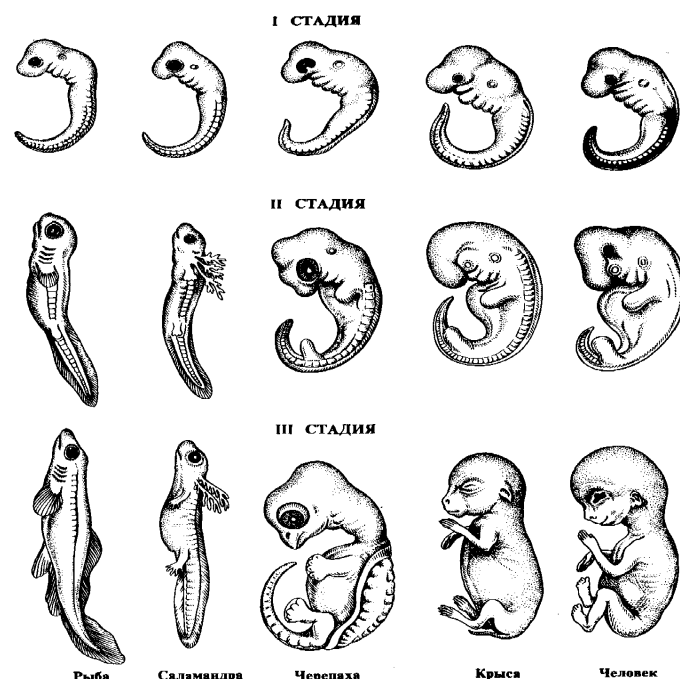
Эмбриология располагает двумя главными методами изучения эволюционного процесса: выявлением зародышевого сходства и изучением рекапитуляции.

*Выявление зародышевого сходства.* В первой половине XIX в. выдающийся натуралист К. Бэр сформулировал «закон зародышевого сходства»: чем «более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем большие сходства обнаруживаются между различными организмами». Например, на ранних стадиях развития эмбрионы позвоночных внешне не отличаются друг от друга. Лишь на средних стадиях развития в сравниваемом ряду у зародышей появляются особенности, характерные для рыб и амфибий; на ее более поздних стадиях – особенности рептилий, птиц и млекопитающих (рис. 9).

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

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

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



*Рис. 9. Явление зародышевого сходства позвоночных*

Принцип рекапитуляции отнюдь не ограничивается только морфологическими изменениями. В процессе эволюции позвоночных происходит постепенная утрата ферментов, необходимых для распада мочевой кислоты (конечного продукта обмена пуринов). Например, у некоторых рептилий и птиц конечный продукт такого обмена – мочевая кислота, у земноводных и большинства рыб – мочевины, у беспозвоночных – аммиак. Эмбриобиохимические исследования показали, что зародыш птиц на ранних стадиях развития выделяет аммиак, на более поздних мочевины, а на последних стадиях развития – мочевую кислоту. Сходным образом у головастиков – личинок бесхвостых амфибий, конечный продукт обмена аммиак, а у взрослых лягушек – мочевины. Эти факты указывают на действие принципа рекапитуляции и среди физиолого-биохимических признаков.

Концепция рекапитуляции помогает восстановить ход эволюционного развития многих групп и органов, палеонтологические материалы по которым отсутствуют или недостаточны. О современном состоянии этой концепции, о путях ее развития и уже известных ограничениях в применении этого метода исследования эволюции более подробно мы ознакомимся в разделе, посвященном макроэволюции.



## ***2.5 Генетические и биохимические методы изучения эволюции***

*Генетические методы* изучения эволюции разнообразны. Это и прямое определение генетической совместимости сравниваемых форм (например, посредством гибридизации), и анализ цитогенетических особенностей организмов. Изучением повторных инверсий в определенных хромосомах у разных популяций одного и того же или близких видов можно с большой точностью восстановить последовательность возникновения таких инверсий, то есть восстановить микрофилогенез таких групп. Анализ числа и особенностей строения хромосом в группах близких видов часто позволяет выявлять направления возможной эволюции генома таких форм, то есть выяснять их эволюционные взаимоотношения.

Разработка современного эволюционного учения немыслима вне генетических подходов и методов. Развитие популяционной морфологии, фено- и геногеографии, микросистематики, кариосистематики и других дисциплин наглядно демонстрирует эту ведущую роль генетики.

*Методы биохимии и молекулярной биологии.* Уже Ч. Дарвин сделал успешные попытки использовать биохимические показатели для установления систематической принадлежности тех или иных форм. Однако, только начиная с середины XX в., биохимические и, в частности, молекулярнобиологические методы вышли, пожалуй, на передовые рубежи в изучении эволюционного процесса. По аналогии с изучением эволюции органов и онтогенеза в XIX – начале XX в. возникло целое направление изучения молекулярной эволюции. Здесь мы рассмотрим лишь некоторые из методов молекулярной биологии, широко применяющихся ныне для изучения эволюционного процесса.

*Выяснение строения нуклеиновых кислот и белков.* На молекулярном уровне процесс эволюции связан с изменением нуклеотидов (в ДНК и РНК) и аминокислот (в белках). На современном этапе развития молекулярной биологии можно анализировать число различий в последовательностях элементов нуклеиновой кислоты или белка разных видов, судить по этому показателю о степени их отличий. Поскольку каждая замена аминокислоты в белке может быть связана с изменением одного, двух или трех нуклеотидов в молекуле ДНК, можно вычислить максимальное и минимальное число нуклеотидных замен,

необходимых для замещения аминокислот в белке. Получаемая таким образом информация поддается дальнейшей количественной оценке: при сравнении ряда организмов можно установить и степень различий между ними по аминокислотам или нуклеотидам. Другое важное преимущество изучения эволюции методами молекулярной биологии – возможность сравнения сколь угодно далеких организмов – растений и животных, грибов и микроорганизмов.

Другим методом изучения эволюционного процесса на молекулярном уровне является оценка эволюционных изменений по степени сходства первичной структуры нуклеиновых кислот у различных групп организмов посредством *гибридизации ДНК*. Хотя около 90% ДНК не кодирует белков, тем не менее изучение ДНК позволяет оценивать филогению генов. Нуклеотидные последовательности позволяют судить об эволюции генов точнее, чем другие методы молекулярной биологии. ДНК человека оказывается гомологичной ДНК макаки на 66%, быка – на 28, крысы – на 17, лосося – на 8, бактерии кишечной палочки – на 2%.

Изучение особенностей эволюции на молекулярном уровне привело к идее наличия *молекулярных часов*, не только отражающих, но и регулирующих эволюционный процесс. Такие расчеты основаны на предположениях о накоплении изменений в информационных макромолекулах с постоянной скоростью. Однако оказалось, что для растений, отличающихся в целом исключительно высокой скоростью эволюции первичной структуры ДНК, концепция молекулярных часов неприемлема: ДНК растений из разных семейств отличается в такой же степени, как ДНК животных разных классов. У растений в ходе эволюции очень быстро могут меняться и повторяющиеся и уникальные последовательности нуклеотидов в молекулах ДНК. Скорость эволюции макромолекул в разных филогенетических линиях растений оказывается далеко не одинакова. Так, темпы накопления изменений в нуклеотидных последовательностях у линий, ведущих к цветковым, более чем в 10 раз выше, чем в линии высших нецветковых. При изучении генов актинов было выявлено, что различия между близкими видами у растений превышают таковые разных классов у животных. Поэтому скорость хода молекулярных часов оказывается резко различной в разных группах, а также, по-видимому, в разные геологические эпохи.

*Иммунологические методы.* Биохимия располагает специальными методами исследования, позволяющими с большой степенью точности выяснить родство разных групп. При сравнении белков крови используется способность организмов вырабатывать (в ответ на введение в кровь чужих белков) антитела, которые затем можно выделить из сыворотки крови и определить, при каком разведении эта сыворотка будет реагировать с другой, сравниваемой сывороткой (реакции преципитации). Такой анализ показал, например, что ближайшие родственники человека – высшие человекообразные обезьяны, а наиболее далекие среди приматов – лемуры. Обнаружено серологическое сходство крови хищных млекопитающих с ластоногими, обнаружена близость птиц к крокодилам и черепахам. Показаны глубокие серологические различия между хвостатыми и бесхвостыми амфибиями; найдены черты сходства по реакции преципитации между хордовыми и иглокожими и т. д.

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

По частотам электроморф можно исследовать и внутрипопуляционную пространственно-генетическую структуру и выявлять динамику этой структуры, то есть исследовать самые начальные стадии процесса микроэволюции.

Таким образом, с помощью биохимических методов (и в том числе молекулярно-биологических) можно исследовать эволюционные процессы самого разного масштаба. Несомненно, что в ближайшие годы арсенал этих методов должен существенно расшириться, учитывая значительное развитие исследований в этой области.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Какую роль играло освоение открытых пространств в эволюции семейства лошадиных?
2. Как с точки зрения биогеографии можно объяснить различия фауны Северной и Южной Америки?

3. Какие из перечисленных органов и структур являются гомологичными: а) рука человека и крыло летучей мыши; б) глаз осьминога и глаз собаки; в) хорда ланцетника и позвоночник рептилий; г) квадратная кость хрящевых рыб и наковальня (слуховая косточка) млекопитающих?

4. В чем состоит отличие и сходство рудиментов и атавизмов? Приведите примеры этих структур у человека.

5. Верно ли утверждение, что на определенной стадии развития зародыш человека соответствует мальку рыбы?

6. Какое значение для эволюционных исследований имеет метод гибридизации ДНК?

## ЧАСТЬ II. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

### Глава 3. Происхождение жизни на Земле

#### *3.1 Обзор концепций происхождения жизни на Земле*

Условно можно выделить следующие концепции, объясняющие происхождение жизни на Земле:

1. *Концепция креационизма* – божественного сотворения живого. Данная концепция относится, вероятно, к числу первых, зародившихся еще на заре человечества. Особого распространения концепция креационизма достигла в эпоху Средневековья. Представление о природе в этот период опиралось прежде всего на ветхозаветное сказание о сотворении мира; во всех явлениях природы видели проявление божественного промысла. Но и в XVIII-XIX веках это учение не потеряло своих сторонников. Таковыми являлись К. Линней, Ж. Кювье. Концепция креационизма не объясняла существование палеонтологических находок, что явилось причиной создания Ж. Кювье «теории катастроф» – существования множества актов творения, совершаемых после геологических кризисов. Но и эта теория не объясняла, например, изменчивости живых организмов.

2. *Концепция многократного самопроизвольного зарождения жизни из неживого вещества.* В Древнем Египте существовало убеждение, что лягушки, жабы, змеи и даже крокодилы рождаются из слоя ила, который остается после разливов Нила. В Древнем Китае считали, что тля возникает на молодых побегах бамбука. Большое значение при этом придавалось теплу, влаге и солнечному свету. Убеждение в спонтанном зарождении живых существ из неживых материалов было воспринято философами Древней Греции и Рима как нечто само собой разумеющееся. Первоначально вера в самозарождение не связывалась с определенным миропониманием. Самозарождение воспринимали как очевидный, постоянно наблюдаемый в природе факт. И только значительно позднее под самозарождение стали подводить определенную теоретическую основу, рассматривая его с материалистических или идеалистических позиций.

Древнегреческий философ Фалес Милетский (конец VII – начало VI в. до н. э.) подходил к пониманию происхождения жизни со стихийно - материалистических позиций, считая, что жизнь есть

свойство, присущее материи. Для Фалеса Милетского материальным первоначалом, из которого естественным путем возник мир, была вода. На позициях материалистического толкования самозарождения жизни стоял и другой древнегреческий философ Демокрит (460 – 370 гг. до н. э.). Согласно его теории, материя построена из атомов, мельчайших, неделимых, вечных и неизменных частиц, находящихся в движении, а жизнь возникла в результате взаимодействия сил природы, в особенности действия атомов огня на атомы влажной земли.

Противоположное идеалистическое толкование идеи самозарождения жизни связано с именем Платона (428/427 – 347 гг. до н. э.), считавшего, что сама по себе растительная и животная материя не является живой. Живой она становится только тогда, когда в нее вселяется бессмертная душа – «психея». Эта идея Платона оказалась очень жизнеспособной. Ее воспринял и Аристотель (384-322 гг. до н. э.), учение которого легло в основу всей средневековой научной культуры и господствовало около двух тысяч лет. В работах Аристотеля приводятся многочисленные «факты» самозарождения живых существ: растений, насекомых, червей, лягушек, мышей, некоторых морских животных. Аристотель подвел под эти «факты» определенное теоретическое толкование, рассматривая внезапное появление живых существ как результат воздействия некоего духовного начала на безжизненную, косную материю.

В Средние века идеи о возникновении живых существ из неживой материи подкреплялись новыми «фактами». Я. ван Гельмонт, голландский естествоиспытатель, известный своими исследованиями по питанию растений, предложил способ получения мышей, согласно которому, если открытый кувшин набить нижним бельем, загрязненным потом, и добавить туда некоторое количество пшеницы, то приблизительно через три недели появляется мышь, «поскольку закваска, находившаяся в белье, проникает через пшеничную шелуху и превращает пшеницу в мышь».

Развитие науки в эпоху Возрождения с ее экспериментальным подходом к изучению явлений природы поставило на повестку дня пересмотр с новых позиций идеи самозарождения живых существ. Итальянский врач *Ф. Реди* (1626 – 1698) решил проверить, действительно ли, как это всеми считалось, «черви» (личинки мух) зарождаются из гниющего мяса. Для этого он уложил мясо в три банки,

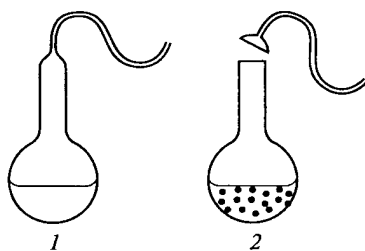
одну из которых оставил открытой, вторую накрыл тонкой марлей, а третью – пергаментом. Все три куска мяса начали гнить, но «черви» появились только в открытой банке. Этим простым экспериментом Реди показал, что «черви» не возникли из гниющего мяса, а появились лишь там, где мухи могли откладывать яйца непосредственно на мясо. Опыты Ф. Реди серьезно поколебали господствовавшую идею самозарождения макроскопических организмов.

После открытия А. ван Левенгуком микроорганизмов именно они стали основным объектом спора о зарождении жизни, поскольку логичным представлялось, что в первую очередь к самозарождению способны наиболее примитивно устроенные живые существа. Английский натуралист Дж. Нидхем (1713 – 1781) попытался экспериментально ответить на этот вопрос. Ученый поставил серию опытов, которые сводились к тому, что он готовил в стеклянных колбах разные настои, кипятил их в течение нескольких минут, затем закрывал обычными пробками. Через несколько дней в сосудах появлялись микроорганизмы. Это привело Нидхема к заключению о спонтанном возникновении микроорганизмов из неживого органического вещества.

Опыты Дж. Нидхема повторил итальянский естествоиспытатель Л. Спалланцани (1729 – 1799). Его опыты внешне не отличались от опытов Нидхема, за исключением того, что Спалланцани закрывал сосуд пробкой не после, а до кипячения, а само кипячение длилось не несколько минут, как в опытах Нидхема, а значительно дольше – от 30 мин до 1 ч. В таких сосудах после выдерживания в течение нескольких дней не было обнаружено никаких микроорганизмов. Л. Спалланцани сделал вывод, что в опытах Дж. Нидхема микроорганизмы в настоях появлялись или попадали туда из воздуха (поскольку сосуды закрывали обычными пробками после кипячения), или погибали не все первоначально содержащиеся в настоях клетки из-за недостаточно длительного кипячения. Л. Спалланцани под микроскопом удалось наблюдать деление микроба на две одинаковые дочерние клетки, каждая из которых также делилась на две клетки. Все сказанное позволило итальянскому ученому утверждать, что и микроорганизмы возникают не в результате самозарождения, а происходят от себе подобных. Выводы Л. Спалланцани, однако, не поколебали веры виталистов в самозарождение. Они считали, что в опытах Л. Спалланцани, в связи с тем, что он подвергал настои слишком жесткой

обработке, разрушалась «жизненная сила», под влиянием которой и происходит преобразование неживой материи в живую.

Окончательный конец спору о самозарождении микроорганизмов положил *Л. Пастер*. Серией четко поставленных опытов он доказал, что микроорганизмы не возникают самопроизвольно. Особенно изящными были его опыты, проведенные в колбах с S-образными горлами (рис. 10). В такие колбы наливали подсахаренную дрожжевую воду. Если колбы прокипятить, а затем осторожно охладить, то они остаются стерильными неопределенно долгое время, несмотря на то, что не закрыты пробками. Если же удалить S-образный участок горла, то спустя несколько дней в такой колбе будет наблюдаться бурное развитие микроорганизмов. Через S-образное горло непрогретый воздух может легко поступать в колбу, но содержащиеся в воздухе микроорганизмы задерживаются в изгибах горла, оседая в его нижнем колене. После удаления S-образной части горла микроорганизмы прямо попадают в колбу, начинается их быстрый рост. Этим простым опытом *Л. Пастер* опроверг возражение о разрушении при нагревании таинственной «жизненной силы». Он неопровержимо доказал, что «самозарождение» в большинстве опытов происходит в результате попадания в стерилизованные питательные среды микроорганизмов из воздуха.



*Рис. 10. Опыт Л. Пастера в колбах с S-образными горлами:  
1 – колба с подсахаренной дрожжевой водой после стерилизации  
и охлаждения остается стерильной в течение длительного времени;  
2 – та же колба через 48 ч. после удаления изогнутого горла;  
наблюдается рост микроорганизмов*

Позднее идеи о самозарождении возникли уже в XX в. по отношению к субмикроскопическим живым частицам – вирусам. Однако и в этом случае было доказано, что вирусы не зарождаются из невирусного материала, а происходят только от себе подобных частиц, то есть вирусов. Таким образом, хотя теория самозарождения была убедительно опровергнута на разных уровнях организации



живых организмов, вопрос о происхождении жизни оставался открытым.

3. *Концепция стационарного состояния жизни.* Согласно этой концепции, жизнь на Земле существовала все время в неизменной форме. Эта концепция в настоящее время полностью опровергнута данными палеонтологии: в наиболее древних архейских породах признаков жизни не обнаруживается, в то время как в вендских и еще более молодых отложениях биоразнообразие возрастает.

4. *Концепция панспермии.* Опыты Л. Пастера, поставленные во второй половине XIX в., показали невозможность в современных условиях Земли зарождения жизни. Это в какой-то мере привело к возникновению идей панспермии, согласно которым жизнь на Земле вообще никогда не зарождалась, а была занесена из космического пространства, где она существовала в виде зародышей. Наиболее характерными сторонниками этих представлений выступили Г. Гельмгольц и С. Аррениус, хотя ранее подобные идеи высказывались Ю. Либихом. По С. Аррениусу, частицы живого вещества – споры или бактерии, осевшие на микрочастицах космической пыли, силой светового давления переносятся с одной планеты на другую, сохраняя свою жизнеспособность. При попадании спор на планету с подходящими условиями для жизни они прорастают и дают начало биологической эволюции.

Ф. Хойл выдвинул идею о возможности существования микроорганизмов в межзвездном пространстве. Согласно его представлениям, облака космической пыли сложены преимущественно бактериями и спорами. Предполагается, что в промежутке времени 4,6-3,8 млрд. лет назад на Земле были возможны два события – или зарождение жизни на самой планете, или привнос микроорганизмов из космического пространства. Ф. Хойл и С. Викрамасинг в 1981 г. допустили, что последнее более вероятно. Согласно их расчетам, ежегодно в верхнюю атмосферу Земли поступает  $10^{18}$  космических спор, как остаток твердого материала, рассеянного в Солнечной системе.

Нужно признать, что данная концепция не дает ответа на вопрос о происхождении жизни. Эта гипотеза не объясняет первоначального возникновения космических спор или зародышей, а просто истоки жизни выносит в просторы Вселенной. В настоящее время ни у кого не вызывает сомнения возможность существования жизни в других частях Вселенной, однако вероятность занесения на Землю живых

организмов из космического пространства не имеет пока никаких подтверждений.

*5. Концепция биохимической эволюции.* В XX в. внимание к проблеме происхождения жизни было привлечено советским биохимиком А. И. Опариным и английским исследователем Дж. Холдейном, которые выдвинули предположение, что жизнь возникла в результате взаимодействия органических соединений, образовавшихся в бескислородных условиях на первобытной Земле. Согласно этой гипотезе, биологический синтез органических веществ происходит только на современном этапе существования Земли. На первобытной безжизненной Земле могли происходить химические (абиогенные) синтезы углеродистых соединений и их последующая предбиологическая эволюция. В результате этой эволюции имело место постепенное усложнение органических соединений, формирование из них пространственно обособленных систем и превращение последних в предшественников жизни, а затем и в первичные живые организмы. В последующие годы эти идеи получили широкое признание. Мы рассмотрим данную концепцию более подробно как наиболее научно обоснованную.

### ***3.2 Абиогенный синтез органических соединений***

Возраст видимой нами Вселенной определяют как 10-15 млрд. лет, а Земля возникла приблизительно 4,5-5,0 млрд. лет назад. Согласно распространенным представлениям, образование Земли произошло путем аккумуляции холодных твердых тел. Первоначально Земля была довольно однородной, и ее последующее изменение происходило в направлении дифференциации исходного гомогенного вещества на кору, мантию и ядро. Этот период, в течение которого происходило формирование Земли как единого твердого тела, завершился примерно 4,6 млрд. лет назад.

На первобытной Земле основная масса воды находилась в связанном гидратированными породами состоянии, поэтому первоначально Мировой океан содержал меньше 10% того количества воды, которое содержат современные океаны. Остальные 90% образовались позднее за счет выделения паров воды из внутренних слоев Земли. Считается, что рН Мирового океана на протяжении всей истории Земли был довольно стабильным,

в пределах 8-9. Формирование Мирового океана происходило, таким образом, постепенно, в тесной связи с формированием земной коры.

С формированием последней связано и образование атмосферы первобытной Земли, которая принципиально отличалась от современной атмосферы. По существующим представлениям *атмосфера древней Земли*, то есть та атмосфера, в которой развивалась жизнь, *имела восстановительный характер*. Она содержала главным образом водород и его соединения (метан, аммиак, пары воды), в меньшем количестве – сероводород, азот, двуокись углерода и благородные газы. Эта атмосфера была лишена свободного кислорода.

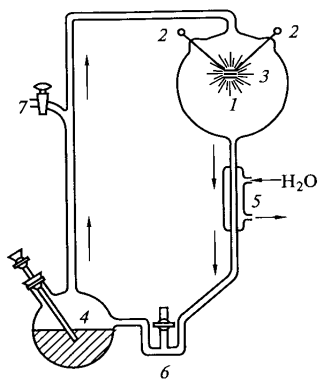
Исходным материалом для синтеза органических веществ служили широко распространенные во Вселенной химические элементы: углерод, водород, кислород, азот, сера и фосфор. Однако синтез биологически важных молекул из этих элементов мог происходить только при условии обеспечения реакций свободной энергией, источником которой на первобытной Земле были солнечное излучение, электрические разряды, тепловая энергия земных недр и радиоактивное излучение. Наиболее мощный из них – солнечное излучение. Поскольку молекулярный кислород в первобытной атмосфере Земли практически отсутствовал, не было и озонового экрана, существующего в современной атмосфере на высоте примерно 25 км от поверхности Земли и сильно поглощающего коротковолновую часть УФ-излучения. Можно представить, что значительная часть коротковолнового УФ проникала через атмосферу первобытной Земли и достигала ее поверхности.

В результате действия всех видов энергии из химических элементов синтезировались первичные соединения: углеводороды (в первую очередь метан), аммиак, цианистый водород, окись углерода, сероводород, простейшие альдегиды (прежде всего формальдегид) и т. д. Эти соединения сами по себе не имели биохимического значения. Основным их свойством была высокая реакционная способность. Первичные соединения служили исходными веществами для образования биохимически важных органических соединений – мономеров. Из мономеров путем конденсации возникали полимеры – основные составные компоненты всех живых организмов.

В свое время А. И. Опарин и Дж. Холдейн высказали предположение о возможности моделирования процессов, происходивших на древней Земле. Это можно делать путем создания

в лаборатории условий, имитирующих таковые, существовавшие на первобытной Земле. Одним из первых в 1953 г. проделал опыты по абиогенному синтезу биохимически важных соединений *С. Миллер*. Через газовую смесь, содержащую метан, аммиак, молекулярный водород и пары воды, то есть имитирующую атмосферный состав первобытной Земли, он пропускал электрические разряды, а затем анализировал образующиеся продукты реакции. В реакционную колбу, содержащую смесь газов, были вмонтированы вольфрамовые электроды. Содержащуюся в другой малой колбе воду поддерживали в состоянии кипения. Пары воды проходили через реакционную колбу и конденсировались в холодильнике. В процессе циркуляции они захватывали из реакционной колбы продукты реакции и переносили их в ловушку, где и осуществлялось их концентрирование (рис. 11).

При идентификации продуктов реакции были обнаружены аминокислоты (глицин, аланин, глутаминовая, аспарагиновая кислоты и др.) и органические кислоты (муравьиная, уксусная, пропионовая, гликолевая, молочная). По данным *С. Миллера*, основными первичными продуктами реакции в зоне разряда являются альдегиды и цианистый водород. Вторичные реакции, происходящие в водной фазе, приводят к образованию из них аминокислот и органических кислот.



*Рис. 11. Схема прибора С. Миллера: 1 – реакционная колба; 2 – вольфрамовые электроды; 3 – искровой разряд; 4 – колба с кипящей водой; 5 – холодильник; 6 – ловушка; 7 – кран, через который в аппарат подается газовая смесь*

В настоящее время в разных лабораториях осуществлен абиогенный синтез многих биологически важных мономеров. Большая информация получена относительно абиогенного синтеза аминокислот. Экспериментально доказано, что почти все аминокислоты, входящие в состав природных белков, можно получить в лаборатории при имитации условий первобытной Земли.

В разных условиях и при воздействии разными источниками энергии из формальдегида абиогенным путем удалось синтезировать приблизительно 30 видов моносахаров (гексоз, пентоз, тетроз, триоз). Абиогенный синтез низших жирных кислот был обнаружен уже в опытах С. Миллера. Синтез жирных кислот, содержащих до 12 углеродных атомов, продемонстрирован после воздействия электрическими разрядами на смесь метана и воды. Абиогенное образование пуриновых оснований ввиду относительной сложности строения их молекулы представлялось весьма сомнительным. Однако испанский исследователь Дж. Оро показал возможность синтеза аденина при нагревании водного раствора смеси HCN и NH<sub>3</sub>. Позднее были получены абиогенным путем и другие пуриновые основания. Удалось также синтезировать урацил из простых органических молекул.

Важный шаг на пути химической эволюции – синтез нуклеозидов и нуклеотидов, и в первую очередь адениновых. Американскому биохимику К. Поннамперума удалось показать, что при УФ-облучении смеси водных растворов аденина и рибозы в присутствии фосфорной кислоты происходит реакция конденсации, приводящая к образованию аденозина. Если реакцию проводить при добавлении к реакционной смеси этилметафосфата, имеет место образование также и нуклеотидов: АМФ, АДФ, АТФ. Функция фосфорных соединений в этих химических синтезах двоякая: они играют каталитическую роль и могут непосредственно включаться в продукты реакции. Абиогенный синтез АТФ, представляющий собой результат нескольких относительно простых химических реакций, говорит о возможном раннем появлении этого соединения. Первые живые структуры могли получать АТФ из окружающей среды.

Следующий этап предбиологической эволюции – дальнейшее усложнение органических соединений, связанное с полимеризацией мономеров. Все живые клетки состоят из четырех основных типов макромолекул: белков, нуклеиновых кислот, липидов и полисахаридов. Из них белки и нуклеиновые кислоты являются самыми сложными веществами клетки.

С. Фокс осуществил абиогенный синтез полипептидов, состоящих из 18 природных аминокислот, с молекулярной массой от 3000 до 10000 Да. Особенностью первичной структуры этих полимеров

была обнаруженная у них определенная последовательность аминокислотных остатков в цепи, обусловленная, вероятно, структурными особенностями самих аминокислот. Полученные полимеры обладали многими свойствами, сближающими их с природными белками: служили источником питания для микроорганизмов, гидролизировались протеиназами, при кислотном гидролизе давали смесь аминокислот, обладали каталитической активностью и способностью к образованию микросистем, отграниченных от окружающей среды мембраноподобными поверхностными слоями. Из-за большого сходства с природными белками полипептиды, синтезированные С. Фоксом, были названы *протеиноидами* (белковоподобными веществами).

Принципиальная возможность образования полинуклеотидов без участия ферментов была показана Г. Шраммом. Образующиеся полимеры содержали от 60 до 200 нуклеотидов в цепи и имели молекулярную массу 15000-50000 Да. Так были получены полиадениловая, полиуридиловая, полицитидиловая кислоты и их сополимеры.

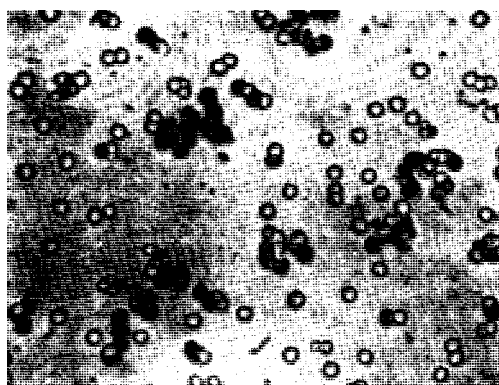
Таким образом, экспериментально показано, что в условиях первобытной Земли был возможен химический синтез биологически важных соединений (мономеров и полимеров), послуживших исходным материалом для построения всех организмов.

### ***3.3 Образование протоклетки***

Химический синтез соединений углерода разной степени сложности мог привести только к накоплению органического вещества в гидросфере древней Земли. Для клеточной жизни характерно, что она всегда представлена в виде определенных структур, пространственно обособленных от внешней среды, но постоянно взаимодействующих с ней по типу открытых систем. Поэтому можно предполагать, что следующим этапом эволюции на пути возникновения жизни было формирование определенной структурной организации абиогенно синтезированных органических соединений. Этот этап эволюции также не является в настоящее время плодом умозрительных построений. Пространственно обособленные открытые системы можно получить экспериментальным путем из различных исходных компонентов.

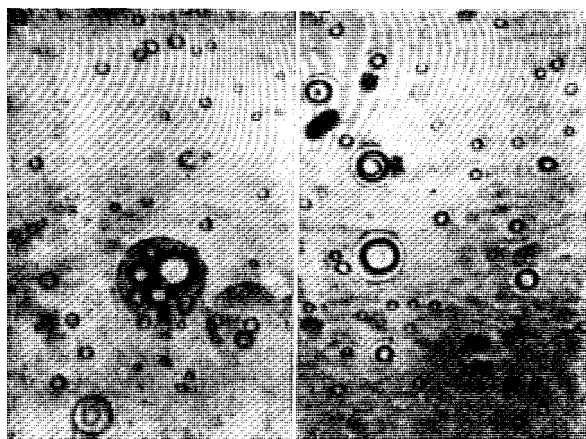
С. Фокс, охлаждая растворенные в воде протеиноиды, получил микроскопические частицы, названные им *микросферами*, которые обладали определенной внутренней организацией и рядом интересных,

с биологической точки зрения, свойств (рис. 12). Смешивание раствора гуммиарабика и желатины приводит к формированию другого вида микроскопических структур, названных *коацерватными каплями* (рис. 13). Позднее было показано, что коацерваты возникают в результате объединения различных полимеров, например полипептидов и полинуклеотидов, при этом для получения коацерватов основное значение имеет не специфичность внутримолекулярного строения образующих их компонентов, а степень их полимеризации. Такие пространственно обособленные открытые системы, построенные из полимеров, были названы *протоклетками*.



*Рис. 12. Микросферы*

Рассмотрим некоторые свойства микросфер, взяв их в качестве модели протоклетки. Протеиноидные микросферы имеют сферическую форму, диаметр их в зависимости от условий получения колеблется от 0,5 до 7 мкм. По величине и форме они напоминают кокковые формы бактерий, иногда образуют цепочки, похожие на цепочки стрептококков. Протеиноидные микросферы обладают определенной стабильностью: не разрушаются при центрифугировании, в солевых растворах устойчивее многих препаратов коацерватных капель. Их стабильность позволила приготовить препараты для электронной микроскопии, на которых удалось рассмотреть некоторые детали ультраструктуры. При изменении условий внешней среды наблюдали движение материала внутри частицы от центра к периферии, деление микрочастицы и образование двойного пограничного слоя.



*Рис. 13. Коацерватные капли, содержащие полипептиды (слева) и полинуклеотиды (справа)*

Окрашивание по Граму обнаружило, что микросферы, образованные из кислых протеиноидов, грамотрицательны; микросферы, в состав которых входят в достаточном количестве основные протеиноиды, грамположительны. Из других свойств, присущих микросферам и представляющих интерес с эволюционной точки зрения, можно указать на существование у них барьеров с избирательной проницаемостью; способность к делению и почкованию; подвижность, возрастающую после добавления к суспензии микросфер АТФ; способность к наращиванию массы микрочастицы; тенденцию к контактированию друг с другом. В протеиноидных микросферах найдена ферментоподобная активность, которой обладали образующие их протеиноиды.

Интенсивные исследования по изучению коацерватных капель как модели доклеточной организации были проведены А. И. Опариным с сотрудниками. Обычно коацерватные капли получают, сливая растворы противоположно заряженных коллоидов, например желатин и гуммиарабика, гистона и РНК, гистона и желатины и т. д. При смешивании исходно гомогенных растворов каждого компонента образуются сферические частицы. Концентрация полимеров в частице на один-два порядка выше, чем в окружающем растворе. Коацерватные капли отделены от раствора четко выраженной поверхностью, способны избирательно поглощать из среды некоторые вещества (аминокислоты, сахара, моонуклеотиды) и выделять в среду продукты протекающих в них реакций.

Один из наиболее интересных опытов с коацерватными каплями состоял в том, что в коацерваты, образованные из гистона и гуммиарабика, вводили фермент фосфорилазу, а затем эти капли



помещали в раствор глюкозо-1-фосфата. Коацерватные капли поглощали из раствора глюкозо-1-фосфат, и в них осуществлялось ферментативное превращение глюкозо-1-фосфата в крахмал, за счет скопления которого увеличивались размеры капли. Если в коацерватные капли вводить два фермента (фосфорилазу и  $\beta$ -амилазу), то в них имеет место последовательно ферментативное превращение глюкозо-1-фосфата в крахмал и крахмала в мальтозу, которая диффундирует из капли в раствор. Из приведенного примера видно, что коацерватные капли являются хорошей моделью открытой системы. Они способны поглощать из окружающей среды вещества и энергию, преобразовывать их в продукты синтеза или распада; продукты синтеза входят в состав капли, обеспечивая наращивание ее массы, а продукты распада выделяются в среду. Скорости ферментативных реакций в коацерватных каплях существенно выше, чем в гомогенных растворах. Особенно четко различие в скоростях проявляется при сочетании действия двух ферментов. Опыты с коацерватами показали важность надмолекулярной структурной организации и, в частности, ее значение для функционирования клеточных катализаторов.

На модели коацерватных капель была показана связь между уровнем внутренней организации капель и их способностью к наращиванию массы. Оказалось, что в одинаковых условиях капли, обладающие более совершенной экспериментально созданной внутренней организацией, наращивают массу быстрее, чем капли, внутренняя организация которых менее совершенна. Для последних характерны также меньшая стабильность и более быстрый распад. Естественно, что дальнейшая судьба обоих типов коацерватных капель неодинакова. Очевидно преимущество коацерватов, обладающих большей стабильностью в условиях окружающей среды и более длительным временем существования.

Пространственно обособленные системы с определенным уровнем структурной организации приобрели новые свойства, отсутствующие у образующих их органических соединений. Эти свойства (зачатки метаболизма, способность к самоподдержанию структуры и наращиванию массы) присущи более высокому уровню организации материи, поэтому их можно рассматривать как зачатки тех свойств, дальнейшее развитие которых в совокупности привело к возникновению живых клеток.

### 3.4 Эволюция протоклетки и образование первичной клетки

Как из гипотетической протоклетки возникла первичная клетка, способная к самовоспроизведению, до сих пор не известно. В лабораторных условиях не удалось получить самореплицирующуюся систему из простых предшественников. Поэтому можно остановиться только на некоторых процессах, имеющих определенное теоретическое или экспериментальное обоснование, необходимых для зарождения первичной клетки: появлении асимметрии живых организмов, возникновении и эволюции каталитической активности и матричного синтеза.

*Возникновение оптической активности.* В природе существует несколько видов пространственной изомерии (стереоизомерии). Один из них основан на присутствии в молекуле асимметрического атома углерода, связанного с четырьмя различными группами. Такие стереоизомеры характеризуются одинаковыми физическими и химическими свойствами, но обладают способностью вращать плоскость поляризованного света вправо или влево. В зависимости от этого различают право- и левовращающие (D и L соответственно) оптические стереоизомеры. Явление оптической изомерии химических соединений было открыто Л. Пастером.

Отличительная особенность всех живых организмов состоит в том, что органические соединения, из которых они построены, представлены одним из возможных оптически активных стереоизомеров. Например, за исключением глицина, самой простой аминокислоты, не обладающей оптической активностью, все аминокислоты, входящие в состав природных белков, состоят из L-форм; сахара, образующие полисахариды, – D-форм. В то же время при синтезе органических веществ в лабораторных условиях всегда получается равномерная смесь обеих форм стереоизомеров, называемая рацемической смесью. В этом проявляется принципиальное различие между синтезами органических веществ, происходящими в живой клетке и в лабораторных условиях. В первом случае продукт биосинтетической реакции представляет собой вещество в определенной оптической форме, во втором – продуктом реакции является смесь обеих оптических форм синтезированного вещества.

Асимметричный синтез клеткой органических веществ происходит на базе уже существующей в них асимметрии. Таким

образом, вопрос сводится к тому, как впервые возник асимметричный синтез. В современной литературе можно найти значительное количество гипотез, объясняющих происхождение оптической активности. Согласно одной из них возникновению жизни должно было предшествовать сильное нарушение зеркальной симметрии в виде скачкообразного перехода (как это имеет место при кристаллизации). По проведенным расчетам, в условиях первобытной Земли скачкообразный переход существовавших органических молекул из симметрического состояния в асимметрическое – событие весьма вероятное. Основные этапы процесса, по этим представлениям, следующие: первый этап – абиогенное образование и накопление органических молекул в виде рацемических смесей; следующий этап – нарушение зеркальной симметрии в рацемическом «бульоне» и формирование только одного типа асимметрических молекул: L-аминокислот и D-сахаров, из которых образуются короткие цепочки молекул – блоков будущих ДНК, РНК и белков. Принципиальное значение стереоизомерии в возникновении жизни заключается в том, что способностью к точной репликации (самовоспроизведению) и, следовательно, к передаче точной информации обладают только полимерные молекулы, построенные из асимметрических мономеров одного типа, то есть только L-типа для аминокислот и D-типа для сахаров. Полинуклеотиды, синтезированные из мономеров разного типа, способностью к точной репликации не обладают.

*Возникновение и эволюция каталитической активности.* Уже пространственно обособленные открытые системы обладали примитивным метаболизмом в том смысле, что их структурная организация создавала благоприятные условия для протекания определенной последовательности биохимических реакций. В основе метаболизма современных клеток лежит совершенный каталитический аппарат, поэтому эволюционное развитие протоклеток связано также с развитием и совершенствованием их каталитических активностей. Первыми катализаторами, доступными для протоклеток, были относительно простые органические и неорганические соединения внешней среды. Хорошо известна способность солей ряда металлов ускорять реакции переноса водорода.

Каталитическая активность этих неорганических соединений очень невысока. Оказалось, что ее можно существенно повысить при сочетании неорганических соединений с некоторыми органическими

молекулами. Например, ионы железа могут в незначительной степени ускорять реакции переноса водорода. Если железо ввести в порфириновое кольцо, каталитическая активность этого комплекса будет в 1000 раз выше, чем ионов железа. Можно представить, что аналогичный путь усовершенствования простых катализаторов имел место в процессе эволюции протоклеток.

Примером комплексов, возникших в результате сочетания различных молекул (органических и неорганических), могут быть современные коферменты. Число известных коферментов невелико, но они являются универсальными, присущими всем живым организмам катализаторами. Универсальность современных коферментов говорит об их раннем возникновении в процессе формирования метаболического аппарата, а их стабильность на протяжении столь длительного процесса эволюции – о наилучшем из всех возможных вариантов соответствия выполняемым функциям. Протоклетки, будучи предельно гетеротрофными, вначале, вероятно, просто заимствовали сложные коферменты из внешней среды и только значительно позднее у них (или у более совершенных клеток) развилась способность к самостоятельному синтезу коферментов.

Дальнейшее усложнение метаболизма потребовало более четкого согласования последовательностей составляющих его биохимических реакций. Коферменты, обладающие каталитической активностью, значительно более низкой, чем современные ферменты, и не обладающие свойством субстратной специфичности, на определенном уровне развития клеточного метаболизма не могли отвечать необходимым требованиям. Поэтому они были заменены или дополнены более мощными и совершенными катализаторами – ферментами.

Вероятно, первым в процессе эволюции у предшественников современных ферментов появилось свойство каталитической активности, а свойство субстратной специфичности возникло значительно позднее. В качестве предшественников современных ферментов можно рассматривать простые пептиды, для которых показана способность ускорять определенные реакции, в частности, реакции гидролиза, аминирования различных соединений, а также реакции карбоксилирования. Эволюция ферментных белков из предшественников – простых пептидов – прошла длительный путь

в направлении наилучшего приспособления их первичной, вторичной и третичной структур к выполняемым функциям.

*Возникновение матричного синтеза.* Как известно, в современных клетках функции ДНК заключаются в получении, хранении и передаче информации последующим поколениям. Без ДНК и РНК невозможно точное воспроизведение всех свойств клетки, в основе которых лежит функционирование специфических белков. В модельных опытах была показана относительная простота и легкость возникновения пространственно обособленных систем, построенных из протеиноидов, характеризовавшихся определенным постоянством аминокислотных последовательностей. Это могло служить указанием на то, что информация о полипептидах типа протеиноидов была заключена в них самих, а, следовательно, подводило к следующему выводу: на начальном этапе эволюции протоклетки могли воспроизводиться и передавать информацию потомству без участия нуклеиновых кислот.

Дальнейшее усложнение структуры и совершенствование функции полипептидов приводило к появлению в них определенных аминокислотных группировок, которым в какой-то степени была присуща полезная для протоклетки каталитическая активность. Однако возникновение более «совершенного» полипептида создавало преимущество для породившей его протоклетки только в том случае, если появившееся определенное сочетание аминокислотных остатков в полипептиде могло быть передано дочерним протоклеткам. При отсутствии такой способности возникшее «удачное» сочетание аминокислотных остатков в полипептиде терялось при последующем разрастании протоклеток. Таким образом, для дальнейшей эволюции протоклеток необходимо было создание специального аппарата, который обеспечивал бы в ряду их поколений точное воспроизведение полипептидов с определенно закрепленным расположением аминокислотных остатков. Это привело к формированию принципиально нового механизма синтеза – матричного синтеза, в основе которого лежит использование свойств нового класса органических соединений – полинуклеотидов.

Свойством полинуклеотидов, сформированных из одного типа асимметрических молекул, является способность к точному воспроизведению, основанная на принципе структурной комплементарности. В модельных опытах было показано, что поли-

нуклеотидная цепь может служить матрицей, связывающей свободные нуклеотиды. При смешивании аденозинмонофосфата (АМФ) с полиуридилевой кислотой свободные молекулы АМФ связываются с остатками полиуридилевой кислоты при помощи водородных связей между комплементарными основаниями. В результате возникает спиральная структура. Для синтеза комплементарных полинуклеотидов необходимо было, чтобы между связанными с матрицей мононуклеотидами образовались межнуклеотидные связи. Экспериментально была показана принципиальная возможность возникновения таких связей без какого-либо участия ферментов.

Вопрос о том, каким путем в молекулах полинуклеотидов возникла и закрепились информация о структуре белков, остается наиболее неясным. Имеются данные об избирательном взаимодействии между двумя типами полимеров – полиаминокислотами и полинуклеотидами – в зависимости от их составов, на основании чего высказывается предположение, что полиаминокислоты и полинуклеотиды могли «узнавать» друг друга в протоклетках. Не исключено также, что на первых этапах поток информации шел в любом направлении (полинуклеотид ↔ протобелок) и, таким образом, устанавливались взаимные связи между определенными последовательностями аминокислот в протобелках и нуклеотидов в полинуклеотидах. Позднее поток информации стал однонаправленным (полинуклеотид → протобелок).

Таким образом, дискуссионным остается вопрос о том, на каком этапе эволюционного процесса нуклеиновые кислоты сформировались как информационные молекулы. Согласно одним представлениям на начальном этапе эволюции роль последних выполняли белковоподобные молекулы, и первые примитивные клетки функционировали без нуклеиновых кислот. Другая гипотеза исходит из того, что первыми возникли нуклеиновые кислоты, а позднее на базе содержащейся в них информации, возникли белки (гипотеза «генной жизни»).

Эта гипотеза принадлежит американскому генетику Г. Мёллеру, высказавшему предположение, что «жизнь» началась с ионогенного образования гена или группы генов. Появление мембран и белков, обладающих каталитическими свойствами, имело место на более поздних этапах. В пользу этой гипотезы приводятся соображения, первое из которых основано на современном представлении

о молекулярной структуре и самовоспроизведении вирусов, а второе – на полифункциональных свойствах моноклеотидов. Хорошо известно, что нуклеотиды, помимо того что составляют генетический аппарат клетки, принимают участие в разнообразных метаболических реакциях: служат переносчиками энергии (АДФ, АТФ), электронов и атомов водорода (НАД, НАДФ, ФМН, ФАД), сахаров, ацильных групп и др.

*Мир РНК.* Существует также концепция о существовании гипотетической стадии жизни на Земле, на которой функции хранения генетической информации и катализа биохимических реакций выполняли молекулы РНК. Идея мира РНК впервые высказана Карлом Везе в 1968 году и развита Л. Оргелем и В. Гилбертом. Нуклеиновые кислоты являются единственным типом биологических полимеров, макромолекулярная структура которых, благодаря принципу комплементарности при синтезе новых цепей, обеспечивает возможность копирования собственной линейной последовательности мономерных звеньев, другими словами, возможность воспроизведения (репликации) полимера. Поэтому только нуклеиновые кислоты, но не белки, могут быть генетическим материалом, то есть воспроизводимыми молекулами, повторяющими свою специфическую микроструктуру в поколениях.

По ряду соображений именно РНК, а не ДНК, могла представлять собой первичный генетический материал. Во-первых, и в химическом синтезе, и в биохимических реакциях рибонуклеотиды предшествуют дезоксирибонуклеотидам; дезоксирибонуклеотиды – продукты модификации рибонуклеотидов. Во-вторых, в самых древних, универсальных процессах жизненного метаболизма широко представлены именно рибонуклеотиды, а не дезоксирибонуклеотиды, включая основные энергетические носители типа рибонуклеозид-полифосфатов (АТФ и т. п.). В-третьих, репликация РНК может происходить без какого бы то ни было участия ДНК, а механизм редупликации ДНК даже в современном живом мире требует обязательного участия РНК-затравки в инициации синтеза цепи ДНК. В-четвертых, обладая всеми теми же матричными и генетическими функциями, что и ДНК, РНК способна также к выполнению ряда функций, присущих белкам, включая катализ химических реакций. Молекулы РНК, способные к катализу, были названы рибозимами (по аналогии с энзимами, то есть белковыми ферментами). За их открытие в 1989 году Т. Чек и С. Альтман были удостоены Нобелевской премии по химии.

Таким образом, имеются все основания рассматривать ДНК как более позднее эволюционное приобретение – как модификацию РНК, специализированную для выполнения функции воспроизведения и хранения уникальных копий генов в составе клеточного генома без непосредственного участия в биосинтезе белков.

А. Б. Четверин с сотрудниками (Институт белка РАН РФ) экспериментально показали, что, по крайней мере, некоторые полирибонуклеотиды в обычной водной среде способны к спонтанной рекомбинации, то есть обмену отрезками цепи, путем трансэстерификации. Обмен коротких отрезков цепи на длинные должен приводить к удлинению полирибонуклеотидов (РНК), а сама подобная рекомбинация способствовать структурному многообразию этих молекул. Среди них могли возникать и каталитически активные молекулы РНК.

Даже крайне редкое появление единичных молекул РНК, которые были способны катализировать полимеризацию рибонуклеотидов или соединение (сплайсинг) олигонуклеотидов на комплементарной цепи как на матрице, означало становление механизма репликации РНК. Репликация самих РНК-катализаторов (рибозимов) должна была повлечь за собой возникновение самореплицирующихся популяций РНК. Продуцируя свои копии, РНК размножались. Неизбежные ошибки в копировании (мутации) и рекомбинации в самореплицирующихся популяциях РНК создавали все большее разнообразие этого мира.

Проблема перехода от древнего мира РНК к современному белоксинтезирующему миру – наиболее трудная даже для чисто теоретического решения. Возможность абиогенного синтеза полипептидов и белковоподобных веществ не помогает в решении проблемы, так как не просматривается никакого конкретного пути, как этот синтез мог бы быть сопряжен с РНК и подпасть под генетический контроль. Генетически контролируемый синтез полипептидов и белков должен был развиваться независимо от первичного абиогенного синтеза, своим путем, на базе уже существовавшего мира РНК. Впрочем, возможно, что гипотеза о мире РНК как предшественнике современного живого мира так и не сможет получить достаточного обоснования для преодоления основной трудности – научного описания механизма перехода от РНК и ее репликации к биосинтезу белка.

Таким образом, как произошло возникновение формы жизни, в основе которой лежат белки и нуклеиновые кислоты, пока не известно. Ясно только, что «встреча» обоих типов соединений



положила начало пути эволюции, на котором произошло формирование механизмов синтеза белка и нуклеиновых кислот и кодовых взаимодействий между обоими механизмами.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. В чем состоит суть концепции панспермии? Почему она не находит достаточной поддержки со стороны ученых?

2. Почему опыты Л. Спалланцани не опровергли веры виталистов в самозарождение?

3. В чем состояла особенность опытов Л. Пастера по опровержению факта самозарождения?

4. Какие условия, согласно современным данным, существовали на древней Земле? Какую роль они сыграли в абиогенном синтезе органических соединений?

5. Какие экспериментальные данные свидетельствуют о возможности абиогенного синтеза органических веществ на древней Земле?

6. Какие свойства коацерватов позволяют рассматривать их в качестве модели протоклетки?

7. Какие современные концепции объясняют возникновение матричного синтеза в протоклетке? В чем состоят недостатки этих концепций?

## Глава 4. Эволюция органического мира

### 4.1 Происхождение эукариотической клетки

Возникновение эукариот – это важнейший рубеж в эволюции организмов. Эукариоты обладают значительно более сложной и совершенной организацией клетки, чем прокариоты. Протоплазма эукариотической клетки сложно дифференцирована: в ней обособлены ядро и другие различные органоиды (митохондрии, пластиды, комплекс Гольджи, центриоли и др.), отделенные от цитоплазмы полупроницаемыми мембранами и выполняющие различные функции; снаружи клетка окружена клеточной мембраной. Наружная и внутренние клеточные мембраны образуют единый мембранный комплекс. В ядре – интегрирующем центре клетки эукариот – локализован хромосомный аппарат, в котором сосредоточена основная часть наследственной информации. У прокариот имеется единственная так называемая бактериальная хромосома, лежащая в цитоплазме. Эукариотный уровень организации обеспечивает более эффективное выполнение всех клеточных функций и открывает перспективы для дальнейшей прогрессивной эволюции.

Имеются две основные точки зрения на проблему происхождения эукариотической клетки и соответственно эукариот как одной из высших таксономических групп. Первая из них – так называемая *аутогенная концепция* – предполагает постепенную дифференциацию прокариотической клетки, в ходе которой развился мембранный комплекс. Сначала могла возникнуть наружная клеточная мембрана, затем ее локальные впячивания внутрь клетки образовали внутриклеточные мембраны. На основе дифференциации мембранного комплекса структурно оформились клеточные органоиды. Согласно одной из этих теорий, митохондрии и хлоропласты могли возникнуть путем впячивания (инвагинационно) за счет обособления пристенных мембран и локализации в них ферментов гликолиза и дыхания. Согласно аутогенной концепции, эукариоты возникли от одной из групп прокариот (от какой именно – указать сейчас невозможно).

Вторая точка зрения (*концепция симбиогенеза*) исторически восходит к трудам К. С. Мережковского, который еще в 1905 г. подверг критике существовавшее представление о том, что хлоропласты происходят в результате дифференциации цитоплазмы, он подчеркивал непрерывность пластид в череде поколений. Мережковский предпо-

ложил, что клетки сине-зеленых водорослей могли быть вероятными предшественниками хлоропластов и, таким образом, фотосинтезирующая клетка зеленых растений имеет симбиогенетическое происхождение. В 1909 г. Мережковский предложил широко используемый ныне термин «симбиогенез». Прямым следствием этой концепции, как указывает и сам Мережковский, является признание полифилии органического мира в противоположность монофилии Геккеля и других эволюционистов конца XIX – начала XX в.

Проблема симбиогенеза в первой половине XX века мало волновала цитологов, зоологов, микробиологов. Забвение гипотезы симбиогенеза в 30-40-х гг. XX в. не удивительно. По сути дела, все возможности световой микроскопии для позитивного или негативного решения этого вопроса были исчерпаны. Однако электронно-микроскопические исследования 50-60-х гг. XX века выявили поразительное сходство в ультраструктурах таких органелл клетки, как центриоли, входящие в состав митотического аппарата, и базальные тельца жгутиков (кинетосомы). Возникла мысль об общности происхождения этих органелл от какой либо общей исходной органеллы.

Давно обсуждавшаяся в литературе мысль о сходстве строения энергетических органелл клетки – митохондрий и пластид друг с другом также получила в те годы электронно-микроскопическое подтверждение. В первой половине 60-х гг. XX века было обнаружено, что эти группы цитоплазматических органелл не только способны к саморазмножению (авторепродукции), но и содержат внеядерную ДНК. На долю внеядерной ДНК авторепродуцирующихся органелл приходится от 5% (у большинства эукариот) до 40% (у трипаносом, имеющих сложную органеллу движения – блефаропласт, или кинетопласт) всей ДНК клетки.

В 1960-х годах было обнаружено принципиальное различие в строении ДНК у прокариот – клеточных организмов с недифференцированным ядром (бактерии, сине-зеленые водоросли) – и ядерной ДНК эукариот – клеточных организмов, у которых клетка подразделена на ядро и цитоплазму. Оказалось, что если ДНК ядра эукариот уложена в линейно упорядоченные структуры – хромосомы, то ДНК прокариот имеет кольцевидную упаковку, где двойная спираль ДНК замкнута в кольцо. Вскоре было доказано, что цитоплазматическая ДНК всех изученных до сих пор клеточных органелл эукариот имеет

кольцевое строение, сходное с кольцевым строением ДНК бактерий и сине-зеленых водорослей.

Комплекс данных по ультраструктуре клеточных органелл и по анализу ДНК дал новый фактический материал для возрождения старой концепции симбиогенетического происхождения клетки эукариот. Данная концепция развивается американской исследовательницей Линн Саган-Маргулис. Суть современной концепции симбиогенеза заключается в том, что клетка эукариот сформировалась в результате нескольких последовательных актов симбиогенеза:

1) симбиоз крупной анаэробной амeboидной прокариотической клетки с мелкими аэробными бактериями привел к трансформации клеток последних в митохондрии;

2) симбиоз этой прокариотической клетки со спирохетоподобными бактериями привел к появлению жгутикового аппарата, кинетосом и центросом. Клетка с этим набором органелл после дифференциации ядра от цитоплазмы дала начало линии, ведущей к царствам животных и грибов;

3) еще один акт симбиогенеза, произошедший в результате симбиоза с прокариотическими клетками сине-зеленых, привел к возникновению пластид – отсюда идет ствол царства растений.

Недостатком симбиогенной теории является невозможность объяснить с этой позиции возникновение клеточного ядра. В связи с этим появилась клональная гипотеза происхождения ДНК-содержащих органелл цитоплазмы. Можно предположить, что единый геном исходной прокариотической клетки мог претерпеть дупликацию (удвоение), затем дублицированные участки сегрегировались и клонально редуцировались из поколения в поколение, часть участков исходного генома обособилась затем в ядре (ядерная ДНК), другие дали авторедуплицирующуюся основу внеядерных органелл с их цитоплазматической ДНК. Но несмотря на наличие уязвимых для критики мест, симбиогенетическая теория возникновения клетки эукариот приобретает все большее распространение.

#### ***4.2 Происхождение многоклеточных организмов***

Первые многоклеточные животные и растения появились на Земле 700-900 млн. лет назад. У растений возникновение многоклеточного уровня организации, вероятно, произошло на основе *дифференциации лентообразных колоний*, образовавшихся путем бо-

кового срастания прикрепленных нитчатых форм или благодаря делению клеток последних в двух взаимно перпендикулярных направлениях (в одной плоскости). У колоний, прикрепленных одним концом к субстрату, различные участки находились в разных условиях по отношению к падающему свету, субстрату и водной среде. В связи с этим естественный отбор благоприятствовал возникновению некоторой дифференциации частей колонии.

Первым шагом было возникновение полярности колонии: на одном ее конце выделялись клетки, служившие для прикрепления к субстрату (для них характерно ослабление фотосинтеза, потеря способности к делению), на другом же конце – верхушечные клетки, интенсивно делившиеся и образовавшие своего рода «точку роста» колонии. Естественный отбор благоприятствовал приобретению клетками колонии способности делиться в разных направлениях; это приводило к ветвлению, что увеличивало поверхность колонии. Деление клеток вдоль трех взаимно перпендикулярных осей или переплетение отдельных нитей вело к возникновению многослойного «объемного» тела. В процессе его дальнейшей дифференциации сформировались многоклеточные органы, выполнявшие разные функции (фиксация на субстрате, фотосинтез, размножение). Одновременно между разными клетками растения складывалась определенная взаимозависимость, что, собственно говоря, и знаменует достижение многоклеточного уровня организации.

У животных активный образ жизни требовал более совершенной и сложной дифференциации организма, чем у растений. Сложность организации многоклеточных животных и разнообразие ее конкретных форм стимулировали разработку различных гипотез о происхождении Metazoa. Большинство ученых считает доказанным происхождение Metazoa от Protozoa. Все структурные компоненты клетки Protozoa частично или полностью идентичны таковым у Metazoa. Кроме того, в пределах Protozoa прослеживается тенденция перехода к многоклеточности. Это проявляется у простейших с многочисленными ядрами (опалина, миксоспоридии, некоторые инфузории, радиолярии, форамиферы) и у колониальных форм, например у вольвоксовых жгутиконосцев.

Наиболее разработанными и доказанными в настоящее время считаются колониальные гипотезы происхождения многоклеточных

животных, базирующиеся на признании в качестве их предков колониальных Protozoa (рис. 14).

1. Первую колониальную гипотезу происхождения Metazoa разработал зоолог-эволюционист Э. Геккель (1874), гипотеза получила название «гастреи». Он считал, что протозойным предком Metazoa была «бластеза» – шаровидная колония жгутиковых, похожая на стадию бластулы в развитии многих многоклеточных. В процессе эволюции от бластезы путем инвагинации (впячивания) могли возникнуть первые двуслойные многоклеточные с кишечной полостью, выстланной энтодермой. Этот гипотетический предок Metazoa был назван Э. Геккелем «гастреей» в связи со сходством со стадией гастрюлы в развитии многоклеточных. Гастрея, по Геккелю, представляла плавающее двуслойное животное со ртом. Наружный слой жгутиковых клеток гастреи представлял эктодерму и выполнял двигательную функцию, а внутренний слой клеток (энтодерма) – пищеварительную. От гастреи, по его мнению, произошли прежде всего двуслойные животные – кишечнополостные.

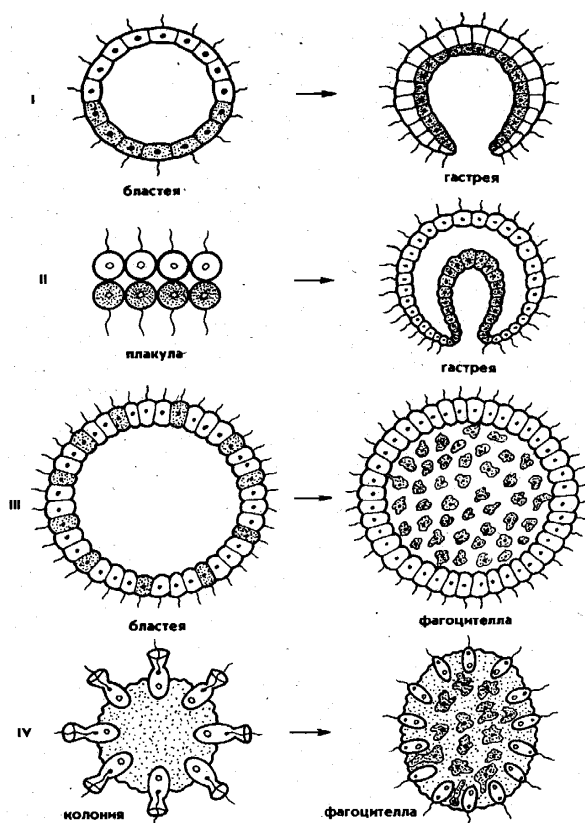


Рис. 14. Схема происхождения многоклеточных:  
 I – по гипотезе Геккеля, II – по гипотезе Бючли,  
 III – по гипотезе Мечникова, IV – по гипотезе Иванова

2. Дальнейшее развитие теории «гастреи» продолжил *О. Бючли* (1884), предложивший ее новый вариант – *гипотезу «плакулы»*. Поправка Бючли к теоретическим рассуждениям Геккеля состояла в том, что он считал колониальных простейших типа «бластеи» эволюционно продвинутыми и предложил в качестве гипотетического колониального предка более простую пластинчатую колонию одноклеточных. Путем расщепления такой пластинки на два слоя возник, по Бючли, гипотетический предок многоклеточных – «плакула». В дальнейшем из плакулы могла образоваться, по Бючли, гастрея путем чашевидного прогибания двуслойной пластинки. Натолкнуло Бючли на создание нового варианта гипотезы описание примитивного двуслойного многоклеточного животного – трихоплакса (*Trichoplax*), строение которого приближалось к плоским колониям жгутиковых. Автор предполагал, что подобные трихоплаксу животные могли быть промежуточными между «плакулой» и «гастреей». Тем более было обнаружено, что у *Trichoplax* нижний слой клеток способен к наружному пищеварению. Ползая, эти животные выделяют пищеварительные соки (ферменты), переваривающие бактериальную пленку. В дальнейшей эволюции, по его мнению, из этого нижнего слоя клеток примитивных плакулоподобных организмов возникла энтодерма гастреи, а из верхнего – эктодерма.

3. Русский биолог *И. И. Мечников* в 1882 г. опубликовал другую колониальную *гипотезу* – «*фагоцителлы*». Гипотеза базировалась на обширных исследованиях автора. Мечников открыл явление фагоцитоза – внутриклеточного пищеварения у многоклеточных и считал этот способ переваривания пищи более примитивным, чем полостное пищеварение. По его мнению, первые многоклеточные были примитивнее «гастреи» по организации и не имели еще пищеварительной полости и полостного пищеварения. Для выяснения вопроса о гипотетическом предке Metazoa *И. И. Мечников* изучал онтогенез примитивных многоклеточных – губок. Им было обнаружено, что образование двуслойной фазы развития у губок происходит не путем инвагинации бластулы, а путем иммиграции отдельных клеток наружного слоя в полость зародыша (бластоцель). Личинка губок с паренхимными клетками внутри была названа паренхимулой. *И. И. Мечников* рассматривал паренхимулу как праобраз или живую модель гипотетического предка многоклеточных – фагоцителлы. По его мнению, фагоцителла могла возникнуть из шаровидных

колоний жгутиконосцев путем иммиграции части клеток внутрь колонии. При этом наружные клетки со жгутиками выполняли функцию движения (кинобласт), а внутренние – утрачивали жгутики, становились амебоидными и выполняли функцию фагоцитоза (фагоцитобласт).

4. Зоолог *А. В. Иванов* (1967) синтезировал современные идеи по проблеме происхождения многоклеточных. За основу он принял гипотезу фагоцителлы Мечникова. Однако он предложил считать в качестве колониального предка Metazoa колонию типа воротничковых жгутиковых, имеющих голозойный способ питания. Живой моделью фагоцителлы *А. В. Иванов* считает не столько личинку губок – паренхимулу, сколько трихоплакса, близкого по организации к фагоцителле. Фагоцителла, по *А. В. Иванову*, в процессе эволюции дала начало таким типам, как Губки и Пластинчатые, обладающим примитивным внутриклеточным пищеварением – фагоцитозом. Согласно взглядам *А. В. Иванова*, появление двуслойных животных со ртом, кишечной полостью и полостным пищеварением произошло значительно позднее, чем фагоцителлоподобных.

### ***4.3 Эволюция растений***

Остатки зеленых водорослей находят в породах архейского возраста (около 3 млрд. лет назад, табл. 1). В протерозое в морях обитало много разных представителей зеленых и золотистых водорослей. В это же время, видимо, появились первые прикрепленные ко дну водоросли.

Начало освоению суши положило появление пленчатых обрастаний прибрежных камней и скал в полосе прибоя и приливно-отливной зоне сине-зелеными водорослями; в водорослевых обрастаниях поселялись бактерии. В условиях низких континентов раннего палеозоя с очень пологими берегами эта переходная зона между морем и сушей имела значительную протяженность. Сформировавшиеся здесь пленчатые бактериально-водорослевые обрастания («маты») часто перекрывались неорганическими материалами – продуктами выветривания горных пород, сносившимися с суши. В результате этих процессов происходило первичное почвообразование. Формирование почвы стало предпосылкой для освоения суши растениями и животными.



*Геохронологическая шкала*

Эра	Период	Возраст, млн. лет
Архей	–	4000-2500
Протерозой	Ранний	2500-1600
	Поздний	1600-570
Палеозой	Кембрий	570-500
	Ордовик	500-440
	Силур	440-405
	Девон	405-350
	Карбон	350-285
	Пермь	285-245
	Мезозой	Триас
Юра		200-137
Мел		137-67
Кайнозой		Палеоген
	Неоген	25-1,6
	Антропоген	1,6-0

Древнейшими растениями, населявшими, вероятно, пограничную зону между водой и сушей и влажные местообитания в низменных прибрежных районах, были *псилофиты* (*Psilophyta*, или *Rhyniophyta*) из группы *риниевых* (*Rhyniales*) – невысокие травянистые или кустарниковообразные растения (*Rhynia*, *Cooksonia*), еще не имевшие настоящих корней и листьев; органы бесполого размножения (спорангии) располагались на концах дихотомически разветвленных побегов (рис. 15). В их древесине уже имелись примитивные сосудистые образования – трахеиды. Вероятно, в жизненном цикле этих растений происходила четкая смена поколений – диплоидного спорофита и более просто устроенного гаплоидного гаметофита.

Риниевые могли возникнуть от каких-то высших водорослей (может быть, близких к харовым) еще в ордовике. Псилофиты ныне рассматриваются как сборная группа, объединяющая древнейшие наземные растения – риниевые и возникшие от них *зостерофиллофиты* (*Zosterophyllales*) и *тримерофиты* (*Trimerophytales*), обладавшие более развитым ветвлением с особыми спорангиеносными ветвями, мелкими листочками и некоторыми другими прогрессивными особенностями. Псилофиты известны начиная со среднего силура, достигли расцвета в раннем и среднем девоне.

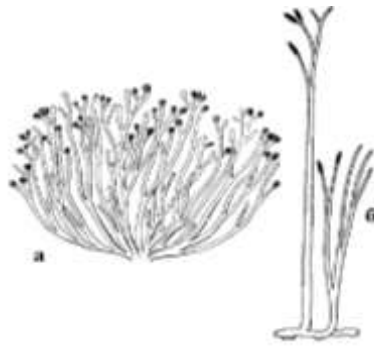


Рис. 15. Риниофиты: а – *Cooksonia caledonica*; б – *Rhynia major*

Вероятно, в самом раннем девоне или даже в позднем силуре от самых примитивных риниевых могли возникнуть *мохообразные* (*Bryophyta*), а от высших псилофитов произошли различные группы сосудистых растений, приобретшие листья, корневую систему и более совершенные способы размножения: от зостерофиллофитов – *плаунообразные*, а от тримерофитов – *членистостебельные, или хвощевые, и папоротникообразные*. Представители этих групп растений, лучше приспособленных к жизни на суше, в позднем девоне повсеместно вытеснили псилофитов и сформировали первую настоящую наземную флору, включавшую и древовидные формы.

В процессе приспособления к жизни на суше у растений совершенствовались вегетативные органы, в которых дифференцировались различные ткани: покровные (защищавшие растение от избыточного испарения и различных повреждений), механические (опорные, особенно важные в условиях возросшей в воздушной среде силы тяжести) и проводящие (обеспечивавшие транспорт веществ между различными органами). Особенно сложной для растений на суше стала проблема осуществления полового процесса: в воде подвижные мужские гаметы легко достигали яйцеклеток, тогда как в воздушной среде при неподвижности растений встреча гамет невозможна без специальных приспособлений, обеспечивающих их перенос от одного растения к другому.

У высших наземных растений такие приспособления сформировались из гаплоидного поколения (гаметофита), которое редуцируется до одной – нескольких клеток (пыльца семенных растений). Диплоидное же поколение (спорофит) становится основным в жизненном цикле. Противоположное соотношение этих поколений в жизненном цикле – с преобладанием гаметофита – имеется лишь у мхов, что, вероятно, решающим образом ограничило адаптивные возмож-

ности этой группы в освоении суши: мхи выживают лишь в условиях достаточно высокой влажности и тесно связаны с субстратом.

Каменноугольный период палеозойской эры принес с собой мощные горообразовательные процессы, в результате которых на поверхность вышли части морского дна. В лагунах, дельтах рек, в зоне литорали воцарилась тепло- и влаголюбивая флора. В местах ее массового развития скапливались колоссальные количества растительного вещества, которое преобразовывалось в обширные залежи каменного угля. В пластах угля часто встречаются прекрасно сохранившиеся остатки растений, свидетельствующие о том, что в ходе каменноугольного периода на Земле появилось много новых групп флоры.

Среди древовидных растений выделялись представители плаунообразных – *лепидодендрон* (*Lepidodendraceae*), достигавшие 40 м в высоту и до 2 м в диаметре у основания, и *сигиллярии* (*Sigillariaceae*) тридцатиметровой высоты (рис. 16, 17). Стволы этих деревьев были покрыты характерным рельефным узором, образованным следами отпавших листьев (у взрослых деревьев листья сохранялись лишь в высокой кроне, где ствол дихотомически ветвился).

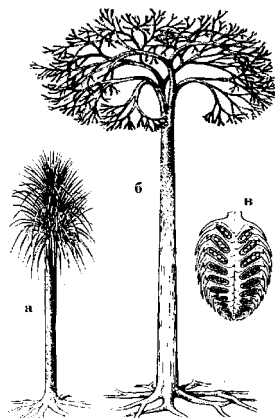


Рис. 16. Лепидодендрон: а – молодое растение; б – взрослое растение; в – стробил

Среди этих гигантов палеозойского леса высились и хвоцеобразные пирамидальные *каламиты* (*Calamitales*) с членистым стеблем и мутовками мелких жестких листьев. Обильны были различные папоротники, как ползучие, так и древовидные, хотя и не достигавшие такой высоты, как плаунообразные, и составлявшие второй ярус лесной растительности и подлесок. Голосеменные были представлены разнообразными *птеридоспермами*, а также новой группой – *кордаитами* (*Cordaitales*). Кордаиты были высокими деревьями, стволы которых напоминали хвойные, но высоко расположенные кроны были образо-

ваны крупными, до 1 м в длину, ланцетообразными или лентовидными листьями. В древесине всех этих деревьев не обнаружено годичных колец, что говорит об отсутствии четко выраженной сезонности климата.

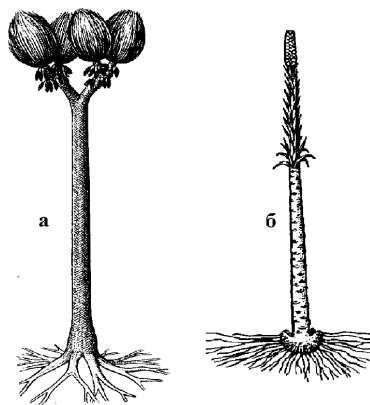


Рис. 17. Ископаемые плауны: а – сигиллярия; б – плеуромейя

Начиная с верхнего карбона, в Южном полушарии усилились процессы оледенения. На свободной от ледников территории Гондваны установился умеренный прохладный климат с выраженной сезонностью. Об этом говорит, в частности, наличие годичных колец в древесине гондванской флоры этого времени, получившей название глоссоптериевой по широко распространенным в ней видам *семенного папоротника Glossopteris* – небольшим растениям с крупными цельными листьями. В состав глоссоптериевой флоры кроме различных семенных папоротников (птеридоспермов) входили также представители других групп голосеменных растений: кордаитов, гинкговых и хвойных. Глоссоптериевая флора была характерна для обширных территорий, соответствующих современным Индии, Афганистану, Южной Африке, Южной Америке, Австралии, Новой Зеландии и Антарктиде.

Пермское оледенение и последовавшее после его завершения глобальное потепление климата привели к значительному изменению общего облика флоры. Вымерли древовидные плаунообразные, столь характерные для лесов второй половины палеозоя. Исчезли также семенные папоротники (птеридоспермы) и кордаиты. Их место занимают разнообразные представители других групп голосеменных растений: *саговниковых (Cycadophyta)*, *гинкговых (Ginkgoales)* и *хвойных (Coniferales)*. Особенно характерны для наземной флоры первой половины мезозоя были саговниковые: древовидные пальмообразные, с высокими колоннообразными стволами, увенчанными пучком перистых листьев (*Williamsonia*), или приземистые, с бочкообразным

или клубневидным коротким и толстым стволом (*Cycadoidea*). Саговниковые, хвойные и гинкговые формировали общий облик лесов в первой половине мезозойской эры.

В начале пермского периода еще доминировали спороносные растения, но уже к концу этого последнего этапа палеозойской эры их сильно потеснили голосеменные. Появление голосеменных было важной вехой в эволюции растений. Важнейшее событие в жизни голосеменных – превращение мегаспорангия в семязачаток, семязпочку с защитными покровами – интегументами и полное освобождение у всех семенных процесса полового размножения от воды. Микроспорангии у голосеменных превращаются в гнезда пыльника. Потеря мужским гаметофитом самостоятельности привела к редукции его до пыльцевой трубки с вегетативным ядром и двумя сперматозоидами. Семязачатки могли теперь оплодотворяться пыльцой, переносимой ветром или насекомыми. Кроме того, в отличие от одноклеточной споры с ее относительно малым запасом питательных веществ, семя обладает многоклеточной структурой и способно дольше обеспечивать пищей молодое растение на ранних стадиях развития. При неблагоприятных условиях семя долгое время может оставаться жизнеспособным. Имея прочную оболочку, оно надежно защищает зародыш от внешних опасностей. Все эти преимущества давали семенным растениям хорошие шансы в борьбе за существование.

В триасе на авансцену выходят новые формы. Быстро расселяются хвойные и среди них пихты, кипарисы, тиссы. Из числа гинкговых широкое распространение получил род *Baiera*. Листья этих растений имели форму веерообразной пластинки, глубоко рассеченной на узкие доли. Папоротники захватили сырые тенистые места по берегам небольших водоемов (*Hausmannia* и другие *Dipteridacea*). По болотам произрастали хвощи (*Equisetites*, *Phyllothea*), не достигавшие, однако, размеров своих палеозойских предков.

Меловый период отмечен резкими изменениями растительности. В нижнем мелу появляются наиболее прогрессивные растения – покрытосеменные. Непосредственные предки покрытосеменных пока не найдены в ископаемом виде. Считается, что покрытосеменные происходят от *беннетитовых*. С последними примитивные покрытосеменные сходны наличием общих черт в строении древесины, устьица, пыльцы, энтомофилии и т. п. Есть предположение о появлении признаков, характеризующих цветковые (сосуды в древесине, сетчатое жил-

кование, завязь, рыльце, двойное оплодотворение), параллельно и порознь у разных родственных и неродственных групп. Цветковые возникают, когда все эти признаки концентрируются в одной группе.

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

Первые примитивные энтомофильные цветки привлекали насекомых обилием пыльцы, что одновременно способствовало перекрестному опылению. В дальнейшем отбор растений пошел по пути привлечения опылителей с помощью нектара, аромата, окраски и специализации цветков на опыление определенными видами насекомых. При опылении насекомыми повышается возможность свободного скрещивания растений одного вида, что и служит одной из причин высокой эволюционной пластичности цветковых растений.

Флора третичного периода кайнозойской эры, сложившаяся в общих чертах в конце мела, во многих отношениях уже напоминала современную. В апогее развития находились покрытосеменные, в том числе *одnodольные* и *двудольные* растения. По-прежнему процветали хвойные, хотя число их родов и видов сократилось. В жарком и влажном климате, установившемся после очередного непродолжительного периода похолодания в начале палеоцена, субтропическая флора расселилась далеко на север. В Европе до берегов Балтики восстановились тропические и субтропические флоры, имевшие характер густых и влажных лесов. В них были широко представлены пальмы, бананы, эвкалипты, вечнозеленые лавры, фикусы, магнолии, мирты, дубы, каштаны и другие широколиственные растения, а из хвойных – гигантские секвойи, араукарии, болотные кипарисы. В лесной тени произрастали папоротники, в том числе древовидные, по морским побережьям – тропическая мангровая растительность.

Тропические и субтропические флоры преобладали в начале палеогена в Северной и Южной Америке, Африке и Южной Азии. Даже в Гренландии и на Шпицбергене была разнообразная растительность, свойственная теплому умеренному климату: секвойи, болотные кипарисы, гинкго, буки, дубы, платаны, клены, магнолии, липы, березы и др. На обширных территориях Центральной Азии с начала палеогена

намечается тенденция к аридизации (повышению засушливости) климата, которая, постепенно усиливаясь, прогрессировала на протяжении всего этого периода и неогена. Это привело к усыханию обильных здесь в позднемеловое время внутриконтинентальных пресноводных бассейнов, к постепенному обезлесиванию ландшафта с развитием к концу палеогена (олигоценная эпоха) открытых пространств типа лесостепей, степей и саванн. Вместо влаголюбивой сочной лесной растительности получают преобладание злаки, жесткие и относительно сухие листья которых хорошо защищены от обезвоживания. Местами в саваннах возвышались отдельные группы деревьев с высоко расположенными кронами. Более густая древесная и кустарниковая растительность сохранялась по долинам рек. Аналогичные открытые сухие ландшафты получили в начале неогена широкое распространение и на других континентах, но наиболее засушливыми в кайнозой оставались районы Центральной Азии.

В конце третичного периода климат начинает меняться. В плиоцене (по мере продолжавшегося похолодания) пальмы и другие теплолюбивые растения медленно отступали к югу. Четвертичный период отличался еще более сильным похолоданием климата, наложившим свой отпечаток как на рельеф местности, так и на биологические формы. По мере понижения температуры на возвышенных местах образовывались снежники и ледники, не успевавшие растаять летом. Под собственной тяжестью они сползали с гор в долины, и со временем обширные зоны северного и южного полушария оказались под льдом. Похолодание привело к образованию четко обособленных климатических зон, или поясов, проходящих через все континенты. Многие теплолюбивые растения конца третичного периода вымерли в четвертичном периоде. Возникли холодоустойчивые травянистые и кустарниковые растения. На огромных территориях завершается смена лесов степью, формируется ксерофитная и эфемерная растительность с выраженной сезонностью в цикле развития, складываются современные фитоценозы.

#### ***4.4 Эволюция беспозвоночных животных***

Первые ископаемые следы жизнедеятельности червеобразных многоклеточных животных известны из позднекарибейских отложений. В вендское время (650-570 млн. лет назад) существовали уже разнообразные животные, вероятно принадлежавшие к различным типам.

Немногочисленные отпечатки мягкотелых вендских животных известны из разных районов всех континентов земного шара. Наиболее известна богатая позднепротерозойская фауна, обнаруженная в Центральной Австралии в районе Эдиакары к северу от г. Аделаида. Исследовавший эту фауну М. Глесснер считает, что она включает несколько десятков видов очень разнообразных многоклеточных животных, относящихся к разным типам. Большинство форм принадлежат, вероятно, к кишечнополостным. Это медузоподобные организмы и прикрепленные к морскому дну полипоидные формы, одиночные или колониальные. Все они, как и другие животные *эдиакарской фауны*, лишены твердого скелета.

Кроме кишечнополостных в составе эдиакарской фауны найдены остатки животных, причисляемых к плоским и кольчатым червям. Некоторые виды организмов интерпретируют как возможных предков членистоногих (*Praecambridium sigillum*, напоминающий по характеру сегментации тела трилобитов и хелицеровых) и иглокожих (*Tribrachidium heraldicum* с телом дисковидной формы, на плоской поверхности которого выступают три валика, и *Arkaria adami* с пятилучевой звездообразной впадиной на ротовой стороне тела и с подобием амбулакральных желобков).

М. А. Федонкин, исследовавший фауну вендских животных, полагает, что некоторые из этих организмов обладают признаками нескольких разных типов животных и могут представлять исходные формы, занимающие промежуточное положение. Федонкин обратил также внимание на сходство ряда вендских организмов с личиночными стадиями некоторых современных животных, хотя вендские организмы имеют значительно более крупные размеры, чем соответствующие личинки. При всем разнообразии планов строения тела у организмов вендской фауны («вендобионтов») их объединяют некоторые общие черты организации: отсутствие скелета, конечностей, вероятно, также дыхательных и пищеварительных органов. Многие вендобионты вели неподвижный прикрепленный образ жизни. Некоторые исследователи полагают, что вендские организмы питались осмотически через поверхность тела или же с помощью живших в их теле фото- или хемосинтезирующих симбионтов – одноклеточных водорослей и бактерий.

Хотя среди вендских животных преобладают мягкотелые бесскелетные формы, вероятно, в те времена существовали уже и немногие виды, обладавшие раковиной. Такова, например *Cloudina*, имев-



шая простую трубчатую раковину, состоявшую из органического вещества и кальцита. Клаудина была обнаружена в карбонатных породах, которые переслаиваются с отложениями, содержащими остатки эдиакарской фауны мягкотелых животных.

Поскольку вендская фауна столь разнообразна и включает довольно высокоорганизованных животных, очевидно, что до ее возникновения эволюция Metazoa продолжалась уже очень долго. Таким образом, в позднем протерозое (600-650 млн. лет назад) уже существовали такие группы многоклеточных животных, как губки, кишечнополостные, плоские и кольчатые черви и даже, возможно, предки членистоногих. Судя по достигнутому уровню организации, можно предполагать, что к этому времени обособились также эволюционные стволы круглых червей (*non Nematelminthes*), предков моллюсков и предков вторичноротых животных – олигомерных червей.

Докембрийский филогенез Metazoa можно гипотетически представить следующим образом. От колониальных жгутиковых путем дифференциации и интеграции колонии, с миграцией внутрь колонии клеток фагоцитобласта на заднем полюсе тела, возникли первые многоклеточные животные, организация которых соответствовала фагоцителле (по И. И. Мечникову). Мало изменившимися потомками этих древнейших многоклеточных являются современные *Phagocytellozoa* (*Trichoplax adhaerens*). Примитивные многоклеточные были свободноплавающими (за счет работы мерцательного эпителия – киобласта) животными, питавшимися различными микроорганизмами – простейшими и одноклеточными водорослями.

При дальнейшем развитии приспособлений к активному питанию происходила постепенная эпителизация фагоцитобласта, то есть преобразование рыхлого скопления клеток в организованный клеточный пласт – эпителий кишечника. Эпителизация фагоцитобласта, вероятно, началась с развития постоянного ротового отверстия. Как отметил К. В. Беклемишев, на этой стадии филогенеза организм стал питаться как целое, а не как совокупность отдельных самостоятельно фагоцитирующих клеток. Вероятно, к этому времени сформировалась и интегрирующая организм нервная система в виде эпителиального нервного сплетения. Активное плавание требовало способности ориентироваться в пространстве и координировать работу всех органов. Для осуществления этих функций на аборальном (противоположном ротовому отверстию) полюсе тела возник нейрорецепторный комплекс, включ-

авший нервный ганглий, осязательные щетинки и статоцист (орган равновесия). Подобный аборальный орган имеется у современных гребневиков (*тип Stenophora*), а также у свободноплавающих личинок очень многих групп животных: плоских и кольчатых червей, моллюсков, членистоногих, полухордовых, иглокожих и др. Эту гипотетическую стадию филогенеза древних Metazoa можно назвать «*стомофагоцителлой*» (подчеркивая эпителизацию лишь ротового отдела фагоцитобласта).

Возможно, на этой стадии филогенеза произошла первая крупная дивергенция филогенетического ствола древних многоклеточных, связанная с тем, что некоторые группы этих животных перешли к освоению морского дна, другие же продолжали совершенствоваться приспособления к активной жизни в толще воды. Современные низшие плоские черви – *бескишечные турбеллярии (Acoela)* в целом сохранили тот уровень организации, который, вероятно, был характерен для древнейших многоклеточных, впервые перешедших к освоению подвижного образа жизни на дне водоемов. От вендских представителей этих турбеллярий могли возникнуть филогенетические стволы, ведущие к другим группам плоских червей, к нитчатым червям и к предкам кольчатых червей (*протоаннелидам*). От протоаннелид обособились, с одной стороны, предки моллюсков, с другой – предки членистоногих.

У всех этих групп произошла дальнейшая дифференциация фагоцитобласта. У низших червей эпителизовалась лишь его центральная часть, что привело у плоских червей к формированию разветвленного кишечника с единым отверстием – «ртом», ведущим во внешнюю среду, а у нитчатых червей – к образованию сквозного кишечника с ротовым и анальным отверстиями. У высших групп (кольчатые черви, моллюски и членистоногие) эпителизовался весь фагоцитобласт: не только его центральная часть (энтодермальный кишечник), но и периферическая (мезодерма и ее производные). Последнее привело к развитию вторичной полости тела – целома, стенки которой образованы мезодермальным целомическим эпителием.

У тех потомков стомофагоцителлы, которые продолжали совершенствоваться адаптации к жизни в толще воды, также произошла эпителизация центрального и отчасти периферического фагоцитобласта: возникла гастральная полость (первичный кишечник) и ее периферические ветви (гастроваскулярные каналы). К этому уровню организации

среди современных животных ближе всего стоят гребневики, вероятно сохранившие примитивный образ жизни в толще воды. От их поздне-протерозойских предков, которых можно назвать «*проктенофорами*», с переходом к прикрепленной жизни на морском дне возникли стрекающие кишечнополостные (*или Coelenterata, или Cnidaria*).

Другие филогенетические линии, ответвившиеся от проктенофор, также осваивали морское дно, но с развитием приспособлений к активному передвижению по субстрату, подобно турбелляриям и их потомкам, но на другом исходном уровне организации. У этих форм в результате завершения эпителизации периферического фагоцитобласта также образовалась вторичная полость тела – целом, но возникла она совершенно другим способом. В онтогенезе животных, происходящих от проктенофор, вторичная полость тела обособляется от первичного кишечника, как его боковые карманообразные выпячивания (первоначально было, вероятно, три пары таких выпячиваний), которые затем отшнуровываются от стенок кишки. Такой способ развития целома получил название энтероцельного – в отличие от схизоцельного способа, при котором целом возникает в результате появления полостей внутри скопления мезодермальных клеток, без всякой связи с первичным кишечником.

Энтероцельный целом характерен для типов *погонофор* (*Pogonophora*), *щетинкочелюстных* (*Chaetognatha*), *плеченогих* (*Brachiopoda*), *мишанок* (*Bryozoa*) и ряда других, в том числе группы так называемых вторичноротых животных (*Deuterostomia*), объединяющей типы *хордовых* (*Chordata*), *иглокожих* (*Echinodermata*) и *полухордовых* (*Hemichordata*). У вторичноротых животных имеется много общего, в частности особое положение дефинитивного (присущего взрослым организмам) рта, возникающего на полюсе тела, противоположном первичному эмбриональному рту – бластопору. На месте же последнего развивается анальное отверстие. Вторичноротые, несомненно, имеют общее происхождение; в качестве их предков указывают гипотетическую группу олигомерных червей, тело которых было разделено на три отдела, имелся вторичный рот и энтероцельный целом. Среди современных вторичноротых к уровню организации олигомерных червей ближе всего стоят свободноживущие полухордовые, представителем которых является желудевый червь (*Balanoglossus*).

Особое положение среди многоклеточных животных занимают губки (*или Porifera, или Spongia*). Эта группа характеризуется очень

примитивным общим уровнем организации: губки, по существу, не имеют эпителизованного фагоцитобласта, упорядоченного внутреннего строения, настоящего кишечника, нервной системы, рецепторов и т. д. Губки отличаются от всех остальных Metazoa чрезвычайно своеобразным онтогенезом, в ходе которого происходит инверсия зародышевых листков (экто- и энтодерма, так сказать, меняются местами). Новейшие данные молекулярных исследований показали, что губки имеют общее происхождение со всеми многоклеточными. Вероятно, они представляют собой очень раннюю боковую ветвь, обособившуюся на уровне фагоцителлы. Древнейшие ископаемые остатки губок известны из вендских (эдиакарских) отложений в Австралии.

Граница между протерозойской и палеозойской эрами отмечается резким изменением в составе и богатстве ископаемой фауны. После толщ верхнего протерозоя, среди которых рассеяны относительно редкие местонахождения эдиакарской фауны, в осадочных породах кембрия (первого периода палеозойской эры), начиная с самых нижних горизонтов, внезапно возникает огромное разнообразие и обилие остатков ископаемых организмов. Теплые моря кембрийского периода были обильно населены разнообразными животными. Наиболее богата была донная фауна неглубоких морей, прибрежных отмелей, заливов и лагун (во время морских трансгрессий мелководные местообитания получают очень широкое распространение). На морском дне жили разнообразные прикрепленные животные: губки, кишечнополостные (одиночные и колониальные представители различных групп полипов), стельчатые иглокожие, плеченогие и др. Большинство из них питалось различными микроорганизмами (простейшие, одноклеточные водоросли, бактерии и др.), которых они различными способами отцеживали из воды (фильтрационное питание). Некоторые колониальные организмы, обладавшие известковым скелетом, возводили на дне моря рифы, подобно современным коралловым полипам. В раннем палеозое это были гидроидные *полипы-строматопоры* (подкласс *Stromatoporoidea*), древние коралловые *полипы-табуляты* (подкласс *Tabulata*), *мианки* (*тип Bryozoa*) и *археоциаты* (*тип Archaeocyatha*).

Археоциаты – группа примитивных прикрепленных животных, широко распространенных в раннем кембрии, но полностью вымерших к концу силура. Археоциаты имели известковый скелет в виде своеобразного кубка, стенки которого пронизывали поры. Размеры таких кубков варьировали от нескольких миллиметров до 40 см. Снаружи

кубок был одет мягкой оболочкой. Мягкие ткани внутри кубка, видимо, имели губчатое строение, будучи пронизаны системой полостей. Ряд других групп прикрепленных морских животных, также переживших расцвет в палеозойской эре, сохранились до наших дней в лице немногих видов. Таковы, например, *стебельчатые иглокожие* (подкласс *Pelmatozoa*), представленные в палеозое 7 классами, из которых до современности дожили лишь *морские лилии* (*Crinoidea*). Сходная судьба была и у плеченогих – своеобразных прикрепленных животных, снабженных двустворчатой раковиной и внешне напоминающих двустворчатых моллюсков, но резко отличающихся от них внутренним строением. Раковина плеченогих имеет спинную и брюшную створки, а не две боковые, как у моллюсков. Замечательно, что с кембрийского периода до наших дней просуществовал *род брахиопод Lingula*, который, судя по ископаемым остаткам, сохранил свое строение практически без изменений свыше 500 млн. лет, став одним из наиболее ярких примеров эволюционного консерватизма.

С морским дном были тесно связаны и многие другие группы животных. Различные черви приспособились к роющей жизни в толще донных осадков. Среди них были примитивные вторичноротые – *кишечнодышащие* (*Enteropneusta*), принадлежащие к типу полухордовых. Наиболее древние ископаемые остатки этих животных были обнаружены в среднекембрийских отложениях, но, несомненно, возникла эта группа еще в докембрии.

Среди водорослей и кораллов по морскому дну медленно передвигались свободноживущие иглокожие (представители *подтипа Eleutherozoa* – морские звезды, офиуры, голотурии и др.) и моллюски, основные группы которых известны, начиная с кембрия. Свободноживущие иглокожие возникли, вероятно, от прикрепленных предков, унаследовав от них внешнюю радиальную симметрию тела. Организация моллюсков сложилась в процессе приспособления древних червеобразных животных к питанию различными донными обрастаниями и остатками погибших организмов, пищей обильной и легкодоступной. Такой способ питания не требовал большой подвижности. А для защиты мягкого тела у моллюсков развилась прочная и тяжелая известковистая раковина, еще более ограничившая их подвижность.

Одна из групп моллюсков, вопреки общей эволюционной тенденции этого типа к развитию малоподвижных донных форм, уже в кембрии сумела перейти к освоению свободного плавания. Это бы-

ли первые головоногие – *наутилоидеи*, или *кораблики* (*Nautiloidea*), дожившие в лице единственного рода *Nautilus* до наших дней (рис. 18). Раковина корабликов преобразовалась в гидростатический аппарат, позволяющий этим моллюскам изменять свою плавучесть, поднимаясь или опускаясь в толще воды без мышечных усилий. Раковина разделена поперечными перегородками на камеры, тело животного помещается в последней, самой большой из них. Перегородки пронизаны сифоном – длинным выростом тела, в котором проходят кровеносные сосуды. Камеры раковины заполнены жидкостью, которая может всасываться в кровь и затем выводиться из организма почками; вес раковины уменьшается, и моллюск всплывает. При погружении происходят обратные процессы. Активное плавание головоногих в толще воды происходит посредством выброса струи воды из мантийной полости через специальную воронку – животное движется реактивным способом.



Рис. 18. *Наутилус помпилиус* (*Nautilus pompilius*)

В девоне появились и другие группы головоногих моллюсков, в частности *аммониты* (*Ammonoidea*), имевшие, как и кораблики, спирально закрученную раковину. А в нижнем карбоне возникли первые представители высших головоногих, у которых раковина постепенно редуцировалась и оказалась заключенной внутри мягких тканей тела (*подкласс внутреннераковинных*, *Endocochlia*). Эти преобразования были связаны с дальнейшей активизацией образа жизни головоногих. Древнейшими внутреннераковинными были *белемниты* (*Belemnitida*), которые еще имели довольно большую удлиненно-коническую раковину, лишь прикрытую мантийной складкой тела (рис. 19). В ископаемом состоянии наиболее часто сохраняется роstralная часть раковины белемнитов. Аммониты и белемниты играли видную роль в морской фауне верхнего палеозоя и мезозоя.



Рис. 19. Раковина белемнита

В толще и на поверхности воды в морях обитали и другие животные. Более примитивные группы использовали пассивное плавание, дрейфуя по течению и удерживаясь на поверхности с помощью особых плавательных пузырей, заполненных газом. Таковы плавающие колониальные кишечнополостные *сифонофоры* (*Siphonophora*), живущие в морях и поныне. В первой половине палеозоя подобный образ жизни вели *граптолиты* (*подтип Graptolithina* типа полухордовых). Граптолиты, появившиеся в кембрии, полностью вымерли в раннем карбоне (большинство их исчезло еще до конца силура).

Уже в раннем кембрии существовали и столь высокоорганизованные животные, как членистоногие, представленные тремя обособленными подтипами: *жабродышащими* (*Branchiata*), *хелицеровыми* (*Chelicerata*) и *трилобитами* (*Trilobita*). Последний подтип – трилобиты – чисто палеозойская группа, достигшая расцвета в раннем кембрии, когда они составляли до 60% всей фауны. Трилобиты сохраняли свои позиции до середины ордовика, после чего началось их угасание. Они окончательно вымерли к середине пермского периода. Для трилобитов характерно расчленение защищавшего тело спинного щита двумя продольными бороздами на 3 доли (отсюда и название подтипа) (рис. 20). Эти членистоногие были чрезвычайно разнообразны. Их размеры варьировались от 1 до 75 см, хотя большинство не превышало 10 см. Трилобиты были в основном придонными животными. Они ползали по дну на членистых конечностях, состоявших каждая из двух ветвей, но могли, вероятно, и плавать в толще воды (среди трилобитов были даже формы, специализированные к плаванию), и зарываться в песок. По способу питания большинство трило-

битов были, по-видимому, микрофагами, отцеживавшими из воды мелкий планктон или поедавшими ил.

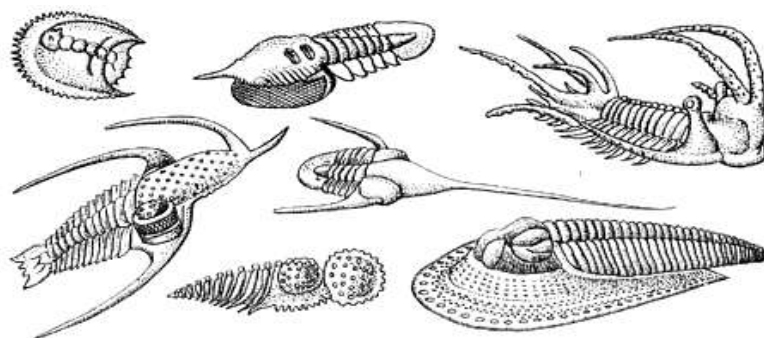


Рис. 20. Трилобиты

Среди водных палеозойских членистоногих были и хищники, из которых особенно выделяются *эвриптериды* (отряд *Eurypterida*, принадлежащий к подтипу хелицероных), родственные современным скорпионам, но достигавшие длины около 2 м (рис. 21). Это были самые крупные членистоногие, когда-либо существовавшие на Земле. Эвриптериды известны начиная с ордовика. Они достигли наибольшего расцвета в силуре и первой половине девона, но уже с середины девона число их видов начинает сокращаться. В нижней перми эти крупные хелицероные исчезают. Возможно, судьба эвриптерид определилась тем, что примерно с середины девона в роли крупных водных хищников с ними начинают конкурировать различные группы хищных рыб.

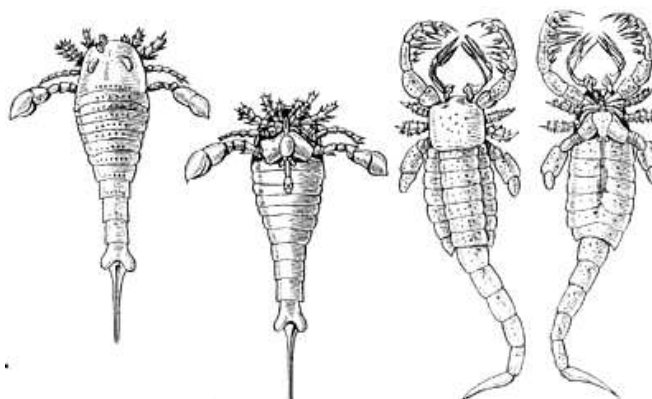


Рис. 21. Эвриптериды

По мере заселения суши растениями возникли предпосылки для освоения наземной среды обитания животными. Вероятно, первыми на суше появились какие-то мелкие беспозвоночные, питавшиеся органическими остатками в почве. Возможно, такие животные появились уже к середине силурийского периода. Древнейшие известные наземные



членистоногие – мелкие плоскоспинные *многоножки* (*Myriapoda*) со сдвоенными сегментами тела (как у современных двупарноногих – кивсяков) – были обнаружены в позднесилурийских и раннедевонских отложениях.

М. С. Гиляров показал, что для многих групп беспозвоночных животных освоение суши началось с использования почвы как промежуточной среды обитания, в которой ряд факторов был в какой-то степени близок к показателям водной среды (высокая влажность, плотность субстрата). В почве можно использовать многие приспособления, сложившиеся в воде, при относительно незначительной их перестройке (аппарат передвижения, органы дыхания и др.). Вероятно, этим путем на сушу проникли из водоемов различные группы червей, которые в основном и остались почвенными обитателями, и членистоногих. Жизнь в почве и близких к ней местообитаниях характерна для наиболее примитивных современных групп членистоногих (онихофоры, многоножки, низшие насекомые – аптериготы и др.).

Приспособление животных к жизни на суше требовало, во-первых, перестройки локомоторного аппарата для передвижения в условиях возросшей по сравнению с водой силы тяжести; во-вторых, развития органов дыхания, способных усваивать кислород воздуха и избавлять организм от углекислого газа; в-третьих, формирования приспособлений, защищающих организм от обезвоживания. Последние включают развитие кожных покровов, снижающих потери воды с испарением (эпикуткула у членистоногих), а также совершенствование органов выделения, которые должны выводить из организма экскреты в малотоксичной и концентрированной (обезвоженной) форме. У водных животных чаще всего конечным продуктом азотистого обмена является аммиак, ядовитый и требующий для своего растворения значительного количества воды. У наземных форм выводятся из организма такие соединения, как мочевины, мочевая кислота, гуанин и др. Замечательно, что очень сходные приспособления к наземной жизни формировались независимо и параллельно у представителей разных эволюционных стволов: в типе членистоногих, например, у нескольких самостоятельных линий среди хелицеро-вых (у скорпионов, пауков, сольпуг, клещей); во многом сходные адаптации развивались и у трахейных (у многоножек и насекомых).

Из девона известны представители нескольких групп наземных членистоногих: палеозойская группа *панцирных пауков* (*Soluta*), кле-

щи (*Acaromorpha*) и низшие первичнобескрылые группы насекомых (*Insecta*). Несомненно, разнообразие наземных беспозвоночных в девонском периоде было значительно большим, чем это представляется по дошедшим до нас скудным ископаемым остаткам.

Во второй половине раннекарбоновой эпохи появились наделенные крыльями высшие насекомые – *птериготы*. Вероятно, предки крылатых насекомых перешли к лазящей жизни на стволах и в кронах деревьев. Для планирования при падениях и прыжках у этих животных служили боковые уплощенные выступы тела на сегментах. Из этих неподвижных придатков в процессе приспособительной эволюции естественный отбор сформировал летательный аппарат. Первоначально крылья имелись на всех 3 сегментах груди, хотя передняя пара еще сохраняла примитивное строение в виде неподвижных плоскостей, как это было, например, у *палеодиктионтеры* (*Palaeodictyoptera*, рис. 22). У большинства известных групп насекомых эта передняя пара крыльев утрачена.

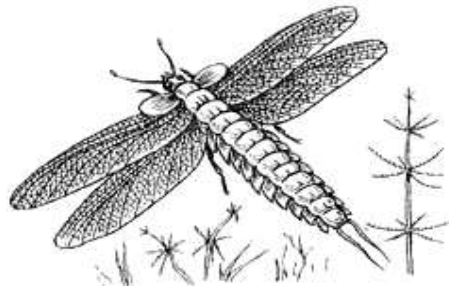


Рис. 22. Палеодиктионтера

К концу карбона уже существовали разнообразные группы летающих насекомых, некоторые из них дожили до современности (поденки, стрекозы, тараканы, прямокрылые, равнокрылые, скорпионницы). В палеозое насекомые были единственными летающими животными. Некоторые виды стрекоз тогда достигали крупных размеров: у верхнекарбоновых – нижнепермских *Meganeura* длина тела достигала 30 см, размах крыльев до 65 см. Разнообразие наземных беспозвоночных в карбоне было дополнено появлением растительноядных брюхоногих моллюсков (*Gastropoda*) из группы *легочных* (*Pulmonata*), дышащих воздухом.

На протяжении пермского периода животный мир претерпел значительные изменения. В наибольшей степени это коснулось морских животных, среди которых многие группы подверглись значительному угнетению, сопровождавшемуся уменьшением численности

и разнообразия видов, вплоть до полного вымирания целых классов. Примерно в середине пермского периода вымирают последние трилобиты, эвриптериды, бластоидеи (один из классов прикрепленных иглокожих), палеозойские группы морских лилий. К концу перми исчезают тетракораллы, значительно сокращается число видов фораминифер среди простейших, морских ежей и офиур среди иглокожих, аммоноидей и наутилоидей среди моллюсков, остракод среди ракообразных, губок, мшанок и плеченогих.

После пермского вымирания разнообразие морских организмов в триасе вновь возрастает. В донной фауне опять обильны мшанки, многочисленны морские ежи и морские звезды. Постепенно возрастает численность и разнообразие брюхоногих моллюсков. Среди двустворчатых моллюсков выделяется мезозойская группа *рудистов* (*Rudistae*), прикреплявшихся к субстрату одной из створок своей асимметричной раковины, достигавшей у некоторых видов 1,5 м. В триасе начинается бурный расцвет аммонитов и белемнитов. Мезозойские головоногие были очень разнообразны и по форме раковины, и по размерам, варьировавшим у аммонитов от нескольких миллиметров до 3 м.

Последние века мезозойской эры были временем драматических событий, сущность которых пока еще не вполне ясна. На протяжении позднего мела энтомофауна постепенно обновилась: исчез целый ряд архаических семейств и появились группы, существующие и поныне. В конце мелового периода за относительно краткие (в геологических масштабах) сроки произошло вымирание многих групп беспозвоночных животных, наземных, водных и летающих. Вымирание постигло широко распространенных в юре и мелу двустворчатых моллюсков – рудистов, аммонитов, белемнитов и многих наутилоидных головоногих, вымерли многие виды морских лилий. В кайнозое происходит формирование современной фауны беспозвоночных животных.

#### ***4.5 Эволюция позвоночных животных***

Самых древних примитивных позвоночных объединяют в надкласс *Бесчелюстные* (*Agnatha*). Они известны под названием *Остракодермий* (*Щитковые*). Щитковые обладали мощным наружным скелетом в виде или сплошного панциря, или отдельных крупных костных пластин, мелких чешуй, сочетания всех этих образований. Некоторые остракодермы с тяжелым скелетом, дорсовентрально

уплощенные, вели, видимо, придонный образ жизни. Другие – с гибким веретеновидным телом, покрытым мелкими чешуями, вероятно, обитали в толще воды (рис. 23).

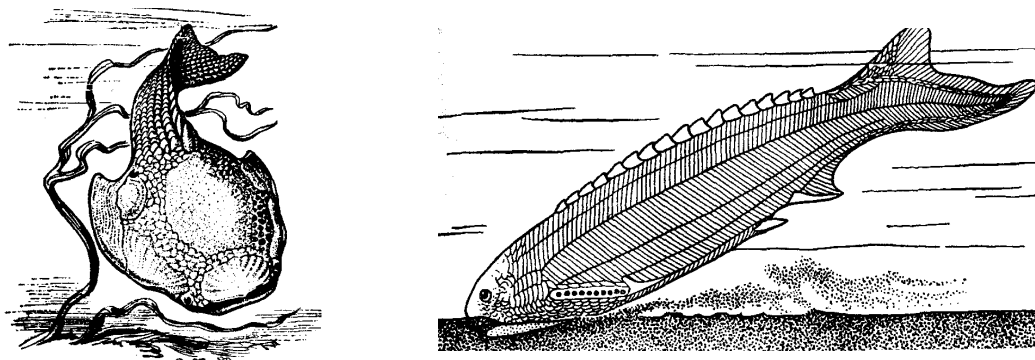


Рис. 23. Щитковые силурийского и девонского периодов

Первые описанные формы Щитковых принадлежат ордовику. Своего расцвета они достигли в силуре – девоне, к концу девона большая часть их вымерла, предположительно из-за конкуренции со стороны челюстноротых, разнообразие которых к этому времени возросло. В последующей палеонтологической летописи их остатки не обнаружены. Вместе с тем ряд черт сближает с этой группой современных круглоротых – миног и миксин. Предполагают, что обе группы современных бесчелюстных появились в карбоне.

Бесчелюстные составили одну эволюционную линию позвоночных, весьма примитивную и специализированную. Другая, ведущая, ветвь представлена *Челюстноротыми (Gnathostomata)*. Она дала рыб и всех более высокоорганизованных позвоночных. Непосредственные предки рыб пока неизвестны. Самые ранние ископаемые их остатки в виде чешуй обнаружены в верхнесилурийских отложениях. В девонских отложениях находят уже представителей весьма разнообразных групп.

Одной из наиболее ранних групп, известных с раннего силура, являются *Панцирные рыбы (Placodermi)*, их тело было покрыто костным панцирем. Наряду с примитивными чертами они имели некоторые прогрессивные особенности: внутренний скелет состоял главным образом из хряща, но они имели костные челюсти. Панцирные плавники (чаще только передние) были расчленены на отделы и прикрыты костными пластинками. Панцирные рыбы обитали как в пресных водах, так и в солоноватых. Они дожили до каменноугольного периода и затем вымерли. Другой группой,

столь же древней (силур) и примитивной, были мелкие пресноводные *акантодии* (*Acanthodii*), тело которых было покрыто соприкасающимися костными пластинками. Плавники их имели широкое основание, и между грудными и брюшными плавниками находился ряд добавочных маленьких плавников, также с широкими основаниями. В этом можно видеть остатки некогда сплошной складки, находившейся на боках тела и давшей начало парным конечностям.

В подклассе *Первичных акул* (*Proselachii*) хорошо известна позднедевонская *Cladoselache*. Собственно *хрящевые рыбы* (*Chondrichthyes*) известны с позднего силура – раннего девона. *Пластинчатожаберные* (*Elasmobranchii*) пережили два всплеска адаптивной радиации – в силуре-девоне и в раннем мезозое. С конца мезозоя оформились современные семейства этого подкласса. *Цельноголовые* (*Holocephalia*) известны с раннего карбона и никогда не были многочисленными. Класс *Костные рыбы* (*Osteichthyes*) рано оформился в две группы: подкласс *Лучепёрые* (*Actinopterygii*) и подкласс *Лопастепёрые* (*Sarcopterygii*).

Наиболее древними лучепёрыми были *Палеонисциды*. Они характеризуются наличием наружных кожных окостенений, гетероцеркальным хвостом, наличием рострума, ганоидной чешуей. Все это дает повод считать их весьма близкими к современным хрящекостным, в частности к осетровым рыбам. Собственно *Костистые рыбы* (*Teleostei*) возникли в мезозое. Их эволюция шла быстро и многообразно. В настоящее время это господствующая группа рыб.

Первые амфибии появились в пресных водоемах в конце девона, это были *ихтиостегиды* (*Ichthyostegidae*). Они были настоящими переходными формами между кистепёрыми рыбами и земноводными. Так, у них были рудименты жаберной крышки, настоящий рыбий хвост, сохранялся клейтрум (кожная кость). Кожа была покрыта мелкой рыбьей чешуей. Однако наряду с этим они имели парные пятипалые конечности наземных позвоночных. Ихтиостегиды жили не только в воде, но и на суше. Можно предположить, что они не только размножались, но и кормились в воде, систематически выползая на сушу.

В дальнейшем, в каменноугольном периоде, возник ряд ветвей, которым придают таксономическое значение надотрядов или отрядов. Надотряд *лабиринтодонтов* (*Labyrinthodontia*) был очень

разнообразен. Ранние формы имели сравнительно небольшие размеры и рыбообразное тело. Более поздние достигали весьма крупных размеров (1 м и более) в длину, тело их было уплощено и заканчивалось коротким толстым хвостом. Лабиринтодонты существовали до конца триаса и занимали наземные, околоводные и водные местообитания.

В карбоне возникла и вторая ветвь первичных амфибий – *лепоспондилы* (*Lepospondyli*). Они имели мелкие размеры и были хорошо приспособлены к жизни в воде. Некоторые из них вторично утратили конечности. Они просуществовали до середины перми. Полагают, что они дали начало отрядам современных амфибий – *хвостатых* (*Caudata*) и *безногих* (*Apoda*). Все палеозойские амфибии вымерли в течение триаса.

Эту группу амфибий иногда именуют *стегоцефалами* (*панцирноголовыми*) за сплошной панцирь из кожных костей, покрывавший черепную коробку сверху и с боков, так что оставались отверстия только для ноздрей, глаз и теменного органа (рис. 24). Кроме того, у многих был брюшной панцирь из налегающих друг на друга костных чешуй. Предками стегоцефалов, несомненно, были костные рыбы, сочетавшие примитивные черты организации (например, слабое окостенение первичного скелета) с наличием дополнительных органов дыхания в виде легочных мешков. Их парные конечности могли служить не только для гребли, но и для опоры о твердый субстрат, и из них, следовательно, могли развиваться пятипалые конечности наземного типа. Наиболее близки к стегоцефалам кистепёрые рыбы. Они обладали легочным дыханием, их конечности имели скелет, сходный с таковым у стегоцефалов. Обращает, наконец, внимание удивительное сходство в расположении покровных костей черепа у древних кистепёрых и стегоцефалов.

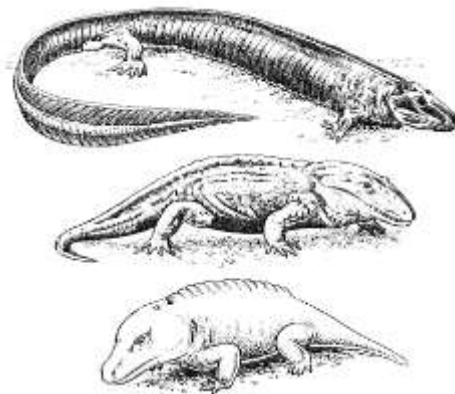


Рис. 24. Представители стегоцефалов

Девонский период, в котором возникли стегоцефалы, видимо, характеризовался сезонными засухами, во время которых жизнь во многих пресных водоемах была для рыб затруднительна. Обеднению воды кислородом и затрудненности плавания в ней способствовала обильная растительность, произраставшая в каменноугольное время по болотам и берегам водоемов. В этих условиях могли возникнуть приспособления рыб к дополнительному дыханию легочными мешками. Само по себе обеднение воды кислородом еще не было предпосылкой для выхода на сушу. В этих условиях кистепёрые рыбы могли подниматься на поверхность и заглатывать воздух. Но при сильном усыхании водоемов жизнь для рыб становилась уже невозможной. Неспособные к передвижению по суше, они погибали.

Только те из водных позвоночных, которые одновременно со способностью к легочному дыханию приобрели пятипалые конечности, могли переживать эти условия. Передвижение по суше для животных, покрытых толстым слоем тяжелой костной чешуи, было затруднено, и костный чешуйчатый панцирь на теле не обеспечивал возможности кожного дыхания, столь характерного для всех амфибий. Указанные обстоятельства, видимо, явились предпосылкой для редукции костного панциря на большей части тела. У отдельных групп древних амфибий он сохранился (не считая панциря черепа) только на брюхе. Двигаясь по суше, они волочили тело по земле, и брюшной панцирь служил надежной защитой тела от механических повреждений.

Стегоцефалы дожили до начала мезозоя. Современные же отряды амфибий оформляются только в конце мезозоя (конец юры – начало мела). Таким образом, непосредственной связи между ними установить пока не удастся.

Древнейшие рептилии известны из верхних пермских отложений. Их называют *котилозаврами* (рис. 25). По ряду признаков они еще очень близки к стегоцефалам. Их череп был в виде сплошной костной коробки с отверстиями только для глаз, ноздрей и теменного органа, шейный отдел позвоночника был слабо оформлен, крестец имел только один позвонок; в плечевом поясе сохранялся клейтрум – кожная кость, свойственная рыбам; конечности были коротки и широко расставлены. Возможно, что котилозавры были потомками каменноугольных стегоцефалов – *эмболомеров*. В средней перми ко-

тилозавры достигли расцвета. Но лишь немногие сохранились до конца перми, а в триасе эта группа исчезла, уступив место более высокоорганизованным и специализированным группам рептилий.

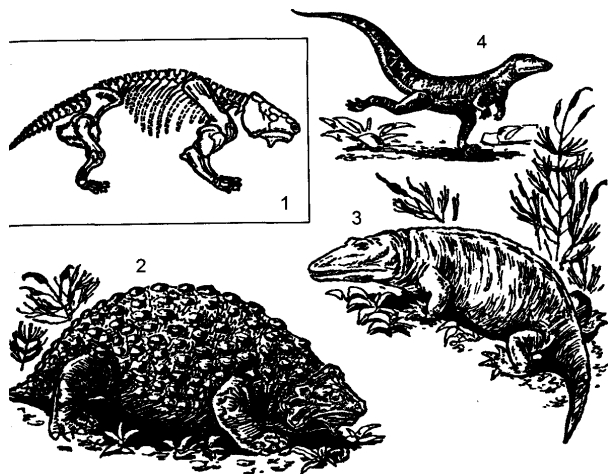


Рис. 25. Котилозавры и псевдозухии: 1 – парейзавр (верхняя пермь), скелет; 2 – парейзавр, реставрация животного; 3 – сеймурия; 4 – псевдозухия

Предком черепах принято считать пермского *эунотозавра* (*Eunotosaurus*) – небольшое ящерицеобразное животное с короткими и очень широкими ребрами, образующими подобие спинного щита. Брюшного щита у него не было. Мезозойские черепахи первоначально были сухопутными и, видимо, роющими животными. Лишь впоследствии некоторые группы перешли к водному образу жизни и в связи с этим многие из них частично утратили костный и роговой панцирь.

Древний инфракласс *Лепидозавроморфы* объединяет ныне живущих гаттерию, ящериц, змей, хамелеонов и их вымерших предков. Гаттерия (*Sphenodon punctatus*), живущая сейчас на небольших островах у побережья Новой Зеландии, – потомок достаточно распространенных в середине мезозоя *первоящеров*, или *клинозубых* (надотряд *Prosauria*, или *Lepidontidae*). Ящерицы, змеи и хамелеоны составляют ныне широкое многообразие отряда *чешуйчатых* (*Squamata*). Ящерицы – одни из древнейших продвинутых групп рептилий, их останки известны из верхней перми. Змеи появляются только в мелу. Хамелеоны – это специализированная группа более поздней эпохи – кайнозоя (палеоцен, миоцен).

К инфраклассу *Архозавроморфы* относятся крокодилы, динозавры, птерозавры. *Крокодилы* (*Crocodylia*) появляются в конце триаса. Юрские крокодилы существенно отличны от современных



отсутствием настоящего костного нёба. Их внутренние ноздри открывались между нёбными костями. Крокодилы современного типа с полностью развитым вторичным костным нёбом произошли от древних архозавров – *псевдозухий* (рис. 25). Известны они с мела (около 200 млн. лет назад).

Крылатые ящеры, или *птерозавры* (*Pterosauria*), представляют собой один из замечательных примеров специализации мезозойских рептилий. Это были летающие животные весьма своеобразного строения. Их крылья представляли складки кожи, натянутые между боками тела и очень длинным четвертым пальцем передних конечностей. Широкая грудина имела хорошо развитый киль, как у птиц; кости черепа срастались рано; многие кости были пневматичными. Вытянутые в клюв челюсти несли зубы. У одних (*рамфоринхи*) были длинные узкие крылья и длинный хвост, летали они, видимо, скользящим полетом, часто планируя. У других (*птеродактили*) хвост был очень короткий, а крылья широкие; полет их чаще был гребной. Птерозавры питались рыбой и по поведению, видимо, были близки к чайкам и крачкам. Размеры варьировали от нескольких сантиметров до метра и более, самые крупные среди летающих позвоночных принадлежат к позднемеловым крылатым ящерам. Это *птеронодоны*. Предполагаемый размах их крыльев 7-12 м, масса тела около 65 кг.

*Динозавры* (*Dinosauria*) известны в палеонтологической летописи с середины триаса. Это наиболее многочисленная и разнообразная группа рептилий, когда-либо живших на суше (рис. 26). В самом начале формирования динозавры разделились на две ветви, развитие которых шло параллельно. Характерной особенностью их было строение тазового пояса, в связи с чем эти группы именуется ящеротазовыми и птицетазовыми.

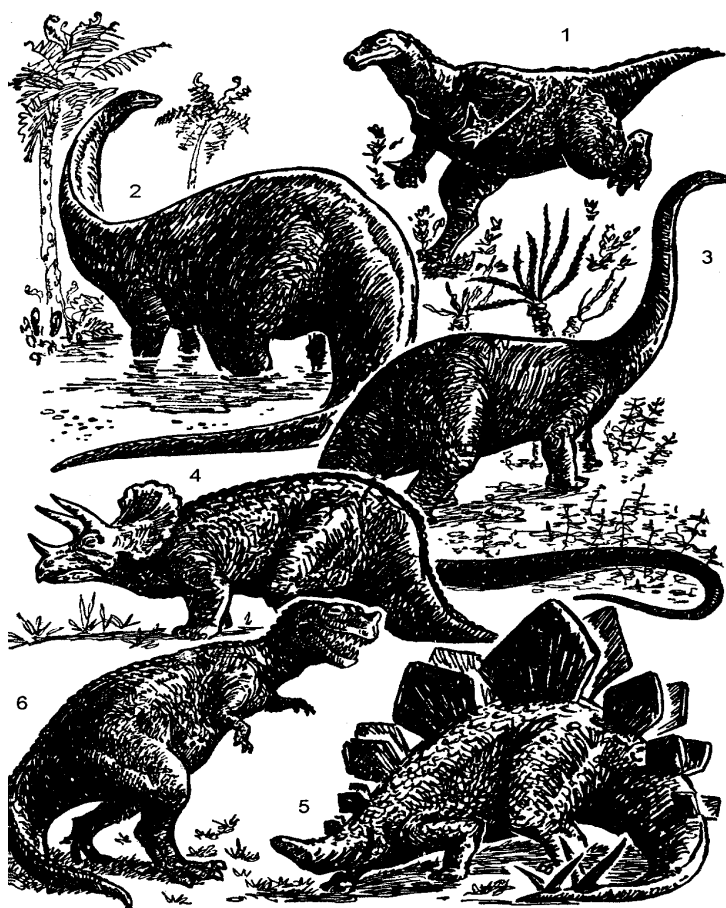


Рис. 26. Динозавры: 1 – игуанодон; 2 – бронтозавр; 3 – диплодок;  
4 – трицератопс; 5 – стегозавр; 6 – цератозавр

*Ящеротазовые* первоначально были сравнительно мелкими хищными животными, передвигавшимися скачками только на задних ногах, в то время как передние служили для схватывания пищи. Для опоры служил и длинный хвост. В последующем появились крупные растительноядные формы, ходившие на всех четырех ногах. К ним относились самые крупные позвоночные, когда-либо жившие на суше: *бронтозавр* имел длину тела около 20 м, *диплодок* – до 26 м. Большинство гигантских ящеротазовых, видимо, были полуводными животными и питались сочной водной растительностью.

*Птицетазовые* получили свое название в связи с удлинённым тазом, похожим на таз птиц. Первоначально они передвигались на одних удлинённых задних ногах, но более поздние виды имели обе соразмерно развитые пары конечностей и ходили на четырех ногах. По характеру питания птицетазовые были исключительно растительноядными животными. Среди них *игуанодон*, ходивший на задних ногах и достигавший в высоту 9 м. *Трицератопс* внешне был очень похож на носорога, обладал обычно небольшим рогом на конце морды

и двумя длинными рогами над глазами. Длина его доходила до 8 м. *Стегозавр* отличался несоразмерно маленькой головой и двумя рядами высоких костных пластинок, располагавшихся на спине. Длина его тела была около 5 м.

Динозавры были распространены почти по всему земному шару и обитали в крайне разнообразных условиях. Они населяли пустыни, леса, болота. Некоторые вели полуводный образ жизни. Несомненно, что в мезозое эта группа рептилий была на суше господствующей. Наибольшего расцвета динозавры достигли в меловое время, а к концу этого периода вымерли.

В течение всего мезозоя, с раннего триаса до мела, в морских биоценозах господствовали *ихтиозавры* (*Ichthyosauria*) и *плезиозавры* (*Plesiosauria*). Ихтиозавры (*Ichthyosauria*) занимали в мезозое то же место, которое ныне занимают китообразные. Они плавали, волнообразно изгибая тело, особенно хвостовую его часть, плавники у них служили для управления. Их конвергентное сходство с дельфинами поразительно: веретенообразное тело, вытянутое рыло и большой двухлопастный плавник. Кожа была голой. Размеры тела варьировали от 1 до 14 м. Ихтиозавры жили только в воде и питались рыбой, отчасти беспозвоночными. Установлено, что они были живородящими. Ихтиозавры появились в триасе, в конце мела они вымерли.

Плезиозавры (*Plesiosauria*) имели иные, чем ихтиозавры, приспособительные особенности в связи с жизнью в море: широкое и плоское тело со сравнительно слабо развитым хвостом. Орудием плавания служили мощные ласты. В отличие от ихтиозавров у них была хорошо развита шея, несущая небольшую голову. Размеры тела от 50 см до 15 м. Питались рыбой и моллюсками. Появившись в начале триаса, плезиозавры, как и ихтиозавры, вымерли в конце мелового периода.

Из приведенного краткого обзора филогении рептилий видно, что подавляющее большинство крупных систематических групп (отрядов) вымерли до начала кайнозойской эры и современные рептилии представляют собой лишь остатки богатейшей мезозойской фауны рептилий. Причина этого грандиозного явления понятна лишь в самых общих чертах. Большинство мезозойских рептилий представляло собой чрезвычайно специализированных животных. Успех их существования зависел от наличия весьма своеобразных жизненных условий. Надо думать, что односторонняя глубокая специализация была одной из предпосылок их исчезновения.

Установлено, что хотя вымирание отдельных групп рептилий происходило в течение всего мезозоя, наиболее массово это проявлялось в конце мелового периода. В это время за сравнительно короткий срок вымерло большинство мезозойских пресмыкающихся. Если справедливо называть мезозой веком рептилий, то не менее оправданно название конца этой эры *веком великого вымирания*. Следует принять во внимание, что в меловое время произошли значительные изменения климата и ландшафтов. Это совпало с существенными перераспределениями суши и моря и движениями земной коры, приведшими к громадным горообразовательным явлениям, известным в геологии под названием альпийской стадии горообразования. Считают, что в это время вблизи Земли проходило крупное космическое тело. Нарушения сложившихся условий жизни в этой связи были весьма значительными. Однако они заключаются не только в изменении физического состояния Земли и других условий неживой природы. В середине мелового периода произошла смена мезозойской флоры хвойных, саговниковых и других растений представителями флоры нового типа, а именно покрытосемянными. Естественно, что все это не могло не отразиться на успехе существования всех животных и специализированных в первую очередь.

Наконец, надо учесть, что к концу мезозоя все большее развитие получали несравненно более высокоорганизованные птицы и млекопитающие, сыгравшие важную роль в борьбе за существование между группами наземных животных.

Вопрос о происхождении и эволюции птиц выяснен только в общих чертах. Несомненно, что предками их были *архозавры*. Обособление от них ветви, приведшей в конечном счете к птицам, надо отнести к началу мезозоя (триасу).

Эволюция группы, приведшей к птицам, шла, видимо, путем приспособления первоначально к лазанию по деревьям, в связи с чем задние конечности служили для опоры тела о твердый субстрат, а передние конечности специализировались для лазания посредством хвата пальцами ветвей. В последующем развилась способность перепрыгивать с ветки на ветку. Чешуи, покрывающие внешнюю часть передней конечности, удлинились, образовав перьевые зачатки плоскости крыла (рис. 27).



Рис. 27. Гипотетический предок птиц

Непосредственные предки птиц пока еще не установлены. В прошлом столетии в юрских отложениях были найдены сначала отпечаток пера, а затем и два сравнительно полных скелета. По одному из них был описан археоптерикс (*Archaeopteryx lithographica*) (рис. 28). В настоящее время известно семь палеонтологических находок археоптериксов. У этих животных, безусловно, птичьими чертами являются перьевой покров, видоизмененные в крылья передние конечности, саблевидные лопатки, сросшиеся в дужку ключицы, строение таза, наличие в задних конечностях сросшейся плюсны – цевки – и первого пальца, противопоставленного трем остальным пальцам ноги. Наряду с этим археоптериксам свойственны многие черты рептилий: отсутствие рогового клюва, наличие зубов, длинный (около 20 позвонков) хвостовой отдел позвоночника, узкая и без киля грудина, брюшные ребра. Три пальца передних конечностей были хорошо развиты и вооружены когтями; таз соединен с позвонками, а не сращен, как у птиц.



Рис. 28. Отпечаток скелета археоптерикса

Анализ строения археоптериксов дает основание для предположения об их образе жизни. Это были древесные

лазающие животные, которые могли перепархивать и планировать, но не летать. Об этом говорят слабый скелет передних конечностей, свободные пальцы, слабая, без киля, грудина и гладкая поверхность костей крыла, свидетельствующие об отсутствии мощной летательной мускулатуры. Археоптерикса, видимо, не следует считать прямым предком современных птиц. Скорее всего, он представляет собой боковую ветвь в эволюции птиц.

В последнее время в меловых, юрских и триасовых отложениях были обнаружены остатки многих примитивных птиц. Некоторые специалисты считают возможным реконструировать предка современных птиц. Наиболее возможным их предком считают *протоависа* (*Protoavis*) из триасовых отложений США.

Из отложений мелового периода известны две весьма своеобразные группы птиц: *ихтиорнисы* (*Ichthyornis*) и *гесперорнисы* (*Hesperornis*). Гесперорнисы были водными птицами, не способным к полету. Крыльев у них не было, и передние конечности представлены лишь рудиментами плеча. Грудина не имела киля. Птицы вели водный образ жизни и гребли при плавании хорошо развитыми задними ногами. Внешне они несколько напоминали гагар. Ихтиорнисы были хорошими летунами, о чем можно судить по развитому скелету крыла и большой грудине с высоким килем. У обеих групп челюсти были вооружены зубами. В третичном периоде появляются вполне типичные птицы, очень близкие к современным.

Происхождение млекопитающих. Палеозойские синапсидные рептилии легли в основу становления подкласса *звероподобных* (*Theromorpha*). В перми среди них сформировалась группа *Зверозубые* (*Theriodontia*, рис. 29). Они оказались близкими по уровню организации млекопитающим. Зубы у них были в альвеолах. Многие виды имели вторичное костное нёбо. Квадратная кость верхней челюсти и сочленовная кость нижней челюсти были сильно редуцированы; зубная кость нижней челюсти была развита сильно. Наиболее близкими к млекопитающим зверозубыми рептилиями были *цинодонты* (*Cynodontia*). Наиболее ярко черты скелетных изменений обнаружили среди них у *тринаксодона* (*Thrinaxodon*) из раннего триаса.

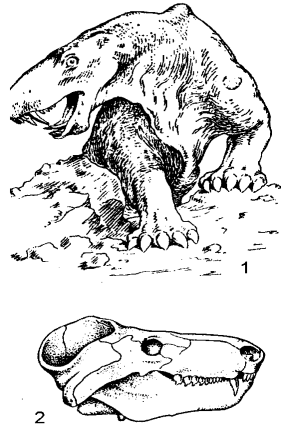


Рис. 29. Зверозубые: 1 – иностранцевия, верхняя пермь (реставрация животного); 2 – череп циногнатуса

В последующем становлении млекопитающих палеонтологи подчеркивают изменения в зубной системе. Это привело к вычленению двух групп. К потомкам первой группы в отложениях верхнего триаса относят своеобразных *многобугорчатых*, получивших свое название в связи с наличием на коренных зубах многочисленных бугорков. Это была специализированная группа животных с очень сильно развитыми резцами и без клыков. Многобугорчатые представляли специфических растительноядных зверей, и их нельзя считать предками последующих групп млекопитающих. Можно лишь предположить, что ранние их формы дали начало однопроходным.

Вторая группа оказалась более успешной в последующей адаптивной радиации. Их главную линию составили *эупантотерии* (*Eupantotheria*). Вероятно, они были маленькими зверьками, питавшимися, очевидно, насекомыми, может быть, и другими мелкими животными и яйцами рептилий. Биологически они были в известной мере близки к наземным и древесным насекомоядным. Головной мозг их был мал, но значительно больше, чем у зверозубых рептилий. В конце мезозоя в этой группе наметилось разделение на два самостоятельные ствола – Низших, *Сумчатых* (*Metatheria*, *Marsupialia*), и Высших, *Плацентарных* (*Eutheria*).

Сумчатые появляются в меловой период. Наиболее ранние их находки приурочены к отложениям нижнего мела Северной и Южной Америки. Плацентарные млекопитающие также возникли в меловом периоде и представляют самостоятельную ветвь зверей. Как показали недавние исследования, в меловом периоде они уже эволюционировали в различных направлениях.

Наиболее древней группой плацентарных считают *отряд Насекомоядных*. Эти примитивные звери найдены в верхнем мелу. Возможно, они дали начало большинству основных групп последующих плацентарных. Древесные насекомоядные, приспособившиеся к полету, дали начало *рукокрылым*. Ветвь, приспособившаяся к хищничеству, дала начало древним примитивным хищникам – *креодонтам (Creodonta)*. Они были широко распространены лишь короткое время. Уже в конце олигоцена, когда медлительные копытные раннетретичного периода сменились более подвижными, креодонты были вытеснены их потомками – более специализированными хищниками. В конце эоцена – начале олигоцена от хищников отделилась ветвь *ластоногих*. В олигоцене уже существовали предковые группы ряда современных семейств *хищных* (виверр, куниц, собак, кошек).

От креодонтов происходят и древние копытные, или *кондилартры (Condylarthra)*. Они возникли в палеоцене и были всеядными. Конечности были пятипалыми с несколько усиленным третьим пальцем и укороченными первым и пятым пальцами. Кондилартры просуществовали недолго, и уже в начале эоцена от них возникли две самостоятельные ветви: отряды *непарнокопытных* и *парнокопытных*. В эоцене возникают *хоботные*. Возможно, непосредственно от насекомоядных в самом начале третичного периода возник ряд и других отрядов. Таковы, например, *неполнозубые, грызуны, приматы*.

К настоящему времени все большее признание получает взгляд, что класс млекопитающих имеет полифилетическое происхождение, то есть отдельные его ветви возникли от разных групп звероподобных рептилий. Наиболее правильно это для однопроходных, возникших, как уже было сказано, от группы, близкой к многобугорчатым. Наряду с этим не вызывает сомнения, что сумчатые и плацентарные вместе с вымершими пантотериями являют собой естественную группу, объединенную общим происхождением.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Какие данные подтверждают концепцию симбиогенетического происхождения эукариотических клеток?

2. Раскройте суть колониальных гипотез происхождения многоклеточных животных.



3. Какие условия способствовали освоению суши растениями?

4. Какие эволюционные преимущества дает наземным растениям преобладание диплоидной стадии (спорофита) и редукция гаплоидной стадии (гаметофита)?

5. Какие эволюционные преимущества имеют семенные растения по сравнению со споровыми?

6. Какими общими чертами обладают животные эдиакарской фауны?

7. Какие анатомо-физиологические особенности формировались у беспозвоночных, освоивших сушу?

8. Какие природно-климатические особенности девонского периода предопределили освоение суши позвоночными животными?

9. Какие гипотезы объясняют вымирание динозавровой фауны в меловом периоде?

10. Какие рептилии считаются непосредственными предками млекопитающих?

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключительной главе «Происхождения видов...» Ч. Дарвин предвещал перемены в биологии после распространения его взглядов. Он считал, что это вызовет глубокий переворот в области естественной истории. Дарвин оказался прав. Современная биология насквозь пронизана историческим подходом, эволюционизмом. Можно даже сказать, что зрелость той или иной биологической дисциплины проверяется тем, насколько она оказывается встроенной в общее здание современной биологии, которое от фундамента до вершины оказывается эволюционным.

Все законы организации и развития жизни, все закономерности жизнедеятельности можно понять только опираясь на достижения эволюционного учения. Вне эволюционного подхода невозможно понять ни функционирование молекулярно-генетических систем, ни развитие живых организмов от зарождения до смерти, ни существование видов и их популяций, ни развитие и преобразование биосферы в целом. *Эволюционное учение всегда будет оставаться теоретическим стержнем биологического знания.*

Знание закономерностей эволюционного развития живой природы важно по двум причинам. Во-первых, только эволюционный подход дает возможность достаточно глубоко понять, обобщить и сопоставить данные разных специальных биологических дисциплин. Во-вторых, эволюционный подход необходим для сознательного планирования, предвидения результатов вмешательства человека в развитии биосферы Земли.

Одна из главных проблем человечества сегодня – это *проблема взаимоотношения его с биосферой*. Человечество с момента возникновения все более активно вторгается в биосферу. Благодаря возрастающей технической оснащенности усиливается власть человека над природой. Еще две тысячи лет назад Европа была покрыта дремучими лесами, а теперь даже зона степей исчезает как ландшафт. Катастрофическим становится промышленное загрязнение. Во всех случаях происходит изменение равновесия биосферы, энергетических потоков, идущих через биогеоценозы, генетической информации, передающейся от поколения к поколению. Изучение последствий изменения равновесного состояния в любых развивающихся сообществах организмов – важная эволюционная проблема. Без ее исследований нельзя рационально вмешиваться в процессы, протекающие в биосфере Земли. Поэтому го-

лоса в защиту природы, ранее часто звучавшие лишь с позиций эстетики, превращаются в грозное предупреждение о важности сохранения бесценного, уникального, созданного в процессе миллиардов лет эволюции на Земле генетического фонда. Генофонды всех без исключения видов живых существ представляют собой ни с чем не сравнимый, бесценный дар эволюционного процесса.

С изменением биосферы важно создание полезных форм с принципиально новыми, ранее не существовавшими в природе свойствами. Например, одна из серьезных проблем охраны окружающей среды – быстрая утилизация большого количества пластмассовых отходов, в частности пленочных и полимерных покрытий. Направленная селекция позволила создать формы бактерий, способные разлагать их в процессе своей жизнедеятельности. В результате специально проведенных работ в области управляемой микроэволюции удалось в несколько раз повысить эффективность очистки сточных вод. В США в 1984 г. удалось выделить методом селекции культуру бактерии *Pseudomonas ceracia*, которая способна размножаться на субстрате хлорированных углеводородов (к этим соединениям относятся многие пестициды), и выделить из них до 90% хлора за несколько дней. Подобных примеров использования эволюционных закономерностей для целей охраны природы немало.

Часто акклиматизация животных и интродукция растений проводится без достаточного учета возможных эволюционных последствий. Деятельность человека ведет к изменению животного и растительного мира целых континентов и географических районов. Кролики в Австралии, воробьи в Северной Америке, элодея и ондатра в водоемах Евразии стали фоновыми, определяющими видами в течение всего лишь нескольких десятилетий. Сельскохозяйственное освоение больших территорий с широким распространением монокультур привело к уничтожению целых природных комплексов и массовым, невиданным размножениям многих видов сорняков и вредителей.

Непредвиденные эволюционные последствия могут иметь и результаты использования новейших методов генной и клеточной инженерии и биотехнологии. Благодаря разработке методов гибридизации ДНК, клонирования и переноса генов, слияния ядер в протопластах, появились технические возможности создания живых организмов с самыми неожиданными признаками и свойствами. Результаты биотехнологических работ способны существенно повлиять на живую природу и поэтому необходима разработка норм и методов, ко-

которые гарантировали бы безопасность экосистем при подобных исследованиях.

Трудно преувеличить значение теории эволюции для *селекции и сельского хозяйства*. Только эволюционный подход в состоянии служить основой крупномасштабного планирования направлений селекционной работы, в частности для повышения биологической продуктивности биосферы. Современные методы хозяйствования, включая селекцию новых более продуктивных пород и сортов, отстают от демографического взрыва. Выход из этого положения заключается в эволюционно-грамотном подходе к природе.

Однако окультуривание и domestикация растений и животных приводят к частичной утрате естественной их приспособленности, так как генетическое единообразие сорта или породы, достигаемое путем искусственного отбора, оказывается благоприятной средой для развития сорняков, вредителей, болезней, паразитов. В то же время скорость их адаптации к мерам, применяемым для борьбы с ними, оказывается выше скорости разработки новых мер. Решение этого противоречия – также задача эволюционного учения.

Эволюционное учение оказывает влияние на развитие не только биологических наук, но и философских, социальных, психологических. Ряд понятий теории эволюции выходит за рамки чисто биологических и приобретает статус общенаучных. Так, понятие «адаптация», внедрилось в технические науки (для характеристики высоконадежных машин) и в социальные науки (для характеристики вживания личности в коллектив). Критерии прогрессивной эволюции живого (дифференциация при усложнении, интеграция частей организма, избыточность, надежность) используются при изучении закономерностей технического и общественного прогресса.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Акопян, М. Е. Фотопроцессы и первичные этапы химической эволюции органических молекул на Земле [Текст] / М. Е. Акопян // Соросовский образовательный журнал. – 1999. – № 1. – С. 56-60.
2. Алтухов, Ю. П. Вид и видообразование [Текст] / Ю. П. Алтухов // Соросовский образовательный журнал. – 1997. – № 4. – С. 2-10.
3. Алтухов, Ю. П. Генетика популяций и сохранение биоразнообразия [Текст] / Ю. П. Алтухов // Соросовский образовательный журнал. – 1995. – № 1. – С. 32-43.
4. Воронцов, Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии [Текст] / Н. Н. Воронцов. – М. : Прогресс-Традиция, 1999. – 226 с. – ISBN 5-8880-0107-4.
5. Георгиевский, А. Б. Дарвинизм [Текст] : учебное пособие для студентов биол. и хим. спец. пед. институтов / А. Б. Георгиевский. – М. : Просвещение, 1985. – 271 с.
6. Горлов, И. П. Движущий отбор в ходе эволюции человека [Текст] / И. П. Горлов, О. Ю. Горлова // Вестник ВОГиС. – 2007. – № 2. – Том 11. – С. 362-372.
7. Гродницкий, Д. Л. Две теории биологической эволюции [Текст] / Д. Л. Гродницкий. – 2-е изд., перераб. и доп. – Саратов : Издательство «Научная книга», 2002. – 160 с. – ISBN 5-9388-8088-2.
8. Гусев, В. В. Микробиология [Текст] : учебник для биол. спец. вузов / В. В. Гусев, Л. А. Минеева. – 5-е изд., стереот. – М. : Академия, 2004. – 464 с. – ISBN 5-7695-1097-8.
9. Иванов, В. Д. Меловой биоценотический кризис [Текст] / В. Д. Иванов // Соросовский образовательный журнал. – 2000. – № 2. – Том 6. – С. 69-75.
10. Иорданский, Н. Н. Основы теории эволюции [Текст] : пособие для учителей / Н. Н. Иорданский. – М. : Просвещение, 1979. – 190 с.
11. Иорданский, Н. Н. Эволюция жизни [Текст] : учебное пособие для студ. пед. вузов / Н. Н. Иорданский. – М. : Издательский центр «Академия», 2001. – 432 с. – ISBN 5-7695-0537-0.
12. История биологии (с древнейших времен до начала XX века) [Текст] / под ред. С. Р. Микулинского. – М. : Наука, 1972. – 536 с.
13. История биологии (с начала XX века до наших дней) [Текст] / под ред. Л. Я. Бляхера. – М. : Наука, 1975. – 660 с.
14. Константинов, В. М. Зоология позвоночных [Текст] : учебное пособие для студентов биол. фак. пед. вузов / В. М. Константинов,

С. П. Наумов, С. П. Шаталова. – 2-е изд., стереотип. – М. : Издательский центр «Академия», 2000. – 496 с. – ISBN 5-7695-0711-X.

15. Кулаев, И. С. Происхождение эукариотических клеток [Текст] / И. С. Кулаев // Соросовский образовательный журнал. – 1998. – № 5. – С. 17-22.

16. Малахов, В. В. Происхождение хордовых животных [Текст] / В. В. Малахов // Соросовский образовательный журнал. – 1996. – № 7. – С. 2-9.

17. Назаров, В. И. Учение о макроэволюции: На путях к новому синтезу [Текст] / В. И. Назаров. – М. : Наука, 1991. – 288 с. – ISBN 5-0200-4095-9.

18. Поннамперума, С. Происхождение жизни [Текст] / С. Поннамперума ; под ред. Г. А. Деборина ; пер. с англ. И. Ю. Кривцовой, В. А. Отрощенко. – М. : Мир, 1977. – 175 с.

19. Природа и древний человек (Основные этапы развития природы, палеолитического человека и его культуры на территории СССР в плейстоцене) [Текст] / под ред. Г. И. Лазунова, М. Д. Гвоздова, Я. Я. Рогинского. – М. : Мысль, 1981. – 223 с.

20. Ратнер, В. А. Молекулярная эволюция [Текст] / В. А. Ратнер // Соросовский образовательный журнал. – 1998. – № 3. – С. 41-47.

21. Розанов, А. Ю. Современная палеонтология [Текст] / А. Ю. Розанов // Соросовский образовательный журнал. – 1999. – № 1. – С. 47-55.

22. Северцов, А. С. Основы теории эволюции [Текст] : учебник для биол. спец. вузов / А. С. Северцов. – М. : Издательство МГУ, 1987. – 320 с.

23. Северцов, А. С. Теория эволюции [Текст] : учебник для студентов вузов, обучающихся по направл. 510600 «Биология» / А. С. Северцов. – М. : Гуманитарный издательский центр «ВЛАДОС», 2005. – 380 с. – ISBN 5-6910-1354-8.

24. Степанов, Н. В. Высшие споровые растения [Текст] : учебное пособие / Н. В. Степанов. – Красноярск : Красноярский государственный университет, 2003. – 180 с. – ISBN 5-7638-0263-2.

25. Хомутов, А. Е. Антропология [Текст] : учебное пособие для вузов / А. Е. Хомутов, С. Н. Кульба. – 4-е изд., доп. и перераб. – М. ; Ростов н/Д : Феникс, 2006. – 384 с. – ISBN 5-2220-9516-9.

26. Шарова, И. Х. Зоология беспозвоночных [Текст] : учебное пособие для студентов вузов / И. Х. Шарова. – М. : ВЛАДОС, 2004. – 592 с. – ISBN 5-6910-0332-1.

27. Яблоков, А. В. Эволюционное учение (Дарвинизм) [Текст] : учебник для биол. спец. вузов / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов. – М. : Высшая школа, 1989. – 335 с. – ISBN 5-0600-0470-8.

28. Яблоков, А. В. Эволюционное учение [Текст] : учебник для биол. спец. вузов / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов. – 6-е изд., испр. – М. : Высшая школа, 2006. – 310 с. – ISBN 5-0600-4584-6.

*Учебное издание*

**Ольга Анваровна Саблина**

# **ОСНОВЫ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ**

**Часть I**

*Учебное пособие*

Редактор  
**И. В. Юматова**

Старший корректор  
**Е. А. Феонова**

Ведущий инженер  
**Г. А. Чумак**

Подписано в печать 21.04.2011 г.  
Формат 60x84 1/16. Усл. печ. л. 7,2.  
Тираж 50 экз. Заказ \_\_\_\_\_ .

**Издательство Орского гуманитарно-технологического института  
(филиала) Государственного образовательного учреждения  
высшего профессионального образования  
«Оренбургский государственный университет»**

**462403, г. Орск Оренбургской обл., пр. Мира, 15 А**