

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 II**

*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 2. – 170 с. – ISBN 978-5-8424-0557-2**

*Учебное пособие предназначено для студентов биологических специальностей высших учебных заведений. Во второй части учебного пособия рассматриваются основные закономерности микроэволюции и макроэволюции: дается характеристика генетико-экологических основ эволюционного процесса, борьбы за существование и естественного отбора, видообразования, направлений и форм эволюции онтогенеза и филетических групп, приводятся современные представления о происхождении человека.*

ISBN 978-5-8424-0557-2

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

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>ВВЕДЕНИЕ</b> .....	5
<b>ЧАСТЬ III. УЧЕНИЕ О МИКРОЭВОЛЮЦИИ</b> .....	6
Глава 5. Генетико-экологические основы микроэволюции.....	6
5.1 Генетические основы микроэволюционного процесса.....	6
5.2 Популяция как элементарная единица эволюции.....	12
5.3 Основные характеристики популяции как эколого-генетической системы .....	15
5.4 Элементарные генетико-экологические факторы эволюции .....	22
Глава 6. Естественный отбор как движущая сила эволюции .....	31
6.1 Борьба за существование как предпосылка естественного отбора.....	31
6.2 Понятие о естественном отборе. Роль естественного отбора в эволюции	42
6.3 Формы естественного отбора.....	46
6.4 Адаптации как результат действия естественного отбора .....	54
Глава 7. Вид и видообразование .....	65
7.1 История развития концепции вида.....	65
7.2 Критерии вида .....	71
7.3 Формы и темпы видообразования .....	75
<b>ЧАСТЬ IV. УЧЕНИЕ О МАКРОЭВОЛЮЦИИ</b> .....	87
Глава 8. Эволюция онтогенеза.....	87
8.1 Соотношение филогенеза и онтогенеза .....	87
8.2 Учение о филэмбриогенезах .....	90
8.3. Основные направления эволюции онтогенеза .....	94
Глава 9. Закономерности эволюции филетических групп, органов и функций	103
9.1 Формы и направления филогенеза .....	103
9.2 Правила эволюции групп .....	108
9.3 Способы преобразования органов и функций в филогенезе .....	113
9.4 Взаимосвязь преобразования органов в филогенезе .....	116
9.5 Формы эволюционного прогресса.....	120

Глава 10. Соотношение макроэволюции и микроэволюции .....	126
10.1 Сальтационная концепция макроэволюции .....	126
10.2 Редукционистская концепция макроэволюции.....	131
10.3 Системная концепция макроэволюции.....	134
Глава 11. Происхождение и эволюция человека.....	138
11.1 Положение человека в системе животного мира.....	138
11.2 Ранние этапы эволюции приматов .....	141
11.3 Основные этапы эволюции рода Homo .....	144
11.4 Основные концепции эволюции человека Теории моноцентризма и полицентризма.....	154
11.5 Расы и расообразование.....	157
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> .....	167
<b>БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК</b> .....	168

## ВВЕДЕНИЕ

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

Биологическая эволюция охватывает все уровни организации живого, однако ключевую роль в эволюционных процессах играют преобразования, протекающие на уровне популяций. Согласно синтетической теории эволюции *популяции являются элементарной эволюционирующей единицей*. Вид как совокупность репродуктивно не изолированных популяций является самостоятельным и важным этапом эволюции живого.

В связи с этим процесс эволюции может быть условно разделен на происходящий в пределах популяций и завершающийся видообразованием, или *микроэволюционный*, и связанный с формированием надвидовых таксонов (родов, семейств, отрядов и т. д.), или *макроэволюционный*.

В соответствии с основными положениями синтетической теории эволюции в основе макроэволюции лежат те же движущие силы, что и в основе микроэволюции: наследственность, изменчивость, естественный отбор и репродуктивная изоляция. Макроэволюция сходна с микроэволюцией также тем, что имеет дивергентный характер.

Микроэволюция и макроэволюция различаются преимущественно временными и пространственными масштабами. Макроэволюционные события происходят на протяжении сотни тысяч или миллионов лет. Для микроэволюционных событий требуется промежуток времени от нескольких лет. Каждый макроэволюционный результат складывается из множества микроэволюционных событий.

Данное учебное пособие состоит из двух частей, вторая часть содержит два раздела, посвященных, соответственно, микро- и макроэволюционным преобразованиям, которые являются основой современной теории эволюции. Их следует воспринимать как две стороны единого и непрерывного процесса эволюции, которые разделяются по грани видообразования и различиям в методических подходах к их изучению.

## ЧАСТЬ III. УЧЕНИЕ О МИКРОЭВОЛЮЦИИ

### Глава 5. Генетико-экологические основы микроэволюции

#### 5.1 Генетические основы микроэволюционного процесса

*Микроэволюция* – эволюционные изменения, которые идут внутри вида и приводят к его дифференцировке, завершаясь видообразованием.

Эволюционные изменения признаков и свойств организмов обусловлены изменением генотипов, поэтому понимание основных генетических процессов, происходящих в популяции, необходимо для всей современной эволюционной теории. Изучение роли разнообразных проявлений изменчивости в эволюции позволило сформулировать представление о генетических основах эволюции.

*Изменчивость* – свойство организмов изменяться из поколения в поколение и существовать в различных формах.

Выделяют *наследственную (генотипическую)* и *ненаследственную* изменчивость. Наследственная включает в себя *комбинативную* и *мутационную* формы изменчивости, а ненаследственная – *модификационную, или фенотипическую*.

В основе *комбинативной изменчивости* лежат: 1) кроссинговер, в результате которого возникают рекомбинантные хромосомы; 2) случайное расхождение хромосом при мейозе, обеспечивающее различное сочетание аллелей родительских форм; 3) случайное сочетание гамет при оплодотворении, обеспечивающее формирование различных генотипов в потомстве. Комбинативная изменчивость является важнейшим источником всего колоссального наследственного разнообразия, характерного для живых организмов. Однако перечисленные источники изменчивости не порождают существенных для выживания стабильных изменений в генотипе, которые необходимы, согласно эволюционной теории, для возникновения новых видов. Такие изменения возникают в результате мутаций.

*Мутационная изменчивость*. Мутации – это внезапные наследуемые изменения генетического материала. По характеру изменения генетического материала различают *генные, хромосомные и геномные мутации*.

*Генные, или точковые, мутации* – результат изменения нуклеотидной последовательности в молекуле ДНК в пределах одного гена.

Такое изменение в гене воспроизводится при транскрипции в структуре иРНК; оно приводит к изменению последовательности аминокислот в полипептидной цепи, образующейся при трансляции на рибосомах. В результате синтезируется другой белок, что ведет к изменению соответствующего признака организма. Это наиболее распространенный вид мутаций и важнейший источник наследственной изменчивости организмов.

Существуют разные типы генных мутаций, связанных с добавлением, выпадением или перестановкой нуклеотидов в гене. Это *дупликации* (повторение участка гена), *вставки* (появление в последовательности лишней пары нуклеотидов), *делеции* (выпадение одной или более пар нуклеотидов), *замены нуклеотидных пар*, *инверсии* (поворот участка гена на  $180^\circ$ ).

Эффекты генных мутаций чрезвычайно разнообразны. Большая часть из них фенотипически не проявляется, поскольку они рецессивны. Вместе с тем известен ряд случаев, когда изменение лишь одного основания в определенном гене оказывает заметное влияние на фенотип. Одним из примеров служит такая генетическая аномалия как серповидноклеточная анемия. Замена всего одного аминокислотного остатка в  $\beta$ -цепи молекулы гемоглобина (глутаминовой кислоты на валин) приводит к тому, что в крови эритроциты с таким гемоглобином деформируются, из округлых становятся серповидными и быстро разрушаются. При этом развивается острая анемия и наблюдается снижение количества кислорода, переносимого кровью. Анемия вызывает физическую слабость, нарушения деятельности сердца и почек и может привести к ранней смерти людей, гомозиготных по мутантному аллелю.

*Хромосомные мутации (перестройки, или аберрации)* – это изменения в структуре хромосом. Известны перестройки разных типов (рис. 30): *нехватка*, или *дефиценси*, – потеря концевых участков хромосомы; *делеция* – выпадение участка хромосомы в средней ее части; *дупликация* – удвоение генов, локализованных в определенном участке хромосомы; *инверсия* – поворот участка хромосомы на  $180^\circ$ ; *транслокация* – изменение положения какого-либо участка хромосомы в хромосомном наборе. К наиболее распространенному типу транслокаций относятся реципрокные, при которых происходит обмен участками между двумя негомологичными хромосомами. Участок хромосомы может изменить свое положение и без реципрокного обмена, оставаясь в той же хромосоме или включаясь в какую-то другую.

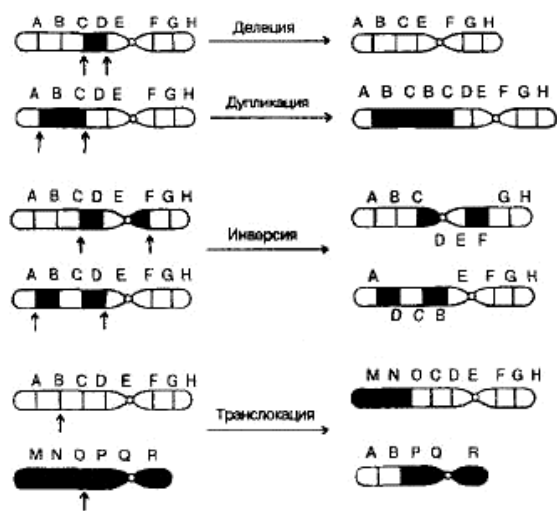


Рис. 30. Хромосомные мутации

Примером хромосомной мутации у человека является тяжелое наследственное заболевание – синдром «кошачьего крика», названное так по характеру звуков, издаваемых больными младенцами. Данный синдром обусловлен гетерозиготностью по дефиценци в 5-й хромосоме. Этот синдром сопровождается сильным нарушением роста и умственной отсталостью.

*Геномные мутации* – изменение числа хромосом в геноме клеток организма. Различают следующие формы геномных мутаций: полиплоидию, анеуплоидию, аллоплоидию.

*Полиплоидия* – кратное увеличение гаплоидного набора хромосом. Клетки с разным числом гаплоидных наборов хромосом называются триплоидными ( $3n$ ), тетраплоидными ( $4n$ ), гексаплоидными ( $6n$ ), октаплоидными ( $8n$ ) и т. д. Чаще всего полиплоиды образуются при нарушении порядка расхождения хромосом к полюсам клетки при мейозе. Это может быть вызвано действием физических и химических факторов. Химические вещества типа колхицина подавляют образование митотического веретена в клетках, приступивших к делению, в результате чего удвоенные хромосомы не расходятся, и клетка оказывается тетраплоидной.

Для многих растений известны так называемые полиплоидные ряды. Они включают формы от  $2n$  до  $10n$  и более. Например, полиплоидный ряд из наборов в 12, 24, 36, 48, 60, 72, 96, 108 и 144 хромосомы составляют представители рода паслен (*Solanum*). Род пшеница (*Triticum*) представляет ряд, члены которого имеют 14, 28 и 42 хромосомы. Полиплоидия является важным источником изменчивости в эволюции и селекции, особенно у растений. Почти все культурные расте-



ния – полиплоиды, у которых, в отличие от их диких сородичей, более крупные цветки, плоды и семена, а в запасающих органах (стебель, клубни) накапливается больше питательных веществ. Полиплоиды легче приспособляются к неблагоприятным условиям жизни, легче переносят низкие температуры и засуху. Именно поэтому они широко распространены в северных и высокогорных районах. В резко континентальных условиях Памира произрастает до 85% полиплоидов.

*Анеуплоидия*, или *гетероплодия*, – явление, при котором клетки организма содержат измененное число хромосом, не кратное гаплоидному набору. Анеуплоиды возникают тогда, когда не расходятся или теряются отдельные гомологичные хромосомы в митозе и мейозе. В результате нерасхождения хромосом при гаметогенезе могут возникать половые клетки с лишними хромосомами, и тогда при последующем слиянии с нормальными гаплоидными гаметами они образуют зиготу  $2n + 1$  (трисомик) по определенной хромосоме. Если в гамете оказалось меньше на одну хромосому, то последующее оплодотворение приводит к образованию зиготы  $2n - 1$  (моносомик) по какой-либо из хромосом. Кроме того, встречаются формы  $2n - 2$ , или нуллисомики, так как отсутствует пара гомологичных хромосом, и  $2n + x$ , или полисомики. Анеуплоиды встречаются как у растений и животных, так и у человека. Анеуплоидные растения обладают низкой жизнеспособностью и плодовитостью, а у человека это явление нередко приводит к бесплодию и в этих случаях не наследуется. У детей, родившихся от матерей старше 38 лет, вероятность анеуплоидии повышена (до 2,5%).

*Аллоплоидия* – явление объединения геномов двух разных видов. Примером аллоплоидии у животных является мул (гибрид осла и кобылы) и лошак (гибрид жеребца и ослицы). Все аллоплоиды бесплодны, так как в ходе конъюгации при мейозе хромосомы не могут найти свою пару. Одним из выдающихся достижений генетики и селекции явилась разработка способа преодоления бесплодия межвидовых гибридов, приводящего в некоторых случаях к получению нормально размножающихся гибридов. Впервые это удалось осуществить русскому генетику Д. Г. Карпеченко (1899-1942) при скрещивании редьки и капусты. Оба эти вида имеют (в диплоидном наборе) по 18 хромосом, соответственно их гаметы несут по 9 хромосом (гаплоидный набор). Гибрид имеет 18 хромосом, но он бесплоден, так как хромосомы в мейозе не конъюгируют друг с другом. Г. Д. Карпеченко действием колхицина удвоил число хромосом гибрида. В результате

в гибридном организме оказалось 36 хромосом, состоящих из двух полных диплоидных наборов редьки и капусты. Это создало нормальные возможности для мейоза, так как каждая хромосома имела себе парную. Таким образом, полученный капустно-редечный гибрид, названный рафанобрассикой, стал плодовитым (рис. 31). Виды, у которых произошло объединение разных геномов в одном организме, а затем их кратное увеличение, называются *аллополиплоиды*.

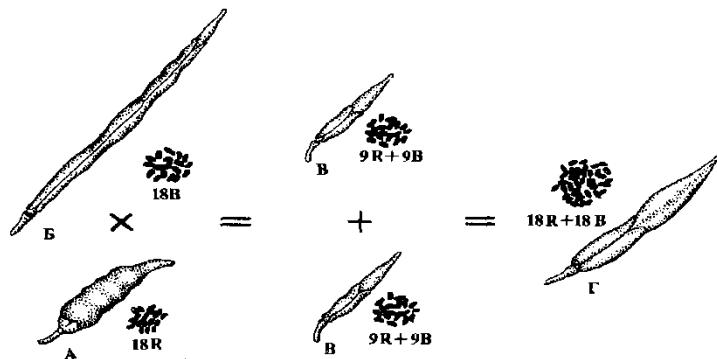


Рис. 31. Схема образования капусто-редечного гибрида

Г. Д. Карпеченко: А – стручок редьки, и ее хромосомный набор (18R);  
 Б – стручок капусты и ее хромосомный набор (18B); В – первичный стерильный гибрид с хромосомным набором 9R+9B;  
 Г – плодовитый аллотетраплоид с хромосомным набором 18R+18B

**Фенотипическая изменчивость** – изменение свойств и признаков организма под действием факторов внешней среды. Она не затрагивает генотип, но определяется им. Наибольшему изменению под действием среды подвержены количественные признаки (молочность коров, яйценоскость кур, масса и размеры животных), однако имеются примеры и изменения качественных признаков (выстриженная белая шерсть горностаевых кроликов при содержании животного в холоде заменяется на вновь отросшую черную). Пределы варьирования признака называются *нормой реакции*.

Таким образом, наследуется не сам признак, а норма реакции, проявляющаяся в фенотипе определенным образом в зависимости от факторов среды. При этом наследственная реализация каждого признака или свойства определяется не одним, а многими генами (полимерия в действии генов), с другой стороны, любой ген оказывает влияние не на один, а на многие признаки (плейотропное действие гена). Границы характерной для данного генотипа нормы реакции могут быть выражены, таким образом, лишь совокупностью фенотипов, развившихся из этого генотипа при всех возможных условиях среды.

В основе генетической изменчивости популяции лежат закономерности наследования признаков, определяемые механизмом распределения хромосом и генов в мейозе и случайным сочетанием гамет при оплодотворении. В. Иогансен в работе «О наследовании в популяциях и чистых линиях» показал эффективность действия отбора в гетерогенной смеси генотипов и неэффективность – в чистых линиях. Сейчас известно, что все природные популяции гетерогенны, они насыщены мутациями.

Генетическая гетерогенность популяции при отсутствии давления внешних факторов должна находиться в определенном равновесии. Это положение математически описывается правилом, открытым в 1908 г. независимо друг от друга Г. Харди и В. Вайнбергом. Представим себе идеальную популяцию, удовлетворяющую следующим условиям: численность ее особей бесконечно велика, скрещивания между двумя любыми особями разных полов равновероятны – популяция панмиктическая, обмен генами между рассматриваемой популяцией и другими отсутствует, рассматриваемые гены не мутируют и отбор отсутствует. Предположим, что в популяции доминантный аллель  $A$  имеет частоту 0,4, а рецессивный аллель  $a$  встречается с частотой 0,6. В первом поколении соотношение генотипов будет следующим: 0,16  $AA$ , 0,48  $Aa$ , 0,36  $aa$ :

Самцы / самки	0,4 $A$	0,6 $a$
0,4 $A$	0,16 $AA$	0,24 $Aa$
0,6 $a$	0,24 $Aa$	0,36 $aa$

В следующем и во всех последующих поколениях гаметы с аллелем  $A$  будут также встречаться с частотой 0,4 (0,16+0,24), а гаметы с аллелем  $a$  – с частотой 0,6 (0,36+0,24).

Правило Харди-Вайнберга гласит: *при отсутствии возмущающих воздействий (повторное мутирование одного и того же гена, отбор или избирательная миграция), в панмиктической популяции концентрация генов из поколения в поколение остается неизменной.*

Обозначим частоту встречаемости доминантного аллеля  $p$ , соответственно, частота встречаемости рецессивного аллеля составит  $1-p$ . В общем случае соотношение генотипов будет следующим:

Самцы / самки	$p$	$1-p$
$p$	$p^2$	$p(1-p)$
$1-p$	$p(1-p)$	$(1-p)^2$

Сводим данные в уравнение, пользуясь формулами сокращенного умножения:

$$p^2 + 2p(1-p) + (1-p)^2 = (p + (1-p))^2 = 1; \quad (1)$$

$$1-p = q; \quad (2)$$

$$p^2 + 2pq + q^2 = (p + q)^2 = 1 \quad (3)$$

Обозначив частоту встречаемости рецессивного аллеля как  $q$  (2), получаем формулу Харди-Вайнберга (3), согласно которой частота встречаемости гомодоминант в популяции равна квадрату частоты доминантного аллеля ( $p^2$ ), частота встречаемости гетерозигот равна удвоенному произведению частот доминантного и рецессивного аллелей ( $2pq$ ), частота встречаемости гоморецессив равна квадрату частоты рецессивного аллеля ( $q^2$ ).

Отклонение от равенства правила Харди-Вайнберга свидетельствует о том, что на популяцию действует какой-либо из факторов или их совокупность, то есть в результате эмиграции или иммиграции особей популяции обмениваются генами с другими популяциями того же вида, или продолжается мутирование того же гена, или по нему идет отбор. Из правила Харди-Вайнберга следуют два важных положения: во-первых, концентрация данного аллеля может меняться только под действием внешних по отношению к популяции факторов, влияющих на ее численность и состав; во-вторых, в популяции будут накапливаться разные аллели – разнообразие генов по мере мутирования будет возрастать. Это генотипическое разнообразие, точнее, разнообразие генов данной популяции или вида, называемое генофондом, имеет огромное значение для эволюции, так как представляет собой материал для отбора.

## ***5.2 Популяция как элементарная единица эволюции***

*Популяция – это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственную экологическую нишу.*

Наименьшей системой, способной поддерживать свое существование в естественных условиях, несомненно, является особь, однако, отдельная особь эволюционировать не может. Для продолжения рода

у большинства бисексуальных видов необходимы как минимум две особи – два партнера по спариванию. Единичная особь с доминантной мутацией оказывается в крайне невыгодном положении по отношению к внешней среде: она обладает пониженной приспособленностью и, вероятнее всего, погибнет. В случае возникновения рецессивной мутации фенотип мутанта не изменяется. Таким образом, для эволюции необходима группа разнокачественных по своим генотипам и фенотипам особей: только в ней может происходить отбор.

Такая группа организмов была названа В. Иогансеном (1908) популяцией. Термин, предложенный для того, чтобы отличать группу гетерозиготных особей от группы гомозиготных организмов – чистой линии, быстро привился, особенно в экологии и генетике.

Для высших позвоночных, по-видимому, можно вслед за Н. П. Наумовым (1963) выделить в качестве наименьшей группировки небольшую группу связанных тесным родством организмов – *парцеллу*, или *семью*. Примерами парцелл могут служить гарем у котиков, прайд львов, население норы песчанок, включающее несколько самцов, самок и их потомство. Хотя парцеллы свойственны далеко не всем высшим позвоночным, вполне резонно выделять семейные группировки (пара особей и их потомство), связанные наиболее тесным родством. В генетическом отношении парцелла, или семья, – это группа близких генотипов.

Более широкими и, следовательно, менее близкородственными объединениями особей будут, вероятно, *микрораспуляции* – группы парцелл, связанные единством территории и тесным экологическим взаимодействием. Примером микрораспуляции могут служить колония мышевидных грызунов, стадо оленей и т. п. Следует учитывать, что и микрораспуляции образуются не у всех видов. Так, если северный олень сбивается в стада, то благородный олень обычно держится парцеллами: самец с гаремом во время гона и самка с потомством и иногда молодыми самцами зимой.

К микрораспуляциям, возможно, следует приравнять по рангу так называемые *элементарные популяции*, выделяемые некоторыми авторами у рыб и насекомых. Примером элементарных популяций могут служить нерестовые скопления рыб, близких по возрасту и фенотипу. Элементарные популяции, как правило, неустойчивы и во времени, и по составу, то есть возникают и исчезают в течение года или в более короткий срок. Однако грачиные колонии или тока

глухарей и тетеревов, которые также можно назвать микропопуляциями, могут существовать на одном месте десятки и даже сотни лет.

Группировка более высокого ранга – *локальная (местная) популяция*, основным признаком которой считают устойчивость территории, занимаемой данной группой организмов. К локальной популяции, видимо, можно приравнять понятие «дема», предложенное С. П. Семеновым-Тян-Шанским (1906). Сейчас понятие дема (локальной популяции) относят к группе особей, в которой практически достигается панмиксия, то есть равная вероятность скрещивания любых двух организмов, принадлежащих к данной группе. Но в природе существуют системы скрещивания, отличные от панмиксии. Поэтому, видимо, целесообразно понимать под демом не группировку, обладающую реальной панмиксией, а группу, пространственно столь ограниченную, что число контактов между особями способно обеспечить панмиксию, которой реально может и не быть из-за наличия поведенческих (или иных) механизмов, ее нарушающих.

Более крупная группировка, выделяемая Н. П. Наумовым, – *экологическая популяция*, то есть группа особей, связанных единством ритмов жизни; например, сроками перелета у птиц, сроками начала размножения и диапаузы у насекомых и т. п. Над экологической популяцией стоит *географическая популяция*, часто приравниваемая к морфологическому (точнее, морфогеографическому) подвиду, выделяемому систематиками.

При изучении эволюции не имеет смысла применять термин «популяция» и к различным временным группировкам организмов – скоплениям на зимовках, местах кормежки и т. п. Такие объединения неустойчивы во времени и по составу и, следовательно, не могут служить основой для эволюции (которая происходит в ряду поколений).

Для установления элементарной единицы эволюции необходимо выявить группировку, способную поддерживать себя в ряду поколений без заметного притока иммигрантов. Ниже нее все группировки и с генетической, и с экологической точек зрения будут неустойчивыми, то есть неспособными поддерживать свою численность в ряду поколений. В таком понимании элементарная единица эволюции приближается к понятию локальной (местной) популяции.

Популяция как единица эволюции должна обладать следующими свойствами: 1) численностью, достаточной для продолжения рода в данных условиях среды, то есть устойчивостью во времени; 2) плотностью населения, достаточной для поддержания единства генофонда;

3) наличием более или менее четкой обособленности (изоляции), делающей родство внутри популяции более близким, чем между соседними популяциями. Без межпопуляционной изоляции невозможно своеобразие генофонда популяций, а только это своеобразие и определяет способность популяции к автономной эволюции.

Необходимо объяснить, почему единицей эволюции считается популяция, а не вид в целом. В процессе эволюции виды дифференцируются на два или большее число дочерних видов. Случаи эволюции без дивергенции (расхождения признаков) редки и надежно не доказаны. Дивергенция же начинается в рамках исходного вида, между сестринскими популяциями, каждая из которых постепенно приобретает новые признаки, не свойственные не только прежним поколениям данной популяции, но и другим популяциям того же вида, существующим синхронно с ней. Принимая дивергентную эволюцию и наличие реально существующих в природе популяций, нельзя рассматривать вид в качестве группы организмов, эволюционирующей как единое целое.

### ***5.3 Основные характеристики популяции как эколого-генетической системы***

*Популяционный ареал.* Собственное пространство (ареал) оказывается одним из важных критериев популяции. Несомненно, как часть вида популяция обладает определенным ареалом. Особи вне этого ареала выходят из состава популяции. Конечно, ареал популяции может расширяться, но для этого популяция должна освоить это новое пространство. Это произойдет лишь после включения его в обязательную для каждой популяции экологическую нишу. Пространство (ареал), занимаемое популяцией, может быть неодинаковым как для разных видов, так и в пределах одного вида. Например, в большом смешанном лесу средней полосы нашей страны, занимающем более или менее однородный участок местности, в определенном месте может расти небольшая группа деревьев, каких-либо кустарников или многолетних трав, отделенная от других таких же групп особей этого вида расстоянием, обычно непреодолимым для пыльцы. Такая группа особей образует отдельную популяцию со сравнительно небольшим ареалом. На большом (в сотни гектаров) пойменном лугу может существовать популяция какого-нибудь одного растения. Одна популяция прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) может занимать от 0,1 га до нескольких гектаров; отдельные популяции

водяной полевки (*Arvicola terrestris*) – от одного до нескольких десятков гектаров и т. д.

Величина ареала популяции в значительной мере зависит от степени подвижности особей – «радиусов индивидуальной или, точнее, репродуктивной активности» (Н. В. Тимофеев-Ресовский). Если такой радиус невелик, то величина популяционного ареала обычно также невелика. У растений радиус репродуктивной активности определяется расстоянием, на которое могут распространяться пыльца, семена или вегетативные части, способные дать начало новому растению.

Во многих других случаях *трофический ареал* не совпадает с *репродукционным*. Несмотря на огромный трофический ареал белого аиста (*Ciconia ciconia*), обитающего летом в Европе, а зимой в Африке, каждая пара птиц возвращается обычно в район своего старого гнезда, и популяции аистов хотя и смешиваются на местах зимовок, но во время размножения занимают сравнительно небольшую территорию.

*Численность особей в популяции*. В связи с размерами ареала популяций может значительно изменяться и численность особей в популяциях. У насекомых и мелких растений открытых пространств численность особей в отдельных популяциях может достигать сотен тысяч и миллионов особей. С другой стороны, популяции животных и растений могут быть сравнительно небольшими по численности. Численность популяции стрекоз на одном из озер Подмосковья достигала порядка 30 тыс. особей, а численность десятков изученных популяций прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) – от нескольких сотен до нескольких тысяч особей; численность одной из популяций земляной улитки (*Cerpea nemoralis*) – лишь 1000 особей.

Кратковременные группировки, состоящие даже из большого числа особей, нельзя еще считать популяциями. Так, например, саджа (*Syrrhaptes paradoxus*) в отдельные годы встречается сравнительно большими группами за тысячи километров от своего обычного центральноазиатского пустынно-полупустынного ареала. Размножающиеся особи этого вида встречены даже в северо-западной Европе. Однако через одно-два поколения эти группы исчезают. Не являются популяциями и группы в несколько десятков рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*), более или менее устойчиво существующие на протяжении одного-двух поколений. Население подобных группировок периодически обновляется или полностью



сменяется осенью за счет мигрирующих особей. Популяцией в настоящем примере будет все население рыжих полевок леса, включающее, видимо, несколько тысяч зверьков. Это более крупное объединение как самостоятельное эволюционное единство существует длительное время.

С вопросами о численности популяций связана проблема минимальных численностей. *Минимальная численность* – это такая численность, ниже которой популяция неизбежно исчезает по разным эколого-генетическим причинам. Численность популяции, как и остальные популяционные характеристики, варьирует. В каждом конкретном случае минимальная численность популяции окажется специфической для разных видов. Вряд ли возможно эволюционно длительное существование популяции с численностью меньше нескольких сотен особей. Об этом стоит напомнить в связи с возникающей в наше время проблемой сокращения численности многих видов.

*Динамика популяции.* Размеры популяции (пространственные и по числу особей) подвержены постоянным колебаниям. Причины динамики популяций в пространстве и времени чрезвычайно многообразны и в общей форме сводятся к влиянию биотических и абиотических факторов. Так, на одном из небольших островков у юго-западного побережья Англии обитает в диком виде популяция кроликов (*Oryctolagus cuniculus*). В период максимальной численности (осенью благоприятного по кормовым условиям года) общее число кроликов достигало 10 000, а однажды, после холодной и малокормной зимы, – сократилось до 100 особей. Еще более значительны сезонные колебания численности некоторых беспозвоночных (мухи, комары); сезонная численность их может колебаться в сотни тысяч и миллионы раз.

Кроме сезонных колебаний численности известны несезонные (периодические и непериодические) изменения численности особей в отдельных популяциях (рис. 32).

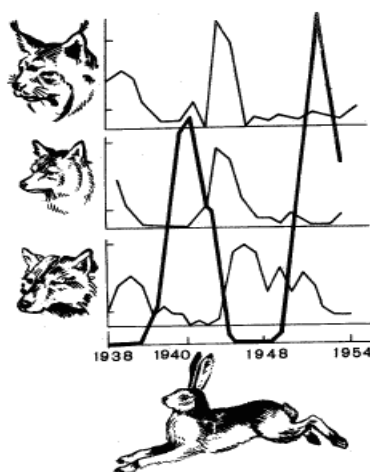


Рис. 32. Колебания численности

в популяциях рыси, волка, лисицы и зайца

*Возрастной состав популяции.* Популяция состоит из разных по возрасту и полу особей. Для каждого вида, а иногда и для каждой популяции внутри вида характерны свои соотношения возрастных групп. На эти соотношения влияют общая продолжительность жизни, время достижения половой зрелости, интенсивность размножения — особенности, вырабатываемые в процессе эволюции как приспособления к определенным условиям.

Рассмотрим несколько примеров. Предельно проста возрастная структура популяций таких млекопитающих как землеройки (*Sorex*). Весной на свет появляются один-два приплода, взрослые вскоре вымирают, и к осени вся популяция состоит лишь из молодых неполовозрелых животных. К весне все перезимовавшие достигают половой зрелости, и цикл повторяется.

Значительно сложнее возрастная структура популяции стадных крупных млекопитающих. В стаде белух (*Delphinapterus leucas*) есть первая возрастная группа, состоящая из детенышей этого года рождения; вторая возрастная группа, включающая подросших детенышей прошлого года рождения, третья возрастная группа — половозрелые животные в возрасте 2-3 лет, но обычно не размножающиеся и, наконец, четвертая возрастная группа — взрослые размножающиеся особи в возрасте от 4-5 до 16-20 лет. Как и обычно у млекопитающих, у белух возможно скрещивание между взрослыми животными нескольких поколений.

В еще более яркой форме сложный возрастной состав популяции характерен для некоторых древесных растений. В дубовом лесу одно-

временно плодоносят и опыляют друг друга дубы в возрасте более ста лет и совсем молодые деревья, которые только-только созрели.

*Половой состав популяции.* Известно, что генетический механизм определения пола обеспечивает расщепление потомства по полу в отношении 1:1 (*первичное соотношение полов*). В силу неодинаковой жизнеспособности мужского и женского организма (разная жизнеспособность, несомненно, эволюционно выработанный признак) это первичное соотношение порой уже заметно отличается от *вторичного* (характерно при родах у млекопитающих) и тем более заметно отличается от *третичного*, – характерного для взрослых особей. У человека, например, вторичное соотношение полов составляет 100 девочек на 106 мальчиков, к 16-18 годам это соотношение (в результате повышенной мужской смертности) выравнивается, и к 50 годам составляет 85 мужчин на 100 женщин, а к 80 годам – 50 мужчин на 100 женщин.

И у животных, и у растений вторичное и третичное соотношение полов может колебаться в значительных пределах у разных видов. У некоторых насекомых встречаются популяции, состоящие практически из одних самок в результате сложных генетических процессов, влияющих на элиминацию самцов. Только из самок состоят популяции ряда партеногенетических видов насекомых и ряда других животных. Интересно заметить, что доля партеногенетических самок в разных популяциях может значительно варьировать.

Другой крайний случай в соотношении полов связан с эволюционно возникшей исключительно лабильной системой определения пола. Так, у корнеплода *Arisaema japonica* решающий фактор во вторичном определении пола – это масса клубней: самые крупные и хорошо развитые клубни дают растения с женскими цветками, а мелкие и слабые – с мужскими цветками. Личинка червя *Bonellia viridis* развивается в самку, если после некоторого периода жизни в море она не сможет прикрепиться к другой взрослой самке, если же личинка прикрепится к взрослой самке, то из нее всегда получается самец; самцы фактически паразитируют на самках, они в десятки раз меньше их по размерам и выполняют единственную функцию – оплодотворение яиц.

*Морфофизиологические характеристики популяции.* Поскольку внутри вида популяции обмениваются особями и соответственно генетическим материалом, то популяции различаются количественным соотношением разных аллелей и частотами встречаемости того или

иною фенотипа, то есть статистически. Однако не всегда удается сразу найти такой признак, присутствие или отсутствие которого в заметной концентрации характеризует ту или иную популяцию по сравнению с соседними. В этих целях проще и надежнее сравнивать популяции по многим признакам. Особенно успешным такой подход бывает при использовании дискретных качественных признаков, которые иногда называют фенами или признаками-маркерами генотипического состава популяции. Примерами фенов могут служить наличие или отсутствие пленки на зерне, зазубренная или гладкая ость у пшеницы, наличие и расположение отдельных мелких отверстий в черепе млекопитающих, форма отдельных костей черепа и швов между костями и т. д.

В удачных случаях возможно характеризовать популяцию по отдельным, хорошо учитываемым признакам. На рисунке 33 приведена карта встречаемости в Англии серых крыс (*Rattus norvegicus*), не чувствительных к сильному антикоагулянту варфарину, используемому для борьбы с мелкими грызунами. Генетическая природа этого признака сложна, поэтому нельзя сказать, что устойчивость к варфарину обусловлена действием какого-то определенного гена. Легкость обнаружения сделала этот физиологический признак удобным признаком-маркером для определения границ, занимавшихся определенными популяциями до того периода, когда под влиянием отбора нечувствительные к варфарину крысы распространились по всей Англии.

Сопоставление аналогичных данных, полученных по другим признакам, позволяет с большей степенью надежности характеризовать разные популяции, оконтуривать их границы, выяснять степень сходства с соседними популяциями, строить обоснованные гипотезы о путях исторического развития отдельных популяций и их групп, выяснять действие различных эволюционных факторов. В этих случаях приходится морфологические и физиологические признаки описывать, как и при изучении генетики популяции, в частотах встречаемости, то есть подходить к изучению популяций с генетических позиций.



*Рис. 33. Пример характеристики популяции по одному фену: места обнаружения устойчивых к антикоагулянту варфарину серых крыс (*Rattus norvegicus*) в Англии в разные годы*

*Генетическая гетерогенность популяции.* Генетическая гетерогенность природных популяций, как показали многочисленные эксперименты, – главнейшая их особенность. Она поддерживается за счет мутаций, процесса рекомбинации (только у форм с бесполом размножением вся наследственная изменчивость зависит от мутаций). Происходящая при половом размножении комбинаторика наследственных признаков дает неограниченные возможности для создания генетического разнообразия в популяции. Расчеты показывают, что в потомстве от скрещивания двух особей, различающихся лишь по 10 локусам, каждый из которых представлен 4 возможными аллелями, окажется около 10 млрд. особей с различными генотипами. Эти потенциальные возможности никогда не реализуются даже в ничтожной степени хотя бы только из-за ограниченной численности любой популяции.

Генетическая гетерогенность, поддерживаемая мутационным процессом и скрещиванием, позволяет популяции (и виду в целом) использовать для приспособления не только вновь возникающие наследственные изменения, но и те, которые возникли очень давно и существуют в популяции в скрытом виде. В этом смысле гетерогенность популяций обеспечивает существование «мобилизационного резерва» наследственной изменчивости (С. М. Гершензон, И. И. Шмальгаузен).

*Генетическое единство популяции.* Один из наиболее важных выводов популяционной генетики – положение о генетическом единстве популяции: несмотря на гетерогенность составляющих ее особей, любая популяция представляет сложную генетическую

систему, находящуюся в динамическом равновесии. При скрещивании особей внутри популяции происходит выщепление в потомстве многих мутаций, в том числе обычно понижающих жизнеспособность из-за гомозиготизации особей. Только в настоящей природной популяции, при достаточном числе генетически разнообразных партнеров по спариванию, возможно поддержание на необходимом уровне генетической разнокачественности всей системы в целом. Этим свойством не обладают ни особь, ни отдельная семья или группа семей.

Итак, основные генетические характеристики популяции: постоянная наследственная гетерогенность, внутреннее генетическое единство и динамическое равновесие отдельных генотипов (аллелей). Эти особенности определяют организацию популяции как элементарной эволюционной единицы.

#### ***5.4 Элементарные генетико-экологические факторы эволюции***

В современной теории эволюции выделяют следующие элементарные факторы микроэволюции: мутационный процесс, популяционные волны и изоляция.

*Мутационный процесс как элементарный фактор эволюции.* Мутации – элементарный эволюционный материал. Сам же процесс возникновения мутаций – постоянно действующий элементарный эволюционный фактор, оказывающий давление на популяции.

Значительная часть (от нескольких до десятков процентов) особей в популяции – носители вновь возникших мутаций. Постоянно идущий в природе мутационный процесс ведет к изменению в популяции частоты одного аллеля по отношению к другому. Хотя по каждому отдельному гену давление мутационного процесса обычно невелико, при наличии же большого числа генов в организме оно оказывает заметное действие на генетическую структуру популяции (в сочетании с генетической комбинаторикой).

Безграничная изменчивость, однако, была бы вредна для организма, так как не позволяла бы закрепляться полезным комбинациям генов. Поэтому в эволюции выработались механизмы, не только определяющие увеличение изменчивости, но и ведущие к понижению генотипической изменчивости. На уровне особи генетическая стабильность поддерживается механизмом митоза и распределением генов в геноме по группам сцепления в определенных

хромосомах, а на уровне ДНК – механизмами репарации. На уровне же популяции такое ограничение изменчивости связано с тем или иным нарушением панмиксии (панмиксия никогда не бывает абсолютной) и гибелью части особей в процессе борьбы за существование.

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

Значительная часть вновь возникающих мутаций биологически «хуже» исходной нормы. Такое положение не удивительно. Нормальный комплекс генотипов природной популяции – результат длительного отбора лучших комбинаций, поэтому большинство отклонений от нормы должны оказаться вредными. Это противоречие решается обезвреживанием мутаций путем перевода их в гетерозиготное состояние.

Известно, что многие мутации в гетерозиготном состоянии не только не понижают, а часто повышают относительную жизнеспособность особей. Механизм, поддерживающий гетерозиготность особей, связан с возникновением полового размножения. Половой процесс в целом, с одной стороны, позволяет сохранять в популяциях вновь возникающие мутации, которые служат необходимым материалом для дальнейшего протекания процесса эволюции. С другой стороны, половой процесс обезвреживает последствия возникновения мутаций, «скрывая» их в гетерозиготном состоянии.

Существуют живые организмы, не имеющие типичного полового процесса (бактерии, цианеи). У них только один набор генов, и поэтому каждая новая мутация сразу же проявляется в фенотипе. В борьбе за существование им позволяет выжить на протяжении миллиардов лет только высокий темп размножения. Высокая численность и способность к размножению позволяют им приспособиваться во всех встречающихся на планете условиях существования за счет выживания лишь немногих мутантных особей.

Сказанное касалось тех мутаций, которые при своем возникновении оказываются в той или иной степени вредными для особи. Таких мутаций большинство, но какой-то небольшой процент вновь возникающих с самого начала может принести в конкретных условиях не вред, а пользу для особи. Как бы ни была мала

доля таких мутаций, они в грандиозных временных масштабах процесса эволюции сами по себе смогут сыграть заметную положительную роль. При эволюционной оценке мутаций необходимо учитывать и различный характер проявления мутаций в разных условиях. Мутации, вредные в одних условиях, могут оказаться (и оказываются) полезными в измененных условиях. Например, в процессе возникновения нелетающих форм насекомых на океанических островах (этот случай гипотетически был рассмотрен еще Ч. Дарвином) даже более резкие мутации этого типа, вызывавшие редукцию крыльев, оказывались полезными, так как особи с развитыми крыльями сносились ветром в море и погибали в большем числе.

В природе мутации встречаются всегда в комбинациях друг с другом. Эффект комбинирования может быть положительным для особи в целом, повышая ее жизнеспособность. Обобщая данные о вредности и полезности мутаций в процессе эволюции, можно сказать, что в подавляющем большинстве мутации необходимы для нормального существования популяции в изменяющихся условиях и для освоения новых, ранее недоступных условий существования. Вредность же мутаций в основном нейтрализуется переводом их в гетерозиготное состояние.

Спонтанный мутационный процесс *статистичен и ненаправлен*. С проблемой ненаправленности мутационного процесса связан вопрос специфичности действия химических мутагенов. Замечено, что отдельные химические вещества способны чаще вызывать определенные мутации. Например, окись этилена вызывает у ячменя появление мутаций увеличенного количества хлорофилла чаще, чем безхлорофилловых мутаций, а небуларин дает противоположный эффект. Специфичность действия мутагенов позволила надеяться на возможность получения направленных мутаций. Однако даже действие самых специфических мутагенов всегда дает спектр разнообразных мутаций.

Эволюционное значение мутационного процесса определяется прежде всего тем, что он постоянно поддерживает высокую степень гетерогенности природных популяций – основу для действия других факторов эволюции и прежде всего естественного отбора. Можно сказать, что *мутационный процесс – фактор-поставщик элементарного эволюционного материала*. Мутационный процесс ведет к возникновению части того «резерва» наследственной изменчивости, который определит в будущем возможность



приспособления популяций к тем или иным изменениям условий среды.

*Популяционные волны как элементарный эволюционный фактор.* При характеристике популяции как элементарной эволюционной единицы одной из важных и постоянных черт признано явление колебания ее численности – волн жизни. Популяционные волны как общее свойство популяции имеют важное общеэволюционное значение как самостоятельный фактор эволюции.

Периодические или аperiodические колебания численности характерны для всех без исключения видов живых организмов. Конкретные причины таких флуктуаций могут быть бесконечно разнообразны и относиться к действию как биотических, так и абиотических факторов среды.

Различают следующие типы популяционных волн:

1. *Периодические колебания численности короткоживущих организмов* – характерны для большинства насекомых, однолетних растений, большинства грибов и микроорганизмов. В наиболее простом для анализа виде эти сезонные колебания численности выражены у микроорганизмов: достаточно вспомнить весенние и осенние волны простудных заболеваний, определяемые массовым размножением ряда вирусов.

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

3. *Вспышки численности видов в новых районах*, где отсутствуют их естественные враги. Примерами колебаний численности в XIX-XX вв. служат кролики в Австралии, домовые воробьи в Северной Америке, канадская элодея, американская норка и ондатра в Евразии и др. В XVI-XVII вв. вспышки численности испытывали расселявшиеся с мореплавателями по всему миру крысы (*Rattus norvegicus*).

4. *Резкие непериодические колебания численности, связанные с природными катастрофами* (разрушением биогеоценозов или целых ландшафтов). Несколько засушливых лет могут быть причиной

серьезных изменений в облике больших территорий (наступление луговой растительности на болотистые места, увеличение площади сухих лугов, выгорание большого числа торфяниковых залежей, сохранявшихся на протяжении нескольких тысяч лет как устойчивый биотоп, и т. д.). Виды с подвижными особями (крупные млекопитающие, насекомые, птицы) или живущими в глубоких слоях почвы страдают меньше неподвижных и малоподвижных форм, живущих в лесу на почве.

Эволюционное значение популяционных волн. Если численность какой-либо популяции резко идет на убыль, то от многочисленной популяции случайно могут остаться немногие особи. В популяции, пережившей катастрофическое сокращение численности, частоты аллелей будут иными, чем во всей исходной популяции до начала спада численности. Если вслед за сокращением численности следует новая волна жизни и резкий подъем численности, то новой вспышке численности дает начало оставшаяся немногочисленная группа. Генотипический состав этой группы и определит новую генетическую структуру всей популяции в период следующего расцвета ее численности. При этом некоторые ранее присутствовавшие в малых концентрациях мутации могут совершенно исчезнуть из популяции, а концентрация других мутаций может случайно резко повыситься. В целом произойдет случайное колебание концентраций разных генотипов и мутаций в популяции. При определенных условиях это случайное и кратковременное колебание численности может превратиться в элементарное эволюционное явление – изменение на протяжении ряда поколений генотипического состава популяции.

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

Итак, *действие популяционных волн*, так же как и действие мутационного процесса, *статистично и ненаправленно* (хотя природа действия факторов совершенно различна). *Популяционные волны служат поставщиком эволюционного материала*. Теоретически давление популяционных волн, особенно в малых по численности

популяциях, должно заметно превышать давление мутационного процесса.

*Изоляция как элементарный эволюционный фактор.* Изоляция – возникновение любых барьеров, ограничивающих панмиксию. Классификация явлений изоляции. В природе существуют пространственная и биологическая изоляции.

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

*Биологическую изоляцию* обеспечивают две группы механизмов: устраняющие скрещивание (докопуляционные) и изоляция при скрещивании (послекопуляционные).

*Докопуляционные механизмы изоляции.* Спариванию близких форм препятствуют различия во времени половой активности и созревания половых продуктов. Известно существование «яровых» и «озимых» рас у миног (*Lampetra*) и некоторых лососевых рыб (*Oncorhynchus*), которые резко отличаются временем нереста; между особями каждой из рас существует высокая степень изоляции. Среди растений известны случаи генетически обусловленного сдвига в период цветения, создающего биологическую изоляцию этих форм – явление фенологического полиморфизма. Эти примеры иллюстрируют *временную изоляцию*.

В природе обычна биологическая изоляция, при которой потенциальные партнеры по спариванию не встречаются, так как они чаще обитают в разных местах. Так, часть зябликов (*Fringilla coelebs*) гнездится в Московской области в лесах таежного типа, а другая – в невысоких и редких насаждениях с большим числом полей. Потенциальная возможность перекрестного спаривания особей этих групп несколько ограничена. Интересный пример биологической изоляции – симпатрические внутривидовые формы у обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*). В Европе обитает несколько «биологических рас» кукушек, различающихся генетически закрепленной окраской яиц. В Восточной Европе одни откладывают голубые яйца в гнезда обыкновенной горихвостки и лугового чекана, другие – светлые в крапинку яйца в гнезда мелких воробьиных птиц, имеющих яйца сходной окраски. Эти примеры можно отнести к *экологической изоляции*.

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

Важным изолирующим механизмом, затрудняющим скрещивание близких видов, оказывается возникновение морфофизиологических различий в органах размножения (*морфофизиологическая изоляция*). У животных близких видов различия копулятивных органов особенно характерны для некоторых легочных моллюсков, насекомых, а среди млекопитающих – ряда групп грызунов.

Описанные механизмы изоляции обычно достаточны для предотвращения в природных условиях возможности скрещивания форм, принадлежащих к разным видам, и понижения эффективности скрещивания у внутривидовых форм, далеко разошедшихся в процессе эволюции (подвидов, групп удаленных географических популяций и т. п.).

*Послекопуляционные механизмы изоляции* связаны с возникновением изоляции после оплодотворения, включающей гибель зигот после оплодотворения, развитие полностью или частично стерильных гибридов, а также пониженную жизнеспособность гибридов.

При межвидовом спаривании часто образуются вполне жизнеспособные гибриды, но у них, как правило, не развиваются нормальные половые клетки. В случае же нормального развития гамет гибриды оказываются малоплодовитыми. В природе есть случаи такой изоляции посредством гибридизации: на границе обитания двух близких форм постоянно существует зона, населенная вполне жизнеспособными гибридными особями, но их потомство либо ослаблено и не выдерживает конкуренции с более сильными особями родительских видов, либо нежизнеспособно.

Значение изоляции в эволюции. Изоляция как эволюционный фактор не создает новых генотипов или внутривидовых форм. *Значение изоляции в процессе эволюции состоит в том, что она*

закрепляет и усиливает начальные стадии генотипической дифференцировки, а также в том, что разделенные барьерами части популяции или вида неизбежно попадают под различное давление отбора. Изоляция ведет к сохранению специфичности генофонда дивергирующих форм.

Важная характеристика действия изоляции как фактора эволюции – это ее длительность. В большинстве случаев причина возникновения биологической или пространственной изоляции сохраняется на длительное время. Действие изоляции на эволюционный материал по существу статистично и ненаправленно, и в этом изоляция сходна с другими эволюционными факторами (мутации и популяционные волны).

Сочетание таких элементарных эволюционных факторов как популяционные волны и изоляция может приводить к возрастанию влияния случайных факторов, выходящих на первый план по отношению к действию естественного отбора. Данная ситуация была описана Н. П. Дубининым в 1931 году под названием «генетико-автоматические процессы» и независимо от него в том же году С. Райтом, который обозначил ее термином «дрейф генов». Если небольшая популяция оказывается изолированной, то проявляется эффект, названный «принципом основателя». Генофонд малочисленной популяции беднее, чем генофонд родительского вида, и подбор аллелей в «популяции основателей» случаен из-за случайного подбора особей. Такой генофонд не сбалансирован, и так как отбор действует на вероятностном уровне и требует для своей эффективности достаточной численности особей, то дальнейшая судьба генофонда определяется прежде всего действием случайных факторов. Это обедняет и значительно изменяет генофонд малой изолированной популяции – происходит дрейф генов (генетико-автоматические процессы). С увеличением численности особей восстанавливается действие естественного отбора, который будет влиять на новый генофонд, обладающий специфическим спектром изменчивости. Совокупность этих процессов может привести к обособлению нового вида.

Оценивая роль трех элементарных эволюционных факторов, можно сказать, что первые два фактора (мутационный процесс и волны жизни) – факторы-поставщики элементарного эволюционного материала, а изоляция оказывается фактором-усилителем генетических различий между группами особей.

## Вопросы для самоконтроля

1. Какое значение имеет полиплоидия у растений для адаптации к неблагоприятным факторам среды?
2. Какое практическое значение для эволюционной теории имеет закон Харди-Вайнберга?
3. Почему популяцию, а не особь или вид считают элементарной единицей эволюции?
4. В чем состоит значение мутационного процесса как элементарного фактора эволюции?
5. Приведите классификацию популяционных волн. В чем состоит их эволюционное значение?
6. Приведите примеры форм биологической изоляции. Каково их значение в микроэволюционном процессе?
7. Что понимают под термином «принцип основателя»? Сочетанием каких элементарных эволюционных факторов определяется этот эффект?

## Глава 6. Естественный отбор как движущая сила эволюции

### 6.1 Борьба за существование как предпосылка естественного отбора

Существование, а следовательно, и эволюцию популяций определяет весь комплекс условий среды, с которыми взаимодействует популяция как целое и каждая из входящих в нее особей. Для особи другие организмы, составляющие данную популяцию, также представляют собой часть внешней среды, поэтому внутривидовые взаимоотношения имеют очень важное значение не только в экологии, но и в эволюции. Чем менее благоприятны внешние условия, тем интенсивнее гибель особей и тем ниже численность популяции, а также меньше занимаемая ею территория. Как показал Ч. Дарвин, гибель особей – результат борьбы за существование.

И. И. Шмальгаузен (1969) подчеркивал, что сами организмы не только подвергаются воздействиям среды, но и проявляют активность по отношению к ней и изменяют ее в процессе своей жизнедеятельности. Поэтому можно сказать, что борьба за существование – это процесс взаимодействия каждой особи с окружающей средой, в том числе и с другими особями данной популяции. Расширяя это определение, то есть рассматривая не популяцию в среде, а весь комплекс связей данного биогеоценоза, мы приходим к тезису Ч. Дарвина, что борьба за существование представляет собой процесс взаимодействия организмов в природе.

*Формы элиминации.* Борьба за существование – сложный и многогранный процесс, плохо поддающийся количественной оценке. Поэтому для анализа воздействия различных ее проявлений на направление и интенсивность естественного отбора трудами Л. Плате, И. И. Шмальгаузена, С. А. Северцова было разработано учение о формах борьбы за существование. Это учение не что иное, как качественный анализ соотношения интенсивности и причин элиминации и различных типов взаимодействия организмов с окружающей средой, определяющих то или иное направление отбора.

С точки зрения эволюции *элиминация* представляет собой выпадение из генофонда популяции (или вида) части генов и их сочетаний, которые уже не включаются в процесс преобразования популяции и не служат материалом дальнейшей эволюции. Однако тот же результат достигается и без гибели организмов в том случае, когда они устраня-

ются от участия в размножении. У животных, особенно высших, обладающих сложными формами поведения, устранение от размножения без элиминации – обычное явление. Так, у млекопитающих соотношение полов, как известно, равное (50% самок и 50% самцов), с небольшими случайными отклонениями. Однако у полигамных видов копытных (лошадей, оленей, ряда антилоп) самец создает гарем из нескольких самок и защищает его в драках с другими самцами, которые тем самым устраняются от размножения, хотя гибнут далеко не всегда.

При экологических исследованиях биологи часто сталкиваются с зависимостью элиминации от сезона, что можно проиллюстрировать на примере работы Н. В. Тимофеева-Ресовского (1934) по двухточечной божьей коровке *Adalia bipunctata*. Этот вид обладает большим разнообразием окрасок и рисунков надкрылий, хорошо закрепленных генотипически. Однако Н. В. Тимофеев-Ресовский показал, что зимой в природе лучше выживают темноокрашенные формы, а летом особи с преобладанием красного цвета на надкрыльях быстрее размножаются. Это объясняется тем, что за счет скоррелированных с окраской особенностей обмена веществ темные формы более холодоустойчивы, а красные – более плодовиты. В результате гибель аллелей по сезонам все время поддерживает полиморфизм популяции, некий среднегодовой баланс темных и красных форм.

Так же, как и *сезонная*, широко распространена *возрастная* элиминация. Молодые особи, как правило, гибнут чаще взрослых. Это приводит к выработке разнообразных приспособлений, защищающих ранние стадии развития. Для защиты яиц развиваются плотные яйцевые оболочки, свойственные не только животным, размножающимся на суше, где они служат и механической защитой от высыхания, но и водным животным, например ряду видов акул. Аналогичную функцию выполняют плотные оболочки спор грибов и низших растений. У животных развитие плотных яйцевых оболочек, как правило, сопряжено с увеличением количества желтка и с продлением эмбрионального периода развития, что предохраняет молодой организм от многих неблагоприятных воздействий.

У свободно живущих личинок развиваются подчас очень своеобразные и сложные адаптации к их среде обитания. Такие признаки, существующие только у молодых организмов и исчезающие у взрослых, называются *ценогенезами*, или *эмбриоадаптациями*. Примером эмбриоадаптаций могут служить наружные жабры личинок тритона.



Если элиминация более интенсивна на дефинитивных стадиях онтогенеза, половозрелость сдвигается, так сказать, обратно на провизорные стадии. Этим путем возникла *неотения* у аксолотлей – личинок *Ambystoma* – амфибии, обитающей главным образом в Мексике. Личинок и взрослых животных считали разными видами, пока не было выяснено, что аксолотли – неотенические личинки, способные метать икру до прохождения метаморфоза. В природе аксолотли метаморфозируют очень редко и в определенных условиях: при уменьшении количества воды в водоеме. В лабораторных условиях метаморфоз вызывают введением тироксина – гормона щитовидной железы. Неотения у *Ambystoma* возникла как результат повышенной гибели взрослых животных от высыхания (этот вид обитает в пустынях и полупустынях).

Из приведенных примеров можно было бы сделать вывод, что чем сильнее элиминация (острее борьба за существование), тем строже идет отбор и, следовательно, тем быстрее происходит эволюция. Однако это не совсем так. Массовая гибель – неизбирательная элиминация – не обязательно приводит к отбору, а тем более к быстрой эволюции. Любая популяция живет в условиях среды, к которым она приспособлена, поэтому массовую гибель может вызвать лишь воздействие, выходящее за рамки адаптивных возможностей данного вида. Такие ситуации возникают редко, то есть здесь нет того постоянства действия фактора среды, благодаря которому у организмов в ряду поколений могли бы выработаться соответствующие адаптации. Поэтому массовая и, следовательно, неизбирательная, гибель приводит не к отбору, а к вымиранию. Массовая элиминация вызывается обычно воздействием абиотических факторов: наводнения, пожары, извержения вулканов и т. п. *Массовая неизбирательная* элиминация не сопровождается отбором и может привести популяцию лишь к вымиранию, но не к эволюции, хотя и будет способствовать преобразованию генофонда вида как целого.

Кроме массовой гибели под действием подавляющих факторов среды часто наблюдается неизбирательная элиминация, вызванная случайной, то есть не зависящей от индивидуальных особенностей элиминируемых особей, гибелью их на какой-либо стадии онтогенеза. *Неизбирательная возрастная* элиминация приводит к отбору на увеличение плодовитости: чем больше потомков, тем вероятнее, что большее их число выживет. Этим объясняется колоссальная плодовитость многих видов животных и растений, которая обычно приводится в качестве примеров, иллюстрирующих геометрическую прогрессию

размножения как причину борьбы за существование. Например, тропическая луна-рыба производит 38000000 икринок в год. Икра этого вида пелагическая, поэтому уничтожается хищниками в огромных количествах и, кроме того, заносится течениями в холодные климатические зоны. Семена черной полыни разносятся ветром и лишь случайно могут попасть в подходящие условия. Поэтому одно растение дает до 1000000 семян. Этим же объясняется огромная плодовитость эндопаразитов, например лентецов, обладающих сложными циклами развития и сменой хозяев: вероятность попадания в следующего хозяина низка, что и компенсируется огромным количеством яиц.

Таким образом, случайная гибель имеет значение в прогрессивной эволюции лишь в том случае, если она возрастная. Возрастная элиминация до некоторой степени избирательна, поскольку действует на определенные стадии онтогенеза. *Избирательная* элиминация прежде всего проявляется в гибели отдельных особей под воздействием факторов среды, причем гибель особи рассматривается не как результат случайного стечения обстоятельств, а как результат качественных различий особей популяции, то есть как результат относительной приспособленности.

Однако нередко случаи, когда элиминации подвергаются целиком близкородственные группировки. И. И. Шмальгаузен назвал эту форму элиминации *семейной*. Примером ее может служить любой случай гибели всего потомства данной особи или пары особей, нередко вместе с родителями. Согласно И. И. Шмальгаузену (1939), семейная элиминация – это устранение из генофонда популяции и тем самым из эволюции генетических особенностей, присущих всему потомству данной особи, точнее, данного генного комплекса.

Еще одна форма элиминации, выделенная И. И. Шмальгаузенем, – *групповая*, то есть гибель целых популяций. Групповая элиминация, по-видимому, не приводит к прогрессивной эволюции. Все примеры, подходящие под концепцию групповой элиминации, – случаи либо массовой неизбирательной элиминации, либо вымирания: например, необратимая сукцессия биогеоценозов, такая как зарастание озера и постепенная гибель всех его обитателей. Однако, согласно И. И. Шмальгаузену, элиминация популяций приводит к возникновению *хиатусов* – перерывов постепенности в изменении признаков на границах близких таксонов, а значит, способствует дивергентной эволюции.

В природе постоянно присутствуют все формы элиминации, но в жизни и эволюции данного вида в каждый текущий момент времени

и в известном месте преобладает одна из этих форм, что и определяет основное направление эволюции той или иной популяции этого вида или ее вымирание. Реже всего встречается массовая неизбирательная элиминация, и только при массовой гибели отсутствует индивидуальная элиминация.

*Формы борьбы за существование.* Ч. Дарвин различал две основные формы борьбы за существование: *внутривидовую* и *межвидовую*, то есть взаимодействие между особями одного вида и взаимодействие особей разных видов на данной территории. Согласно Дарвину, наиболее важна для эволюции внутривидовая борьба за существование, которая, по его мнению, особенно остра и в основном определяет выживание или гибель организмов. Чем экологически ближе между собой конкурирующие организмы, тем большее число общих для них параметров среды определяет их конкуренцию и тем сильнее выживание зависит от индивидуальных особенностей каждого организма. Сказанное не означает, что внутривидовая конкуренция непосредственно приводит к индивидуальной элиминации. Соотношения элиминации и борьбы за существование сложнее, однако дарвиновское положение – чем более сходны организмы, тем острее конкуренция между ними – до сих пор сохраняет свое значение.

В понятие внутривидовой борьбы Ч. Дарвин включал отношения не только между особями, но и между разновидностями одного и того же вида, то есть борьбу за существование между группами особей. Внутривидовая борьба в целом, согласно Дарвину, приводит через отбор уклоняющихся особей к возникновению разновидностей и видообразованию. Если более сходные особи сильнее конкурируют между собой, то чаще выживать (подвергаться отбору) будут уклоняющиеся, менее сходные особи. В результате начинается расхождение признаков – дивергенция. Уклоняющиеся организмы постепенно приспособляются к новым условиям среды, а промежуточные формы, хуже приспособленные, чем любой из крайних вариантов, и продолжающие конкурировать между собой, интенсивнее вымирают, в результате чего две (или более) уклоняющиеся разновидности обособляются друг от друга.

Межвидовая борьба за существование, по Ч. Дарвину, приводит к вытеснению одного вида другим, тем более быстрому, чем ближе конкурирующие виды. При анализе борьбы за существование как явления Ч. Дарвин много внимания уделил сложным взаимодействиям видов на данной территории: отношениям в цепях питания и взаимодействию

видов одного трофического уровня, подчеркивая тем самым опосредованное влияние численности одних видов на численность и саму возможность существования других видов на данной территории.

Л. Морганом (1906) и вслед за ним Л. Плате (1912) в дополнение к двум дарвиновским формам борьбы за существование была введена третья форма – *конституциональная борьба за существование*. При этой форме борьбы выживание определяется общим состоянием организма: нормальным развитием, упитанностью, степенью активности и т. п. В понятие конституциональной борьбы входят в первую очередь отношения организмов к абиотическим факторам среды, а также к болезням (устойчивость и восприимчивость) и любым другим неспецифическим неблагоприятным воздействиям. При межвидовой и внутривидовой борьбе выживание той или иной особи определяется взаимоотношениями организмов, сходно реагирующих на внешние воздействия.

Возможны два подхода к анализу форм борьбы за существование: изучение факторов, влияющих на организм, и изучение реакции организмов на эти факторы. Концепция конституционной борьбы за жизнь оправдана с точки зрения влияния факторов среды. На организм влияют абиотические и другие неспецифические воздействия, особи других видов и особи своего вида. Подход к анализу форм борьбы за существование с точки зрения их последствий для организма удобнее тем, что позволяет детальнее анализировать результаты взаимодействия организмов со средой. С этих позиций и были предложены классификации форм борьбы за существование И. И. Шмальгаузенем (1939) и С. А. Северцовым (1939). Обе системы близки по подходу. По отношению к организму неблагоприятные воздействия среды, абиотической и биотической, могут проявляться двояко: либо непосредственно обуславливать элиминацию, либо приводить к истощению, болезням, стрессу, не вызывая гибели как таковой, но экспонируя истощенный организм действию элиминирующих факторов. При таком подходе на первый план выдвигается взаимодействие организмов на фоне давления абиотических факторов.

С. А. Северцов предложил различать две основные формы борьбы за существование: *прямую*, непосредственно приводящую к элиминации той или иной особи, и *косвенную*, в которую включаются такие применяемые разными авторами с различными смысловыми оттенками понятия, как состязание, соревнование, конкуренция. К прямой борьбе за существование относятся связи в цепях питания (рас-

тение – травоядное; жертва – хищник; хозяин – паразит) и вызывающие элиминацию воздействия абиотических факторов. Иными словами, прямая борьба за существование – это прежде всего отношения между трофическими уровнями биогеоценоза. Косвенная борьба за существование непосредственно к гибели особей не приводит, но возникающее как ее результат истощение делает организм более уязвимым. Это конкурентные отношения на одном и том же трофическом уровне, в том числе и внутривидовые.

Очень близка к изложенной система, разработанная И. И. Шмальгаузен (1946, 1969), но он рассматривал прямую борьбу за существование как элиминацию. В результате его система включает *формы элиминации* и *формы соревнования*. Такой подход менее удобен, поскольку элиминация – это гибель, которой при столкновении данной особи с элиминирующим фактором среды может и не произойти: например, встреча жертвы с хищником не обязательно кончается ее смертью. Вместе с тем детально разработанная И. И. Шмальгаузен система форм соревнования (конкуренции) очень ценна: она позволяет объяснить возникновение различных типов приспособлений исходя из конкретного соотношения организмов и среды.

*Конкуренция* также проявляется в двух формах: *активной* (за пищу, гнездовой участок, самку) и *пассивной* (при избегании опасности или заражении паразитами, переживании неблагоприятных воздействий абиотической среды). В природе активная и пассивная формы конкуренции трудно различимы, но дифференцировать их необходимо, так как, исключив пассивную конкуренцию, мы оставляем за рамками борьбы за существование огромный круг явлений, обуславливающих избирательную элиминацию.

Пассивная конкуренция – это все случаи отношений между популяциями разных видов, популяциями одного вида и особями одной популяции, когда эти отношения определяются не ограниченностью ресурсов среды, а различной устойчивостью по отношению к давлению внешних факторов. Именно исключение пассивной конкуренции из концепции борьбы за существование позволяет отказаться от рассмотрения всей борьбы за существование в качестве фактора эволюции и анализировать процесс эволюции как изменение генофонда под действием отбора, то есть лишь позволяет оценивать относительную приспособленность особей при тех или иных условиях среды.

Согласно И. И. Шмальгаузену, *индивидуальная активная конкуренция* может приводить к следующим результатам: морфоло-

гической дифференцировке; при сильной конкуренции – к пищевой специализации данной группы, то есть к наилучшему приспособлению для добывания какого-то одного типа кормов, становящихся основным средством жизни вида и недоступных другим видам. Если обострения пищевой конкуренции носят сезонный или вообще временный характер, то преимущество будут получать особи, обладающие более экономичным обменом веществ или лучше упитанные, легче переносящие неблагоприятный период. В результате у животных развиваются такие приспособления, как спячка, диапауза, инцистирование, то есть временное выключение из пищевой конкуренции, или запасание кормов. Аналогичные адаптации у растений – это сезонное прекращение вегетации и размножение семенами.

*Индивидуальная пассивная конкуренция* приводит к совершенствованию прежде всего органов пассивной защиты (панцирей, шипов, средств избежания опасности и защиты потомства). В понятие пассивной конкуренции включается и конституционная борьба за жизнь, так как в данном случае именно конституция в значительной степени определяет выживание организма в неблагоприятных условиях. Сюда же входят все случаи возрастной элиминации, связанные с отбором на плодовитость. Примеры результатов эволюции на основе пассивной конкуренции – панцири черепах, броненосцев, иглы дикобраза и шипы чертополоха, стрекальные клетки крапивы и всевозможные покровительственные окраски, прогрессивное развитие дистантных органов чувств: слуха, зрения, боковой линии и т. д.

Активная конкуренция за территорию и за самку приводит к половому отбору, то есть выработке диморфизма по вторично половым признакам, сложных комплексов брачного поведения и защиты участка.

Английским экологом В. Винн-Эдварсом (1962) было обосновано понятие *условной конкуренции*, согласно которому поведенческие механизмы регуляции численности и плотности популяции, действующие через рождаемость и устранение от размножения, подменяют у высших животных конкуренцию за пищу, убежища и тому подобное внешние по отношению к популяции экологические факторы. Конкуренция за условные ценности (положение в поведенческой иерархии, величину индивидуального участка, число самок в гареме и т. п.) повышает дифференциальность размножения особей. Иными словами, с повышением уровня организации ведущее значение приобретают внутривидовые связи особей. Условная конкурен-

ция, частное проявление индивидуальной конкуренции, повышает эффективность естественного отбора.

В природе можно наблюдать не только конкуренцию между отдельными особями данной популяции, но и конкуренцию между семьями, которая также может выступать в активной и пассивной форме, экспонируя всю семью прямым формам борьбы за существование и тем самым создавая возможность семейной элиминации. И. И. Шмальгаузен (1969) подчеркивал, что *межсемейная конкуренция* основана на близком семейном родстве. Семейная конкуренция особенно наглядна, если семья связана, кроме родства, еще и общностью поведения, как это свойственно высшим животным. Тогда она выступает по отношению к другим семьям не только как генетическое, но и как экологическое целое.

И. И. Шмальгаузен выделил еще одну форму конкуренции – *межгрупповую*, или *межпопуляционную*. Каждая популяция обладает своеобразным генофондом и тем самым некоторым своеобразием адаптивных особенностей фенотипов. Следовательно, в зонах соприкосновения популяций между близкими по экологии, но все-таки отличающимися организмами неизбежно обостряется конкуренция, которая приводит к внутривидовой дифференцировке: отбор сохраняет те особи, которые меньше истощены в процессе косвенной борьбы за существование и менее подвержены элиминирующему воздействию прямой борьбы за существование.

В результате межпопуляционная конкуренция вызывает все большую дивергенцию популяций и обособление их генофондов. В то же время на основе индивидуальной и межсемейной конкуренции идет процесс дальнейшего приспособления каждой популяции как целого к условиям занимаемой ею территории. По-видимому, так возникают географические популяции (подвиды) и экологические расы. Таким образом, межпопуляционная конкуренция представляет собой своеобразный механизм, усиливающий изоляцию. Важнейшее свойство межпопуляционной конкуренции – ее затухание. По мере дивергенции популяций и расхождения их по разным экологическим нишам, то есть дифференциации вида, соседние популяции все слабее конкурируют между собой. Отсюда видно, что разные типы внутривидовой конкуренции различаются по своим последствиям: индивидуальная конкуренция обуславливает переживание более приспособленных особей (индивидуальный отбор) и тем самым выработку новых адаптаций; межсемейная конкуренция ускоряет через отбор се-

мей процесс преобразования генофонда популяций; межгрупповая конкуренция ведет к дифференциации популяций и внутривидовой дивергенции.

Прямая форма борьбы за существование во внутривидовых отношениях практически не встречается. Каннибализм у позвоночных животных очень редок и представляет собой постоянное явление лишь в некоторых популяциях хищных рыб, живущих в олиготрофных водоемах. Например, балхашский окунь в значительной степени питается молодью своего же вида. В данном случае пищевая цепь устанавливается из серии стадий онтогенеза одного вида. Но такие случаи – исключение. Встречается каннибализм и среди членистоногих – насекомых и паукообразных, но тогда он представляет собой адаптацию, служащую для поддержания численности вида.

Межвидовая борьба за существование качественно отличается от внутривидовой именно тем, что она включает не только конкуренцию, но и прямую борьбу за жизнь – отношения в цепях питания. Другое существенное отличие межвидовой борьбы от внутривидовой заключается в последствиях ее для жизни вида. Как сказано выше, внутривидовая (межпопуляционная) конкуренция приводит к дифференциации вида, возникновению подвидов и видообразованию. Межвидовая борьба за существование, напротив, приводит к интеграции вида, к выработке морфофизиологических корреляций между особями данного вида. Такие корреляции были названы С. А. Северцовым (1951) *конгруэнциями*.

Действительно, гибель организмов в результате прямой борьбы за существование приводит к тому, что отбор сохраняет любые признаки, снижающие смертность, в том числе и признаки, уменьшающие интенсивность внутривидовой конкуренции. Например, форма рогов у оленей такова, что, сталкиваясь ими, олени не могут поранить друг друга. Гибель самцов во время боев за самку – несчастный случай, обусловленный обычно неопределенной изменчивостью формы рогов: олени либо не могут расцепить их из-за неправильного развития отростков, либо из-за недоразвития отростков – рога становятся уже не «турнирным», а «боевым» оружием. Полорогие в драках за самку рога всегда ставят так, что животные не ранят друг друга; у кабанов в период гона под кожей развивается калкан – толстый слой очень плотной жировой клетчатки, предохраняющий самцов от ударов клыков противника. Хищникам свойственны сложные ритуалы подчинения более слабого самца, предохраняющие его от серьезных увечий со стороны сильней-



шего. У волков, например, более слабый самец прекращает драку, отворачивая голову и подставляя противнику незащищенную сонную артерию, что служит сигналом прекращения драки.

Часто конгруэнции представляют собой признаки, полезные виду как целому, но вредные несущим их особям, например, связи организмов матери и потомков при живорождении. Длительное внутриутробное развитие вредно для материнского организма, но обеспечивает снижение возрастной гибели. Другим примером подобной конгруэнции может служить поведение затаившегося детеныша и самки, имитирующей ранение и отводящей преследователя от того места, где находится детеныш. Естественно, интеграция вида в ходе межвидовой борьбы за существование достигается опосредованно, через внутривидовую, прежде всего индивидуальную, конкуренцию и отбор признаков, снижающих смертность в ходе прямой борьбы за существование.

Третье отличие межвидовых отношений от внутривидовых заключается в причинах межвидовой конкуренции. Она обусловлена эврибионтностью видов данного трофического уровня, то есть способностью их использовать в качестве корма достаточно широкие и перекрывающиеся спектры видов предыдущего трофического уровня. Эта широта адаптации, с одной стороны, обеспечивает устойчивость вида при колебании условий среды (например, колебаниях численности видов, служащих им пищей), а с другой – обуславливает конкуренцию (чаще всего пищевую) видов, сосуществующих на одной территории.

Межвидовая конкуренция в зависимости от того, какие виды конкурируют между собой, может приводить к различным последствиям. Если сталкиваются виды, ранее не взаимодействовавшие на данной территории (обычно это происходит при сознательной или непреднамеренной интродукции), между ними наблюдается острая конкуренция, заметная, правда, лишь в тех случаях, когда интродуцированный вид вытесняет аборигенные. Такое вытеснение иногда носит катастрофический характер. Например, акклиматизация американской норки привела к сокращению численности более мелкой европейской норки. В том случае, когда виды длительное время сосуществуют и эволюционируют на одной территории, возникает тот же эффект, что и при межгрупповой конкуренции: выживают уклоняющиеся особи, виды дивергируют и конкуренция между ними постепенно ослабевает.

## **6.2 Понятие о естественном отборе. Роль естественного отбора в эволюции**

Любая мутация, сколь бы плейотропна она ни была, меняет более или менее дискретные признаки организма. Именно эти признаки определяют относительную приспособленность особи по сравнению со средним уровнем приспособленности популяции. Следовательно, *отбор идет по признакам фенотипа* (фенам), под которыми следует понимать любые особенности организации: плодовитость, продолжительность жизни, морфологические признаки и т. д.

Отбор идет по признакам фенотипа, но *отбираются не отдельные гены, а целостные генотипы*, определяющие онтогенез следующего поколения, то есть серию стадий развития от зиготы до половозрелости и размножения. Таким образом, в результате отбора генотипов происходит эволюция индивидуального развития. Генеративные мутации (а только такие мутации передаются следующему поколению) вызывают изменения индивидуального развития. Мутация может проявиться в фенотипе только через изменение онтогенеза, которое и приводит к тому, что потомки отличаются от предков. Если нарушение настолько значительно, что онтогенез не может дальше продолжаться, особь погибает, то есть мутация оказывается летальной. Во многих случаях это результат дезинтеграции процессов онтогенеза, что является причиной невозможности дальнейшего развития не из-за несоответствия организации условиям среды, а из-за внутренней несогласованности процессов развития. Если онтогенез все-таки продолжается, то в конечном счете возникает более или менее сильное отклонение от популяционной нормы, которое в случае резкого изменения также может оказаться летальным.

Любые отклонения в процессе онтогенеза начинают проявляться лишь с момента функционирования данного мутантного гена. Нарушение онтогенеза может подвергнуться действию отбора лишь тогда, когда измененный орган начинает функционировать, то есть прямо или косвенно вступает в связь с внешней средой и тем самым определяет судьбу особи в борьбе за существование. Только в этом случае выявляется относительная приспособленность особи по данному признаку.

Фенотипическое выражение мутации, то есть степень и характер изменения организма, зависит и от генотипа, и от условий среды, в которых данный генотип реализуется, то есть от условий онтогенеза данной особи. Генотипы родителей – результат длительной адаптивной

эволюции, генотип каждой особи – результат скрещивания двух выживших организмов, то есть двух особей, прошедших отбор. Этот генотип реализуется в фенотипе только в том случае, если он обеспечивает достаточно адаптивный онтогенез. В фенотипе живых особей могут проявиться лишь такие изменения, которые не выходят за рамки адаптивных возможностей существования данной популяции. При стабильных условиях среды они будут снижать приспособленность, но очень незначительно. Следовательно, только слабое изменение фенотипа обеспечивает достаточную жизнеспособность.

Однако условия среды редко бывают стабильными продолжительное время, поэтому среди слабых изменений, из которых складывается вариационная кривая по данному признаку, существуют такие, которые могут отбираться. Выживают особи, не сильно уклоняющиеся от адаптивной нормы, а существуют такие особи благодаря тому, что в каждом поколении скрещиваются и оставляют потомство организмы, уже прошедшие отбор по данному признаку.

Из этого следует одна важнейшая посылка эволюционной теории. Мутационная изменчивость ненаправлена, но комбинативную изменчивость можно считать случайной лишь при наличии панмиксии, то есть случайности скрещиваний особей данного поколения. Однако поскольку размножаются особи только достаточно приспособленные, и это происходит из поколения в поколение, в череде поколений комбинирование – направленный процесс, даже в случае панмиксии каждого данного поколения. Отбор не только сохраняет нужные комбинации – подобные комбинации и возникают чаще, так как чаще скрещиваются особи, изменчивость которых уже совпадает с направлением отбора. А это, в свою очередь, означает, что подбираются такие генные комплексы, которые, дополняя друг друга по отдельным генам, уже не снижают, а повышают приспособленность.

У прокариот дело обстоит иначе. В связи с тем, что комбинаторика у них практически отсутствует, идет отбор непосредственно мутаций, поэтому неизбежен перебор огромного числа вариантов, из которых лишь немногие совпадают с изменениями среды. Этим в значительной степени объясняется колоссальная скорость размножения прокариот, компенсирующая гибель неадаптивных вариантов. Итак, адаптивные изменения организации происходят в результате происходящего под действием отбора комбинирования генов.

Таким образом, естественный отбор представляет собой процесс дифференциального выживания части особей в популяции и диффе-

ренциального воспроизведения генотипов выживших особей в следующем поколении. Дифференциальное воспроизведение генотипов приводит к распространению в популяции адаптивных признаков (через преимущественное воспроизведение определяющих эти признаки комплексов генов), происходит эволюционное изменение генофонда популяции. Сами адаптивные генные комплексы у эукариот возникают не в результате непосредственно мутационного процесса, а вследствие комбинирования геномов прошедших отбор особей. Отбор осуществляется по признакам фенотипа, определяющим относительную приспособленность обладающих ими особей, однако отбираются целостные генотипы, а эволюционирует онтогенез.

Наиболее очевидный эффект естественного отбора – поддержание некоего уровня приспособленности особей популяции, позволяющего ей существовать в данных условиях среды. В этом проявляется *поддерживающая роль естественного отбора*, особенно характерная для стабилизирующего отбора, сохраняющего уже достигнутую адаптированность популяции. Если же скорость изменения популяции будет отставать от скорости изменения среды, популяция утратит приспособленность и вымрет. Следовательно, поддерживающая роль свойственна и движущему отбору.

Для жизни вида и его эволюции не менее, чем поддерживающий, важен *распределяющий эффект отбора*. Этот эффект был отмечен еще Ч. Дарвином. Отбор регулирует положение вида в среде: организмы чаще выживают в тех условиях среды, к которым они лучше приспособлены отбором. В неблагоприятные периоды, периоды депрессии численности, вид сохраняется лишь в стадиях переживания – наиболее подходящих местах, где отбор преобладает над элиминацией; иными словами, отбор формирует локальные популяции. Вид занимает ту часть земной поверхности, на которой он может выжить. Ареал любого вида ограничен зоной безусловной элиминации (хотя бы возрастной), через которую обычно вид перейти не может. Следовательно, распределение организмов, популяций, видов по поверхности Земли происходит прежде всего через отбор. Как уже сказано, элементарной единицей эволюции служит популяция, однако и она возникает в процессе отбора и благодаря ему.

Все перечисленные результаты действия отбора чрезвычайно важны для жизни вида, но не характеризуют основного – не объясняют, как идет прогрессивная эволюция, как создаются новые жиз-

ненные формы. Поэтому необходимо рассмотреть еще два эффекта естественного отбора: его *накапливающую* и *творческую роль*.

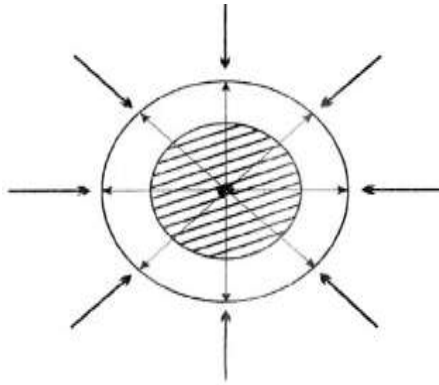
Поскольку отбор – переживание более приспособленных, им сохраняется любое уклонение, повышающее адаптивность. Такие изменения накапливаются, и фенотипическое выражение адаптивного признака усиливается в ряду поколений. Легче всего проиллюстрировать накапливающую роль отбора случаями ортоселекции (Плате, 1912), когда отбор по данному признаку долго действует в одном направлении и признак усиливается в течение длительных периодов времени. Примером может служить эволюция конечности предков лошади: от пятипалости через трехпалость к однопалости. В данном случае отбор подхватывал каждое уклонение, способствовавшее преимущественному развитию среднего пальца; эти изменения накапливались, и средний палец постепенно превращался в копыто. Усиление среднего пальца приводит к уменьшению площади опоры конечности, тем самым к усилению толчка и увеличению скорости и экономичности бега. Благодаря таким медленно и крайне долго действующим векторам отбора (эволюция лошадей началась в нижнем эоцене) можно проследить преемственность видов на палеонтологическом материале.

*Творческая роль отбора* выражается в том, что именно отбор, а не изменчивость создает новые адаптации. Этот важнейший эффект естественного отбора проявляется в том, что в результате его действия из хаоса неопределенной изменчивости возникают новые приспособления, перестраивается организация, появляются новые жизненные формы. Иными словами, творческая роль естественного отбора выражается в том, что без его действия новые адаптации не могут возникать, а существующие не могут сохраняться, что и определяет всю прогрессивную эволюцию.

### 6.3 Формы естественного отбора

Выделяют около 30 различных форм естественного отбора, из которых основными можно назвать три: стабилизирующий, направленный и дизруптивный.

*Стабилизирующий отбор* – форма естественного отбора, направленная на поддержание и повышение устойчивости в популяции среднего, ранее сложившегося значения признака или свойства. При стабилизирующем отборе преимущество в размножении получают особи со средним выражением признака (такой отбор поэтому образно называют «выживанием заурядностей»). Эта форма отбора как бы охраняет и усиливает установившуюся характеристику признака, устраняя от размножения все особи, фенотипически заметно уклоняющиеся в ту или другую сторону от сложившейся нормы (рис. 34).



*Рис. 34. Схема действия стабилизирующего отбора: окружность очерчивает весь спектр изменчивости вида, направления которой указаны тонкими стрелками; толстые стрелки – направление давления отбора; заштрихованная часть окружности соответствует поощряемой отбором части популяции; в центре – среднее состояние признака*

Действие стабилизирующего отбора в природе можно проиллюстрировать рядом исследований, среди которых наибольшей известностью пользуется работа Г. Бампаса. Этот американский орнитолог зимой 1898 г. собрал на улицах Манхэттена 327 домовых воробьев, окоченевших от сильного мороза и метели. Воробьи были подвергнуты биометрическому анализу, параллельно их отогревали в лаборатории. Выжили лишь те птицы, признаки которых приближались к средней норме, тогда как уклоняющиеся по любым признакам (длина крыла, длина цевки, высота клюва, масса тела, длина тела и т. д.) и в сторону их увеличения, и в сторону их уменьшения погибли. Другим примером стабилизирующего отбора может служить установленная М. Карном и Л. Пенроузом (1952) связь между массой новорожденных детей и их

смертностью: чем сильнее отклонение в любую сторону от средней нормы (3,6 кг), тем реже такие дети выживают.

Действием стабилизирующего отбора объясняются все случаи сохранения признаков на любых уровнях организации. В качестве примеров такого длительного сохранения адаптации на морфологическом уровне можно напомнить, что число глаз у позвоночных не менялось в течение всей истории этого подтипа, то есть по меньшей мере с ордовикского периода до современности; число лучей парных конечностей (пять) сформировалось приблизительно 320 млн. лет назад при возникновении наземных позвоночных. Поскольку и у животных, и у человека известны мутации, увеличивающие и уменьшающие количество пальцев, а в ходе эволюции позвоночных неоднократно происходила редукция их числа (например, у птиц, копытных, ряда динозавров и т. д.), можно утверждать, что сохранение пятипалости – результат действия стабилизирующего отбора.

Другой пример – размеры и форма цветов у энтомофильных растений. Исследование ветро- и насекомоопыляемых растений показало, что размеры и форма цветов у энтомофильных растений более стабильны, чем у анемофильных. Устойчивость цветков энтомофилов обусловлена сопряженной эволюцией растений и их опылителей, «выбраковкой» уклонившихся форм.

Один из результатов действия стабилизирующего отбора – биохимическое единство («биохимическая универсальность») жизни на Земле. Так, аминокислотный состав низших позвоночных и человека почти один и тот же, почти одинаков состав ферментов у разных растений и т. д. Биохимические основы жизни, возникшие на заре биологической эволюции, оказались надежными для воспроизведения организмов независимо от уровня их организации.

Необходимо еще раз подчеркнуть два аспекта действия стабилизирующего отбора. С одной стороны, негативный аспект, то есть элиминацию всех особей, отклоняющихся от «стандартного» фенотипа; иногда эта форма отбора определяется как *нормализующий отбор*. С другой стороны, можно выделять и позитивный аспект стабилизирующего отбора, который часто обозначается термином *канализующий отбор* (К. Уоддингтон) – отбор индивидуумов с генами, способными стабилизировать процесс онтогенеза и снижать его чувствительность ко всяким помехам (внутренним и внешним).

Запас комбинативной изменчивости популяции благодаря канализованности процессов морфогенеза оказывается как бы скрытым за фенотипическим однообразием особей. Такое соотношение комбина-

тивной и модификационной изменчивости оптимально при стабильных условиях среды, поскольку запас комбинативной изменчивости необходим для вида как «запас прочности», повышающий приспособляемость к изменениям среды обитания, а подгонка разных генотипов к одному или немногим оптимальным фенотипам повышает приспособленность к существующим в данный момент условиям. Состояние оптимальной стабильности популяции, которое обеспечивается ее специфическим генофондом и канализованностью процессов морфогенеза под контролем стабилизирующего отбора, носит название популяционного гомеостаза.

*Направленной формой отбора* принято называть отбор, способствующий сдвигу среднего значения признака или свойства. Направленный отбор наблюдается в том случае, если условия среды благоприятствуют какому-либо одному определенному направлению изменений признака, тогда как все другие варианты изменений подвергаются в той или иной степени негативному давлению отбора. В этом случае в популяции от поколения к поколению происходит сдвиг средней величины признака в определенном направлении (рис. 35).

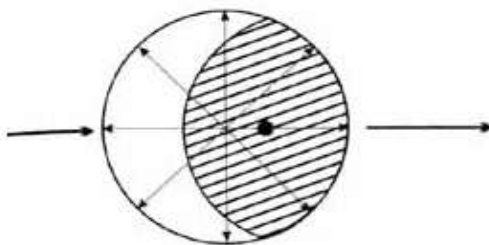


Рис. 35. Схема действия направленного отбора.  
Обозначения – в подписи к рисунку 34

Результатом действия направленного отбора является постепенное изменение популяции в целом, происходящее посредством преобразования популяционного генофонда. В отличие от стабилизирующего отбора изменение частоты встречаемости различных аллелей и закрепление новых мутаций в генофонде при действии направленного отбора быстро отражаются на фенотипическом облике популяции. Такой отбор способствует закреплению новой нормы взамен старой, пришедшей в несоответствие с условиями. Изменение признака при этом может происходить как в сторону усиления, так и ослабления. Приведем примеры работ, иллюстрирующих действие направленного отбора. Первый – это очень известная, вышедшая еще при жизни Ч. Дарвина, в 1878 году, работа В. Уэлдона об отборе у крабов *Carcinus maenas*. В гавани г. Плимута был построен новый



мол, отгородивший акваторию порта от моря. После постройки мола в гавани стали гибнуть крабы. Уэлдон выяснил, что существуют две формы *Carcinus maenas* – с более узким и более широким панцирем. Гибли в основном крабы с более широким панцирем, то есть шел отбор на узкопанцирность. Оказалось, что новый мол затруднил вынос в открытое море известковой взвеси, которую несли в гавань две впадающие в нее речки. Частишки известки набивались в жаберные полости крабов и затрудняли газообмен. Крабы с узким панцирем страдали от этого меньше и выживали, а более широкопанцирные гибли, то есть шло направленное преобразование популяции.

Второй пример – отбор меланистических форм березовой пяденицы *Biston betularia* в Англии – также стал уже классическим. Окраска крыльев этой сумеречной бабочки имитирует кору берез, на которой насекомые проводят светлое время суток. Кроме нормального исходного типа окраски встречаются темно-серая форма – *B. betularia* f. *insularia* и угольно-черная форма – *B. betularia* f. *carbonaria*. При скрещивании этих форм происходит моногибридное расщепление. *Carbonaria* доминантна по отношению к *insularia*, а *insularia* доминирует над исходной формой. Как выяснилось при исследовании любительских коллекций, *carbonaria* появилась в Англии в середине XIX в. в окрестностях одного из крупнейших промышленных центров – Манчестера (рис. 36).

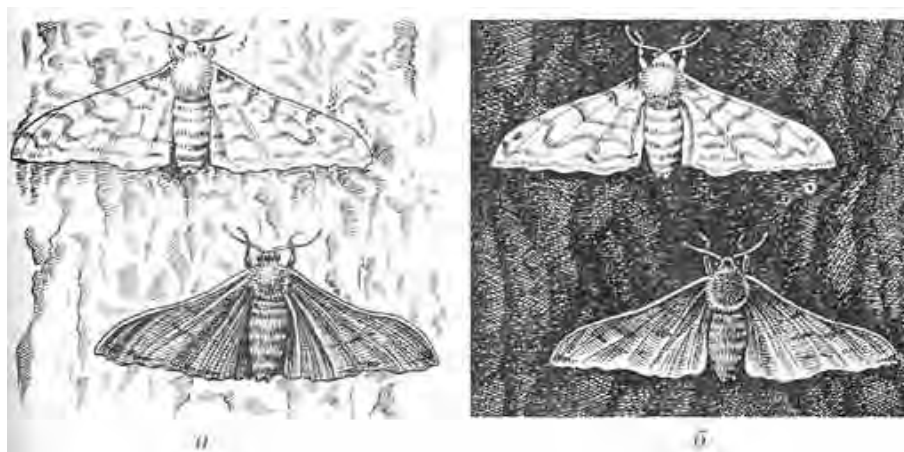


Рис. 36. Меланистическая и нормальная формы березовой пяденицы

на коре деревьев: а – на покрытой лишайниками;

б – на задымленной и лишенной лишайников

В 1735 г. в Англии на заводах Дерби впервые был применен для выплавки чугуна каменный уголь. За 100 лет во влажном английском климате копоть и другие загрязнения уже настолько задымили леса, что в окрестностях промышленных центров лишайники на коре берез

погибли, а сама кора стала черной. В результате уже не светлая, а черная окраска бабочек оказалась покровительственной, и начался отбор меланистических форм. В настоящее время *carbonaria* преобладает в восточной и юго-восточной Англии, где задымление лесов наиболее интенсивно; *insularia* встречается в менее задымленных местах, а исходная форма доминирует лишь там, где леса не задымлены – промышленность отсутствует или копоть сдувают западные ветры, дующие с океана.

Элиминирующим фактором для *B. betularia* служат главным образом птицы, что было подтверждено прямыми наблюдениями в природе, а также экспериментам с мечеными бабочками. В задымленном лесу в окрестностях Бирмингема было выпущено по 50 светлых и черных бабочек, через сутки птицы уничтожили 43 светлых и 15 черных пядениц. Показательно, что окраска черных бабочек, так же как и белых, сцеплена с поведением: белые пяденицы активно выбирают светлый фон, а черные – темный. Это, по-видимому, способствует сохранению белых пядениц в популяциях, обитающих даже в сильно задымленных лесах. С другой стороны, становится ясным, что окраска темных форм представляет собой результат не единичной доминантной мутации, а достаточно сложной перестройки генотипа бабочек под действием отбора.

Это же было доказано прямым экспериментом крупного английского генетика Г. Кетлуэла, возглавляющего исследования по промышленному меланизму у *B. betularia*. При скрещивании *carbonaria*, пойманных в Англии, с *B. betularia*, пойманных в Канаде, полного доминирования черной окраски не наблюдается. Окраска первого поколения и гетерозигот второго поколения – промежуточная, серая, близкая к окраске *insularia*, хотя *insularia* несут специфический аллель, а не являются гетерозиготами. Из этих данных ясно, что в Англии под действием отбора аллель, определяющий черную окраску *carbonaria*, стал доминантным, а дикий тип (светлая окраска) – рецессивным. Промышленный меланизм обнаружен у 70 видов бабочек и у ряда видов жесткокрылых. Указанный пример хотя и косвенно, но свидетельствует о том, что именно отбор формирует новые адаптации особей.

Утрата признака – обычный результат действия направленной формы отбора. Например, в условиях функциональной непригодности органа (или его части) естественный отбор способствует их редукции. Утрата крыльев у части птиц и насекомых, пальцев у копытных, конечностей у змей, глаз у пещерных животных, корней и листьев у рас-

тений-паразитов – примеры действия движущего отбора в направлении редукции органов.

Таким образом, направленная форма отбора приводит к выработке новых приспособлений через направленную перестройку генофонда популяции, а это, в свою очередь, сопровождается перестройкой генотипа особей. При направленном отборе особенно ярко проявляется воздействие отбора на темпы и преобладающее направление наследственной изменчивости: получают преимущества такие генотипы, которые обладают соответствующими возможностями дальнейших мутационных изменений, частота определенных мутаций может быть повышена с помощью генов-мутаторов; отбираются гены-модификаторы, способствующие доминантному фенотипическому проявлению благоприятных мутаций.

*Дизруптивный отбор.* Эта форма отбора существует в случаях, когда ни одна из групп генотипов не получает абсолютного преимущества в борьбе за существование из-за разнообразия условий, одновременно встречающихся на одной территории. При этом в одних условиях отбирается одно качество признака, в других – другое. Дизруптивный отбор направлен против особей со средним и промежуточным характером признаков и ведет к установлению полиморфизма в пределах популяций (рис. 37). Популяция как бы «разрывается» по данному признаку на несколько групп. Поэтому дизруптивный отбор называется также разрывающим или расчленяющим. Итак, дизруптивной называется форма отбора, благоприятствующая более чем одному фенотипу и действующая против средних промежуточных форм. Разрывающий отбор ведет либо к возникновению устойчивого адаптивного полиморфизма популяции, либо к ее дроблению, то есть к разделению на несколько новых популяций такого же ранга.

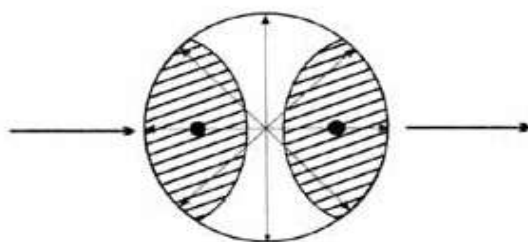


Рис. 37. Схема действия дизруптивного отбора.  
Обозначения – в подписи к рисунку 34

И разрывающий, и направленный отбор приводят к векторизованным изменениям генофонда и фенотипического облика по-

пуляций; сходно также их воздействие на онтогенез (разрушение систем его канализованности). Поэтому иногда эти две формы отбора объединяют как движущий отбор, противопоставляемый стабилизирующему.

*Половой отбор.* Естественный отбор, касающийся признаков особей одного пола, называется половым отбором. Обычно половой отбор вытекает из борьбы между самцами (а в более редких случаях – между самками) за возможность вступить в размножение. В теории естественного отбора Ч. Дарвин столкнулся с трудностью объяснения фактов полового диморфизма (рис. 38). Казалось бы, яркая окраска самцов многих птиц, зазывающие брачные крики и специфические запахи самцов действуют демаскирующе, но они имеют смысл для размножения, для успеха в половом отборе, так как повышают возможность участия в воспроизведении потомства. У самцов сильно развиты орудия для турнирного боя (рога, клыки, шпоры и т. п.). Эти органы вначале возникли как средство защиты в ходе борьбы за существование, а затем «подхватывались» половым отбором.

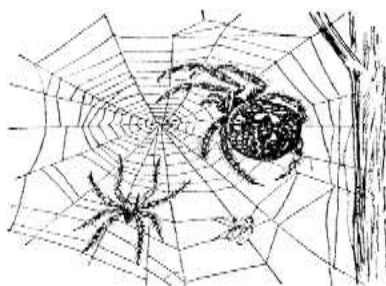


Рис. 38. Половой диморфизм у паука-крестовика

В половом отборе большую активность обычно проявляют самцы, что выражается в боях, пении, ухаживании, демонстративном поведении. Наиболее активные самцы чаще занимают типичные для вида территории и тем самым у них больше шансов найти самку для спаривания. Развитие яркой окраски и привлечение внимания к самцам в период брачного сезона для вида выгодно в целом, так как самки остаются в относительной безопасности в трудный и ответственный период жизни, связанный с оставлением потомства. Половой отбор – не самостоятельный фактор эволюции, а всего лишь частный случай внутривидового естественного отбора.

Естественный отбор также подразделяется на индивидуальный и групповой. *Индивидуальный отбор* сводится к дифференциальному

размножению отдельных особей, обладающих преимуществами в борьбе за существование в пределах популяций. Индивидуальный отбор основан на соревновании особей внутри популяций.

Естественный отбор, «перерабатывая» незначительные наследственные различия особей и «складывая» их в определенном направлении, способствует постепенному отклонению потомков от предков. Любые признаки и свойства видов и более крупных таксонов формируются в процессе отбора особей на основе оценки их индивидуальных различий. На этом постоянном фоне индивидуального отбора в природе и осуществляется групповой отбор – преимущественное размножение особей какой-либо группы.

При *групповом отборе* в эволюции закрепляются признаки, благоприятные для группы, но не всегда благоприятные для особей. В групповом отборе группы особей соревнуются друг с другом в создании и поддержании целостности надорганизменных систем. Родственные особи обладают большим сходством генотипов, чем неродственные. Поэтому если какой-либо признак у части родственных особей будет содействовать выживанию ближних, то такой признак может закрепиться в эволюции даже при условии его отрицательного влияния на непосредственного носителя. Например, особь, предупреждающая криком о появлении хищника своих родичей, чаще всего оказывается жертвой нападающего. Однако все остальные особи этой группы будут спасены, а поскольку альтруистический признак характерен хотя бы и для некоторых из них тоже, этот признак будет распространяться естественным отбором (отбором сородичей). Предполагается, что именно групповым отбором закреплены в эволюции свойства, связанные с регуляцией численности популяции. Групповой отбор может привести к вытеснению одной из конкурирующих групп и тем самым к уменьшению группового разнообразия, либо к возникновению новых различий между формами и тем самым к понижению давления отбора.

Во всех без исключения случаях групповой отбор основан на внутривидовом естественном отборе. Это и понятно, так как конкуренция видов в процессе эволюции осуществляется через конкуренцию их индивидов. Возникновение эволюционных новшеств происходит только при индивидуальном отборе бесчисленных вариантов, а групповой отбор выбирает уже из готовых приспособлений, возникших на внутривидовом уровне. Промежуточное положение занимает

групповой внутривидовой отбор – отбор разных семей, популяций, групп популяций.

#### ***6.4 Адаптации как результат действия естественного отбора***

Все закрепляющиеся в ходе эволюции особенности представляют собой те или иные *адаптации* (приспособления). Это в равной степени относится к морфологическим особенностям отдельных особей, образованию новых популяций и видов, изменению биогеоценозов. Возникновение приспособленности к среде – основной результат эволюции. Поэтому эволюцию можно рассматривать как процесс возникновения адаптации – *адаптациогенез*.

Факты, свидетельствующие о приспособленности живых организмов, столь многочисленны, что не представляется возможным дать сколько-нибудь полное их описание. Приведем лишь некоторые яркие примеры, характеризующие адаптивность живой природы на разных уровнях ее организации.

*Средства пассивной защиты.* К средствам пассивной защиты относятся такие структуры и особенности, которые лишь своим присутствием определяют большую вероятность сохранения жизни особи в борьбе за существование.

У животных часто развиваются твердые покровы – своеобразные защитные образования типа панцирей. Хитиновый покров членистоногих, достигающий у жуков и ряда ракообразных исключительной твердости; прочные раковины моллюсков; костный покров рептилий, формирующий настоящие панцири у черепаха, – лишь некоторые примеры такого рода. Богатые кремнеземом оболочки клеток развиваются у многих злаков, кристаллы щавелевокислого кальция встречаются внутри клеток некоторых растений; и те и другие образования служат хорошей защитой от неблагоприятных условий.

У многих растений и животных развиваются защитные образования в виде игл и колючек: у растений (кактусы, шиповник, боярышник и др.) такие образования служат эффективной защитой от поедания травоядными животными, у животных (ежи, дикобразы и др.) – защитой от ряда хищников. Эту же роль выполняют волоски на поверхности листьев и стеблей, например у крапивы, борщевика, дубровника, шалфея и др. Волоски нередко содержат органические кислоты, алкалоиды и другие сильно действующие вещества, которые вызывают воспалительные процессы либо в пищеварительном тракте

у животных (при поедании), либо в кожных покровах при прикосновении (стрекательные клетки крапивы).

*Приспособительная окраска* – одно из важных пассивных средств защиты организмов. *Покровительственная окраска* часто особенно важна для защиты организма на ранних этапах онтогенеза – яиц, личинок, птенцов и т. д. Так, яйца у птиц, открыто гнездящихся в траве или на земле, всегда имеют пигментированную скорлупу, соответствующую по цвету окружающему фону. У крупных птиц, хищников, а также у видов, чьи яйца находятся в закрытых гнездах или закапываются в почву (как у рептилий), покровительственная окраска не развивается.

Велика роль покровительственной окраски в сезонно меняющихся условиях. Например, многие животные средних и высоких широт зимой бывают белой окраски, что делает их незаметными на снегу (песец, заяц, горностай, белая куропатка и т. д.). У ряда животных наблюдается быстрое (в течение нескольких минут) приспособительное изменение окраски тела, что достигается перераспределением пигментов в хроматофорах кожи или других покровов тела у камбалы (*Pleuronectes platessa*), агамовой ящерицы (*Calotes versicolor*), хамелеона (*Chamaeleo chamaeleon*) и других животных.

Интересной разновидностью *криптической* (скрывающей) окраски является *расчленяющая* окраска, связанная с чередованием на теле темных и светлых пятен. Например, зебры и тигр плохо видны на расстоянии 50-70 м даже на открытой местности из-за совпадения полос на теле с чередованием тени и света окружающей местности. Расчленяющая окраска нарушает впечатление о контурах тела.

Эффект любой формы покровительственной окраски повышается при сочетании ее с соответствующим поведением. Например, выпь (*Botaurus stellaris*) гнездится в камышах. В минуты опасности она вытягивает шею и поднимает вверх голову. В позе настороженности выпь трудно обнаруживаема даже на близком расстоянии. В момент опасности многие насекомые, рыбы, амфибии, птицы замирают, принимая позу покоя. Это в большей мере характерно для животных, не обладающих средствами активной защиты от врагов.

*Предостерегающая окраска.* Очень яркая окраска обычно бывает характерна для хорошо защищенных, ядовитых, обжигающих, жалящих и тому подобных форм. Яркая окраска заранее

предупреждает хищника о несъедобности объекта их нападения. Биологическая роль такой окраски хорошо изучена в экспериментах. Индивидуальные «пробы и ошибки» в итоге заставляют хищника отказаться от нападения на жертву с яркой окраской.

*Мимикрия.* Интересные примеры адаптаций дает изучение подражания, мимикрии (от греч. *mimikos* – подражательный) животных и растений определенным предметам неживой и живой природы. Нередко подражание выступает в виде простой маскировки – наличия не только защитной окраски, но и подражательного сходства с какими-либо предметами. Например, гусеницы бражника в позе покоя удивительно сходны с сухим листом (рис. 39).

Мимикрия – сходство беззащитного и съедобного вида с одним или несколькими представителями генетически неродственных видов, хорошо защищенных от нападения хищников (рис. 40).

При мимикрии различают модель (объект, которому подражают) и имитатор (подражатель). При *бейтсовской мимикрии* модель должна быть или несъедобной, или иметь какие-либо другие защитные свойства, включая предостерегающую окраску. Например, пестрые ярко окрашенные бабочки семейства геликонид неприятного запаха и поэтому несъедобны для большинства птиц. В тех же районах встречаются представители семейства белянок, которые не имеют неприятного запаха, но обладают окраской, сходной с таковой геликонид. Птицы принимают их за несъедобных геликонид и не трогают.

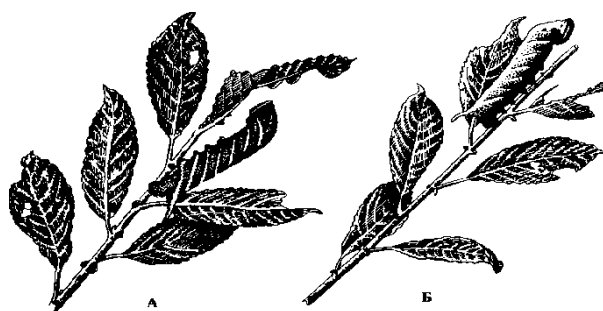
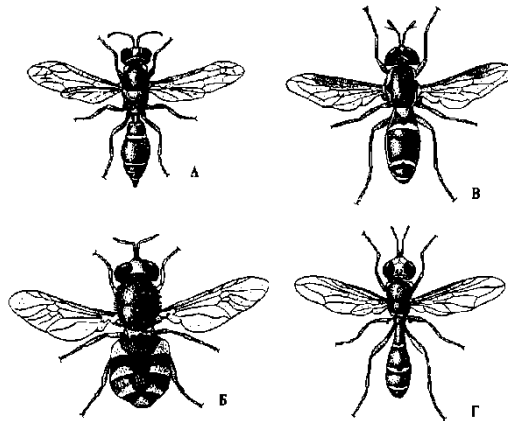


Рис. 39. Криптическая окраска, поведение и форма тела бражника (*Smerinthus ocellatus*). Окрашенная по принципу противотени гусеница (Б) в случае опасности замирает (А), становясь малозаметной

Явление подражательного сходства у незащищенных форм с защищенными широко распространено. Для этой формы мимикрии важно, чтобы численность имитатора была меньше численности модели. В противном случае мимикрия не приносит пользы для имитатора, так как хищник быстро обнаруживает подлог. Это общее



правило иногда нарушается. Так, в Подмосковных лесах численность имитаторов-мух может превышать численность моделей (ос и шмелей). Однако оказалось, что число ос и шмелей превышает число мух (имитаторов) в первую половину лета, когда молодые слетки насекомоядных птиц обучаются различать съедобных и несъедобных насекомых. Когда же во второй половине наступает массовое размножение мух-имитаторов, птицы уже вполне «обучены» неудачной охотой на ос и шмелей.



*Рис. 40. Мимикрия мух, подражающих осам: А – оса-одинер; Б – муха-львинка, подражающая осам окраской брюшка; В – муха-сирфида, подражающая окраской и частично формой тела; Г – муха-большоголовка – совершенная копия внешнего вида некоторых ос*

При *мюллеровской мимикрии* возникает сходство между двумя и более несъедобными видами. Накопление опыта хищниками о несъедобности жертв происходит в каждом поколении путем «проб и ошибок». Если окраска двух несъедобных видов окажется в чем-то сходной, то такое сходство бывает полезным для обоих видов: хищник, не особенно различающий эти виды, будет скорее «выучиваться» избегать мимитические формы. Например, среди бабочек *Danaidae*, *Neotropidae*, *Acraeinae*, встречающихся совместно в некоторых местах Южной Америки, наблюдается взаимное подражание. Такие кольца мимикрии играют важную роль в выживании каждого из входящих в них видов. До выработки условных рефлексов о несъедобности бабочек каждого из указанных семейств так или иначе происходит истребление какого-то количества особей всех видов. Однако при наличии мимикрии каждый из видов подвергается меньшему истреблению. При *мюллеровской мимикрии* сходство между видами может быть выражено не так ярко, как при *бейтсовской*.

*Сложные адаптации.* В развитии эволюционного учения особое значение имело объяснение возникновения некоторых чрезвычайно сложных адаптаций путем накопления мелких наследственных уклонений. Среди таких адаптаций ниже рассматриваются способность к насекомоядности у растений и развитие глаза как органа зрения.

*Насекомоядность и способность к движению у растений.* Хищничество для таких автотрофных организмов, как растения, является исключением, но тем не менее даже среди цветковых встречаются сотни видов насекомоядных растений. Росянка (*Drosera rotundifolia*) имеет ряд совершенных и эффективных приспособлений для ловли и переваривания насекомых. Листья у нее покрыты чувствительными волосками, у основания которых расположены секреторные клетки, выделяющие липкую и ароматную жидкость. Стоит насекомому сесть на листовую поверхность, как оно прилипает. Пытаясь вырваться, насекомое бьется, вызывает раздражение чувствительных волосков: раздражение передается по пластинке и вызывает ее свертывание. Вслед за этим шаровидные кончики волосков на верхней стороне пластинки выделяют жидкость, богатую ферментом пепсином, под влиянием которого насекомое переваривается и растворенные вещества всасываются листовой пластинкой.

У других насекомоядных растений для ловли насекомых есть специальные органы – «кувшины» и «капканы». Так, венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*) ловит мух движением половинок листа. При этом зазубренные концы правой и левой половинок пластинки заходят друг за друга, образуя своеобразный капкан.

Развитие насекомоядности у растений первоначально было связано с поглощением продуктов распада мертвых организмов, случайно попавших на поверхность какого-либо органа. Разложение мертвых организмов могло происходить под влиянием бактерий или гидролитических ферментов растения. В дальнейшем эти возможности растений были не только усилены, но и дополнены ловлей живых насекомых, привлекаемых ароматом выделений или окраской растения. Отбор на насекомоядность у растений был связан с развитием и усовершенствованием способов ловли насекомых, то есть с усовершенствованием ловчего аппарата и ферментов.

Исследования показывают, что ферментативные системы, обеспечивающие переваривание животной пищи растениями,

подвергаются типичным мутационным изменениям. На этой основе и должен был действовать естественный отбор, в определенных условиях приведший к возникновению и развитию насекомоядности. Несомненно, ловчий аппарат первых насекомоядных в далеком прошлом был примитивным, совершенство и разнообразие ловчих органов растений возникло позже – в процессе естественного отбора более удачных вариантов.

Не менее интересны приспособления растений к разнообразным движениям (тропизмы, лазание и т. п.), впервые с эволюционных позиций проанализированные в специальных работах Ч. Дарвина. Интерес Ч. Дарвина к этому вопросу не случаен. Его критики полагали, что принципом отбора нельзя объяснить, в частности, своеобразные особенности лазающих растений. Подробно рассмотрев формы движения растений, Дарвин пришел к выводу, что способность к движениям, присущая многим растениям, у части видов в ходе эволюции была усилена, если подхватывалась естественным отбором. Предпосылки для этого в виде широкой изменчивости гормонов, определяющих темпы ростовых процессов, существуют внутри каждого вида растений (такие мутации получены и экспериментально). Каждое растение обладает способностью к ростовым движениям в той или иной степени. Эта способность может быть усилена в результате естественного отбора мутаций, связанных с биологическими, биохимическими и физиологическими признаками.

*Строение органа зрения.* Находятся и сегодня биологи, которые заявляют: «Достаточен один вид глаза, чтобы понять невероятность его развития с помощью естественного отбора». Анализ этого возражения против теории естественного отбора был в наиболее полном виде сделан еще самим Ч. Дарвином, рассматривавшим критику его взглядов Ст. Майвартом. Анализируя возражения Майварта, Ч. Дарвин показал, что глаз как орган зрения возник не сразу, его развитие проходило путем постепенного усовершенствования.

У части одноклеточных организмов нет восприятия света, у других – на переднем конце тела появляется светочувствительное пятно, насыщенное пигментом. Эволюция в сторону многоклеточной организации связана с усложнением аппарата восприятия света. Так, уже у планарий (плоские черви) появляются примитивные «глазки» – чашевидные углубления, заполненные пигментом родопсином. У более высокоорганизованных существ строение глаза усложняется. У членистоногих появляются глаза фасеточного типа. Отдельно взятая

фасетка, хотя и снабжена группой светочувствительных клеток и неподвижной линзой, – не эффективный орган зрения. Разрешающая способность фасеточного глаза усилена путем увеличения числа фасеток в сотни и тысячи раз. Фасеточные глаза в целом дают мозаичное изображение предметов по их мельчайшим движениям без конкретизации деталей.

По иному пути пошла эволюция зрения в группах, где происходило образование глазного пузыря с жидкостью и подвижного хрусталика – линзы. Эти изменения способствовали собиранию лучей позади линзы и тем самым – повышению чувствительности глаза к свету. Разрешающая способность глаза еще более усилилась с образованием в нем сетчатки – группы светочувствительных клеток. Такие глаза характерны для головоногих моллюсков (кальмаров и осьминогов).

Дальнейшая эволюция привела к еще большему увеличению возможности восприятия глазом световых импульсов. Этому способствовали увеличение кривизны хрусталика, возникновение соответствия между главным фокусным расстоянием и расстоянием от хрусталика до сетчатки, развитие зрачка, глазной мускулатуры, светочувствительных клеток типа колбочек и палочек и т. д.

Доказательством развития глаз под влиянием естественного отбора служат упрощение его строения и даже редукция (у пещерных животных – троглобионтов, у обитателей мутных потоков и др.). В этих случаях происходит быстрое накопление дезинтегрирующих мутаций, приводящих к разрушению органа зрения (прежде они устранялись стабилизирующей формой отбора).

Классификация адаптаций. По происхождению различают *преадаптивные*, *комбинаторные* и *постадаптивные* адаптации. В случае *преадаптации* потенциальные адаптационные явления возникают, опережая существующие условия. Мутационный процесс и скрещивания приводят к накоплению в популяциях скрытого (мобилизационного) резерва наследственной изменчивости. Часть его в будущем может быть использована для создания новых приспособлений. Один из примеров превращения ранее существовавших в скрытом виде в генофонде отдельных мутаций в адаптацию был описан выше применительно к явлению индустриального меланизма.

При преадаптивном пути возникновения адаптаций нередко с успехом используются прежние особенности организма, возникшие в иных условиях. При этом некоторые сложные приспособления могут

возникать, как бы «опережая» условия, при которых эти особенности окажутся адаптациями. Например, наличие швов в черепе млекопитающих облегчает роды, хотя их возникновение не было связано с живорождением.

При возникновении адаптаций *комбинаторным* путем существенно взаимодействие новых мутаций друг с другом и с генотипом в целом. Эффект мутаций зависит от той генотипической среды, в состав которой в будущем они войдут. Скрещивание особей дает разнообразное сочетание мутантного аллеля с другими аллелями того же и других генов. Это приводит к изменению эффекта проявления мутации путем взаимодействия генов. При этом может быть или усиление (*комплиментами*), или подавление (*эпистатическими генами*) выражения в фенотипе; кроме того, обычно мутантный аллель под действием многих генов проявляется градуировано (*полимерия*). Во всех случаях создается реальная возможность для быстрой смены одних адаптаций другими. Комбинативный путь формирования адаптаций, видимо, наиболее распространенный в природе.

*Постадаптивный* путь возникновения адаптаций связан с редукцией ранее развитого признака и переводом определяющих его реализацию генов в рецессивное состояние (или использованием ранее существующего органа в других целях – не тех, что определили его появление посредством соответствующего давления отбора). При переводе генов, влияющих на развитие редуцируемых органов, в рецессивное состояние (что весьма вероятно) они включаются в скрытый резерв наследственной изменчивости. Эти гены сохраняются в генофонде популяций и время от времени могут проявляться фенотипически (например, атавизмы). В случае установления отбором положительной связи между такими генами и новыми условиями среды они могут дать начало развитию новых признаков и свойств.

При постадаптивном пути новые адаптации возникают посредством использования ранее существовавших структур в случае смены их функций. Так, висцеральный скелет у предков позвоночных состоял из жаберных дуг, представленных нерасчлененными кольцами и охватывавших передний конец пищеварительной трубки. Они служили как бы распоркой для пищеварительной трубки, препятствуя ее спадению. Однако в ходе дальнейшей эволюции с усилением функции дыхания жаберные дуги становятся частью системы

нагнетания жидкости. В дальнейшей эволюции жаберные дуги принимают на себя функции хватания и превращаются в челюсти.

*По принадлежности к аспектам среды* адаптации бывают различными. Любой результат естественного отбора связан с тем или иным изменением биотической среды, которая в соответствии с уровнями организации живого может быть подразделена на генотипическую, онтогенетическую, популяционно-видовую и биоценотическую.

Для *генотипической среды* характерны целостность генотипа особи и взаимодействие генов между собой. На молекулярном уровне мы встречаем тонкую адаптивную организацию строения и взаимодействия молекул, обеспечивающих эффективное воспроизведение и самоконструирование биополимеров.

На *клеточном уровне* исследования мы обнаруживаем многочисленные органеллы со сложной структурой и множеством функций, определяющих слаженный метаболизм клетки, и ее функционирование как целого.

*Адаптации на уровне отдельной особи* связаны с онтогенезом – упорядоченными во времени и пространстве процессами реализации наследственной информации, наследственным осуществлением морфогенеза. Здесь, как и на других уровнях, мы встречаем коадаптации – взаимные приспособления. Например, лопатка и тазовая кость подвижно сочленены с головкой плечевой и бедренной костей. Кости, подвижно прикрепленные друг к другу, имеют взаимные приспособления для обеспечения нормальной работы. В основе коадаптации лежат различные корреляции, которые и регулируют онтогенетические дифференцировки.

На онтогенетическом уровне разнообразны комплексные адаптации физиолого-биохимического характера. В условиях повышенной температуры и недостатка воды нормализация жизнедеятельности растений достигается накоплением в клетках осмотически активных веществ, закрытием устьиц. Повреждающее влияние солей на сильно засоленных почвах нейтрализуется накоплением специфических белков, усилением синтеза органических кислот и т. д.

*Популяционно-видовая среда* проявляется во взаимодействии особей в пределах популяций и вида в целом. Популяционной среде соответствуют надорганизменные, популяционно-видовые адаптации. К популяционно-видовым адаптациям относятся: половой процесс,

гетерозиготность, мобилизационный резерв наследственной изменчивости, определенная плотность популяций и т. д. Для обозначения ряда специальных внутривидовых адаптаций существует термин *конгруэнции* (С. А. Северцов). Конгруэнции – взаимоприспособления особей, возникающие в результате внутривидовых отношений. Они выражаются в соответствии строения и функции органов матери и детеныша, аппаратов размножения самцов и самок, в наличии приспособлений для отыскания особей противоположного пола, системы сигнализации и разделения труда между особями в стадах, колониях, семьях и т. д.

Чрезвычайно разнообразны способы взаимодействия видов в *биогеоценозах*. Растения воздействуют друг на друга через изменения не только условий освещенности и влажности, но и выделяя специальные активные вещества, способствующие вытеснению одних и размножению других видов (аллелопатия).

*По масштабу* адаптации делятся на *специализированные*, пригодные в узколокальных условиях жизни вида (например, строение языка у муравьедов в связи с питанием муравьями, приспособления хамелеона к древесному образу жизни и т. п.), и *общие*, пригодные в широком спектре условий среды и характерные для больших таксонов. К последней группе относятся, например, крупные изменения в кровеносной, дыхательной и нервной системах у позвоночных, механизмы фотосинтеза и аэробного дыхания, семенное размножение и редукция гаметофита у высших растений, обеспечивающие проникновение в новые адаптивные зоны.

*По характеру изменений* адаптации бывают связаны с *усложнением* или *упрощением* морфофизиологической организации. Например, паразитизм обычно ведет к упрощению и редукции ряда органов. В то же время переход к активному образу жизни связан с развитием и дифференциацией ряда важных органов нападения и защиты.

Подобно различиям по эволюционному масштабу, адаптации могут отличаться и *по онтогенетическому масштабу* (длительность сохранения в онтогенезе). Одни ограничиваются зародышевыми стадиями развития, другие носят повторяющийся характер (сезонные изменения в окраске у животных и растений, различного рода модификации и т. п.), третьи имеют постоянное значение в жизни особи.

## Вопросы для самоконтроля

1. Избирательная или неизбирательная элиминация имеет большее эволюционное значение? Почему?
2. В чем состоит отличие внутривидовой борьбы за существование от межвидовой?
3. Что понимают под конституциональной борьбой за существование?
4. Дайте определение понятию «естественный отбор» с позиций синтетической теории эволюции.
5. Какая форма естественного отбора способствует: а) сужению нормы реакции; б) сдвигу нормы реакции в определенном направлении; в) сдвигу нормы реакции в разные направления?
6. Приведите примеры действия стабилизирующего, направленного, дизруптивного отбора.
7. Каково эволюционное значение полового отбора?
8. В чем отличие бейтсовской мимикрии от мюллеровской?
9. Приведите классификацию адаптаций по способу происхождения.



## Глава 7. Вид и видообразование

### 7.1 История развития концепции вида

Проблема вида – одна из сложнейших проблем биологии. Представления о специфике и критериях этого уровня организации биологических систем развивались по мере накопления новых фактов во всех областях биологии. Вместе с тем концепции вида сильно зависят от методологического подхода исследователя, интерпретирующего существующие факты. Поэтому для понимания современного состояния проблемы вида важно проследить основные этапы ее исторического развития.

Впервые термин «вид» был применен *Аристотелем* для обозначения группы сходных между собой организмов. Однако у Аристотеля понятие «вид» носило характер логической, а не биологической категории. Вид рассматривался не как специфический уровень организации жизни, а лишь как частная категория по отношению к категории более общей – роду. Аристотель, а за ним и его последователь ботаник Теофраст уже различали породы как совокупности сходных особей, более или менее аналогичные современному пониманию вида; каждая из таких совокупностей имела свое название. Вплоть до XVII в. в биологии сохранилось представление о виде, созданное Аристотелем.

Представление о виде как о биологической категории обязано своим возникновением *Дж. Рею*, который впервые придал этой категории значение основы биологической систематики. Согласно Рею, введшему бинарную номенклатуру, именно виды группируются в более крупные таксоны, а сами они элементарны, то есть неразложимы. Особи объединяются в виды на основе двух фундаментальных критериев: 1) особи, составляющие вид, практически тождественны по своим морфологическим признакам; 2) особи, составляющие вид, размножаются, скрещиваясь между собой и передавая свои признаки потомкам. Таким образом, Дж. Рей начал разработку проблемы вида как проблемы биологической, однако основателем и науки систематики, и теории вида по праву считается *К. Линней* (1707-1778). Линней, возможно, первым сформулировал представление о виде как об универсальной, дискретной и объективно существующей в природе, то есть реальной, категории.

Основным критерием вида К. Линней, так же как и Дж. Рей, считал морфологическое сходство особей, которые для того, чтобы быть

отнесенными к одному виду, не должны отличаться друг от друга более, чем различаются дети одних родителей, а также должны воспроизводить свои признаки в потомстве. Именно устойчивость формы Линней помещал во главу угла своей концепции вида. Поскольку виды устойчивы и неизменны, они всегда четко отграничены друг от друга и элементарны. Дискретность и элементарность видов, то есть наличие четких границ между далее неразложимыми совокупностями особей, доказывают, согласно Линнею, реальное существование видов в природе. Линней знал о внутривидовой изменчивости и даже пользовался термином «разновидность». Однако он считал, что изменчивость всегда флюктуирует вокруг средней нормы, не создавая ничего нового, а разновидности всегда можно отнести к какому-либо виду.

В практической систематике теоретические взгляды К. Линнея преломлялись в так называемую *типологическую морфологическую концепцию вида*: отнесение данного организма к тому или иному виду основано на сличении его признаков с признаками особей, типичных для данного вида. Типологический морфологический подход успешно применяется до настоящего времени. Определители животных и растений составляются, как правило, по принципу дихотомического ключа, позволяющего отнести определяемую особь к тому или иному виду на основе анализа ее внешних признаков. Во всех случаях, когда систематика группы изучена еще слабо или когда материал допускает сравнение только по внешним признакам, типологический подход оказывается единственно возможным.

Только с накоплением новых фактов стало постепенно выясняться, что многие виды вовсе не столь четко отграничены друг от друга по морфологическим признакам, как это казалось при сопоставлении их на основе небольшого числа особей. Эти новые факты, послужившие основой для возникновения трансформизма – учения об изменяемости видов, требовали дальнейшего развития теории вида и поисков новых его критериев. Ж. Бюффон сформулировал знаменитый критерий вида – критерий нескрещиваемости, согласно которому особи, дающие при спаривании плодовитое потомство, принадлежат к одному виду, а не дающие такового – к разным.

Как известно, в эксперименте (а критерий нескрещиваемости требует экспериментальной проверки) во многих случаях удается получить плодовитое потомство при скрещивании разных, особенно близких, трудно различимых морфологически, видов. Поэтому пользуясь критерием нескрещиваемости, можно было во многих случаях

искусственно избегать трудностей, связанных с отнесением к тому или иному виду форм, переходных между ними: эксперименты по скрещиванию позволяли укрупнять виды и тем самым включать переходные формы в границы вида. Естественно, критерий нескрещиваемости, который многие исследователи безоговорочно применяли как универсальный критерий вида вплоть до XX века, не может служить для разграничения близких видов.

Иначе интерпретировал существование переходных форм между близкими видами ученик Ж. Бюффона Ж. Б. Ламарк. Само наличие переходных форм послужило Ламарку основой для разработки теории эволюции. Поэтому, исходя из представления об изменчивости видов, Ламарк полностью отказался от концепции их дискретности, что привело его к отрицанию реальности видов. Таким образом, Ламарк пришел к представлению о том, что вид – это искусственная категория, придуманная для удобства инвентаризации разнообразия живой природы. Сформулированный Ламарком подход к проблеме вида получил название *номиналистического*: вид рассматривается как номинальная, а не реальная категория.

Теория Ж. Б. Ламарка не была признана современниками. Поэтому вопрос о виде как исторически возникшей и изменяющейся совокупности организмов был поставлен лишь Ч. Дарвином. Во второй главе «Происхождения видов...» Дарвин писал: «Термин «вид» я считаю совершенно произвольным, придуманным ради удобства, для обозначения группы особей, близко между собой схожих, и не существенно отличающимся от термина «разновидность», обозначающего формы, менее резко различающиеся в своих признаках». Это высказывание и ряд аналогичных позволили некоторым исследователям обвинить Дарвина в отрицании реальности вида.

Относительно взглядов Дарвина на реальность вида можно привести еще одно его высказывание из четвертой главы «Происхождения видов...»: «Подводя итог сказанному, я полагаю, что виды делаются чем-то обладающим вполне определенными границами и вообще не представляют собой неразрешимого хаоса нечувствительно изменяющихся и сплетающихся звеньев». Из этих высказываний следует, что Дарвин вовсе не отрицал реальности видов как исторических общностей организмов: ни на одном этапе своего развития виды не представляют хаоса переходных форм, но существуют они временно, и поэтому трудно четко разграничить вид и разновидность – этап формирования нового вида.

Теория эволюции не могла не поставить вопрос об элементарной группировке особей в природе, каковой до Дарвина и считался вид, который оказался изменяющимся и состоящим из разновидностей, также изменяющихся. Поэтому, когда выяснилось, что вид обладает сложной структурой, потребовалось найти внутри него элементарную систематическую категорию.

В 1873 г. *Д. Жорданом* было создано учение об элементарных видах. Этот ботаник изучал *Erophlia verua* – крупку весеннюю, которая представляет собой почти облигатного самоопылителя. Клонировав популяцию, Жордан достаточно легко получил около 300 линий со стабильными морфологическими признаками, далее не расщеплявшихся и, следовательно, элементарных. Эти линии были названы им истинными, или элементарными, видами.

С развитием генетики в теоретической систематике начала XX в. возникло *течение жорданизма*. Методы клонирования и инбридирования позволяли получать мало изменчивые и нерасщепляющиеся группировки, которые считались элементарной единицей таксономии. В результате развития подобных исследований сформировалось представление о двух типах видов: 1) истинном элементарном (далее неделимом) виде – *жорданоне* (euspecies); 2) сборном, содержащем разновидности виде практической систематики – *линнеевском* виде, или *линнеоне* (conspecies).

Развитию теории вида во многом способствовали экологические и биогеографические исследования. Основателем биогеографического подхода к проблеме вида является *С. И. Коржинский*, который сформулировал представление о географической приуроченности видов. Коржинский отказался от самого термина «вид», заменив его термином «раса». Однако расы Коржинского по объему практически соответствовали линнеону – политипическому виду с подвидами. Основным критерием для различения рас он считал отношения их на местности: наличие переходных (гибридных) зон между викарирующими (замещающими друг друга) в пространстве формами говорит об их единстве; отсутствие гибридных зон, четкость географических границ, – о самостоятельности рас.

Ученик *С. И. Коржинского*, *В. Л. Комаров*, также считал распространение, географический критерий, основой для различения видов. Последовательно выступая против типологической концепции вида, *В. Л. Комаров* также начал с попытки ввести термин «раса», однако вскоре вернулся к общепринятому наименованию и к признанию ре-

альности вида. В 1927 г. он писал: «Вид – это морфологическая система, помноженная на географическую определенность». Представление о виде как морфологической системе уже подразумевает отказ от поисков элементарных видов. Аналогичные взгляды высказывали в начале XX в. многие исследователи, занимавшиеся изучением видов в природе и приходившие к выводу о реальном существовании внутривидовых группировок. Однако основоположником концепции политипического вида, представляющего собой систему подвидов, каждый из которых занимает определенную область в пределах видового ареала, считается *А. А. Семенов-Тянь-Шанский*. В статье «Таксономические границы вида и его подразделений» он первым подошел к анализу проблемы с эволюционных позиций, рассматривая вид как систему, не только возникающую, но и непрерывно развивающуюся.

Потребовалось почти три десятилетия напряженных исследований, прежде чем *Н. И. Вавилов* в 1931 году смог показать, что жорданон (*euspecies*) не представляет собой реально существующего в природе сообщества организмов. *Н. И. Вавилов* в статье «Линнеевский вид как система» писал, что внутривидовое разнообразие определяется не только незавершенностью процессов становления вида, но и выработавшейся в процессе эволюции адаптацией вида к экологической неоднородности среды обитания. Поскольку внутривидовые группировки адаптированы по-разному и различно реагируют на одни и те же внешние воздействия, весь комплекс подчиненных целому – системе вида – внутривидовых форм и группировок обеспечивает саму возможность его существования на данной, всегда неоднородной, территории в колеблющихся условиях среды.

Необходимость сделать систематику возможно более объективной обусловила появление *биологической концепции вида*. Основные положения этой концепции сформулированы *Э. Майром* в трех пунктах:

1) виды определяются не различием, а обособленностью. Принадлежность к тому или иному виду устанавливается не по степени отклонения признаков данной особи от типовой формы, а по наличию перерыва постепенности (дискретности, хиатуса), и тем самым генетической самостоятельности;

2) виды состоят не из независимых особей, а из популяций;

3) популяции одного вида репродуктивно изолированы от популяций других видов. Решающим критерием служит не невозможность межвидового скрещивания, а наличие изоляции в природных условиях.

Таким образом, виды – это группы скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированные от других таких групп.

Биологическая концепция, несомненно, – огромный шаг вперед в развитии теории вида. Она требует изучения механизмов изоляции, анализа как можно большего количества признаков вида, в том числе его положения на местности и характера взаимодействия с соседними группировками, то есть популяционно-генетического анализа. Биологическая концепция, таким образом, позволяет объективно выделять виды как репродуктивные сообщества. Тем не менее эту концепцию нельзя считать универсальной. Во-первых, данную концепцию нельзя применить для выделения видов с бесполом размножением, самооплодотворяющихся и партеногенетических. Во-вторых, очень существенный недостаток биологической концепции вида состоит в том, что она совершенно неприменима к вымершим формам. В палеонтологии невозможно установить наличие репродуктивной изоляции.

Потребности практической систематики, вынужденной в каждом конкретном случае решать вопросы, остающиеся без ответа в рамках биологической концепции вида, обусловила дальнейшее развитие той концепции, которая названа *политипической*, а Майром – морфологической. В основе этой концепции лежит представление о дискретности видов в природе, устанавливаемой по наличию хиатуса – перерыва в постепенности изменения признаков сравниваемых сестринских группировок.

Отсюда ясно, что в современной эволюционной систематике вопрос о границах вида ставится иначе, чем это делали систематики до дарвиновского периода или жорданисты. Основная задача систематики не различение близких видов, а выделение той грани, до которой данную группировку необходимо рассматривать как подвид и по другую сторону которой ее следует считать вновь возникшим самостоятельным видом. Критерий репродуктивной изоляции – основное требование биологической концепции – и есть попытка решить эту задачу: пока группировка не изолирована, она часть репродуктивного сообщества исходного вида, после достижения изоляции – уже новый вид, самостоятельное репродуктивное сообщество.

Таким образом, *вид – это совокупность особей, обладающих общими морфофизиологическими признаками и объединенных возможностью скрещивания друг с другом, формирующих систему популяций, которые образуют общий (сплошной или частично разорванный) аре-*

ал; в природных условиях виды обычно отделены друг от друга и представляют генетически устойчивые системы.

## 7.2 Критерии вида

*Морфологический критерий вида* основан на анализе морфологических различий. Это единственный критерий, применимый в палеонтологии, он позволяет судить о степени преобразования, то есть сравнивать и современные формы, и предков с потомками. Однако степень различия признаков лишь частично характеризует степень обособленности. Морфологические признаки близких видов перекрываются, поэтому часто выделение видов по ним достаточно произвольно.

Неприменим морфологический критерий и при выделении так называемых видов-двойников, то есть видов, дивергенция которых происходила не по признакам, используемым в качестве диагностических для данной группы. Виды-двойники представляют собой замкнутые репродуктивные сообщества, почти не различающиеся по внешним признакам.

При экспериментально-генетическом исследовании была обнаружена полная репродуктивная самостоятельность двух рас (подвидов) у вида *Drosophila pseudoobscura* в Северной Америке. Тщательные исследования позволили сделать вывод о том, что эти «подвиды» представляют различные виды: *D. pseudoobscura*, *D. persimilis*. Они различаются лишь числом зубчиков на половых гребешках гениталий у самцов, формой слюнных желез и относительными размерами крыльев. Выяснилось также, что эти виды имеют и несколько отличные экологические характеристики: один из них распространен в более северных (или на больших высотах в горных областях) районах и предпочитает более низкие температуры. Определелись и некоторые физиологические различия: так, особи одного из видов достигают половой зрелости через 32-36 ч. после вылупления из куколок, а второго – через 44-48 ч.

В настоящее время число описанных видов-двойников, то есть видов с малой степенью морфологических различий, непрерывно увеличивается во всех группах. Итак, степень видимых морфологических различий между видами не может служить надежным критерием видовой самостоятельности. Иногда заведомо различные виды практически не отличимы по морфологическим признакам.

*Физиолого-биохимический критерий.* Биохимические различия между близкими видами обычно меньше, чем между видами, филогенетически более далекими. Известно, что синтез определенных высокомолекулярных органических веществ свойствен лишь для отдельных групп видов. Так, например, по способности образовывать и накапливать алкалоиды различаются виды растений в пределах семейств пасленовых, сложноцветных и орхидных. Развитие молекулярной биологии позволило изучить строение ряда пигментов крови у животных. Было установлено тонкое строение молекул гемоглобина и других пигментов и выяснено большое сходство в этих структурах у систематически близких видов.

Казалось бы, все эти (и многие другие аналогичные) факты позволяют считать физиолого-биохимический критерий одним из наиболее существенных и надежных при разграничении видов. Однако этот вывод неверен, так как существует значительная внутривидовая изменчивость практически всех физиолого-биохимических показателей, начиная от теплоустойчивости тканей, характерных для данного вида, до последовательности аминокислот и отдельных участков ДНК. Одним из примеров такой внутривидовой изменчивости биохимических показателей является резко повышенное выделение мочевой кислоты в мочу только у одной из пород собак (выделение мочевой кислоты, а не аллантаина характерно лишь для высших приматов). Из этого примера видно, что биохимический признак, свойственный подотряду, может оказаться нехарактерным для группы популяций одного из видов, входящих в этот подотряд.

Итак, степень физиолого-биохимических различий между видами также не может служить надежным критерием их видовой самостоятельности.

*Экологический критерий вида* позволяет выделять виды на основании анализа различий их экологических ниш. Он дает возможность сравнивать и две одновременно существующие группировки, и два вида, последовательно сменяющих друг друга. В экологии этот критерий формулируется как «правило ниш», предложенное впервые Г. Ф. Гаузе (1934), согласно которому два вида не могут занимать одну и ту же экологическую нишу на данной территории. Видовая экологическая ниша, характеризующая весь комплекс адаптации данного вида, позволяет отличить его от другого вида. Экологический критерий позволяет также установить грань между подвидом и видом: подвид еще занимает экологическую нишу предкового вида, а новый вид переходит в дру-



гую экологическую нишу. Процесс освоения новой ниши может идти долго, но принципиальное различие между видом и подвидом заключается в том, что это не временной, а качественный скачок.

Представление о том, что среда, то есть экологические ниши в природе, постоянно меняется, не может служить возражением против экологического подхода. Вселяется ли вид в свободную экологическую нишу, то есть приспосабливается к ней по мере вселения, или же он преобразуется по мере изменения среды в ходе геологической сукцессии, – в любом случае его ниша изменяется. Однако на практике сложность экологических связей биогеоценозов крайне затрудняет применение экологического критерия, что и породило довольно значительное число работ, оспаривающих правило Гаузе.

*Географический критерий вида* подчеркивает как ограниченность видового ареала (то есть доступных виду экологических условий), так и само наличие территории, на которой вид оказывается адаптированным. Географические различия между видами основаны на относительной самостоятельности ареала каждого вида. Несомненно, что размер ареала, его форма, расположение в биосфере – важные видовые признаки. Для каждого вида свойственны свои границы пригодных для жизни условий, своя история возникновения (определяющая в значительной степени очертания и размер ареала), свои специфические взаимодействия с видами-конкурентами и т. д. Поэтому любая характеристика вида будет неполной без указания на специфические особенности его ареала.

Однако существуют причины, по которым географический критерий не может считаться достаточно универсальным для характеристики видов в природе. Во-первых, существует множество видов с практически совпадающими ареалами. Например, ареал кедрового стланника (*Pinus pumila*) совпадает с ареалами березы Миддендорфа (*Betula middendorffii*), даурской лиственницы (*Larix daurica*) и душистого тополя (*Populus suaveolens*). Эти виды тесно связаны биогеоценозически, входят в состав одних и тех же растительных сообществ, и их историческое развитие шло, видимо, параллельно, отражая общность исторических условий формирования определенных природных зон. Во-вторых, для видов-космополитов, ареал которых охватывает огромные пространства в биосфере Земли, характеристика ареала как видового признака также теряет смысл. В-третьих, определенность ареала отсутствует у некоторых быстрорасселяющихся видов, поскольку очертания ареала у них изменяются очень быстро и не-

предсказуемо (в последние столетия часто в связи с антропогенными изменениями ландшафтов или вселениями, как, например, для домашней мухи, городского воробья, многих рудеральных растений).

Итак, и географический критерий не может служить каким-либо универсальным «видовым» признаком.

*Эволюционный критерий вида.* Вид представляет собой единое целое до тех пор, пока все составляющие его популяции эволюционируют взаимосвязано, то есть обмениваясь генами и взаимно обуславливая существование друг друга. Когда эта единая система популяций распадается в процессе дивергенции, образуется несколько таких систем взаимосвязанных популяций, которые можно считать разными видами. Эволюционный критерий вида (Шмальгаузен, 1946) заключается в единстве эволюционной судьбы вида как системы популяций. Этот критерий применим в тех случаях, когда удастся достаточно полно проследить процесс дивергенции. Но в случаях филетической эволюции, а также при изучении преобразований какой-то отдельной группировки пользоваться этим критерием невозможно: единство эволюционной судьбы популяций вида нарушено не будет, но вид, преобразуясь по мере изменения среды, станет другим.

*Генетический критерий вида.* Вид представляет собой генетически устойчивую систему, состоящую из генетически открытых подсистем – популяций. Как уже указывалось, репродуктивная изоляция – основное положение биологической концепции вида. Популяции одного вида обмениваются или хотя бы потенциально способны обмениваться между собой генами. Например, хвостатая амфибия гигантский скрытожаберник обитает в северо-восточной части Китая и в Японии, голубая сорока встречается на Пиренейском полуострове и на Дальнем Востоке, обыкновенный вьюн – в Европе и на Дальнем Востоке. Понятно, что в естественных условиях обмена генами между популяциями, живущими в разных частях ареала, не происходит и, следовательно, практическое применение критерия репродуктивной изоляции в данном случае невозможно.

Поэтому главным критерием вида можно считать *генетическое единство* вида. Единство вида как динамической системы в эволюции основано на возможности нивелировок различий, возникающих в популяциях путем скрещивания. Как бы ни были изолированы отдельные популяции и подвиды, поток генетической информации между ними всегда существует. Даже единичные миграции отдельных особей из одной популяции в другую, из зоны обитания одного подвида

в зону обитания другого, повторяясь на протяжении сотен и тысяч поколений, создают поток генов. Это обеспечивает интеграцию относительно изолированных генофондов отдельных популяций. Конечно, при отсутствии обмена гамет (у агамных, облигатно партеногенетических и самооплодотворяющихся форм) не возникает такого генетического единства особей, что создает объективные трудности при разграничении видов.

Единство вида не нарушается даже в том случае, если иногда по каким-то причинам границы между соседними видами оказываются нечеткими. Сейчас в разных группах таких случаев вскрывается все больше. Это связано с тем, что особи близких видов в определенных условиях иногда могут успешно скрещиваться друг с другом и давать плодовитое потомство в некоторых комбинациях. В таких случаях оказывается, что, за исключением гибридной зоны, между такими видами нарушения строения обоих видов как самостоятельных генетических систем не происходит: виды оказываются не генетически закрытыми системами, как представлялось еще в середине XX в., а генетически устойчивыми системами.

### ***7.3 Формы и темпы видообразования***

Пока особи из разных популяций внутри вида хоть изредка могут скрещиваться в природе друг с другом и давать плодовитое потомство (то есть пока существует поток генетической информации между разными популяциями внутри вида), вид остается единым как сложная интегрированная система. Однако в результате возникновения сильного давления изоляции этот поток генетической информации может прерваться. Тогда оказавшиеся в изоляции части видового населения, накопив изменения под влиянием действующих эволюционных факторов, могут перестать скрещиваться при последующих встречах, станут генетически самостоятельными. Возникновение такой изоляции означает разделение одного вида на два – процесс видообразования (рис. 41).

Видообразование может быть рассмотрено в *территориальном* и *филогенетическом аспектах*. Новый вид может возникнуть из одной или группы смежных популяций, расположенных на периферии ареала исходного вида. Такое видообразование называется *аллопатрическим* (от греч. *allos* – иной и *patris* – родина). В других случаях новый вид может возникнуть внутри ареала исходного вида, как бы внутри вида;

этот путь видообразования называется *симпатрическим* (от греч. *syn* – вместе и *patris* – родина). Новый вид может возникнуть посредством постепенного изменения одного и того же вида во времени, без какой-либо дивергенции исходных групп. Такое видообразование называется *филетическим*. Новый вид может возникнуть путем разделения единого предкового вида (*дивергентное видообразование*). Наконец, новый вид может возникнуть в результате гибридизации двух уже существующих видов – *гибридогенное* видообразование.

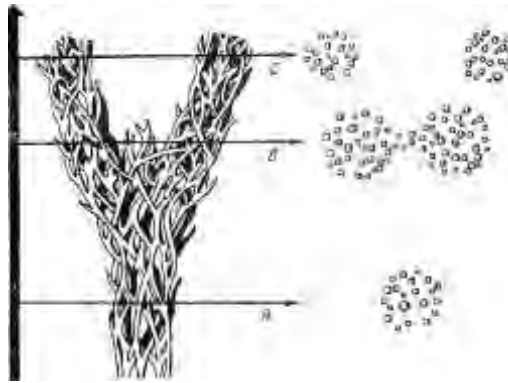


Рис. 41. Схема видообразования: сплетение веточек, каждая из которых изображает популяцию, отражает дивергенцию сестринских видов. В момент времени А – вид един, в момент времени В – образовались два четко обособленных подвида, в момент времени С – два самостоятельных вида

В основе *аллопатрического* видообразования лежат те или иные формы пространственной изоляции, и этот путь видообразования всегда сравнительно медленный, происходящий на протяжении сотен тысяч поколений. При обособлении популяции обмен наследственной информацией («поток генов») между нею и остальными популяциями прекращается. Генофонд изолированной популяции становится самостоятельным. Постепенно в генофонде изолированной популяции происходит накопление новых мутаций. Поскольку генофонд данной популяции специфичен, спектр его изменчивости должен несколько отличаться от такового других популяций вида. Специфика местных условий и соответствующее направление отбора усугубляют особенности генофонда изолированной популяции. Поэтому мутации, накапливающиеся в ее генофонде, будут в той или иной степени отличаться от мутаций, которые за это же время закрепятся в других популяциях родительского вида.

Если географическая изоляция достаточно продолжительна, а направления отбора достаточно различны, то изолированная популяция приобретает отчетливые различия с родительским видом,

снижающие возможность скрещивания, вплоть до возникновения репродуктивной изоляции (то есть нескрещиваемости в природных условиях) между ними. После возникновения той или иной формы репродуктивной изоляции обособленная популяция становится самостоятельным видом. Если теперь географический барьер, разделявший популяции, нарушится и вновь восстановится контакт между ними – эти два вида либо смогут сосуществовать в одном ареале, либо между ними возникнут конкурентные отношения и один из них будет вытеснять другой, если их биология осталась близкой.

Изолированные популяции могут возникать двумя путями: либо при появлении каких-либо географических барьеров, разделяющих прежний ареал вида, либо при активном расселении вида на новые территории за пределы занимаемого им ареала. В последнем случае относительно небольшие популяции, укоренившиеся в новых районах, могут с самого момента своего возникновения стать территориально обособленными (*периферические изоляты*). Этот последний случай особенно интересен тем, что периферические изоляты могут сразу подвергнуться действию условий, существенно отличающихся от таких в пределах ареала вида. Э. Майр высказал предположение, что в периферических изолятах могут в некоторых случаях происходить относительно очень быстрые и резкие изменения генофонда, приводящие к эволюционным изменениям значительного масштаба. Этот процесс получил название «*генетическая революция*». Основную причину генетической революции Э. Майр видит в том, что генофонд периферического изолята с самого начала не сбалансирован и не оптимизирован отбором. Поэтому при закреплении популяции основателей в новом для вида районе ее генофонд должен подвергнуться существенной перестройке под давлением отбора, до установления новой формы генетического равновесия. При малочисленности популяций основателей преобразования их генофондов ускоряются явлениями дрейфа генов.

Г. Льюис подкрепил гипотезу Э. Майра о возможности генетических революций анализом последствий действия на такие популяции особенно интенсивного отбора, названного им «*катастрофическим отбором*». Популяции, обитающие в краевой зоне ареала вида, часто подвергаются действию необычных для данного вида экстремальных условий. При крайне неблагоприятных условиях на популяцию действует катастрофический отбор, элиминирующий большинство составляющих ее особей. При этом выживают немногие индивиды, обладающие наиболее высокой фенотипической устойчивостью к неблаго-

приятным факторам (на основе соответствующих генетических уклонений). После возвращения условий к норме численность популяции восстанавливается, но ее генофонд после действия катастрофического отбора должен существенно отличаться от исходного.

При видообразовании *симпатрическим* путем новый вид возникает внутри ареала исходного вида. Симпатрическое видообразование должно основываться на высокой степени популяционного полиморфизма, причем устойчивые морфы, имеющиеся в одной популяции, не должны быть взаимозависимы. При наличии такого полиморфизма в исходной популяции действие достаточно интенсивного разрывающего отбора, благоприятствующего наиболее уклонившимся морфам и элиминирующего все промежуточные состояния, может привести к снижению панмиксии и затем к обособлению устойчивых биологических рас – *симпатрических внутривидовых группировок*, различающихся определенными экологическими особенностями. Дальнейшая экологическая специализация биологических рас под давлением интенсивного разрывающего отбора может привести к их репродуктивной изоляции друг от друга. Д. Смит (1966) сформулировал ряд условий, необходимых для успеха симпатрического видообразования под действием дизруптивного отбора: 1) обитание вида более чем в одной экологической нише (то есть использование различными симпатрическими группировками разных местообитаний, разных кормов и способов их добывания и т. п.); 2) отдельное регулирование численности популяций, занимающих каждую нишу; 3) наличие отмечаемых отбором преимуществ каждой популяции в своей нише; 4) возникновение репродуктивной изоляции между указанными симпатрическими популяциями.

Основной трудностью, стоящей перед концепцией симпатрического видообразования, является неизбежность скрещивания в исходной полиморфной популяции на первых этапах дивергенции биологических рас, которое должно препятствовать обособлению подобных группировок. Интенсивность разрывающего отбора, которая необходима для симпатрического видообразования, должна значительно превышать реально наблюдаемую в природе. Однако в пользу его реальности говорит формирование у некоторых видов устойчивых симпатрических биологических рас. Примером таких группировок могут служить питающиеся разными кормовыми растениями ивовая и березовая расы жуков-листоедов, между которыми, существует высокий уровень репродуктивной изоляции (97%).

Впервые случай видообразования на основе изоляции во времени был описан Н. В. Цингером (1924) для горного подвида погремка *Alectorolophus major montanus*. На горных субальпийских лугах сроки цветения и плодоношения погремка растянуты в течение лета. С развитием скотоводства картина существенно изменилась: в середине лета луга скашивали, поэтому погремки семян не оставляли. В результате на скашиваемых лугах возникли две формы – весенняя и летне-осенняя, хорошо различающиеся фенотипически. Введение покоса травы, происходившего в конце августа, привело к появлению третьей формы – поздноцветущего *A. major*. Кроме того, возникла экологическая изоляция – погремки стали засорять посевы ржи. Настоящий сорняк высеивается человеком вместе с культурным растением, соответственно он плодоносит одновременно с культурным растением и его семена сохраняются в посевном материале. У погремка пошел отбор в этом направлении: появилась форма *A. major apterus*, у которой семенные коробочки перестали открываться, а у семян редуцировались летучки, благодаря чему они не отвеивались от зерен ржи.

Существует еще несколько особых форм симпатрического видообразования, обеспечивающих чрезвычайно быстрое обособление дочерней формы от родительского вида: *полиплоидизация*, *гибридогенез* (возникновение в результате гибридизации аллополиплоидных форм) и так называемый *стасигенез* (или стасипатрическое видообразование). Последним термином М. Уайт обозначил обособление новых видов в результате крупномасштабных хромосомных мутаций (инверсий, транслокаций).

Еще совсем недавно господствовало представление об относительной редкости хромосомных мутаций. Однако обзор данных по кариологии 2000 видов млекопитающих говорит о том, что около 4-5% видов характеризуются истинным внутрипопуляционным хромосомным полиморфизмом. Среди роющих млекопитающих (слепушонки, слепыши, цокоры) частота внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма достигает 40-50%.

Возникает вопрос: равновероятно ли образование разрывов по длине хромосом? Если шансы на разрыв хромосомы в любой точке равны, то вероятность встреч в зиготе двух одинаковых хромосомных мутаций крайне низка. Показано, что слияния хромосом идут на границах гетерохроматиновых блоков, заполненных генетически инертным материалом, с эухроматиновыми (генетически активными) участками. В хромосоме имеются как бы «слабые места», по которым с

наибольшей вероятностью происходят разрывы и последующие слияния. В результате возможно независимое возникновение в разных частях ареала гомологичных хромосомных мутаций. Так, в надвиде рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*) независимая фиксация акроцентрического варианта 7 хромосомы вместо обычного метацентрика произошла в краевых популяциях юга Италии, Югославии и на Тянь-Шане. У близкого вида – красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) отмечена гомологическая мутация 7 хромосомы в популяциях Южного Алтая и Забайкалья. Неравновероятность хромосомных перестроек по длине хромосом резко повышает вероятность встречи «частых» хромосомных мутаций (типа разрывов на границе эухроматина и гетерохроматина или деления гетерохроматиновых участков) и снижает вероятность встречи «редких» хромосомных мутаций (типа разрывов аутосом по эухроматиновым районам).

Еще четверть века назад представлялось, что спонтанный мутационный процесс, ведущий к возникновению хромосомных перестроек, идет монотонно, что вероятность появления новых хромосомных мутаций из года в год одинакова. Открытие влияния вируса болезни Боткина на резкое повышение частоты хромосомных мутаций у человека было началом отказа от представлений о равномерности темпов возникновения хромосомных мутаций. Вслед за этим был обнаружен мутагенный эффект вирусов кори, энцефалита, гриппа и других вирусных заболеваний, ведущих к резкому возрастанию частоты хромосомных aberrаций в популяциях человека и других видов. Эти факты дали основание выступить с гипотезой об эволюционной роли вирусных пандемий как поставщиков хромосомных мутаций.

Вирусные пандемии, прокатываясь через ареал вида, оставляют за собой шлейф хромосомных мутаций, частота которых повышается на несколько порядков. Вслед за этим наступает депрессия численности вида, распадение единого ареала на серию изолятов – стадий переживания. В этих условиях особи – носители новых хромосомных мутаций оказываются не уникалами среди сплошь панмиктической популяции с нормальным кариотипом, а почти равноправными членами популяций с ограниченной численностью особей. Естественно, что шансы на встречу особей – носителей двух одинаковых по локализации разрывов или слияний хромосомных мутаций сразу же вслед за вирусной пандемией крайне невелики. Однако и такая единичная особь – носитель редкой хромосомной мутации – может стать основателем новой кариоморфы.



В эволюции многих групп млекопитающих, в особенности грызунов, приматов, непарнокопытных, характеризующихся особо высокими темпами эволюции, исключительную роль играет хромосомное видообразование. Что интересно, имеется зависимость частоты хромосомных мутаций с приуроченностью к сейсмически активным районам или тектоническим разломам.

В Италии высокая лабильность кариотипа домовых мышей *Mus* приурочена к сейсмически наиболее активным районам. Вспышки хромосомной изменчивости у слепышей надвида *Spalax ehrenbergi* наблюдаются в области рифта, идущего от Великих Африканских озер и Красного моря через Мертвое море, долину Иордана и Тивериадское озеро. Вспышки хромосомной изменчивости у надвида *Spalax leucodon* связаны с сейсмически активными областями Балкан и Турции. В то же время другие виды слепышей (*Sp. microphthalmus*, *Sp. arenarius*, *Sp. polonicus*, *Sp. giganteus*), обитающие в сейсмически спокойных областях от Украины до Урала, хромосомно мономорфны.

Вспомним, что кариотип человека ( $2n=46$ ) отличается хромосомными перестройками от кариотипа его ближайших родичей – двух видов шимпанзе и гориллы (у них  $2n=48$ ). Есть все основания полагать, что  $2n=48$  было исходным числом хромосом, общим для предков человекообразных, австралопитеков и человека. В крайне сложном и многофакторном процессе антропогенеза не последнюю роль должны были играть хромосомные мутации, обеспечившие репродуктивную изоляцию предков человека от их ближайших родичей, сохранивших в кариотипе 48 хромосом. Можно предположить, что перестройки, обеспечившие переход от 48-хромосомного к 46-хромосомному кариотипу происходили в сейсмически активной области Великого Африканского рифта.

С тектоническими разломами связан целый букет мутагенных факторов: гамма-излучение, высокая концентрация радоновых вод, солей тяжелых металлов и т. п. Несомненно также, что в сейсмических районах чаще, чем в несейсмических, происходит изоляция популяций или их частей – за счет обвалов, селевых потоков, изменения русел рек, что создает особо благоприятные условия для фиксации новых хромосомных мутаций и ускоряет темпы видообразования.

Во всех этих случаях новый вид сразу оказывается генетически изолированным от родительского и сохраняет свою обособленность, если является жизнеспособным в данных условиях и способен к бесполому или партеногенетическому размножению (в связи с этим та-

кие формы видообразования более обычны у растений, чем у животных). Позднее, после накопления достаточного количества особей с однотипным геномом, может восстановиться половой процесс.

Таким образом, формы видообразования достаточно разнообразны, поскольку в рамки двух его основных категорий – аллопатрического и симпатрического – включен, с некоторой долей условности, ряд особых моделей видообразования, существенно отличающихся своими механизмами (так, симпатрическое видообразование включает гибридогенез, стасигенез, полиплоидизацию и дивергенцию биологических рас).

При филетическом видообразовании вид, весь в целом изменяясь в чреде поколений, превращается в новый вид, который можно выделить, сопоставляя морфологические характеристики этих групп. Ясно, что в этом случае возможно лишь сопоставление морфологических характеристик, так как изучать результаты филетической эволюции можно лишь с привлечением палеонтологического материала. При этом всегда остается возможность того, что на каком-то этапе эволюции от единого филетического ствола могли дивергировать другие группы. Поэтому в «чистом виде» филетическая эволюция, видимо, возможна лишь как идеализированное и упрощенное отражение эволюционного процесса на одном из отрезков жизни вида. Границы между отдельными видами в филетическом ряду форм провести невозможно – она всегда будет условной.

Существуют и другие подходы к выделению форм видообразования. Б. Ренш в 1954 г. и Дж. Хаксли в 1957 г. предложили специальные термины для трех форм видообразования во времени, выделенных еще Дарвином.

*Анагенез* – процесс прогрессивного развития группы, не связанный с распадом ее на боковые ветви. Эволюция предков человека от австралопитеков через человека умелого (*Homo habilis*) и человека прямоходящего (*Homo erectus*) к человеку разумному была, в основном, анагенетическим процессом. Анагенез связан с действием движущей, или ведущей, формы естественного отбора. Очевидно, анагенез можно отождествить с филетической эволюцией.

*Кладогенез* – процесс увеличения числа ветвей в группе. К кладогенезу относятся понятия дивергентной эволюции и адаптивной радиации. Многочисленные примеры кладогенезов, связанные с идиоадаптациями А. Н. Северцова, дают группы, эволюционировавшие в условиях ненасыщенных биогеоценозов изолированных территорий. Ди-

вергенция австралийских сумчатых, давших на этом континенте сумчатого волока, сумчатую куницу, сумчатую летягу, сумчатых мышей и сумчатого крота, – наиболее популярный пример кладогенеза. Однако следует отметить, что все приведенные виды относятся не только к разным видам (и родам), но и к разным семействам отряда сумчатых.

Как это ни странно, конкретных примеров кладогенезов на уровне видов одного рода, для которых был бы изучен палеонтологический материал, крайне мало. В таких случаях часто приводят примеры дивергенции видов одного рода на разных островах одного архипелага. К числу таких косвенных свидетельств кладогенеза относятся знаменитые дарвиновы вьюрки Галапагосских островов, гавайские цветочницы, моллюски акантеллиды Гавайских островов и иные аналогичные примеры. Кладогенез связан с одновременным или последовательным действием не только движущей, но и дизруптивной (разрывающей) формы отбора.

*Стасигенез* (обратите внимание на отличие значения данного термина от термина, предложенного М. Уайтом) – процесс длительного сохранения вида или иного таксона без прогрессивного изменения в каком-либо направлении, без направленного отбором исторического развития в каком-то направлении (то есть без анагенеза) и без дивергенции (без кладогенеза). По пути стасигенеза развиваются немногие переживающие свой век представители предковых групп. Реликтовые ракообразные – мечехвосты, кистеперая рыба – латимерия, реликтовое плеченое – лингула, примитивная рептилия – гаттерия, сохранившаяся лишь на немногих островках у берегов Новой Зеландии – вот примеры таксонов, развивавшихся в последний период своей эволюции путем стасигенеза. При стасигенезе в течение многих тысяч поколений действует стабилизирующая форма отбора.

Сейчас становится все более очевидным, что в природе, наряду с кладо-, ана- и стасигенезом, существует и достаточно широко распространена еще одна форма происхождения новых таксонов – путем аккумуляции геномов разных, ранее репродуктивно изолированных ветвей. Такую форму эволюции называют *симгенезом*. Л. Я. Боркиным и И. С. Даревским приведены убедительные примеры гибридогенного происхождения видов у позвоночных животных. Новейшие исследования В. П. Васильева показали большую роль полиплоидии и гибридогенеза в видообразовании рыб. Е. Н. Панов успешно исследует роль гибридизации в формообразовании у птиц, хотя еще совсем

недавно считалось, что гибридогенное видообразование наблюдается лишь в отдельных группах растений.

Объединение разных геномов и создание нового сбалансированного генома идет на фоне действия естественного отбора, отбрасывающего нежизнеспособные комбинации геномов. Но как элиминируемые, так и отбираемые индивидуумы в случае гибридогенеза оказываются изначально репродуктивно изолированными от родительских видов.

*Темпы видообразования.* Подобно формам видообразования столь же разнообразны и его темпы, варьирующие от относительно медленного и постепенного преобразования генофондов географически обособленных популяций при «классической» аллопатрической модели до чрезвычайно быстрого (в процессе смены всего нескольких поколений) обособления генофонда популяции основателей при «генетической революции» и действии катастрофического отбора, или столь же быстрого формирования нового вида при полиплоидизации и стасигенезе.

В 1972 г. Н. Эддридж и С. Гулд выдвинули получившую широкую известность гипотезу так называемого «прерывистого равновесия», или «пунктуализма», которую они считают альтернативной классическим представлениям дарвинизма о постепенном («градуалистском») видообразовании. Согласно этой гипотезе история любой филогенетической линии состоит из чередования длительных периодов эволюционной стабильности – до 99% времени существования вида – и относительно кратких периодов видообразования: каждый акт видообразования охватывает около 10000-100000 лет. В качестве основного аргумента в пользу своей гипотезы Гулд и Эддридж использовали широко распространенное явление прерывистости филогенетических линий в палеонтологической летописи, обычно объясняемое фрагментарностью палеонтологических данных и приводящее к описанию дискретных во времени палеонтологических видов.

Сторонники пунктуализма видят основные механизмы ускоренного видообразования в процессах генетических революций, происходящих в периферических изолятах; в сериях макромутаций (особенно в мутациях генов-регуляторов и хромосомных перестройках) и в так называемом «видовом отборе». Этот термин используется для обозначения отбора по признакам, инвариантным (единообразным) для вида в целом. В этом случае виды рассматривают как аналоги особей, причем сторонники пунктуализма полагают, что «видовой отбор» дол-

жен приводить к быстрому замещению хуже приспособленных по данному признаку видов лучше приспособленными. Однако необходимо помнить, что отбор – это вероятностный процесс, эффективный лишь при достаточно больших выборках. Число конкурирующих видов обычно значительно меньше минимального числа особей в популяции, начиная с которого отбор становится более эффективным, чем дрейф генов. Отбор по инвариантным видовым признакам, конечно, может происходить, но он базируется не на видах как целостных единицах, а на большом числе составляющих их особей. Поэтому такой отбор ничем принципиально не отличается от обычного естественного отбора и не требует выделения в особую категорию.

Проверка многочисленных палеонтологических данных о характере видообразования в различных филетических линиях, проделанная целым рядом ученых, показала, что в палеонтологических рядах форм можно обнаружить и «градуалистское», и «пунктуалистское» видообразование. Вообще же, «разрывы» между предками и потомками могут быть связаны как с высокими темпами видообразования, так и с неполнотой палеонтологической летописи.

Ускоренное видообразование вполне возможно, и механизмы его известны (генетические революции, стасигенез, полиплоидизации, гибридогенез). Однако неверно главное положение гипотезы прерывистого равновесия, что это – единственная или резко преобладающая форма эволюции, чему противоречат многочисленные данные по современным и ископаемым формам. Хотя сама концепция пунктуализма не выдержала критики, дискуссии с ее сторонниками в 70-80-е годы способствовали развитию представлений о темпах видообразования.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. В чем особенности линнеевской концепции вида?
2. Что понимается под термином «жорданон»?
3. Сформулируйте основные положения биологической концепции вида.
4. В чем состоят особенности ограниченного применения морфологического, физиолого-биохимического, географического критериев вида?
5. Приведите классификацию форм видообразования в территориальном (географическом) и филогенетическом аспектах.

6. Какие условия способствуют аллопатрическому видообразованию?

7. Каково значение хромосомных мутаций в процессе симпатрического видообразования?

8. Дайте определения терминам «анагенез», «кладогенез», «ста-сигенез».

9. В чем суть концепции «пунктуализма», выдвинутой Н. Элдриджем и С. Гулдом?

## ЧАСТЬ IV. УЧЕНИЕ О МАКРОЭВОЛЮЦИИ

### Глава 8. Эволюция онтогенеза

#### 8.1 Соотношение филогенеза и онтогенеза

*Филогенез* – цепь или поток генетически связанных между собой *онтогенезов*, то есть циклов индивидуального развития особей. Онтогенез – не только результат филогенеза, но и его необходимая предпосылка. Все это определяет важность изучения проблемы соотношения онто- и филогенеза для понимания эволюционного учения.

Исторически данная проблема связана с учением о рекапитуляции. В конце XVIII в. *К. Ф. Кильмейер* установил, что стадии онтогенеза высших организмов напоминают по строению взрослые формы организмов, находящихся на низших ступенях этой лестницы. Затем в 1821 г. *И. Меккель*, один из крупнейших немецких морфологов додарвиновского периода, разработав более детально представления Кильмейера, создал теорию параллелизма, согласно которой стадии онтогенеза одного и того же организма (включая человека) по топографии и строению основных органов могут быть отнесены к различным систематическим группам, иногда даже к разным классам и типам животных, расположенным в порядке усложнения организации. Действительно, оплодотворенное яйцо похоже на одноклеточный организм, гастрюла – на двухслойный организм кишечноротовых, а наличие жаберных щелей сближает зародыша млекопитающих со взрослой рыбой.

Почти одновременно с работой *И. Меккеля* в России вышла книга крупнейшего эмбриолога того времени *К. М. Бэра*, который пришел к выводам, диаметрально противоположным теории параллелизма. Эти выводы следующие: «1) признаки, общие для большой группы животных, образуются у зародыша раньше, чем частные признаки; 2) из более общего в соотношении форм образуются все более частные и затем наиболее специализированные признаки; 3) каждый зародыш определенной животной формы не проходит стадии развития других животных форм, а все более отделяется от них; 4) зародыш высшей формы никогда не бывает похож на другую форму, а лишь на ее зародыш».

Нетрудно заметить полемическую окраску выводов *Бэра*, особенно двух последних, направленную против теории параллелизма. Однако они были подкреплены фактами, и два основных положения,

получившие названия принципа зародышевого сходства и принципа специализации индивидуального развития, сохранили свое значение до настоящего времени. Действительно, зародыши разных видов очень похожи друг на друга, а по мере развития это сходство утрачивается.

Ф. Мюллер на основе исследований онтогенеза высших ракообразных пришел к двум важным выводам:

1. Онтогенез потомков может продолжаться далее той стадии, на которой он оканчивался у предков. Тогда организация потомков становится более высокой, чем у предков.

2. Онтогенез потомков может на промежуточных стадиях уклоняться в сторону от пути, по которому он шел у предков. Тогда организация у потомков будет иной, но не более высокой, чем у предков.

В данной работе не обсуждались ни механизмы индивидуального развития, ни эволюция онтогенеза как процесса. Речь шла лишь об эволюции взрослой стадии, причем рассматривалось, каким образом изменение хода онтогенеза влияет на дефинитивное строение. Причины изменений хода онтогенеза не затрагивались. Тем не менее работа Ф. Мюллера была важным шагом вперед в развитии теории эволюции онтогенеза.

Представления Ф. Мюллера послужили базой для дальнейшей разработки проблемы. Ими воспользовался Э. Геккель для создания «Основного биогенетического закона» (1866). Однако представления Э. Геккеля сильно отличались от взглядов Ф. Мюллера. Э. Геккель, как и А. Вейсман, считал, что эволюционно новые признаки возникают не в ходе онтогенеза, а у взрослого организма, поэтому эволюционирует взрослый организм и в ходе этой эволюции признаки сдвигаются на более ранние стадии онтогенеза. Возникла дилемма: по Ф. Мюллеру, изменения онтогенеза первичны по отношению к изменениям филогенетическим; по Э. Геккелю, наоборот, филогенетические изменения предшествуют изменениям индивидуального развития.

Отсюда и формулировка биогенетического закона Э. Геккеля: «Онтогенез есть быстрое и краткое повторение филогенеза» или (полнее) «Онтогенез является быстрой и краткой рекапитуляцией филогении, обусловленной физиологическими функциями наследственности (размножения) и приспособления (питания). Органическая особь повторяет во время быстрого и краткого течения своего индивидуального развития важнейшие из тех изменений формы, через которые прошли ее предки во время медленного и длительного течения их па-



леонтологического развития по законам наследственности и приспособления».

То есть процесс онтогенеза представляет собой известное повторение (рекапитуляцию) многих черт строения предковых форм: на ранних стадиях развития – более отдаленных предков (или более отдаленных современных родственных форм), на более поздних стадиях развития – более близких или более родственных современных форм.

Однако в онтогенезе наблюдается не такая строгая последовательность повторения этапов исторического развития, как это следует из биогенетического закона. Так, зародыш человека никогда не повторяет взрослых стадий рыб, амфибий и рептилий, а сходен только с их зародышами. Ранние стадии эмбриогенеза отличаются консервативностью, что обеспечивает сохранение значительного сходства зародышей филогенетически далеких, но родственных форм. Возможность сохранения в эмбриональном развитии предковых структур определяется тем, что они играют прямую или косвенную роль при формировании в онтогенезе. Так, хорда сохранилась не ради рекапитуляции, а служит индуктором формирования развивающегося зародыша. Предпочка у птиц играет такую же роль в закладке настоящих почек.

Несмотря на большую практическую ценность биогенетического закона, нужно понимать, что он противоречит современным представлениям о первичности эволюционных изменений онтогенеза по отношению к филогенезу. Ошибочно положение Э. Геккеля о первичности эволюционных изменений взрослых стадий и с позиций генетики. Следующему поколению могут быть переданы родителями лишь генотипы. Поэтому только изменения в гаметах или зиготе могут определять наследственно обусловленные отличия следующего поколения от предыдущего. Если же генотип потомков не отличается от генотипа предков по тем или иным генам, то и развитие определяемых этими генами признаков будет практически тождественным.

Таким образом, можно считать доказанной правильность представлений Ф. Мюллера о первичности онтогенетических изменений. Однако эти взгляды получили дальнейшее развитие лишь в XX в. в работах А. Н. Северцова. В итоге сложилась концепция, которую принято теперь называть теорией филэмбриогенеза.

## 8.2 Учение о филэмбриогенезах

Согласно А. Н. Северцову, *филэмбриогенезом называется эволюционное изменение хода индивидуального развития*. Придя к выводу о первичности онтогенетических изменений, А. Н. Северцов заметил, что возникновение тех или иных изменений строения взрослого организма зависит не только от степени перестройки морфогенеза, но и от времени, то есть от той стадии онтогенеза, на которой они начинаются. Время возникновения изменений хода развития данного органа у потомков по сравнению с предками было использовано им в качестве критерия различения *модусов* (способов) *филэмбриогенеза*. При анализе механизмов прогрессивной эволюции органов выделяются три модуса филэмбриогенеза.

1. *Анаболия*, или надставка конечных стадий развития данного органа, продолжается после достижения той стадии, на которой у предков его онтогенез заканчивался. В этом случае происходит добавление новых стадий к стадиям, существовавшим у предков, что приводит к изменениям дефинитивного строения органа. Иногда ее называют пролонгацией – продлением развития.

Изменения путем анаболии широко распространены в онтогенезе и ведут к удлинению развития какого-либо органа или структуры. Так, грудные плавники у морского петуха вначале развиваются, как и у других близких видов рыб, а затем происходит анаболия – передние три луча разрастаются и отрастают как пальцеобразные придатки (рис. 42).

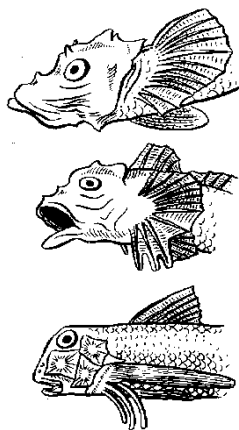


Рис. 42. Эволюционное изменение на основе анаболии у морского петуха.  
Сверху вниз: образование нормальных плавников у малька;  
начало обособления трех первых плавниковых лучей;  
разрастание лучей до пальцеобразных придатков

Примером анаболии может служить развитие челюстей у саргана (*Belone acus*). На ранних стадиях онтогенеза у саргана формируются

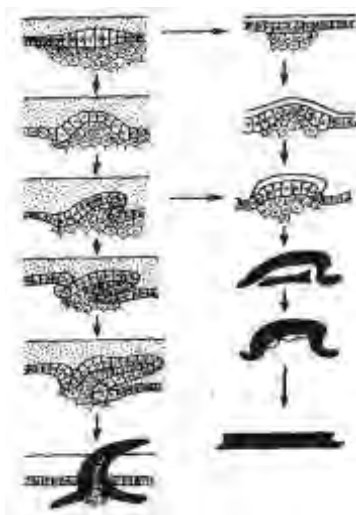
относительно короткие челюсти. Затем начинается быстрое удлинение нижней челюсти, а верхняя челюсть развивается медленнее. Челюсти саргана рекапитулируют строение челюстей у близкого к нему рода *Hemiramphus*. Позже удлиняется и верхняя челюсть, и возникает строение челюстей, свойственное взрослому саргану. Следовательно, надставка добавляет новые черты строения эволюционирующему органу. Благодаря анаболии происходит дальнейшее развитие органов, уже существовавших у предков.

Удлинение челюстей у саргана – это переход на новый способ питания, в данном случае – пищевая специализация, а вовсе не совершенствование уровня организации. Однако посредством анаболии может происходить и повышение уровня организации. Например, путем анаболии возникает четырехкамерность сердца у птиц и млекопитающих. Перегородка между желудочками представляет собой надставку, она формируется на последних стадиях развития сердца. Таким образом, по способу анаболии могут развиваться признаки, имеющие различное адаптивное значение.

2. *Девияция*, или отклонение развития промежуточных стадий онтогенеза. Примером девияции может служить развитие чешуи у акул и рептилий. У акул, как и у рептилий, сначала возникают утолщения эпидермиса, под которыми скапливаются соединительнотканые клетки кориума. Эти закладки растут к поверхности тела, постепенно приобретая форму чешуи. Однако у акул соединительнотканые клетки кориума служат основой для развития окостенений и формирования костных чешуи, прободающих эпидермис, а у рептилий, напротив, чешуи формируются за счет ороговения эпидермальных закладок (рис. 43).

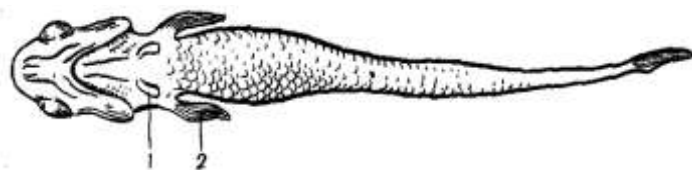
3. *Архаллаксис*, или изменение первичных зачатков. При эволюции по этому способу изменяется закладка органа, с самого начала его онтогенез идет иначе, чем у предков. Одним из немногих примеров архаллаксиса (этот способ встречается крайне редко) может служить развитие позвоночника у змей, передвигающихся посредством изгибов тела, по сравнению с ящерицами, передвигающимися при помощи ног. Число позвонков у крупных ящериц колеблется от 30 до 35, у крупных змей оно достигает 500 и более. Удлинение тела у змей происходит за счет закладки дополнительных сомитов, включающих сегмент мускулатуры и позвонка. На одной и той же стадии развития (судя по строению головы) формируются у геккона 24 сомита, у ужа – 34. На следующей стадии у геккона образуются 42 сомита, у ужа – 142. Дополни-

тельные позвонки ужа по сравнению с позвонками геккона гомологов не имеют. Это именно дополнительные, отсутствовавшие у предков позвонки.



*Рис. 43. Эволюционное изменение на основе девиации: на одной из средних стадий развития чешуя акулы (слева) отличается от чешуи рептилии (справа)*

Путем архаллаксиса у бычков *Gobinus capilo* брюшные плавники закладываются не позади, а впереди грудных (рис. 44). Таким образом, путем архаллаксиса в эволюции могут возникать новые органы. Архаллаксис можно наблюдать только в эволюции частей организма, но не организма как целого.



*Рис. 44. Пример эволюционных изменений путем архаллаксиса: малек бычка *Gobinus capilo* с закладкой брюшных плавников (1) впереди грудных (2)*

Редукция органов также происходит посредством филэмбриогенезов. А. Н. Северцов выделял два основных типа редукции органов:

1. *Рудиментация* – медленное исчезновение органа, утратившего функцию и ставшего ненужным. Такой орган в онтогенезе недоразвивается, превращается в рудимент, который очень долго сохраняется в филогенезе. Рудиментация может происходить двумя способами: 1) онтогенез органа до какой-то стадии идет, как у предков, а затем прекращается; 2) закладка органа оказывается меньше, чем у предков, возникает позже, и орган «не успевает» развиваться.

Первый способ рудиментации иллюстрирует пример развития глаз у пещерной амфибии протей. Глаза закладываются и начинают развиваться как у всех амфибий. Молодые личинки протеев обладают вполне нормальными для этой стадии глазами. Затем темп роста глаз замедляется, и прекращается развитие глазодвигательных мышц. У взрослого животного глаза остаются маленькими и неподвижными и оказываются в итоге рудиментом, расположенным под эпидермисом. Такой тип онтогенеза называют либо аббревиацией (укорочением развития), либо отрицательной анаболией (выпадение конечных стадий).

Второй способ рудиментации можно рассмотреть на примере развития конечностей у ящериц. У геккона закладывается в эмбриональном развитии пять пальцев, а у ящерицы *Seps chalcides* – всего три пальца. Этот случай аналогичен примеру с закладкой позвонков у змей, только там число зачатков увеличивалось, а здесь уменьшается. А. Н. Северцов назвал такой способ редукции отрицательным архаллакисом.

2. При *афанизии* орган, развитый и нормально функционирующий у предков, у потомков оказывается вредным. В этом случае орган может закладываться в онтогенезе, но затем его закладка полностью резорбируется.

Механизм афанизии хорошо иллюстрируется редукцией хвоста у головастиков. В течение всего личиночного развития этот орган растет и развивается: расширяется плавниковая складка, добавляются новые позвонки и мышечные сегменты. Взрослым лягушкам, передвигающимся прыжками, хвост будет помехой, поэтому в период метаморфоза он начинает редуцироваться. Редукция хвоста идет в обратном порядке по сравнению с процессом его развития: уменьшается (вплоть до исчезновения) плавниковая складка, от конца к основанию хвоста последовательно резорбируются мышечные сегменты и позвонки. В результате хвост исчезает полностью. Этот модус филэмбриогенеза был также назван А. Н. Северцовым отрицательной анаболией, но здесь происходит не выпадение конечных стадий, а обратное развитие.

Посредством обратного развития (инволюции) органа может осуществляться не только афанизия, но и рудиментация органа. Именно таким способом развивается хорда у костных рыб. На ранних стадиях эмбриогенеза идет прогрессивное развитие хорды, с началом формирования костных позвонков хорда резорбируется, но у примитивных костных рыб, например осетровых, ее остатки сохраняются в течение всей жизни.

Таким образом, учение о филэмбриогенезах подчеркивает важность изменений хода онтогенеза для изменения филогенеза. Изменения на разных стадиях онтогенеза могут различаться по характеру и масштабам вызываемых ими эволюционных преобразований.

### ***8.3. Основные направления эволюции онтогенеза***

Рассмотрим основные тенденции, проявляющиеся в ходе эволюции онтогенеза: целостность, эмбрионизация и автономизация.

1. *Целостность и устойчивость онтогенеза.* Особь всегда развивается как целое. Структурная и функциональная целостность особи основана на взаимосвязи и взаимодействии онтогенетических дифференцировок. Этапы онтогенетической дифференцировки взаимосвязаны и дополняют друг друга, предыдущие этапы служат основой для последующих. В ходе эволюции наблюдается интеграция организма – установление все более тесных динамических связей между его структурами. Этот принцип отражается и в ходе эмбриогенеза.

Особь в онтогенезе – не мозаика частей и органов, а специфически реагирующее целое. Любой бластомер при сохранении связи с другими бластомерами развивается как часть целого. При разделении бластомеров на ранних стадиях они могут дать начало другим особям. По прошествии же нескольких делений функциональные связи между отдельными бластомерами настолько усложняются, что отдельно взятый бластомер уже не способен дать начало другому организму.

В процессе онтогенетической дифференциации частей между ними устанавливаются все новые и новые связи. Например, образование гастролы у позвоночных приводит к формированию экто- и энтодермы, их активное взаимодействие дает начало нервной трубке, хорде; последние, в свою очередь, играют роль индукторов при закладке других органов. Нарушение одного из звеньев дифференцировки приводит к дефектам в онтогенезе. Отсюда ясна необходимость протекания предыдущих этапов онтогенеза для реализации его последующих дифференцировок.

Естественный отбор несомненно способствует развитию фенотипов с более целостным онтогенезом – большей взаимозависимостью этапов развития. В целом эволюция жизни сопровождалась постепенным усилением дифференциации и целостности онтогенеза.

В связи с этим можно говорить не только об усилении целостности, но и об увеличении устойчивости онтогенеза в ходе эволюции жизни.

Для углубления представлений о целостности и устойчивости онтогенеза в индивидуальном и историческом развитии большое значение имеет рассмотрение роли корреляций в формообразовательных процессах. Наибольшее развитие учение о корреляциях получило в трудах И. И. Шмальгаузена. Он сформулировал представление о трех типах корреляций индивидуального развития, показав, что дифференциация организма и его интеграция в процессе онтогенеза осуществляются одним и тем же механизмом – взаимодействием развивающихся зачатков. Согласно этой теории в онтогенезе организма последовательно накладываются друг на друга три волны коррелятивных зависимостей: корреляции геномные, морфогенетические, эргонические.

*Геномные корреляции.* По отношению к онтогенезу геном никогда не представляет собой мозаики, то есть набора независимых наследственных зачатков. Напротив, это комплекс связанной и закономерно считываемой информации. Влияние генов друг на друга хорошо доказано молекулярной генетикой. И. И. Шмальгаузен основывал представление о геномных корреляциях на явлениях сцепления генов и плейотропии. Роль геномных корреляций заключается в том, что они поддерживают целостность организма с самого начала его онтогенеза.

У организмов, обладающих регуляторным типом онтогенеза, взаимовлияние будущих зачатков выявляется уже в яйце. Например, у амфибий два первых бластомера влияют друг на друга, определяя путь дальнейшей дифференцировки каждого из них.

*Морфогенетические корреляции.* На систему геномных корреляций с началом морфогенеза (у организмов с регуляторным типом развития – с началом дробления) накладывается система морфогенетических корреляций – взаимодействий развивающихся зачатков. Как уже сказано, даже два первых бластомера взаимно определяют путь дальнейшего развития каждого из них. Морфогенетические корреляции, будучи эпигеномными взаимодействиями, тем не менее основаны на функционировании генов. Любой гистологической и морфологической дифференцировке развивающихся зачатков предшествует генетическая, выражающаяся в дифференциальной репрессии и дерепрессии генов, то есть в их дифференциальном функционировании в клетках.

Для гигантских хромосом слюнных желез личинок Diptera это связывают с возникновением и исчезновением пуффлов – участков депирализованной ДНК. Естественно, что не во всех случаях активность

генов можно установить по наличию или отсутствию пуффлов. Молекулярной генетикой накоплен обширный материал по дифференциальной активности генов. Включение тех или иных генов запускает биосинтез соответствующих белков, а их репрессия останавливает этот синтез. В результате метаболизм данной клетки меняется, что опосредовано изменяет метаболизм организма. Поскольку онтогенез – процесс не только возникновения новых органов, но и постоянного увеличения клеточного разнообразия, то есть не только морфогенез, но и гисто- и цитогенез, можно считать, что в разных зачатках репрессируются и дерепрессируются разные гены. Следовательно, морфологической дифференцировке всегда предшествует биохимическая, обусловленная явлением репрессирования и дерепрессирования генов. Поэтому в каждой части зародыша возникает некое биохимическое своеобразие, которое определяет судьбу этого участка, то есть детерминирует его.

Например, если на стадии нейрулы вырезать у эмбриона тритона кусочек эктодермы и мезодермы из того места, где впоследствии образуется конечность, и пересадить его на брюхо другому эмбриону, там разовьется дополнительная пятая нога. Трансплантат был выбран только на основе знания дальнейшей судьбы данного участка нейрулы: никакие морфогенетические процессы там еще не начинались. Следовательно, произошла лишь биохимическая дифференцировка, за счет которой этот участок эмбриональных тканей оказался детерминированным. У эмбриона, чей зачаток конечности был вырезан, ранка зарастает, и на этом месте развивается вполне нормальная нога. Это результат регуляторного типа развития, для которого характерны взаимозависимость и лабильность дифференцировки зачатков.

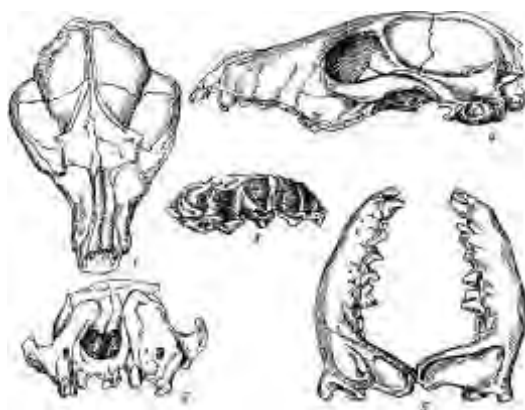
*Эргонтические корреляции.* В процессе морфогенеза за счет геномных и морфогенетических корреляций формируются лишь основные соотношения частей организма. Тонкую «дошлифовку» и «подгонку» органов друг к другу осуществляет третья волна коррелятивных зависимостей – эргонтические корреляции. Примером их может служить усиленное развитие костей, образование на них мощных гребней в тех местах, где крепятся мышцы, испытывающие постоянную повышенную нагрузку. На рисунке 45 изображен череп песка, у которого в молодости была повреждена правая ветвь нижней челюсти. В результате того, что животное при питании использовало главным образом левую сторону рта, жевательная мускулатура этой стороны развивалась более интенсивно, что привело к асимметричному формированию



костей черепа. Параллельно снижение механической нагрузки обусловило истончение кости на правой половине верхней челюсти.

Таким образом, дифференциация организма осуществляется на основе взаимодействия его частей. Этим же определяется и целостность организма в процессе его индивидуального развития: зачатки органов не могут развиваться вне взаимодействия друг с другом и без взаимовлияния организма как целого на каждую его часть и каждой части на целое. Именно поэтому организм на каждом этапе индивидуального развития представляет собой не мозаику частей, а интегрированную систему.

Неверно было бы считать, что три волны коррелятивных зависимостей последовательно сменяют друг друга. Взаимодействие частей организма происходит постоянно на всех уровнях.



*Рис. 45. Эргонтические корреляции между развитием костей и мышц в черепе песца (Alorex lagopus). Симметрия развития костей нарушена в результате травмы правой ветви нижней челюсти:  
1 – череп сверху, 2 – спереди, 4 – сбоку, 3 – участок верхней челюсти с истонченной костью, 5 – ветви нижней челюсти*

2. *Эмбрионизация онтогенеза* – это возникновение в процессе эволюции способности к прохождению части стадий развития под защитой материнского тела или специальных (семенных или яйцевых) оболочек.

В приспособительном значении эмбрионизации можно убедиться на примере эволюции разных типов эмбрионального развития у животных: первично-личиночного, неличиночного и вторично-личиночного. Исходным в эволюции является первично-личиночный тип развития, характерный для животных, откладывающих мелкие яйца с небольшим запасом желтка (кишечнополостные, губки, полихеты, ракообразные, пресноводные костистые рыбы, амфибии). Личинка у этих животных свободная и может существовать самостоятельно.

При переходе к образованию крупных яиц, содержащих больше желтка, личиночный тип сменяется неличиночным развитием (головоногие моллюски, акулы, рептилии, птицы, яйцекладущие млекопитающие и некоторые др.). При неличиночном развитии зародыш долгое время находится под защитой яйцевых оболочек, потребляя запасы пищи из яйца. В приспособлении позвоночных к наземным условиям большое значение имел переход к неличиночному развитию. У рептилий и птиц по сравнению с амфибиями эмбрионизация онтогенеза усиливается за счет добавления плодного периода и приводит к освобождению начальных стадий развития от водной среды путем создания необходимых условий для развития зародыша в яйце. Запасы пищи в яйце (белки и жиры) увеличиваются, формируются амнион, желточный мешочек, аллантоис, хорион-сероза, изменяются способ дробления и тип эмбриогенеза. Все это определяет возможность развития яиц на суше и выход из них особи, способной к активной самостоятельной жизни.

В условиях, когда зародыш развивается в теле другого вида (паразитизм) или матери, отбор идет в направлении измельчения яиц и возникновения вторично-личиночного типа развития (пиявки, дождевые черви, жуки, муравьи, скорпионы, сальпы, сумчатые и плацентарные млекопитающие). Вторично-личиночный тип отличается от свободно-личиночного большей независимостью от среды по способу питания.

В целом эмбрионизация онтогенеза сопровождается у растений и животных многими изменениями и приводит к усилению роли внутренней среды в развитии зародыша и эмансипации его от внешней среды. Один из важных результатов эмбрионизации – снабжение зародыша необходимой пищей и достижение быстрого его развития. В связи с защищенностью зародыша при усилении эмбрионизации отбор идет на уменьшение числа яиц и зародышей, повышение выживаемости зародышей. Высшим этапом эмбрионизации является живорождение, связанное с плацентацией и вскармливанием детенышей молоком.

Эмбрионизация способствует усилению целостности онтогенеза в эволюции, явлениям неотении и фетализации.

*Неотения.* Возникшая в ходе эволюции способность к размножению на ранних (личиночных) стадиях онтогенеза называется неотенией. Для неотенических форм характерно преждевременное созре-

вание. Особи, достигающие половой зрелости, сохраняют при этом ювенильный облик.

Неотения бывает постоянной и факультативной. У обыкновенного аксолотля (*Ambystoma mexicanum*) личинки, не претерпевая метаморфоза, становятся половозрелыми (рис. 46). Они всю жизнь могут сохранять наружные жаберы и хвостовой плавник, хотя аксолотль еще не потерял способности к метаморфозу. У постоянно-жаберных амфибий, в том числе у большого сирена (*Siren lacertina*), способность к метаморфозу полностью утрачена и половозрелость всегда наступает в личиночной стадии, что закреплено наследственно.

Неотения могла играть важную роль в эволюции крупных систематических групп. Предполагается, что через неотению путем педоморфоза насекомые произошли от личинок многоножек, разные группы травянистых растений – от древовидных.

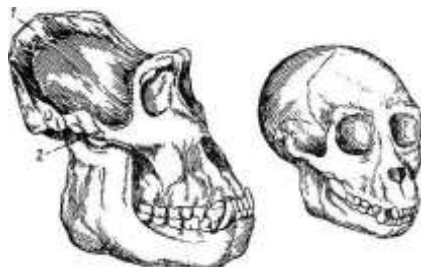


Рис. 46. Амбистома (слева)  
и ее неотеническая личинка аксолотль (справа)

Важным эволюционным последствием неотении является «снятие» результатов узкой специализации. При неотении происходит утрата более специализированных поздних этапов онтогенеза. Другое эволюционное последствие неотении – сокращение времени, необходимого для смены поколений. У неотенических форм за тот же отрезок астрономического времени может смениться большее число поколений, то есть убыстриться биологическое время.

*Фетализация* – способ эволюционных изменений организмов, характеризующийся замедлением темпов онтогенеза отдельных органов или их систем и в результате этого сохранением у взрослого организма эмбрионального состояния соответствующих признаков. Например, сохранение эмбриональной скелетной ткани (хряща) в скелете земноводных, хрящевых рыб и круглоротых, преобладание мозговой коробки над челюстным отделом в голове человека. Имеется даже предположение о том, что в ходе антропогенеза также имела место фетализация: черепа молодых приматов по строению более близки к черепу человека (рис. 47).

По аналогии с фетализацией, вероятно, можно выделить и такую эволюционную особенность онтогенеза в некоторых группах, как *адультизацию* (от лат. *adultus* – взрослый) – возникновение дефинитивных черт на ранних стадиях онтогенеза. Примером этого может служить опережающее формирование к моменту родов ушной кости и всей слуховой системы по сравнению с остальными органами чувств у ластоногих.



*Рис. 47. Череп старей (слева) и молодой (справа) гориллы. Строение черепа молодой гориллы более близко к строению черепа человека: 1 – затылочный гребень, 2 – скуловая дуга*

3. *Автономизация онтогенеза.* В процессе эволюции онтогенеза происходит возникновение разнообразных регуляторных механизмов и повышение устойчивости онтогенетического развития в целом. Наблюдается постепенное сокращение детерминирующей роли физико-химических факторов внешней среды в индивидуальном развитии. В процессе эволюции постоянно повторяющиеся факторы среды из факторов, детерминирующих развитие, превращаются в условия нормального развития. Организм постепенно освобождается от влияния случайных и кратковременных изменений среды; в процессе эволюции он становится все более автономным, внешние факторы его развития заменяются внутренними.

Повышение устойчивости индивидуального развития делает его независимым от разрушающих влияний внешней среды. Процесс сокращения детерминирующего значения физико-химических факторов внешней среды, ведущий к возникновению относительной устойчивости развития, называется автономизацией онтогенеза в ходе эволюции.

Например, автономизация онтогенеза выявляется в сохранении способности к нормальному развитию у теплокровных животных при широких колебаниях температуры. Часто для реализации в онтогенезе унаследованной программы требуется наличие лишь минимума внешних условий. Так, образование хлорофилла у растений идет при даже коротких световых вспышках.

Механизм индивидуального развития, зависящий от минимума интенсивности внешнего фактора, дающего лишь первый толчок к разворачиванию формообразования, называется авторегуляторным механизмом развития. При таком развитии роль большинства изменений внешних условий сводится к «пуску» внутренних механизмов морфогенеза. С появлением авторегуляции устойчивость онтогенеза возрастает и он может протекать даже при относительно неблагоприятных условиях. В идеальном случае автономизация онтогенеза сопровождается полной заменой внешних факторов развития внутренними. Примером может служить процесс развития легких у позвоночных. У аксолотля респираторная часть развивается после растяжения легочных мешочков воздухом, то есть после начала дыхания воздухом. У личинок лягушек до начала воздушного дыхания имеет место первичная фрагментация ткани легкого. У более приспособленных к наземным условиям жаб до периода воздушного дыхания респираторная структура развивается еще сильнее, чем у лягушек. У рептилий и млекопитающих легочные структуры формируются на более ранних стадиях эмбриогенеза задолго до их функционирования.

В процессе эволюции регуляторные механизмы индивидуального развития меняются и совершенствуются. На высших ступенях эволюционной лестницы процесс онтогенеза достигает максимальной устойчивости, и это служит важным приспособлением к нивелировке влияний случайных и кратковременных изменений факторов среды.

Онтогенез разворачивается по генетической программе, по принципу прямой (от ядра к дифференцирующим структурам) и обратной информации. Такое развитие называется самонастраивающимся. Оно, с одной стороны, – результат, а с другой – основа автономизации онтогенеза и стабилизации его морфогенетических процессов. Конкретные пути эволюции регуляторных механизмов в большинстве групп пока изучены недостаточно, однако сам факт эволюции этих механизмов не вызывает сомнения. Усиление регуляции в развитии – важный принцип эволюции на всех уровнях организации.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Верна ли формулировка биогенетического закона с точки зрения современных взглядов на соотношение онтогенеза и филогенеза? Почему?

2. Дайте определение термину «филэмбриогенез». Перечислите модусы филэмбриогенезов.

3. Почему архаллакисы наблюдаются в эволюции органов и структур, а не организма как целого?

4. Назовите два типа редукции органов (по А. Н. Северцову). Приведите примеры их действия.

5. Приведите классификацию корреляций, предложенную И. И. Шмальгаузенем. Какую роль корреляции играют в онтогенезе?

6. Какое значение неотения и фетализация играют в эволюции филетических групп?

7. Приведите примеры, иллюстрирующие автономизацию онтогенеза в процессе эволюции позвоночных животных.

## Глава 9. Закономерности эволюции филетических групп, органов и функций

### 9.1 Формы и направления филогенеза

*Макроэволюция* – эволюционные процессы и явления, протекающие на надвидовом уровне и приводящие к дифференциации более крупных таксонов – родов, семейств, классов, типов.

Данные систематики, палеонтологии, биогеографии, сравнительной анатомии и других биологических дисциплин дают возможность с большой точностью восстанавливать ход эволюционного процесса на любых уровнях выше вида. Совокупность этих данных составляет основу *филогенетики* – дисциплины, посвященной выяснению особенностей эволюции крупных групп органического мира.

Среди форм филогенеза можно выделить *первичные* – филетическую эволюцию и дивергенцию, лежащие в основе любых изменений таксонов, и *вторичные* – параллелизм и конвергенцию.

*Филетическая эволюция* – это изменения, происходящие в одном филогенетическом стволе. Без таких изменений не может протекать никакой эволюционный процесс, и поэтому филетическую эволюцию можно считать одной из элементарных форм эволюции. Развитие предков лошадей по прямой линии фенакодус – эогиппус – миогиппус – парагиппус – плиогиппус – современная лошадь – пример филетической эволюции (рис. 6). В «чистом» виде (как эволюция без дивергенции) филетическая эволюция может характеризовать лишь сравнительно короткие периоды эволюционного процесса.

*Дивергенция* – это возникновение различий на основе одной и той же организации. Причины дивергенции на начальных этапах ее возникновения – расхождение по разным экологическим нишам и межгрупповая конкуренция. В результате изменения направления отбора в разных условиях происходит расхождение ветвей древа жизни от единого ствола предков (рис. 48). В результате конкуренции двух экологически близких групп в каждой из них преимущество получают особи, максимально отличающиеся от особей другой группы, поэтому дивергенция продолжается, как минимум, до тех пор, пока не прекращается межвидовая конкуренция.

Если дочерний филум оказывается в адаптивной зоне, резко отличающейся от исходной, дивергенция продолжается и различия между дивергирующими таксонами нарастают. Например, лаконогие произошли от эволюционирующих на суше наземных хищников в ре-

зультате приспособления к водной среде. Их адаптивная зона иная, чем у наземных хищников, и в данном случае (при продолжении адаптации к водной жизни) дивергенция прекратилась лишь с освоением водной среды обитания.

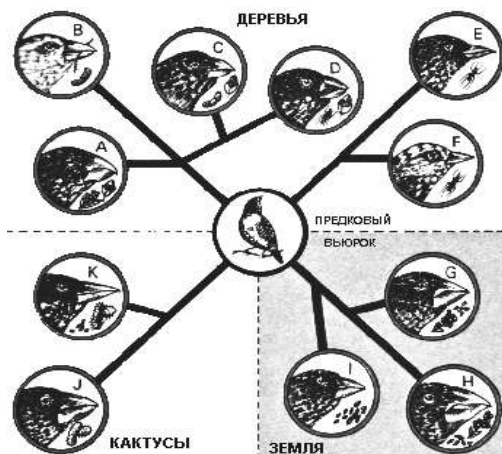


Рис. 48. Дивергентная эволюция Галапагосских вьюрков, освоивших различные экологические ниши и местообитания

*Конвергенция* – это процесс формирования сходного фенотипического облика особей двух или нескольких групп. Конвергенция – возникновение сходных черт организации на изначально различной основе, то есть путь развития аналогичных приспособлений. Это явление объясняется тем, что в одних и тех же условиях среды отбор вырабатывает сходные приспособления даже у разных организмов.

При конвергенции четко проявляется воздействие среды на организацию: водная среда требует обтекаемой формы тела и сдвинутого назад органа локомоции, полет и даже длинный прыжок – опоры на воздух, то есть увеличения поверхности тела (рис. 49).



Рис. 49. Конвергенция млекопитающих, приспособившихся к планирующим прыжкам: 1 – шерстокрыл (*Galeorhynchus*); 2 – сумчатая белка (*Petaurus*); 3 – белка-летяга (*Pteronotus*)



Классическим примером конвергентного развития в зоологии считается возникновение сходных форм тела у акуловых (первично-водные формы), ихтиозавров и китообразных (вторичноводные формы). Не всегда просто отличить конвергентное сходство от дивергентного. Так, например, до середины XX в. считали, что родство зайцеобразных (*Lagomorpha*) с настоящими грызунами (*Rodentia*) основано на дивергенции групп от общих предков. Лишь специальные исследования позволили с уверенностью отнести зайцев, кроликов, пищух в особый отряд, близкий по происхождению к копытным, а не к настоящим грызунам. Сейчас ясно, что сходство зайцеобразных с грызунами конвергентное, а не дивергентное.

*Параллелизм* – формирование сходного фенотипического облика первоначально дивергировавшими и генетически близкими группами. Классическим примером параллельного развития считается филогения двух групп копытных млекопитающих: литоптерн в Южной Америке и парнокопытных в Арктогее. В этих филогенетических ветвях, берущих начало от пятипалых предков типа фенакодуса, происходило сокращение числа пальцев и переход к пальцеходению как приспособление к жизни на открытом пространстве. В этом примере сходные (но независимые) изменения групп происходят на единой генетической основе. Это пример синхронного параллелизма, независимого развития в сходном направлении одновременно существующих родственных групп. Гораздо чаще палеонтология дает примеры асинхронного параллелизма, то есть независимого приобретения сходных черт филогенетически близкими группами, но живущими в разное время. Примером может служить развитие саблезубости у представителей разных подсемейств кошачьих (рис. 50).

При параллельной эволюции степень сходства не отражает степени родства. Родство может в этом случае быть очень далеким, а сходство форм – высоким, что сильно затрудняет реконструкцию филогенезов конкретных групп. Эта трудность усугубляется еще тем, что параллелизмы часто затрагивают важнейшие черты организации. Например, в конце силура из состава костных рыб выделились две самостоятельные группы – двоякодышащие и кистеперые, оказавшиеся в сходной среде обитания: мелких теплых пресных водоемах, бедных кислородом из-за массы гниющих водорослей. Обе группы приспособились к постоянному дефициту кислорода. В результате у двоякодышащих и кистеперых рыб сохранились унаследованные от общего предка легкие, которые, однако, эволюционировали в этих двух группах неза-

висимо и параллельно. Сохранение легких в обеих группах повлекло за собой развитие малого круга кровообращения и образование трехкамерного сердца.

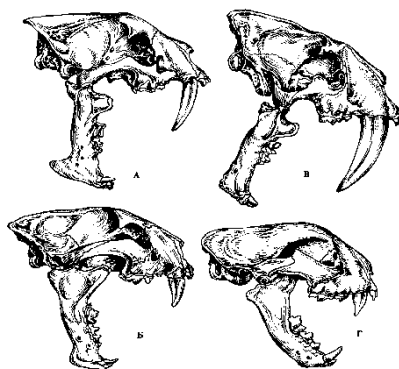


Рис. 50. Развитие саблезубости в семействе кошачьих как пример параллелизмов в эволюции: А – махайрод (*Hoplophoneus*), олигоцен; Б – лжесаблезубая кошка (*Dinictis*), олигоцен; В – смилодон (*Smilodon*), плейстоцен; Г – саблезубый тигр (*Pseudoaelurus*), плейстоцен

Согласно А. Н. Северцову, главными направлениями эволюционного процесса являются:

1. *Ароморфоз*, или морфофизиологический прогресс. Развитие группы по пути ароморфоза называется *арогенезом*. *Арогенез* – развитие группы с существенным расширением адаптивной зоны и с выходом в другие природные зоны под влиянием приобретения группой каких-то крупных, ранее отсутствовавших приспособлений.

Изначально ароморфозы формируются как частные адаптации к конкретным условиям адаптивной зоны, в которых протекает эволюция исходной группы. Например, переход кистеперых рыб к легочному дыханию обеспечил их выживание в бедных кислородом пересыхающих водоемах. Достаточно широкие приспособления, перекрывающие весь спектр изменений внешнего фактора, позволяют группе перейти через неадаптивную зону в новую и таким образом расширить свою адаптивную зону. Поскольку ароморфные приспособления вырабатывались к условиям исходной адаптивной зоны, последняя не утрачивается группой, а расширяется.

Первые наземные четвероногие, осваивая сушу, не порвали связь с водной средой, сохранив приспособленность к ней и в то же время выработав новые, позволившие им выйти в наземно-воздушную среду. Таким образом, адаптивная зона амфибий складывается из двух подзон: исходной зоны предков (водная среда) и вновь приобретенной (суша). Ароморфные приспособления, вырабатывав-

шиеся в водной среде, обеспечивают выживание в обеих подзонах. К таким приспособлениям можно отнести легочное дыхание, появление второго круга кровообращения и трехкамерного сердца. Следовательно, приспособления становятся ароморфными, если позволяют расширить адаптивную зону предков.

2. *Идиоадаптация (алломорфоз)* – выработка частных приспособлений. Развитие группы по пути идиоадаптаций называется *аллогенезом*. Аллогенез – развитие группы внутри одной адаптивной зоны с возникновением близких форм, различающихся адаптациями одного масштаба. Сюда относятся все случаи прогрессивной эволюции без повышения уровня организации. Примерами могут служить эволюция системы прыжкового движения у бесхвостых амфибий, сопровождавшаяся глубокой перестройкой организации, развитие мимикрии и других типов приспособительной окраски. Одним словом, большинство случаев адаптивной эволюции – результат идиоадаптации.

Алломорфную эволюцию в новой адаптивной зоне можно рассмотреть на примере акул. Акулообразные сформировались в силурийском периоде, то есть примерно 430-420 млн. лет назад, и их эволюция продолжается до сих пор. В то же время, сформировавшись к середине девона в группу пелагических хищников, акулы так и остались до сих пор в этой адаптивной зоне. Акулы представляют собой самую примитивную группу рыб, не имеющих гидростатического органа, окостенений осевого скелета, совершенной выделительной системы (продукт азотного обмена у них не мочевины, а мочевая кислота). Выдержать конкуренцию со всеми позднейшими группами рыб акулы смогли благодаря наличию многих частных приспособлений, то есть за счет алломорфозов (идеоадаптаций).

Происходящую при алломорфозе смену одной адаптивной зоны на другую, равноценную, можно проиллюстрировать примером эволюции скатов. Скаты произошли от акул приблизительно в середине мезозоя. Скаты – хрящевые рыбы, приспособившиеся к придонному образу жизни. Острые зубы, свойственные акулам, у скатов слились в давящие пластинки, органом локомоции стали грудные плавники, разросшиеся вдоль всего тела, хвост превратился в руль и основной орган защиты (в отличие от хвоста других рыб, у которых он служит главным органом движения), рот и жаберные щели сместились на брюшную сторону тела, а глаза – на спинную. Разнообразие условий адаптивной зоны скатов (дно океанов) не меньше, чем у акул (пелаги-

аль океана); в результате наблюдается богатая адаптивная радиация скатов в новой зоне.

3. *Общая дегенерация*, морфофизиологический регресс. Этот способ биологического прогресса наблюдается, как правило, при переходе к паразитизму или к сидячему образу жизни. Развитие группы по этому пути называется *катагенезом*. Классический пример эволюции по пути общей дегенерации – происхождение асцидий. Свободно плавающие личинки асцидий устроены довольно сложно, у них есть хорда, нервная трубка, метамерная мускулатура. Следовательно, теми же признаками обладали предки асцидий. При метаморфозе личинка асцидии переходит к сидячему образу жизни и утрачивает все эти системы. В то же время у взрослых асцидий сильно развивается глотка, которая и занимает основной объем тела. У паразитов, например у ленточных червей, исчезают пищеварительная и нервная системы, зато сильно развиваются выделительная и половая.

4. *Ценогенез* – выработка провизорных приспособлений, обеспечивающих выживание организмов на ранних стадиях онтогенеза. И. И. Шмальгаузен вывел ценогенез из состава главных направлений эволюционного процесса, показав что изменение хода индивидуального развития идет по пути либо ароморфоза, либо идиоадаптации. Одни провизорные приспособления (возникновение вторичных яйцевых оболочек, стадии куколки, плаценты у мелкопитающих) могут рассматриваться только как ароморфозы, тогда как другие (развитие наружных жабр у амфибий, яйцевого зуба для вскрытия скорлупы у детенышей крокодилов и птенцов птиц) – только как идиоадаптации.

## 9.2 Правила эволюции групп

*Правило необратимости эволюции* (Л. Долло, 1893) гласит, что эволюция – процесс необратимый и организм не может вернуться к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков. Так, если в эволюции наземных позвоночных на каком-то этапе от примитивных амфибий возникли рептилии, то рептилии, как бы ни шла дальше эволюция, не могут вновь дать начало амфибиям. Вернувшись в просторы Мирового океана, рептилии (ихтиозавры) и млекопитающие (киты) никогда не становились рыбами. Можно сказать, что если какая-то группа организмов в процессе эволюции вновь «возвращается» в адаптивную зону существования ее предков,

то приспособление к этой зоне у «вернувшейся» группы будет неизбежно иным.

Правило необратимости эволюции в наше время получило существенное уточнение. Успехи генетики позволяют говорить о возможности повторного возникновения признаков на основе обратных мутаций. Но признание обратимости отдельных признаков (П. П. Сушкин и др.) в филогенезе – это не признание обратимости эволюционного процесса в целом. Обратная мутация по признаку может привести к повторному возникновению данного аллеля, но не генотипа в целом; к вторичному появлению данного признака, но не фенотипа в целом. Статистически вероятно повторное возникновение мутаций, но статистически невероятно повторное возникновение генных комплексов и целых фенотипов.

*Правило прогрессирующей специализации (Ш. Денере, 1876)* гласит, что группа, вступившая на путь специализации, как правило, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации.

Если в процессе эволюции одна из групп позвоночных, скажем ветвь рептилий, приобрела адаптации к полету, то на последующем этапе эволюции это направление адаптации сохраняется и усиливается (например, птеродактили в свое время все более приспособлялись к жизни в воздухе), поскольку организм определенного строения не может жить в любой среде; в выборе адаптивной зоны или ее части группа ограничена особенностями строения. Если эти особенности несут черты специализации, то организм обычно в результате борьбы за существование попадает во все более частную среду, где его специализированные приспособления могут обеспечить успешное выживание и оставление потомства. Но обычно это ведет лишь к дальнейшей специализации.

Частный случай этого общего правила прогрессивной специализации – увеличение размеров тела особей в процессе эволюции позвоночных животных. Увеличение размеров тела, с одной стороны, связано с более экономным обменом веществ (уменьшение величины относительной поверхности тела) и должно рассматриваться как частный случай специализации. С другой стороны, дает хищнику преимущества в нападении, а жертве – преимущества в защите. Связь организмов в цепях питания неизбежно вызывает увеличение размеров тела во многих группах. У представителей других групп происходит уменьшение размеров тела. Например, при переходе к подземному

образу жизни и обитанию в закрытых норах многие грызуны вторично стали более мелкими. Интересно, что сопряженной эволюции подверглась ласка – один из наиболее облигатных потребителей мышевидных грызунов в средней полосе. Ласка приобрела размеры тела, позволяющие преследовать мелких грызунов в норах. На этом примере видно, что выделяемые эмпирические эволюционные правила имеют относительное значение. Характер эволюции зависит в конечном счете от конкретных связей группы с элементами биотической и абиотической среды (всегда при постоянном контроле отбора, идущем на уровне микроэволюционных взаимодействий внутри популяций и биогеоценозов).

*Правило происхождения от неспециализированных предков* (Э. Коп, 1896) гласит, что обычно новые крупные группы берут начало не от специализированных представителей предковых групп, а от сравнительно неспециализированных. Млекопитающие возникли не от высоко специализированных форм рептилий, а от неспециализированных. Аналогичным образом голосеменные растения возникли от неспециализированных палеозойских папоротникообразных; ныне процветающая группа цветковых растений возникла не от специализированных голосеменных, а от неспециализированных предков, занимающих промежуточное положение между семенными папоротниками и беннеттитовыми.

Причина происхождения новых групп от неспециализированных предков в том, что отсутствие специализации определяет возможность возникновения новых приспособлений принципиально иного характера. Высокая потентность неспециализированных групп в эволюции определяется борьбой за существование, которую они вынуждены вести. Но в историческом плане именно эти жесткие требования среды и приводят потомков неспециализированных групп на путь арогенеза, вызывая к жизни приспособления, которые потом оказываются перспективными для начала нового широкого аллогенеза.

Правило происхождения от неспециализированных предков оказывается, однако, далеко не всеобщим. Редко бывает так, чтобы специализация затронула в равной степени все без исключения органы и функции организма (вида). Эти остающиеся достаточно лабильными органы и системы могут открыть группе дорогу в другую адаптивную зону. Переход к птицам был осуществлен в группе рептилий, уже способных к лазанию и прыганию по ветвям деревьев, то есть в специализированной с точки зрения развития приспособлений к

передвижению группе. Переход к наземному образу жизни среди позвоночных был осуществлен формами, способными, по-видимому, передвигаться по твердому субстрату, заглатывать и использовать для дыхания кислород воздуха, то есть опять-таки формами, крайне специализированными в этом отношении по сравнению с большинством обитавших в водоемах видов рыб. Оказывается, что признаки, специализированные в одной среде, могут быть ароморфными в иной (М. С. Гиляров). Ясно, что как неспециализированные, так и специализированные формы могут при определенных условиях стать родоначальниками новых, прогрессивных ветвей древа жизни.

*Правило адаптивной радиации* (Г. Ф. Осборн, 1902) гласит, что филогенез любой группы сопровождается разделением группы на ряд отдельных филогенетических стволов, которые расходятся в разных адаптивных направлениях от некоего исходного среднего состояния. По существу, это правило не что иное как принцип дивергенции, подробно описанный Ч. Дарвином (1859) при обосновании гипотезы естественного отбора. Дарвин говорил о внутривидовой приспособительной дивергенции к различной пище, нескольким различным условиям существования и тому подобное и рассматривал ее как обязательный этап образования новых видов. В дальнейшем принцип дивергенции был положен в основу представлений об идиоадаптациях и соответственно о развитии группы по пути аллогенеза в эволюционной морфологии, а в эволюционной палеонтологии – в основу представлений об «иррадиации» (В. О. Ковалевский, 1875) в процессе становления каждого крупного филума.

*Правило чередования главных направлений эволюции.* Ароморфная эволюция чередуется с периодами аллогенной эволюции во всех группах. И. И. Шмальгаузен (1939) сформулировал это правило как чередование фаз адапциоморфоза (рис. 51).

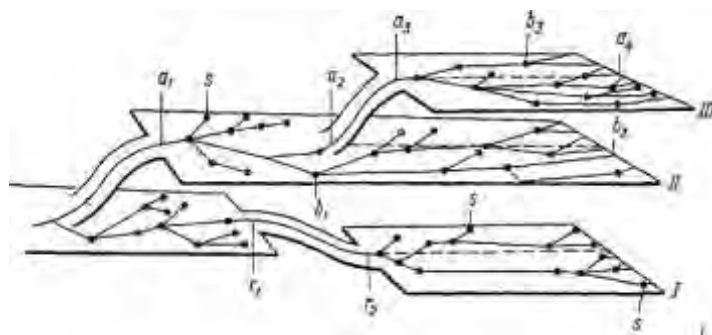


Рис. 51. Схема главных направлений биологического прогресса:  
*a* – ароморфозы; *b* – идиоадаптации; *s* – специализация как частный случай идиоадаптации; *r* – общая дегенерация

Эволюция представляет непрерывный процесс возникновения и развития новых и новых адаптаций – адапциогенез. Одни из вновь возникающих адаптаций оказываются очень частными, и их значение не выходит за пределы узких условий. Другие дают возможность выхода группы в новую адаптивную зону и непременно ведут к быстрому эволюционному развитию групп в новом направлении. Обычно одна из форм получает какую-то новую адаптацию (или комплекс адаптаций), оказывающуюся основой для следующего быстрого периода филогенетических новообразований.

*Правило усиления интеграции биологических систем* (И. И. Шмальгаузен, 1961) можно сформулировать так: биологические системы в процессе эволюции становятся все более интегрированными, со все более развитыми регуляторными механизмами, обеспечивающими такую интеграцию. Сейчас в общих чертах известны основные направления такой интеграции, идущей на уровне популяции и биогеоценозов. На уровне популяции это означает поддержание определенного уровня гетерозиготности, которая является основой интеграции всего популяционного генофонда в сложную, лабильную и устойчивую генетическую систему, способную к саморегуляции.

Межпопуляционные взаимоотношения интегрируют отдельные популяции и их группы в вид как систему. Интеграция в системе биогеоценоза определяет образование разными видами многих взаимодополняющих друг друга экологических ниш и слаженной работой биогеоценоза как элементарной структуры в биосфере нашей планеты (с упорядоченными потоками вещества, энергии, информации).



### 9.3 Способы преобразования органов и функций в филогенезе

Способы преобразования органов и функций в филогенезе весьма разнообразны. Рассмотрим наиболее распространенные.

*Усиление главной функции* происходит очень часто в ходе эволюции отдельных органов. При этом оно достигается двумя путями: либо посредством изменения строения органа, либо увеличением числа компонентов внутри одного органа. Пример первого рода – усиление функции мышечного сокращения в результате замещения гладкой мускулатуры поперечнополосатой или усиление функций фотосинтеза в связи с образованием палисадной ткани и мощности ее развития. Примеры второго рода – усиление функций клетки с увеличением развития соответствующих органелл, усиление функции хлоропластов с увеличением числа ламелл в них, развитие млечных желез у млекопитающих, идущее по пути значительного увеличения числа отдельных долек, вместе составляющих более мощную железу. Другим примером того же рода является увеличение дыхательной поверхности легких наземных позвоночных в процессе филогенеза в результате значительного увеличения числа отдельных альвеол.

*Ослабление главной функции* – столь же обычный эволюционный процесс, как и ее усиление. При переходе китообразных к водному образу жизни у их предков ослаблялась терморегуляционная функция волосяного покрова (у современных китообразных волосяной покров практически исчез). Это ослабление было связано с постепенным сокращением числа волос на поверхности тела. Отдельные стадии этого процесса можно представить посредством построения сравнительного эколого-анатомического ряда; у волка (*Canis lupus*) шерсть густая и участвует в терморегуляции; у обыкновенного тюленя (*Phoca vitulina*) значение покрова в терморегуляции резко ослаблено и шерсть редкая, у моржа (*Odobenus rosmarus*) волосяной покров почти исчезает, у китообразных отсутствует полностью. Для водных млекопитающих это положение иллюстрируется и эмбриологическим рядом ластоногих: у новорожденного детеныша гренландского тюленя (*Pagophilus groenlandica*) очень теплый волосяной покров хорошо дифференцирован на разные типы волос; с возрастом, в результате последовательных линек, волосяной покров резко редеет, строение упрощается и он перестает служить органом терморегуляции. В мире растений эволюция полупаразитических и паразитических форм может иллюстрировать ослабление функций фотосинтеза. Постепенное

ослабление проводящей функции стебля наблюдается у водных цветковых растений из-за общего упрощения проводящей системы.

*Полимеризация органов.* Принцип полимеризации открыт В. А. Догелем (1954). В общей форме полимеризацией можно считать увеличение числа гомодинамных образований: вторичную сегментацию тела пиявок, увеличение числа метамеров у кольчатых червей, увеличение числа позвонков у змей. Результатом полимеризации служит увеличение числа жаберных щелей у ланцетника: первичножаберных щелей было 14 пар, у многих современных форм насчитывается до 150 пар. Примером полимеризации у растений может быть поликамбиальность у вторичнодревесных покрытосеменных. Полимеризация широко распространена в природе и явно связана с интенсификацией функций: так, наличие 150 пар жаберных щелей у ланцетника увеличивает поверхность газообмена, увеличение числа позвонков у змей повышает подвижность и гибкость тела.

Различают два вида полимеризации: первичную (множественность закладки по В. А. Догелю) и вторичную. Все приведенные примеры – случаи вторичной полимеризации, то есть увеличения числа органов, уже существовавших у предков. Первичной полимеризацией можно назвать те случаи, когда в ответ на изменения условий среды в организме возникают новые системы, системы примитивные, не дифференцированные и, следовательно, полимерные. Примерами первичной полимеризации могут служить мантийные глаза двустворчатых моллюсков, глазки Гессе ланцетника, плакоидная чешуя предков челюстноротых позвоночных.

*Олигомеризация органов и концентрация функций.* Принцип олигомеризации введен В. А. Догелем (1954) в качестве антитезы полимеризации. Этот принцип гласит, что в процессе эволюции наблюдается тенденция уменьшения числа однотипных элементов. Например, первично у предков челюстноротых было, как минимум, 11 жаберных дуг, каждая из которых состояла из нескольких подвижных относительно друг друга отделов. При становлении челюстноротых, а также в процессе эволюции от низших семижаберных акул к высшим пятижаберным произошли следующие преобразования: две первые жаберные дуги редуцировались, третья превратилась в челюсти, четвертая – в подъязычную дугу, пятая – девятая остались жаберными, две последние также редуцировались. Таким образом, в процессе эволюции система жаберных дуг стала олигомерной, число ее элементов сократилось, но в то же время она дифференцировалась.

Путем слияния, интеграции разбросанных в разных местах чувствительных клеток и последующего объединения разных клеток в отдельные органы происходит развитие в эволюции органов чувств у беспозвоночных. У многих групп позвоночных отдельные, прежде самостоятельные крестцовые позвонки сливаются с тазовыми костями в прочный неподвижный блок, обеспечивая усиление опорной функции центрального звена заднего пояса конечностей. У части китообразных процесс олигомеризации затрагивает шейные позвонки, также превращающиеся в мощный костный блок – прочное основание для группы туловищно-головных мышц. При этом резко усиливается главная функция всего шейного отдела позвоночного столба по поддержанию головы.

Олигомеризация может быть результатом противоположного процесса – редукции гомодинамных органов (например, редукция брюшных ганглиев у насекомых). В. А. Догель считал, что олигомеризация посредством редукции является наиболее распространенной. Наконец, олигомеризация может происходить посредством дифференцировки, специализации и выпадения части гомологичных и гомодинамных органов.

*Уменьшение числа функций* наблюдается в процессе эволюции главным образом при специализации какого-либо органа или структуры. Конечности предков китообразных несли, по-видимому, много функций (опора на субстрат, рытье, защита от врагов и многие другие). С превращением ноги в ласт большинство прежних функций исчезло.

*Увеличение числа функций* можно продемонстрировать на примере возникновения способности запасать воду тканями стеблей или листьев у ряда ксерофитных форм растений (кактусы, агавы, толстянковые и др.). Увеличение поверхности оболочки семян у некоторых растений приводит к возникновению специальных летучек, способствующих аэродинамическому распространению семян. Развитие альвеол и бронхиального дерева, направленное на усиление газообмена, одновременно повысило терморегуляторную функцию легких. Точно так же склеротизированные покровы насекомых, развившиеся как приспособление, предохраняющее организм от высыхания в наземно-воздушной среде, приобрели в то же время функции наружного скелета.

При увеличении числа функций главная функция, как правило, не меняется и дополняется другими. Так, например, основная функция

жабр у пластинчатожаберных моллюсков (*Lamellibranchia*) – дыхание. Но у ряда форм в процессе эволюции жабры выполняют добавочные функции по транспортировке частиц пищи с током воды к ротовому отверстию, а у самок используются как выводковая полость для развития личинок.

*Разделение функций и органов* можно проиллюстрировать распадением единого непарного плавника, характерного для далеких предков всех рыб (единая кожная складка по боку тела), на ряд самостоятельных плавников, обладающих определенными частными функциями: передние и брюшные плавники становятся в основном рулями глубины и поворотов. Одним из специальных случаев проявления этого способа служит принцип фиксации фаз в функционировании того или иного органа. Например, известно, что стопоходящие животные при беге часто поднимаются на пальцы. При возникновении пальцехождения у копытных млекопитающих происходит как бы фиксация лишь одной из промежуточных фаз, характерных для движения предковых форм.

*Смена главной функции* – один из наиболее общих способов эволюции органов. У ряда насекомых яйцеклад превращается в жало; главная функция, первично связанная с размножением, замещается функцией защиты. Ярким примером смены функций служит дифференцировка конечностей у десятиногих раков. Первоначально главной функцией всех конечностей была плавательная, а второстепенными – ходильная и хватательная. В процессе эволюции происходит расширение функций всех конечностей. При этом у части ног происходит смена главной функции – часть головных и передние грудные пары ног приобретают функции хватания и жевания как главные. Брюшные конечности, оставаясь в основном плавательными, служат для вынашивания икры.

#### ***9.4 Взаимосвязь преобразования органов в филогенезе***

Сложность эволюционных взаимоотношений органов и систем видна при анализе принципов замещения, гетеробатмии и компенсации функций.

*Замещение органов и функций.* Замещение органов происходит в том случае, если в процессе эволюции один орган исчезает, а его функцию у потомков начинает выполнять какой-либо иной орган или структура. Примером замещения (*субституции*) органов является

замена хорды сначала хрящевым, а затем и костным позвоночником. У растений принцип субституции прослеживается при образовании филлодиев и филлокладиев из черешков и стеблей у кактусоподобных форм: функция фотосинтеза переходит от листьев к стеблям. Примером субституции может служить возникновение своеобразного способа дыхания посредством сети кровеносных сосудов на пальцах у безлегочных саламандр. Функция дыхания, важная для организма, сохраняется, и кислород поступает в кровь этих животных, но не через легкие или жабры, а через иные анатомические образования.

*Гетеробатмия.* Этот способ преобразования органов отражает часто встречающийся в природе неодинаковый темп эволюции органов и означает разный эволюционный уровень развития различных частей организма (А. Л. Тахтаджян). В организме существуют органы и целые системы органов, сравнительно слабо связанные между собой функционально (например, система органов движения и органов пищеварения и др.). Связь органов движения с органами опоры в эволюции животных, например, более тесная, чем органов движения с органами внутренней секреции, а у растений между эволюцией спорангиев и гаметангиев, проводящей системы стебля и цветка, тычинок и плодов нет ясно выраженных функциональных соотношений. Эти системы органов относятся к разным координационным цепям в эволюции, они могут меняться относительно самостоятельно.

В целом такое положение ведет к возможности осуществления разных темпов специализации систем органов в организме. Процесс эволюции, ведущий к возникновению такого положения, обычно называется *мозаичной эволюцией*, а результаты такой эволюции – *гетеробатмией* (эволюционной «разноступенчатостью» отдельных систем органов).

*Компенсация.* Принципиально сходные с гетеробатмией явления наблюдаются и в эволюции каждой крупной системы органов: быстрое изменение одних органов может компенсировать (с позиций новых требований среды и соответственно действия естественного отбора) длительное отставание темпов изменения других органов той же системы (Н. Н. Воронцов).

Н. Н. Воронцов расширил границы применения принципа компенсации функций. Он показал, что путем компенсации организм может избежать некоторых ограничений, связанных со снижением мульт-

тифункциональности. Это достигается за счет развития механизма осуществления утерянной функции другой морфофункциональной системой. Например, птицы в процессе филогенеза утратили зубы. Это обеспечило уменьшение массы скелета, что важно для полета, но в то же время ограничило спектр кормов: птицы лишились способности измельчать грубые корма. Однако у многих групп птиц утрата зубов компенсировалась развитием мускулистого желудка, в который птицы (например, куриные) заглатывают камешки, что обеспечивает перетирание пищевых частиц. Благодаря такой компенсации функций снижения мультифункциональности организма в целом не происходит.

Можно сказать, что всякая живая форма представляет мозаику из примитивных и продвинутых признаков, более и менее специализированных черт. Такое положение возникает в результате неизбежно неодинакового давления отбора на разные системы органов и отдельные структуры.

*Координации (филетические корреляции).* В филогенезе, так же как в онтогенезе, целостность организма поддерживается системой внутриорганизменных связей. Связные изменения органов и их систем в ходе исторического развития были названы филетическими корреляциями, или координациями. Координации, так показано И. И. Шмальгаузенем, основываются на корреляциях индивидуального развития. Следовательно, только перестройка онтогенетических корреляций обеспечивает координированное преобразование органов в филогенезе. Поэтому онтогенетические корреляции и координации тесно связаны между собой, но нетождественны друг другу. Различают три основных типа координации: биологические, топографические и динамические.

Взаимозависимые изменения органов, которые определяются не непосредственной необходимостью сосуществования их в одном организме, а через окружающую среду, называются *биологическими координациями*. Примером биологических координаций может служить связь редукции конечностей наземных позвоночных с удлинением тела за счет возникновения добавочных позвонков при переходе от хождения к ползанию. Эта координация наблюдается у змей, безногих ящериц и безногих амфибий.

Биологические координации довольно легко возникают и так же легко разрушаются при изменении внешних условий, когда группа в процессе филогенеза попадает в другую среду обитания. Тем не менее биологические координации накладывают некоторые ограниче-

ния на возможности перестройки признаков организма. Понятно, что редукция конечностей у ползающих амфибий или рептилий вызывает удлинение, а не укорочение позвоночника, тогда как тела позвонков уменьшаются, что увеличивает гибкость позвоночника.

Описанные А. Н. Северцовым *топографические координации* – пространственные связи органов, которые координировано меняются в филогенезе, хотя и не объединены непосредственно друг с другом единой функцией. К этому типу координаций можно отнести соотношения формы и размеров костей крыши черепа позвоночных (кости должны между собой соприкасаться). К таким зависимостям относятся и соотношения размеров, и расположения органов в полости тела. Подобные связи существуют на протяжении длительных этапов филогенеза.

В ряде случаев удастся проследить процесс становления топографических координаций. Так, у амфибий мозг еще свободно лежит в черепной коробке и согласованности его формы с объемом черепа нет. У рептилий форма мозга более точно соответствует размерам черепа, тогда как у птиц и млекопитающих мозг уже заполняет всю черепную коробку. Это соотношение наиболее выражено у высших гоминид и человека, где по изменениям формы и размеров мозговой полости черепа можно точно судить о форме и размерах самого мозга и даже о расположении его нейронных полей.

Однако основное значение в поддержании целостности организма в филогенезе имеет третий тип координаций, которые были названы А. Н. Северцовым *морфофизиологическими*, а И. И. Шмальгаузенем – *динамическими*. Динамические координации – соотносительные изменения функционально связанных между собой органов и их систем. Наиболее общей динамической координацией служит обмен веществ, равно определяемый всей организацией особи и ее положением в среде. Имеется немало примеров систем, тесно связанных единой функцией. Так, хорошо известна координированность развития рецепторов и соответствующих центров нервной системы. Другим примером может служить динамическая координация, наблюдаемая в филогенезе выделительной системы. У животных с незамкнутой кровеносной системой, где функции крови выполняет целомическая жидкость, органы выделения представлены лишь нефридиями. Развитие замкнутой кровеносной системы в ряду вторичноротых связано с появлением почек.

Координации, повышая целостность организма и, следовательно, его адаптивность, одновременно представляют собой некоторые струк-

турные ограничители, накладываемые организмом на возможности перестройки его частей. Может сложиться впечатление, что координации снижают скорость эволюции. Подобные высказывания можно найти и у И. И. Шмальгаузена (1969). Однако в действительности интегрированность организма не вызывает снижения темпов эволюции. Поскольку координации приводят к уменьшению автономности преобразований отдельных признаков, любое изменение одного из органов заставляет меняться всю координационную систему. Таким образом, чем выше степень интегрированности организма, тем быстрее происходит преобразование его организации. Иными словами, координации накладывают ограничения на направления эволюции, но не замедляют ее.

### ***9.5 Формы эволюционного прогресса***

Чаще всего выделяют следующие основные формы прогрессивного развития филетических групп: прогресс неограниченный, биологический, групповой и биотехнический.

*Неограниченный прогресс* – наиболее общая форма прогресса. Его содержание составляет объективно осуществленное в условиях Земли развитие от простейших живых существ до человеческого общества.

Известно, что с течением времени биосфера значительно усложняется, что неизбежно ведет к усложнению среды для каждой группы организмов. И на этом фоне появляются новые группы организмов, сначала малочисленные и незаметные, но через некоторое время они становятся господствующими формами. Так было с бесчелюстными в силуре, рыбами – в девоне, земноводными в каменноугольном периоде, пресмыкающимися – в перми, млекопитающими – в кайнозое.

Для завоевания господствующего положения в биосфере появившиеся группы должны успешно конкурировать с прежними видами, обладать в каждом случае определенными особенностями, обеспечивающими им преимущество. Группы, в эволюции которых преобладали частные приспособления, шли по пути все более узкой специализации; таких было большинство. Наряду с ними в биосфере появлялись группы, признаки которых, первоначально возникшие как частные приспособления, в дальнейшем были перспективными и пригодными для жизни в разнообразных условиях. Они постоянно увеличивали свою независимость от прежних условий существования.



Главная причина «застоя» группы на пути неограниченного прогресса – это приобретение узкоспециализированных признаков. Отсутствие же узкой специализации прямо определяется частой сменой условий среды: она не позволяет осуществиться глубокой специализации органов и систем.

Продвижение по пути неограниченного прогресса связано не только с морфофизиологическими изменениями особей, но и с изменениями структуры популяции. Среди одноклеточных организмов связи между особями внутри популяции слабы. Каждая особь выступает как бы самостоятельно, реагирует на любые изменения среды без связи с другими. При возникновении стада или любой другой сложной структуры популяции реакция отдельной особи на изменение среды бывает неодинаковой (например, защита от врагов и добыча пищи не падают в полной мере на молодых особей). Суть такой сложной структуры популяции – в переходе от непосредственных связей каждой особи со средой ко все более опосредованным. В то же время все более усложняющиеся отношения популяции с внешней средой увеличивают относительную независимость особи от ее случайных, неблагоприятных влияний. Степень «овладения» окружающим миром поэтому может служить одним из критериев при сравнении групп, шедших по пути неограниченного прогресса.

Итак, увеличение относительной независимости от прежних условий существования, освоение новых (более разнообразных) условий, приобретение группой каких-то новых перспективных особенностей типа ароморфозов, более высокая степень овладения окружающим миром – вот некоторые из главнейших критериев неограниченного прогресса. Другими критериями служат: повышение выживаемости особей, рост объема хранящейся каждой особью информации и совершенствование информационных связей между особями, автономизация онтогенеза, преодоление определенных энергетических барьеров и т. д.

*Биологический прогресс.* Известно много примеров, когда один какой-нибудь вид процветает – широко распространяется, а у другого численность особей сокращается и область распространения постепенно сужается. При неограниченном прогрессе не всегда наблюдается увеличение численности особей в группах. «Низших» организмов часто оказывается значительно больше по абсолютному количеству, чем высокоорганизованных. Высокоорганизованные существа, обладая более совершенными приспособлениями, обеспечи-

вают процветание не увеличением числа особей, а возрастанием выживаемости каждой отдельно взятой особи. Но эта тенденция проявляется лишь при сравнении крупных групп организмов. Успех же конкретного вида в борьбе за существование чаще всего выражается увеличением численности особей в популяциях, числа популяций, расширением ареала вида. Эти особенности и характеризуют биологический прогресс.

Биологический прогресс достигается как усложнением, так и упрощением организации. Здесь нужно подчеркнуть роль А. Н. Северцова, показавшего конкретные пути достижения биологического прогресса посредством таких морфофизиологических изменений, как ароморфоз, идиоадаптация, общая дегенерация.

Увеличение численности вида нельзя рассматривать как абсолютный критерий биологического прогресса. Увеличение числа особей любых видов должно иметь какую-то величину, ограниченную хотя бы пространством Земли. Далекое не просто определить степень биологического прогресса, используя критерий численности при сравнении далеких видов. Естественно, что численность слона несравнима с численностью дизентерийной амебы или домашней мухи. С такими же трудностями мы сталкиваемся при попытке уточнения степени экологического расцвета вида, сравнивая размеры ареала и число подвидов внутри вида. Все эти показатели в качестве критерия биологического прогресса могут быть применены лишь в пределах группы близких видов.

В качестве критерия биологического прогресса внутри семейств и отрядов используется не число особей, а число видов в родах или число родов в разных семействах. Внутри отряда всегда есть отдельные семейства, очень многочисленные по количеству входящих в них родов: внутри семейства отдельные роды резко отличаются по числу входящих в них видов. Группы, выделяющиеся численно в данном таксоне, и будут биологически прогрессивными. Таким образом, важным критерием биологического прогресса оказывается число дочерних форм, образовавшихся из родоначальных групп. Биологический прогресс отражает успех группы в борьбе за существование.

*Групповой (ограниченный) прогресс.* Понятие неограниченного прогресса слишком общо для применения в пределах разных ступеней развития органической природы. Понятие биологического прогресса, позволяя сравнивать отдельные формы по успеху в борьбе за

существование, оставляет вне рассмотрения морфофизиологические особенности особей.

Известно, что каждая крупная таксономическая группа отличается от остальных таких же групп определенным планом строения. Возникновение и совершенствование организации, происходящее в процессе эволюции данной крупной группы, составляет содержание группового прогресса.

Критерием такого прогресса является совершенствование морфофизиологической организации всей группы при сохранении общего строения. Например, критериями группового прогресса для архегониальных растений служат усиление прикрепления к субстрату, переход ведущей роли к спорофиту в онтогенезе, появление сосудов и т. д. Возникновение проводящей системы, эпидермиса, устьичного аппарата, корневой системы имело важное значение для захвата высшими растениями суши. Этот процесс имел бы ограниченные последствия, если бы одновременно с перечисленными изменениями у растений не произошло освобождение процесса полового размножения от наличия капельно-жидкой воды. Подобные изменения дали возможность потомкам примитивных наземных растений расширить среду обитания и привели группу к биологическому прогрессу.

План строения представителей крупных групп, таких, например, как типы, классы, определяет потенциальные возможности группы к дальнейшей эволюции. Например, из животных две группы в наибольшей степени освоили сушу – членистоногие и позвоночные. Хитиновый покров, трахейное дыхание, преобладание врожденных рефлексов над приобретенными (обусловлено особенностями строения нервной системы) жестко определяют организацию членистоногих. В биосфере Земли этот план строения группы обеспечил огромное разнообразие форм членистоногих по отдельным деталям, но объединяемых общими принципиальными чертами строения; численность видов только одной группы членистоногих – насекомых – превышает общее число всех остальных животных на Земле. У позвоночных же основные черты строения (внутренний скелет, развитие центральной нервной системы, преобладание условных рефлексов над безусловными), напротив, оказались менее удачными для создания разнообразия видовых форм, но чрезвычайно перспективными для все возрастающего увеличения степени сложности организации разных групп.

Групповой прогресс определяется не одним признаком, а комплексом их, возникших в процессе эволюции не сразу, а постепенно, на протяжении длительного исторического развития. Например, млекопитающие как группа характеризуются живорождением, теплокровностью, возникновением совершенной терморегуляции, определенным типом строения зубной системы, черепа, специфическим развитием головного мозга и т. д.

*Биотехнический прогресс.* При сравнении филогенетических групп неродственного происхождения можно выделить органы и системы органов, которые с разной степенью эффективности выполняют одни и те же или сходные функции. Биотехнический прогресс выражается в возникновении «биотехнического» совершенства природы. В процессе эволюции наблюдается дифференциация, централизация органов и функций, что приводит в конце концов к более эффективному выполнению функций. При этом нередко бывает и так, что орган какого-либо более древнего вида функционально (с технической точки зрения) оказывается совершеннее, чем соответствующий орган у представителя молодой группы. Так, органы, воспринимающие колебания субстрата у ряда рыб, амфибий и рептилий, в морфофункциональном отношении более совершенны, чем такие же органы у птиц и млекопитающих. Точно так же орган обоняния у ряда членистоногих функционирует во много раз эффективнее аналогичных органов у позвоночных.

Возникновение в процессе эволюции живой природы различных по строению и эффективности структур, связанных с выполнением одной и той же функции, и определяет возможность анализа рядов органов и структур по степени совершенствования. Иногда такой анализ важен для более глубокого изучения эволюции функций и решения чисто практических задач техники.

Основным критерием «биотехнического прогресса» считают энергетические показатели организма, «коэффициент полезного действия» органов. Так, например, при выходе позвоночных на сушу общий план строения глаза сохраняется, но усиливается его разрешающая способность. Если у рыб и земноводных аккомодация глаза происходит путем перемещения хрусталика – линзы, то у рептилий, птиц и млекопитающих вырабатываются механизмы, быстро изменяющие форму хрусталика, что помогает произвести более точную фокусировку изображения меньшими энергетическими затратами. Точно так же переход от стопоходения (у большинства рептилий) к

пальцехождению (у многих млекопитающих) признан более эффективным способом передвижения, так как он обеспечивает совершенство толчковой опоры и увеличение скорости передвижения.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Почему параллелизм и конвергенцию относят ко вторичным формам филогенеза?

2. Объясните, почему сходство зайцеобразных и грызунов не дивергентное, а конвергентное.

3. Приведите примеры ароморфозов позвоночных животных.

4. Приведите примеры алломорфозов среди различных отрядов млекопитающих.

5. В чем сходство и различие между корреляциями и координациями?

6. Приведите примеры компенсации органов и функций у человека.

7. Всегда ли морфофизиологический прогресс сопровождается биологическим прогрессом?

## Глава 10. Соотношение макроэволюции и микроэволюции

### 10.1 Сальтационная концепция макроэволюции

Палеонтологическая летопись часто представляется ученым прерывистой, в ней новые крупные таксоны обычно появляются впервые как бы уже сложившимися – их наиболее древние известные представители уже обладают основным комплексом признаков (общим планом строения) нового отряда, класса и типа. Это побуждало многих палеонтологов (Э. Коп, О. Шиндевольф, А. Б. Ивановский) рассматривать макроэволюцию как качественно особый процесс по отношению к микроэволюции. Эта точка зрения была поддержана также некоторыми генетиками и другими биологами (Ю. А. Филипченко, Р. Гольдшмидт, Л. И. Корочкин), разделяющими позиции мутационизма. Согласно этой концепции микроэволюционные процессы – преобразования генофондов популяций, основанные на малых мутациях и контролируемые естественным отбором, – приводят лишь к формированию новых видов, представляющих частные варианты прежнего плана строения.

Напротив, макроэволюционные процессы преобразуют сам общий план строения, причем эти существенные перестройки организации происходят не постепенно, складываясь из мелких изменений, а сразу – посредством одного или немногих крупных преобразований в ходе смены всего нескольких поколений. Такие скачкообразные преобразования, в результате которых возникают виды с комплексом признаков новых крупных таксонов, называют *сальтациями*, или *макрогенезом*.

Главная проблема, стоящая перед сторонниками сальтационизма, – поиски специфических факторов и механизмов макрогенеза. Для ее решения охотно привлекают самые разнообразные факторы, которые хотя бы в первом приближении кажутся подходящими: *крупные («системные») мутации*, сразу приводящие к значительным изменениям фенотипа; *«взрывы мутаций» в результате различных катастрофических факторов* земного или внеземного происхождения; *«горизонтальный перенос» генетической информации* между разными филетическими линиями; *перестройка ранних стадий онтогенеза*, существенно изменяющая протекание его последующих стадий; разрушение биоценозов в результате катастроф общепланетарного значения и т. п.

Наиболее важным аргументом против существенной роли системных мутаций в макроэволюции является не столько редкость и низкая жизнеспособность таких мутантов, сколько принципиальная невозможность объяснить с их помощью возникновение и гармоничные эволюционные преобразования сложных адаптивных морфофункциональных систем организма, компоненты которых имеют разное происхождение. Так, дыхательная система у высших наземных позвоночных (амниот) включает легкие и их дыхательные пути (развивающиеся в онтогенезе как выросты энтодермального пищеварительного тракта), скелетные и мышечные структуры грудной клетки (мезодермального происхождения); дыхательная система снабжается кровеносными сосудами, ее работа интегрируется нервными центрами головного и спинного мозга. Совершенно очевидно, что никакая макромутация заведомо не может обусловить возникновение такой комплексной гетерогенной системы и ее координированные перестройки при становлении новых типов организации в макрофилогенезе – уже просто потому, что такие комплексы развиваются как в эволюции, так и в онтогенезе из разных зачатков, контролируемых разными генетическими структурами и разными морфогенетическими системами.

В последние десятилетия среди сторонников сальтационизма получили широкое распространение представления о новом факторе макроэволюции – так называемом горизонтальном (или латеральном) переносе генетической информации между разными видами – посредством гибридизации или переноса плазмид (в частности, при вирусной трансдукции). Горизонтальный перенос как фактор макроэволюции привлекателен тем, что одновременно позволяет объяснить и возникновение сальтаций, и происхождение эволюционных параллелизмов. Однако среди факторов горизонтального переноса гибридизация, ведущая к возникновению аллополиплоидов, представляет собой как по своей сущности, так и по результатам микроэволюционный процесс: этим путем могут возникать новые виды, но нет никаких оснований видеть в нем особый способ возникновения крупных таксонов.

Что же касается переноса генетической информации плазмидами, то даже микроэволюционная его роль до сих пор не установлена вполне достоверно. Лабораторные достижения в области генной инженерии не могут служить доказательством реальности подобных процессов в природных условиях. Хотя имеются некоторые сведения о естественном переносе генетической информации между разными видами прокариот, для эукариот убедительных данных такого рода

пока нет. Однако даже если бы такой перенос оказался реальностью, речь может идти лишь о незначительных фрагментах генетического кода. Перенос этим путем от одного вида к другому крупных генетических комплексов, обеспечивающих формирование сложных фенотипических структур, представляется совершенно невозможным, поскольку такие структуры образуются в результате сложных взаимодействий разных морфогенетических систем, контролируемых многими генами, зачастую имеющими разную локализацию в геноме, причем фенотипический эффект любого гена в значительной степени определяется его генетическим окружением.

По мнению некоторых ученых, можно избежать этих трудностей, если заменить макромутации или горизонтальный перенос наследственной информации в роли основных факторов макрогенеза на «преобразования онтогенеза», происходящие за столь же краткие эволюционные сроки, то есть в пределах смены немногих или даже всего двух поколений. При этом полагают, что в основе такого изменения онтогенеза могут лежать мутации, которые существенно не нарушают интеграцию генома, но их эффект начинает проявляться уже на ранних стадиях онтогенеза, и вследствие этого они оказывают влияние на различные морфогенетические системы, приводя тем самым к значительным перестройкам фенотипа.

Однако и в этом случае не удастся преодолеть трудностей, стоящих перед теорией макрогенеза. Любое наследственное изменение онтогенеза может возникнуть лишь в результате соответствующей мутации. О масштабе мутации приходится судить по ее фенотипическим результатам независимо от того, произошло ли при этом значительное изменение самого генома или нет. Поэтому все сказанное выше о макромутациях остается в силе и для «изменений онтогенеза». Хотя данная мутация не нарушает интеграцию генома, при ее значительном фенотипическом эффекте очень велика вероятность губительных нарушений интеграции тонко скоординированных морфогенетических систем развивающегося организма.

Начиная с Э. Кона (1887) для объяснения механизма сальтационных изменений в макрофилогенезе пытались привлекать онтогенетические гетерохронии, особенно педоморфозы. Вероятно, гетерохронии развиваются за относительно краткие (в масштабах макроэволюции) сроки, но чем больше систем организма подвергается гетерохрониям, тем больше регуляторных генов должны подвергнуться му-



тациям. В некоторых случаях эти эволюционные перестройки онтогенеза действительно сыграли важную роль в формировании организации крупных таксонов (аппендикулярии среди низших хордовых, голосеменные и покрытосеменные растения). Однако педоморфозы и другие гетерохронии не могут претендовать на роль универсального механизма макроэволюции, поскольку, в сущности, они представляют собой не способ возникновения качественных новообразований, а некоторую перекомбинацию уже существовавших особенностей организации разных стадий онтогенеза. Педоморфоз позволяет избавиться от специализированного состояния признаков взрослых стадий, выводя на онтогенетический уровень взрослого фенотипа ювенильные, личиночные, зародышевые признаки – обычно более пластичные, чем соответствующие особенности взрослой стадии.

К сальтационной концепции примыкают взгляды сторонников неокатастрофизма, которые видят причину радикальных изменений биосферы Земли в глобальных катастрофах, приводивших к гибели значительную часть существовавших прежде видов организмов и стимулировавших «взрывную» эволюцию других видов. Причины подобных катастроф указывались самые разные: усиление вулканизма, возрастание фона космической радиации из-за относительно близкой к Солнечной системе вспышки сверхновой звезды, столкновение Земли с астероидом или кометой и т. п. В более новых вариантах гипотез предполагают не прямое, а косвенное влияние космических факторов на биосферу: кризисные условия приводят к распаду экосистем, что, по мнению *В. А. Красилова*, приводит к снижению конкуренции и повышает шансы на выживание макромутантов – «многообещающих уродов», по *Р. Гольдшмидту*.

С позиций неокатастрофизма невозможно объяснить, почему при предполагаемых глобальных катастрофах одни виды подвергались быстрым и значительным преобразованиям, другие вымирали, а третьи, жившие в тех же местообитаниях и подвергавшиеся воздействию тех же самых факторов, оставались неизменными. Например, рубеж мезозойской и кайнозойской эр преодолели такие группы, как костистые рыбы, черепахи, ящерицы, змеи, отряды птиц и млекопитающих и т. д.

Распад экосистем в кризисных условиях не может приводить к снижению конкуренции и повышать шансы на выживание макромутантов, поскольку значительное ухудшение условий существования неизбежно должно привести к противоположному результату – резкому обострению борьбы за существование и, в частности, к обострению конкуренции из-за нарастания дефицита необходимых ресурсов. Всякого рода кризисные ситуации приводят к возникновению катастрофического отбора, благоприятствующего выживанию и размножению особей данного вида, наиболее устойчивых к экстремальным условиям. Катастрофический отбор должен выбраковывать макромутантов, у которых нарушения интеграции систем организма неизбежно снижают жизнеспособность, особенно эффективно.

Ко всему прочему, макроэволюционные преобразования, приводящие к формированию основного комплекса признаков новых крупных таксонов, не проявляют обязательной приуроченности к эпохам биосферных кризисов. В середине мезозоя, когда на Земле не было катастрофических изменений, сформировалась организация таких крупных таксонов, как тип Диатомовые водоросли, класс Покрытосеменные растения, класс Птицы и подклассы Сумчатые и Плацентарные млекопитающие. Очевидно, возникновение новых крупных таксонов может происходить при относительно стабильных условиях, исторически предшествуя радикальным перестройкам экосистем.

Представления о сальтациях (какими бы причинами эти сальтации не объясняли) вступают в очевидное противоречие с реально наблюдаемыми (по палеонтологическим данным) темпами макрофилогенеза. Для всех групп животных и растений, ранние этапы эволюции которых с достаточной полнотой представлены в палеонтологической летописи, быстрота формирования нового типа организации относительна – обычно этот процесс занимает несколько десятков миллионов лет. Очевидно, здесь не может идти и речи о сальтации, происходящей в пределах смены немногих поколений. Таким образом, по общей совокупности современных данных сальтационизм представляется лишенным серьезных оснований.

## ***10.2 Редукционистская концепция макроэволюции***

Согласно редукционистской концепции, нет никаких особых факторов и механизмов макроэволюции, отличающихся от микроэволюционных. Макроэволюция здесь полностью сводится (редуцируется) к микроэволюционным изменениям, являясь лишь их обобщенной картиной, рассматриваемой в широкой исторической перспективе (Д. Симпсон, Б. Ренш, Э. Майр и др.). Эта концепция имеет в основном генетико-экологический характер, а в методологическом отношении является приложением к анализу эволюционного процесса принципа редукционизма, утверждающего полную сводимость (редукцию) свойств любой системы к свойствам ее элементов и следующую отсюда возможность обратного выведения свойств системы из свойств ее элементов.

Основываясь на этом принципе, полагают, что все явления, процессы и закономерности макрофилогенеза полностью сводятся к микроэволюционным процессам, то есть обусловлены действием элементарных эволюционных механизмов в пределах видовых популяций. Действительно, совокупность основных эволюционных факторов – мутационного процесса и естественного отбора в изменяющихся условиях внешней среды – необходима и достаточна для приспособительной эволюции организмов; влияние дополнительных эволюционных факторов (конкуренция, гибридизация, изоляция популяций, колебания их численности, дрейф генов) обуславливает все разнообразие микроэволюционных процессов, ведущих к видообразованию. Некоторые закономерности и правила, обнаруживающиеся в макрофилогенезе, также находят удовлетворительное объяснение в кумулятивном (накапливаемом) действии естественного отбора, интегрирующем результаты микроэволюционных изменений.

Так макроэволюционный принцип независимой эволюции отдельных признаков обусловлен дискретностью наследственной информации и мутационного процесса: эволюционные изменения разных признаков могут происходить независимо друг от друга в той мере, в которой они кодируются разными комплексами генов и контролируются разными морфогенетическими системами, не связанными корреляциями. Следствием принципа независимой эволюции отдельных признаков является мозаичная эволюция – соединение в организации промежуточных форм, как в мозаике, примитивного состояния одних признаков и продвинутого – других. Классическим примером мозаич-

ной формы является археоптерикс. При параллельной эволюции нескольких родственных филетических линий нередко в разных линиях эволюционно обгоняют друг друга разные признаки, то есть у различных видов возникают разные мозаичные комбинации признаков – явление, названное *О. Абелем* «*перекрест специализаций*».

С позиций редукционистской концепции легко находит объяснение и адаптивная радиация. Эта закономерность макрофилогенеза определяется действием на популяции дизруптивного отбора, благоприятствующего разным направлениям изменчивости и приводящего к распадению первоначального генофонда на несколько дочерних. Адаптивной радиации способствуют также такие дополнительные микроэволюционные факторы, как конкуренция, изоляция популяций, колебания их численности и дрейф генов.

В механизмах наследственности и морфогенеза коренится также сущность закона необратимости эволюции. Появление нового или исчезновение старого наследственного признака прежде всего связано с возникновением мутации определенного гена, а для подавляющего большинства сколько-нибудь сложных структур и функций – с перестройкой целых генетических систем, их контролирующих. При закреплении нескольких последовательных изменений, не связанных общим геном-регулятором и не входящих в одну морфогенетическую систему, вероятность возникновения совпадающих обратных изменений всех затронутых элементов, относящихся к разным генетическим и морфогенетическим системам, очевидно, исчезающе мала. Такой возврат для организма в целом практически невозможен, как это и констатирует *закон Л. Долло*.

Следует, однако, отметить, что формулировка Долло излишне абсолютизирована, не допуская никакой реверсии не только для целых организмов, но и для отдельных их признаков. В действительности по отношению к отдельным признакам организма реверсия к предковому состоянию, утраченному в предшествующей эволюции, в некоторых случаях возможна. Во-первых, могут происходить обратные мутации отдельных генов. Разумеется, при этом возврат фенотипического признака к утраченному предковому состоянию возможен обычно лишь на уровне микроэволюции – если в генотипе еще не закрепились другие мутации, которые могут сказаться на фенотипическом проявлении данного гена. Если же такие мутации закрепились, то при возврате гена к первоначальному состоянию его фенотипический эффект в новой генетической среде будет совсем иным, чем у предков данного организ-

ма. Во-вторых, возврат отдельных признаков к предковому состоянию может быть достигнут при так называемой реализации латентных (скрытых) потенций генома. В этом случае гены (или полигенные системы), контролировавшие какие-то признаки у предков, сохраняются и у потомков, но их действие блокируется влиянием геном-модификаторов или других морфогенетических систем. В результате предковый признак в фенотипе не проявляется, хотя в геноме сохраняются структурные гены, ответственные за его развитие.

Следовательно, геном сохраняет латентную потенцию к формированию исчезнувшего фенотипического признака, характерного для предков данного организма. В таком латентном состоянии признак может сохраняться в генофондах последовательных поколений, вероятно, очень долго. Спустя ряд поколений действие факторов, блокирующих морфогенез латентного признака, может быть снято. На уровне генома это происходит благодаря репрессии соответствующего гена-модификатора, а в ходе морфогенеза – в результате взаимодействия разных морфогенетических систем; последнее может произойти даже под влиянием внешних факторов, воздействующих на протекание морфогенетических процессов. Тогда давно исчезнувший признак предков вновь проявится в фенотипе потомка. Вероятно, таков механизм развития некоторых *атавизмов*.

Эволюционная реверсия по отдельным признакам возможна также благодаря пedomорфозам. Для отдельных органов, эволюционные преобразования которых осуществлялись путем анаболии, в эмбриональном состоянии сохраняется некоторое сходство с состоянием соответствующих структур у предков (рекапитуляция). Пedomорфоз «выводит» эмбриональные признаки на уровень взрослого состояния. Тогда эмбриональные рекапитуляции также становятся признаками взрослого организма, и состояние соответствующих органов оказывается близким к таковому у далеких предков.

Таким образом, в рамках редуccionистской концепции получают удовлетворительное объяснение такие характеристики макроэволюции, как независимая эволюция признаков, мозаичная эволюция, адаптивная радиация, необратимость эволюции целостных организмов и возможность частичной реверсии отдельных признаков. Однако редуccionистская концепция недостаточна для решения основных проблем макроэволюции – ее пульсирующих темпов, направленного характера и морфофизиологического прогресса. Это не означает, что макроэволюция является особым процессом, происходящим незави-

симо от микроэволюции, как это утверждают сторонники сальтационизма. В каждый исторический момент в любом филогенетическом стволе происходят только микроэволюционные изменения, весьма разнообразные, но сами по себе ведущие лишь к более или менее быстрому обособлению новых филогенетических линий, то есть более или менее быстрому видообразованию. Однако организация макроэволюции не сводится к совокупности микроэволюционных изменений – в том же смысле, в каком не сводятся свойства любой целостной системы, имеющей определенную организацию, к свойствам ее отдельных элементов.

### ***10.3 Системная концепция макроэволюции***

В основе этой концепции лежит методологический подход, обоснованный *В. А. Энгельгардтом* и получивший название *интегратизм*. Интегратизм использует результаты редуccionистского подхода, являясь в определенном смысле его дальнейшим развитием и представляя собой анализ механизмов, обеспечивающих интеграцию структурных элементов в целостную систему. Всякая целостная система является не просто суммой каких-то структурных элементов, но результатом их интеграции, то есть такого объединения, при котором свойства системы, основанные на особенностях ее организации, качественно отличаются от свойств элементов. При интеграции некоторые свойства элементов утрачиваются или преобразуются, формируя системные связи и новые системные свойства.

Согласно системной концепции, микроэволюционные изменения являются структурными элементами эволюционного процесса, а макроэволюция – системно организованный процесс, организация которого выражается в его историчности и определенных закономерностях, отсутствующих в микроэволюционных изменениях. В соответствии со сказанным макроэволюция представляет собой не просто сумму микроэволюционных изменений, но результат их интеграции.

Определенная интеграция микроэволюционных изменений осуществляется естественным отбором, который формирует на их основе приспособления организмов к условиям изменяющейся внешней среды. Но отбор не может сам по себе обусловить такие проявления организации макроэволюции, как ее пульсирующие темпы и направленный характер. Эволюция представляет собой преобразования всех уровней организации живых систем – от молекул биоорганических

соединений до биосферы в целом. В этой сложной иерархии разных уровней и биологической организации особое место занимают целостные организмы, обладающие наиболее жесткими внутренними связями среди обособленных биологических систем (организмы – популяции – биологические виды – экосистемы – биосфера).

Важнейшую роль организационной основы живых существ для определения направлений эволюционных преобразований подчеркивал еще Ч. Дарвин, указавший, что «при определении характера вариации, организация или строение существа, испытывающего влияние, обыкновенно бывает гораздо более важным элементом, чем характер изменяющихся условий. Доказательством служит появление почти сходных изменений при различных условиях и появление различных изменений при условиях, по-видимому, одинаковых. Мы имеем еще лучшее доказательство в том, что близко параллельные разновидности часто получаются от самостоятельных рас или даже от самостоятельных видов, а также в частом повторении одного и того же уродства у одного и того же вида».

Понимание эволюционной роли организационной основы целостного организма связано с проникновением в биологию системного подхода на основе работ *Л. Берталанди* и *И. И. Шмальгаузена* в 30-е гг. XX в. Разнообразные биологические системы относятся к двум основным категориям, различающимся общим характером своей дифференциации и интеграции, который определяется, с одной стороны, степенью разнокачественности системных элементов, с другой же – степенью жесткости связей между ними.

*Корреляционные*, или жесткие, системы состоят из разнокачественных элементов, объединяемых жесткими связями – корреляциями. В таких системах изменение одного элемента сопровождается соответствующими изменениями других. К этой категории принадлежат целостные организмы и большинство внутриорганизменных систем, образующих иерархию, в которой системы низших рангов являются элементами систем более высокого ранга (клетки – органы – морфо-функциональные адаптивные комплексы и системы органов). В целостном организме формируются специальные интегрирующие системы: у многоклеточных животных – нервная, сосудистая и эндокринная, причем нервная система является общим интегрирующим центром; в клетке аналогичную роль играет ядро.

*Стохастические*, или *дискретные*, или корпускулярные, системы состоят из многочисленных взаимозаменяемых элементов, связи между которыми лабильны, то есть неустойчивы, не жестки. В таких

системах нет общего интегрирующего центра; утрата или изменение отдельных элементов не влечет за собой обязательных коррелятивных изменений других элементов. При отсутствии жестких внутрисистемных связей и большом количестве элементов в стохастических системах причинные взаимосвязи выявляются в виде стохастических (вероятностных) процессов. К этому типу относится большинство надорганизменных биологических систем – популяции, биологические виды, экосистемы и т. п. Только в стохастических системах может действовать естественный отбор, который, как известно, сам является вероятностным фактором.

Нужно отметить, что между жесткими и стохастическими системами нет резких границ. Во внутриорганизменных корреляционных системах кроме характерных для них жестких связей между некоторыми элементами могут существовать лабильные связи, наряду с разнокачественными присутствуют и множественные взаимозаменяемые элементы (например, многочисленные клетки разных типов, имеющиеся в любом органе многоклеточного организма). С другой стороны, и в некоторых надорганизменных дискретных системах возникает некоторая дифференциация элементов, например, в биоценозах разные виды занимают различные экологические ниши и разное положение в трофических цепях. Соответственно связи между ними приобретают некоторые черты корреляционных: изменения одного элемента сказываются на других. В целом степень жесткости связей между элементами системы пропорциональна степени дифференциации и соответствующему возрастанию сложности и упорядоченности системной организации. По этим показателям организменные системы значительно превосходят надорганизменные. Особенно отчетливо это различие проявляется при сравнении целостного организма и популяции.

Согласно системной концепции, *микроэволюция представляет собой итог стохастических процессов в популяциях, и ее специфика определяется свойствами последних. Напротив, возникновение проявлений организации макроэволюции связано с жесткими биологическими системами и в первую очередь с целостным организмом.*



## Вопросы для самоконтроля

1. Какие палеонтологические факты служат основой для развития сальтационных идей?
2. Что понимают под горизонтальным переносом генов? Какое эволюционное значение имеет этот процесс?
3. Какие генетико-эволюционные данные опровергают сальтационную концепцию?
4. Раскройте суть редуccionистской концепции соотношения микроэволюции и макроэволюции.
5. Можно ли объяснить явление адаптивной радиации действием дизруптивного отбора? Почему?
6. На каких методологических принципах основана системная концепция макроэволюции?

## Глава 11. Происхождение и эволюция человека

### 11.1 Положение человека в системе животного мира

Появление в процессе эмбрионального развития человека хорды, жаберных щелей в полости глотки, дорсальной полый нервной трубки, двусторонней симметрии в строении тела определяет принадлежность человек к *типу Хордовых (Chordata)*. Развитие позвоночного столба, сердца на брюшной стороне тела, наличие двух пар конечностей – к *подтипу Позвоночных (Vertebrata)*. Теплокровность, наличие волос свидетельствует о принадлежности человека к *классу Млекопитающих (Mammalia)*, развитие детеныша внутри тела матери и питание плода через плаценту – к *подклассу Плацентарных (Eutheria)*. Человек относится к *отряду приматов (Primates)*, о чем свидетельствуют такие признаки как конечности хватательного типа, ногти на пальцах, хорошо развитые ключицы, способность кисти к пронации и супинации, обычно один детеныш. Принадлежность человека к *подотряду настоящих обезьян (Anthropoidea)* определяет наличие двух верхних и двух нижних резцов, трех и более бугров на коренных зубах, незамкнутых колец трахеи, простой матки у самок, гемохориальной плаценты, хорошее развитие мимической мускулатуры. О принадлежности к *надсемейству человекообразных обезьян (Hominoidea, или Anthropomorpha)* свидетельствуют папиллярные узоры на пальцах, редукция хвостового отдела позвоночника, наличие аппендикса, большое число извилин головного мозга; к *семейству Hominidae, роду Homo* – объем мозга выше 900 см<sup>3</sup>, прямохождение, изгибы позвоночника, членораздельная речь, малый размер клыков и другие социобиологические признаки.

Человек относится к отряду приматов, и эволюционная история человека есть часть филогенеза этой группы. Среди общих признаков приматов можно найти предпосылки для развития особенностей строения, физиологии и поведения человека. Приматов можно кратко охарактеризовать как группу лесных теплолюбивых плацентарных млекопитающих, приспособившихся к лазающему древесному образу жизни, сохранив достаточно примитивную основу организации. Примитивные черты в строении приматов проявляются в сохранении ими пятипалой конечности, опирающейся при ходьбе на всю ступню (плантиградность); в сохранении ключиц, которые утрачиваются при совершенствовании бега, в отсутствии специализации питания (большинство

приматов всеядны и питаются как растительной, так и животной пищей). Сохранение некоторых примитивных признаков и отсутствие узкой специализации соответствующих органов способствовали высокой эволюционной пластичности приматов, проявивших в ходе своего филогенеза способность адаптироваться к самым различным условиям существования и способам использования природных ресурсов.

Важнейшие особенности приматов связаны с развитием приспособлений к древесной лазающей жизни. Прежде всего это совершенствование хватательной способности конечностей, с которым связано приобретение возможности вращать кисть и предплечье вокруг их продольной оси (способность к пронации и супинации кисти, то есть к ее вращению ладонью вниз и вверх), а также развитие противопоставления больших пальцев всем остальным, облегчающего хватание. Эти приспособления значительно увеличили общую манипулятивную способность конечностей, то есть способность различным образом действовать с удерживаемым пальцами предметом.

Лазание по веткам требует хорошо развитого осязания – для исследования поверхности опоры. В связи с этим на концевых фалангах пальцев развились мясистые пальцевые подушечки, кожа которых богата осязательными тельцами и нервными окончаниями, а когти преобразовались в ногти с плоской и тонкой когтевой пластинкой, защищающей конец пальца лишь сверху. Но самую важную роль среди органов чувств при лазании приобретают глаза, поскольку прыжки с ветви на ветку требуют объемного (стереоскопического) зрения с точной оценкой расстояний и надежности опоры. Развитие стереоскопического зрения достигается перемещением глаз на переднюю (лицевую) поверхность головы, их сближением и все большим перекрыванием полей зрения. С другой стороны, на деревьях падает роль обоняния. Соответственно орган обоняния у приматов подвергается некоторой редукции.

Чрезвычайно важные изменения, связанные с адаптацией к лазанию, произошли в центральной нервной системе. Передвижение по веткам представляет собой один из наиболее сложных способов локомоции, требующий точной оценки расстояний и качества опоры и соответствующей коррекции движений. Все это требует высокого совершенства функций центральной нервной системы – как в анализе непрерывно меняющейся обстановки, так и в осуществлении тонкого мышечного контроля разнообразнейших оттенков движений и положения тела. При совершенствовании всех указанных функций есте-

ственный отбор благоприятствовал прогрессивному развитию головного мозга, особенно коры больших полушарий, в которой формируется сложная система борозд и извилин (у низших приматов кора имеет гладкую поверхность), а также мозжечка. Увеличение относительного и абсолютного размера головного мозга возможно только при соответствующих изменениях пропорций черепа, в котором относительно увеличивалась мозговая коробка и уменьшался челюстной отдел.

Кочевая жизнь на деревьях, которую ведет большинство обезьян, не позволяет самкам иметь одновременно много детенышей, так как они, цепляясь за шерсть матери, сковывают ее движения. Поэтому отбор благоприятствовал тенденции к уменьшению числа детенышей у приматов до 1-2 на самку за одну беременность. Для компенсации малочисленности потомства у обезьян сформировались сложные формы родительского поведения, обеспечивающие длительный уход за детенышами и защиту их родителями. Результатом уменьшения числа детенышей была и редукция числа млечных желез до единственной грудной пары.

Очень важной характеристикой приматов является их общественный (стайный) образ жизни. Эффективная организация жизни стаи требовала развития особых (социальных) форм поведения. Наиболее жизнеспособными оказывались те стаи, в которых наследственно закреплялись такие формы поведения, которые обеспечивали снижение взаимной агрессивности и помощь более слабым животным в своей стае. Усложнение поведения в результате общественной жизни требовало, с одной стороны, дальнейшего совершенствования головного мозга, с другой – развития системы сигналов, которая позволила бы передавать необходимую информацию между разными членами стаи.

Таким образом, давление отбора в направлении совершенствования высшей нервной деятельности, ориентации в пространстве, манипулятивных способностей конечностей и социального поведения, то есть в конечном итоге в направлении формирования важнейших особенностей человека, определялось спецификой организации и образа жизни приматов.

## 11.2 Ранние этапы эволюции приматов

Древнейшие примитивные приматы возникли, очевидно, еще в конце мелового периода, а их дальнейшая эволюция протекала на протяжении всей кайнозойской эры. Предками приматов, как и других плацентарных млекопитающих, были, по-видимому, древнейшие из плацентарных насекомоядных – эндотерии, остатки одного из представителей которых были найдены в верхнеюрских и нижнемеловых отложениях в горах Лаоса, Северо-Восточном Китае. Из поздне меловых отложений известны ископаемые останки животных, которых ряд палеонтологов рассматривает уже в качестве примитивных приматов. Это были *пургатории* (*Purgatorius*) – мелкие зверьки с признаками приспособлений к лазающей древесной жизни. Вероятно, они имели ночную активность, как и другие мезозойские млекопитающие, и питались насекомыми и плодами деревьев.

К основанию эволюционного ствола приматов близки *тупайи* (*Tupaiaidae*), обитающие ныне в тропических лесах Малайского полуострова и Филиппинских островов. Из самых нижних горизонтов палеоцена известны остатки *лемуров* (*Lemuroidea*) – наиболее примитивной группы среди современных приматов. Лемуры ныне обитают в тропических лесах Мадагаскара, Африки и Южной Азии. Они ведут сумеречный и ночной древесный образ жизни. От каких-то примитивных лемуров в первой половине палеогена возникли настоящие обезьяны – антропоиды (*Anthropoidea*). Вероятно, их обособление от лемуров было связано с переходом к дневной активности, сопровождавшимся усилением роли зрения, увеличением размеров и совершенствованием строения головного мозга, развитием стайного образа жизни и связанных с ним социальных форм поведения.

По мнению ряда антропологов, от общего корня с антропоидами произошли *долгопяты* (*Tarsioidae*), – своеобразная обособленная группа ночных насекомоядных приматов, в организации которых причудливо сочетаются примитивные и специализированные черты.

Древнейшие (фрагментарные) остатки антропоидов известны из среднеэоценовых отложений Алжира (*Algeripithecus*); верхнеэоценовых слоев Бирмы и Египта. Из нижнего олигоцена Файюма (Египет) по фрагменту нижней челюсти известен *апидиум* (*Apidium phiomense*). *Ореопитек* (*Oreopithecus bambolii*) известен по фрагментам нижней и верхней челюстей из нижнего плиоцена Тосканы (Италия) и Бессарабии. Апидиум и ореопитек относятся к подсемейству мартышковых.

Прочие ископаемые мартышковые обезьяны относятся к макакам и павианам, некогда более широко распространенным по Старому Свету: остатки макак из плиоценовых слоев известны во Франции, Индии, Китае, из плейстоценовых – в Италии, Германии, о. Сардиния, в Северной Африке (Алжир) и на острове Ява; павианы известны из плиоценовых слоев Африки (Алжир, Египет) и Азии (Индия, Китай), из плейстоценовых – в Индии.

*Мезопитек (Mesopithecus pentelici)* известен по большей части скелета из нижнеплиоценовых слоев Греции, Венгрии, Молдавии и Персии. Длина тела с хвостом – около 80 см. По одним признакам (относительная массивность скелета) мезопитек ближе к макакам, по другим (череп, зубы) – к тонкотелам, к подсемейству которых он и относится. К ископаемым тонкотелам относится также *долхопитек (Dolichopithecus ruscinensis)* из Франции, с более короткими и массивными конечностями, чем у собственно тонкотелов, разные ископаемые виды которых известны из Франции, Италии, Индии.

Из раннего олигоцена известен также *парапитек (Parapithecus)*, близкий по уровню организации к низшим мартышкообразным обезьянам (Cercopithecidae) и, возможно, принадлежавший к группе, которая была предковой для более высокоразвитых антропоидов. Ближайшим потомком парапитека считается *проплиопитек (Propliopithecus)*. Проплиопитек, судя по особенностям строения его нижней челюсти и зубов, мог быть предком *гиббонов (Hylobatidae)*, которых многие ученые рассматривают уже как низших представителей человекообразных, или *антропоморфных приматов (Hominoidea, или Anthropomorpha)*. Помимо гиббонов к антропоморфным приматам относят семейство высших человекообразных обезьян (*Pongidae, или Simiidae*), к которым принадлежат современные шимпанзе (*Pan*), гориллы (*Gorilla*) и орангутаны (*Pongo*), и семейство людей (*Hominidae*).

Расхождение филогенетических стволов, ведущих к двум семействам антропоморфов – человекообразным обезьянам (понгидам) и людям (гоминидам), произошло, возможно, уже в миоцене (по разным оценкам от 15 до 25 млн. лет назад). Из миоценовых отложений Европы известны ископаемые остатки *обезьян-дриопитеков (Dryopithecus)*, которые по основным особенностям строения и по размерам тела напоминали современных шимпанзе. В среднем миоцене в Западной Европе описано 2 вида дриопитека: *дриопитек фонтанова (Dryopithecus fontani)* и *дриопитек дарвинов (D. darvini)*. Многие антрополо-

ги рассматривают дриопитеков как возможных непосредственных предков всех высших антропоморфов, то есть понгид и гоминид.

Элвин Саймоне в 1962 году производил раскопки в Файюме (Египет), где нашел неизвестную форму примата, получившую название *египтопитека* (*Aegyptopithecus zeuxis*). Египтопитек – очень примитивный дриопитек. Интерес к египтопитеку возрос в связи с тем, что он является предком рамапитека и обладает чертами гоминид (рис. 52). Дриопитеки по некоторым особенностям более сходны с человеком, чем любая из ныне живущих антропоморфных обезьян.



Рис. 52. Череп египтопитека

В раннем миоцене в Кении (Восточная Африка) были обнаружены остатки *проконсула* (*Proconsul*). Проконсул считается предковой формой шимпанзе, с которым обнаруживает много сходных черт. Однако он отличается от шимпанзе некоторыми признаками, в общем свидетельствующими о большей примитивности проконсула. Вряд ли проконсул является общим предком шимпанзе и человека. Скорее всего он является исходной формой для «дриоморфов» – африканских и европейских человекообразных обезьян миоцена и «рамаморфов» – азиатских миоценовых гоминоидов.

В качестве наиболее древних и примитивных представителей эволюционного ствола гоминид многие антропологи рассматривают *рамапитека* (*Ramapithecus*) и близкого к нему *сивапитека* (*Sivapithecus*), ископаемые остатки которых были обнаружены в верхнемиоценовых отложениях Индии, с абсолютным возрастом около 12 млн. лет, а также в близких по времени возникновения отложениях в Китае, Кении и Венгрии. Для сивапитека характерно сочетание признаков, сближающих его отчасти с орангутаном, отчасти с дриопитеком. Рамапитек – одна из наиболее важных находок из числа миоценовых высших обезьян – представлен двумя видами: *Ramapithecus hariensis*, датированный миоценом, и *Ramapithecus brevirostris*, относя-

щийся к плиоцену. У рамапитековых, как и у гоминид, зубные ряды левой и правой сторон сзади расходятся друг от друга, а не идут параллельно, как у большинства обезьян; клыки относительно малы, а коронки крупных коренных зубов покрыты толстым слоем эмали. Вероятно, сивапитеки и рамапитеки были уже полностью наземными всеядными обезьянами. Они широко расселились в Африке, Европе и Южной Азии в конце миоцена и существовали, вероятно, с 14 до 8 млн. лет назад.

Миоплиоценовые антропоморфы были связаны с открытыми ландшафтами, тогда как большинство приматов и особенно низшие их представители являются обитателями тропических лесов. Вероятно, расцвет антропоморфных приматов был связан с распадением единого лесного пространства на островные леса. Можно полагать, что древнейшие человекообразные обезьяны обитали в разреженных лесах на границах лесных массивов и лесостепей.

В этих пограничных местообитаниях и произошла дивергенция понгид и гоминид: первые остались лесными обитателями, предки же вторых перешли к освоению все более открытых ландшафтов. Предпосылки для этого заключались, во-первых, в переходе к наземному образу жизни; во-вторых, во все большем использовании различных орудий для защиты и нападения и соответственно в освобождении рук от участия в передвижении; в-третьих, в совершенствовании двуногого (бипедального) передвижения. Использование орудий (грубо обработанных камней и костей животных) вместе с высокоразвитым социальным поведением позволили древним гоминидам, не имевшим ни острых клыков, ни крепких когтей, ни мощной мускулатуры (по сравнению, например, с гориллами), не только обороняться от нападений крупных хищников, но и перейти к регулярному добыванию животной пищи.

### ***11.3 Основные этапы эволюции рода Ното***

Филогенетическую историю гоминид, в ходе которой постепенно формировались особенности современного человека, разделяют на ряд последовательных стадий: 1) протоантропы; 2) архантропы; 3) палеоантропы; 4) неоантропы.

*Протоантропы* были представлены *австралопитеками*, существовавшими в позднем плиоцене и плейстоцене. Первой находкой австралопитека является детский череп из пещеры Таунг в Южной



Африке, описанный Р. Дартом в 1924 г. Сейчас известны различные формы австралопитековых (Australopithecinae): *австралопитек* (*Australopithecus afarensis*, *A. africanus*), *парантроп* (*Paranthropus robustus*), *плезантроп* (*Plesianthropus transvaalensis*), *зинджантроп* (*Zindjanthropus boisei*). Многие антропологи полагают, что все эти формы являются видами одного рода *Australopithecus*.

Австралопитеков разделяют на три основных группы:

– *ранние австралопитеки* – существовали с 7 до 4 млн. лет назад, обладали наиболее примитивным строением. Древнейшим приматом, которого можно отнести к ранним австралопитекам, является сахелянтроп (*Sahelanthropus tchadensis*). Его останки возрастом около 6-7 млн. были найдены в Республике Чад. Находки в Кении имеют датировку 6 млн. лет назад. Они получили название оррорин (*Orrorin togenensis*). В Эфиопии были найдены костные останки, названные ардипитек (*Ardipithecus ramidus kadabba*) (возраст – около 5,5 млн. лет назад) и *Ardipithecus ramidus ramidus* (4,4 млн. лет). Находки в Кении в 1995 г. получили название австралопитек анамский (*Australopithecus anamensis*). Они датируются временем 4 млн. лет назад;

– *грацильные австралопитеки* – существовали с 4 до 2,5 млн. лет назад, имели сравнительно небольшие размеры и умеренные пропорции. Размеры тела этих приматов были сравнительно невелики: по расчетам, длина их тела составляла 133-154 см при среднем весе 36-55 кг. Средняя продолжительность жизни австралопитеков оценивается А. Манном в 17-22 года. Средний объем мозговой коробки этих австралопитеков составлял в среднем 520 см<sup>3</sup>, достигая в отдельных случаях 650 см<sup>3</sup>. Вероятно, австралопитеки достаточно часто использовали мясную пищу, охотясь на различных животных с помощью камней и тяжелых костей крупных копытных.

Грацильные австралопитеки были прямоходящими существами, но походка их несколько отличалась от походки человека. Видимо, австралопитеки шагали более короткими шажками, а тазобедренный сустав при ходьбе разгибался не полностью. Грацильные австралопитеки были всеядны, хотя в основном питались растительной пищей, а орудий труда скорее всего не изготавливали, хотя недалеко от костей *Australopithecus garhi* ученые нашли каменные орудия и раздробленные ими кости антилоп. Р. Дартом была выдвинута гипотеза остеодонтокератической (дословно – «костно-зубо-роговой») культуры австралопитеков, согласно которой в качестве орудий труда использовались кости животных.

Особая роль грацильных австралопитеков в эволюции человека стала ясна после открытия хорошо сохранившегося скелета взрослой женской особи, сделанного молодым антропологом Дональдом Джохансоном в начале 70-х годов прошлого века. находка получила имя «Люси», ее геологический возраст – 3,5 млн. лет. Хорошо сохранившиеся кости таза и нижних конечностей убедительно свидетельствовали о постоянном двуногом хождении. Мозг по величине соответствовал мозгу шимпанзе (рис. 53а, 53б). В скелете прослеживались черты адаптации к древесному образу жизни: некоторое удлинение рук, изогнутость фаланг кистей и стоп, особенности строения суставов. Люси принадлежала к виду австралопитек афарский (*A. afarensis*). Именно этот вид чаще всего рассматривается в качестве вероятного предка человеческой линии эволюции (рис. 54.);

– *массивные австралопитеки* – существовали с 2,5 до 1 млн. лет назад, обладали очень массивно сложенными специализированными формами с крайне развитыми челюстями, маленькими передними и огромными коренными зубами. Массивные австралопитеки отличались большими размерами (рост – до 170 см), мощным жевательным аппаратом, сильно развитым рельефом черепа, относительно большими размерами мозга (в среднем 520 см<sup>3</sup>). Характер зубочелюстного аппарата свидетельствует о растительноядности массивных австралопитеков. Массивные австралопитеки были тупиковой эволюционной ветвью и вымерли около миллиона лет назад.

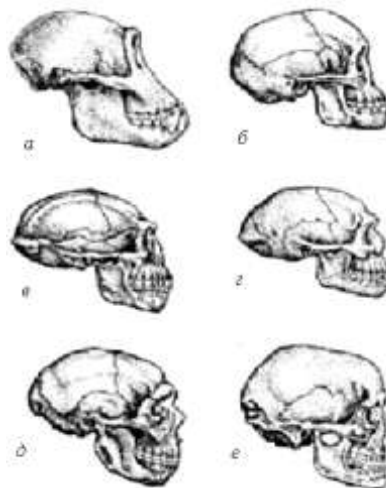


Рис. 53. Черепа антропоморфных приматов: а – шимпанзе; б – австралопитек; в – питекантроп; г – синантроп; д – неандерталец; е – кроманьонец

Следует ли считать австралопитеков примитивными людьми или все же лишь высокоразвитыми человекообразными обезьянами и соответственно рассматривать их в составе понгид или же гоминид?

Дискутируется в современной антропологии и другой вопрос: были ли австралопитеки прямыми предками людей или представляли слепую боковую ветвь, развивавшуюся параллельно ветви настоящих гоминид? Некоторые ученые предлагали рассматривать австралопитеков как подсемейство в пределах семейства понгид, другие – как подсемейство в составе гоминид (эта точка зрения получила наибольшее распространение), третьи – как особое независимое семейство среди антропоморфных приматов.



Рис. 54. Австралопитек афарский

Дискуссия особенно обострилась после ряда замечательных палеонтологических находок, сделанных начиная с 1959 г. английским антропологом Луисом Лики, его сыном Ричардом Лики и рядом других ученых в Восточной Африке, особенно в ущелье Олдовай (северная часть Танзании) и на восточном побережье озера Рудольф. Здесь в отложениях возрастом 1-1,8 млн. лет были обнаружены ископаемые остатки высокоразвитого австралопитека – *зинджантропа* (*A. boisei*), а также другого антропоморфного примата, которому дали название «человек умелый» (*Homo habilis*), противопоставляя его австралопитекам как представителя настоящих людей (род *Homo*). Основаниями для этого были некоторые прогрессивные черты в строении скелета конечностей и несколько больший объем мозговой коробки (680-700 см<sup>3</sup>), чем у типичных австралопитеков (рис. 55).



Рис. 55. Реконструкция: Человек умелый

Вместе со скелетами зинджантропа и «человека умелого» были найдены и примитивные каменные орудия (рис. 56), сделанные из грубо обколотых ударами галек кварца, кварцита, лавы (так называемая «олдовайская галечная культура»), а также кости животных, часть из которых была расколота древними людьми, вероятно, для добывания костного мозга. Лики рассматривал австралопитеков как слепую боковую ветвь эволюции, представители которой сохранили более примитивное строение, чем современные им древнейшие гоминиды *Homo habilis*.

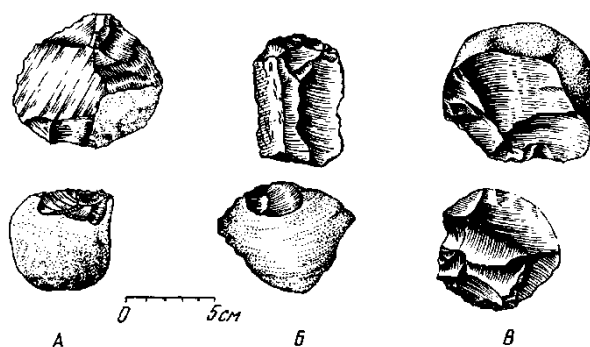


Рис. 56. Орудия протоантропов и архантропов: А – оз. Туран, олдовайская культура, 2 млн. лет; Б – Закарпатье, 400 тыс. лет; В – Таджикистан, 200 тыс. лет

Многие антропологи не согласны с принадлежностью «человека умелого» к роду *Homo*, указывая на морфологическую близость этого примата к прогрессивным австралопитековым и рассматривая его как одного из их представителей, тем более что примитивные орудия были обнаружены и в более древних отложениях с возрастом 2-3 млн. лет.

Однако на восточном берегу озера Рудольф были обнаружены остатки австралопитеков совместно с таковыми еще более высокоразвитого, чем «человек умелый», примата с емкостью мозговой коробки  $800-900 \text{ см}^3$ . В отношении этой находки уже не могло быть сомнений в

ее принадлежности к роду *Номо*. Судя по этим данным, типичные плейстоценовые австралопитеки действительно существовали одновременно с более прогрессивными гоминидами и поэтому не могут рассматриваться как предки последних. Тем не менее остается вполне вероятным общее происхождение всех плейстоценовых гоминид, включая австралопитеков, от каких-то позднеплиоценовых предков, которыми вполне могли быть более ранние австралопитековые, пока еще мало известные. Во всяком случае, в морфологическом отношении австралопитеки занимают промежуточное положение между высшими гоминидами и человекообразными обезьянами (понгидами) и дают представление о первом важном этапе на пути гоминизации.

*Архантропы* известны по многочисленным находкам, сделанным в самых различных уголках Старого Света. Первая из этих находок была сделана еще в 1891 г. Е. Дюбуа, обнаружившим на острове Ява ископаемые остатки существа, получившего название *питекантроп*, или «обезьяночеловек». Первоначально разные архантропы, как и австралопитеки, рассматривались как представители разных родов: *питекантропы* с Явы (рис. 57), *синантропы* из ряда местонахождений на территории Китая, *гейдельбергский человек* в Европе, *атлантропы* в Северной Африке. Ныне большинство ученых считают всех архантропов принадлежащими к одному виду *Номо erectus* – «человек выпрямленный», в пределах которого выделяют до 9 подвиговых форм.



Рис. 57. Реконструкция: *питекантроп*

До недавнего времени считали, что архантропы существовали на Земле в среднем плейстоцене, со времени гюнцского и до миндельского оледенения, то есть 700-300 тыс. лет назад, однако новые данные (например, упомянутые выше находки, сделанные Р. Лики на восточном берегу озера Рудольф) и уточнение датировок расширили время существования архантропов до огромного диапазона 2,6-0,2 млн. лет

назад. На этой стадии антропогенеза были сделаны важные шаги по пути морфофизиологического прогресса. Так, емкость мозговой коробки увеличилась с 750-800 см<sup>3</sup> (у древнейших архантропов, подобных лантьянскому синантропу, существовавшему около 700 тыс. лет назад, или еще более древнему питекантропу с берегов оз. Рудольф) до 1225 см<sup>3</sup> (у синантропов из пещеры Чжоукоудянь, живших около 300 тыс. лет назад).

Однако все архантропы сохраняли целый ряд очень примитивных признаков: очень покатый лоб, переходящий в низкий черепной свод; сильно выступающий надглазничный валик, позади которого череп был сжат поперечно (заглазничное сужение); выступающие вперед челюсти; отсутствие подбородочного выступа. Стенки черепа были очень толстые, достигая у некоторых индивидов 2 см толщины. В связи с тем, что мозговой отдел черепа по сравнению с лицевым был очень мал, для поддержания головы в равновесии необходимо было сильное развитие мышц затылка. С укреплением шейной мускулатуры связано также очень сильное развитие затылочного валика.

Этап архантропов связан с зарождением абстрактного мышления и развитием общественных отношений. У архантропов фиксируются не только устойчивые типы орудий, но и локальные особенности каменной индустрии: преимущественное использование чопперов (галечных орудий со стесанными краями или верхушками), отщепов с зубчатыми краями на одних стоянках и рубил, колунов – на других, что связывают с природными условиями и характером сырья, используемого для изготовления орудий (рис. 56б, 56в). Изучение экологического окружения показало, что расселение архантропов происходило на фоне резких изменений климата – из-за смены ледниковых периодов.

В пещере Чжо-Укоудянь (в 60 км к югу от Пекина) вместе с многочисленными ископаемыми остатками синантропов были обнаружены каменные и костяные орудия и следы костров. Многие найденные здесь же кости животных имели следы обжига. Использование огня для обогрева пещер, служивших жилищем, и для приготовления пищи, несомненно, было важным шагом вперед, свидетельствующим о достаточно высоких познавательных и манипулятивных возможностях архантропов. Вероятно, продолжительность жизни этих древних людей была небольшой; немногие из них доживали до 30-32 лет.

В трудных климатических условиях применение разнообразных орудий труда, использование огня и усовершенствование жилища

позволяли долгое время жить на одном и том же месте или возвращаться к месту обитания после длительных переходов. Эти первобытные коллективы были невелики. По данным палеодемографических исследований, у синантропов они состояли из 3-6 особей мужского пола и 6-10 женских особей и 15-20 детей. В борьбе за выживание самым главным было тесное сплочение первобытной общины, в чем немаловажную роль играло наличие у архантропов зачатков членораздельной речи.

Способность к членораздельной речи зависит от таких структурных особенностей, как загиб корня языка в гортанную полость, усиление голосовых связок, разрастание внутренних краев черпаловидных хрящей гортани, появление которых привело к более четкой дифференциации издаваемых звуков благодаря разделению выдыхаемого воздуха на верхнюю струю, или носовую, и нижнюю, или ротовую. Увеличение подвижности языка способствовало четкости произнесения качественно разнообразных звуков (губные, нёбные, зубные). Но массивные нижние челюсти архантропов препятствовали быстрой смене артикуляции и плавности речи, которая совершенствовалась не только по мере развития абстрактного мышления, но и постепенного морфологического преобразования лицевого скелета.

Следующая стадия в эволюции гоминид, *палеоантропы*, представлена так называемыми *неандертальцами* (*Homo neanderthalensis*), видовое название которых связано с первой находкой ископаемых остатков этих людей в долине Неандерталь вблизи Дюссельдорфа (рис. 58). Неандертальцы, как и архантропы, были распространены практически по всей территории Старого Света и очень разнообразны. Они появились на Земле около 300 тыс. лет назад и просуществовали до первой половины вюрмского оледенения, то есть примерно до 35 тыс. лет назад. По времени существования и морфологическим особенностям выделяют две группы неандертальцев. Ранние неандертальцы жили примерно 150 тыс. лет назад. Для них характерны вертикальный профиль лица, несколько редуцированный надбровный рельеф, более прогрессивное строение зубов. Объем мозга варьировал от 1200 до 1400 см<sup>3</sup>.



Рис. 58. Реконструкция: неандерталец

Древность более поздних неандертальцев достигает 80-35 тыс. лет. Характерными особенностями этих гоминид является сильное развитие надбровья, сжатый сверху вниз затылочный отдел, широкое носовое отверстие, наличие затылочного валика и другие черты специализации. Особенно сильно специализация затронула верхнюю конечность, на что указывает отсутствие седловидности первого запястно-пястного сустава, свидетельствующее об ограничении подвижности и манипуляционной способности и усилении силового захвата.

У некоторых поздних «классических» неандертальцев – палестинские находки и гоминиды Староселья (Крым), Тешик-Таш (Узбекистан) – много признаков близости к современным людям. Палеоантропы достигли огромного прогресса в увеличении массы головного мозга. Объем мозговой коробки мужчин-неандертальцев в среднем составлял около  $1550 \text{ см}^3$ , достигая  $1600 \text{ см}^3$ . Размеры головного мозга, достигнутые неандертальцами, в ходе последующей эволюции при достижении стадии неантропов далее не увеличивались, хотя происходили перестройки структуры мозга.

В культуре неандертальцев появляется большое количество новых элементов по сравнению с предыдущими стадиями. С неандертальским типом синхронен *мустьерский этап* в развитии палеолитической культуры (назван по пещере Ле Мустье в Юго-Западной Франции), датируемый 100-40-м тысячелетиями. В инвентаре многих мустьерских стоянок сохранилась традиция двусторонней обработки камня (рис. 59).





Рис. 59. Орудие неандертальца (остроконечник)

У палеоантропов формируется абстрактное мышление, зарождаются искусство и общественное сознание. Это подтверждают захоронения умерших, выполненные по определенному обряду. Об уровне развития мышления, альтруизме и зарождении идеологических воззрений неандертальцев ярко свидетельствуют находки. На территории Ирака в пещере Шанидар обнаружены следы кострищ, кремневые мустьерские орудия и скелеты неандертальцев, древность которых составляла 50-60 тыс. лет. Один из мужских скелетов носил на себе следы тяжелых прижизненных повреждений – травмы черепа и ампутации нижней части правой руки. Необычайная стертость зубов указывает на то, что этот неандерталец пользовался ими при работе, компенсируя утраченную правую руку. С такими повреждениями он мог оставаться в живых лишь при оказании ему помощи другими членами сообщества. Палеоботанические исследования почвы, взятой из этой пещеры, позволили утверждать, что при захоронении неандерталец был уложен на подстилку из веток и покрыт цветами. О зарождении искусства свидетельствует открытие и использование естественных красителей. Не совсем четкие орнаментальные композиции наносились в виде пятен красок на стены пещеры.

Стадия *неоантропов* соответствует человеку современного вида – *Ното сарьенс* (человек разумный). Древнейших неоантропов традиционно называют *кроманьонцами* по месту первой находки их ископаемых остатков в гроте Кро-Маньон, на территории французской провинции Дордонь. По сравнению с неандертальцами человек современного вида выделяется прогрессивными особенностями: более сильным развитием височной и лобной долей мозга, что свидетельствует о совершенстве мозговой деятельности.

Произошли и структурные изменения черепа: отсутствует массивный надглазничный валик, выступает подбородок, об увеличении лобных долей мозга, связанных с умственной деятельностью, свиде-

тельствует высокий лоб. Кроманьонцы уже вполне соответствовали антропологическому типу современного человека, отличаясь лишь незначительными особенностями (несколько менее высокий свод черепа, сильнее развитая зубная система и др.).

Кроманьонцы известны начиная со времени среднего вюрмского оледенения в позднем плейстоцене около 38-40 тыс. лет назад. Однако, по некоторым данным, организация неантропов начала формироваться еще раньше, и древнейшие неантропы могли существовать уже 40-50 тыс. лет назад.



*Рис. 60. Флейта из птичьих костей, возраст 22-28 тыс. лет*

Кроманьонцы были создателями культуры позднего палеолита, характеризующейся высоким совершенством обработки камня и кости. Именно кроманьонцы были творцами пещерных рисунков, запечатлевших животных мамонтовой фауны, а также древнейших скульптурных изображений и первых музыкальных инструментов. Можно поэтому утверждать, что с неантропами возникает искусство (рис. 60).

#### ***11.4 Основные концепции эволюции человека Теории моноцентризма и полицентризма***

Сложность общей картины антропогенеза при значительном количестве палеонтологических и археологических данных и некотором перекрытии во времени каждой пары последовательных стадий (сосуществовании поздних протоантропов с ранними архантропами, поздних архантропов с ранними палеоантропами и т. д.) создала предпосылки для разработки разных концепций эволюции человека.

Согласно *теории пресапиенса*, выдвинутой в 50-е гг. нашего века Г. Хеберером, А. Валуа, А. Тома, архантропы и палеоантропы не были предками неантропов, все эти три вида рода *Номо* независимо друг от друга произошли от протоантропов в начале плейстоцена. Непосредственным предком неантропов был так называемый «пресапиенс», который никогда не обладал такими характерными чертами архантро-

пов и палеоантропов, как надглазничный валик, низкий лоб и черепной свод и т. д. Основные аргументы в пользу этой концепции связаны с трудностями, возникающими при попытках вывести неантропов из некоторых подвидов палеоантропов (в частности, из западноевропейских, так называемых «классических» неандертальцев), обладающих очень массивным лицевым скелетом, сильно развитыми лобными пазухами, грубым и массивным посткраниальным скелетом. В качестве пресapiенса предлагались ископаемые остатки различных гоминид, начиная с «пильтдаунского человека», позднее оказавшегося фальсификацией, и кончая среднеплейстоценовыми черепами из гротов Фонтешевад (Южная Франция) и Сванскомба (Южная Англия). Однако последующий анализ этих ископаемых остатков не подтвердил их принадлежности пресapiенсу. Один из черепных фрагментов из Фонтешевада принадлежал ребенку, а в детских черепах даже у низших антропоидов всегда сильнее выражены черты «сapiентности» (относительно большая мозговая коробка с куполообразным сводом, относительно слабо развитый лицевой отдел и надглазничный валик и т. п.). У второго черепного фрагмента из Фонтешевада определить наличие надглазничного валика невозможно. У сванскомбского черепа лоб и лицевая часть вообще не сохранились. В итоге концепция пресapiенса оказывается лишенной серьезных аргументов: при изобилии на всех континентах Старого Света остатков архантропов и палеоантропов, «пресapiенсы» повсюду отсутствуют.

Значительно лучше обоснованы *теории последовательных стадий антропогенеза*, разделяемые ныне большинством ученых. Согласно этой концепции, эволюция гоминид происходила в направлении от протоантропов к неантропам через стадии архантропов и палеоантропов, с достижением на каждой стадии антропогенеза нового уровня гоминизации и, соответственно, с созданием новой, более совершенной культуры. Перекрывание стадии объясняется либо формированием новой стадии в каком-то одном центре внутри ареала предшествовавшей и дальнейшим постепенным вытеснением представителей предковой, менее совершенной формы в других регионах, либо независимой параллельной эволюцией разных филетических линий гоминид, каждая из которых могла проходить последовательные стадии своими темпами. Эти два варианта прохождения последовательных стадий антропогенеза получили соответственно наименования теорий моно- и полицентризма.

Согласно представлениям *моноцентризма*, каждый новый вид рода Homo, соответствовавший новой стадии антропогенеза, формировался в пределах какой-то определенной части ареала предкового вида и затем расселялся из этого центра, постепенно вытесняя предковую форму и отчасти гибридизируясь с нею. Так, в концепции широкого моноцентризма прародиной неантропов считают обширную территорию, включавшую Переднюю Азию и, возможно, Юго-Восточную Европу (некоторые ученые в качестве прародины неантропов рассматривают Африку). Основанием для этого является, с одной стороны, наличие ряда прогрессивных особенностей (слабо развитый надглазничный валик, более высокий лоб) у неандертальцев, населявших указанные области, с другой – уже упоминавшиеся трудности, возникающие при попытках вывести неантропов от ряда периферических популяций палеоантропов, в частности от классических неандертальцев Западной Европы. Причина этих затруднений в наличии у последних специфических особенностей, которые, возможно, возникли в связи с развитием приспособлений к жизни в суровых условиях приледниковой зоны.

Сторонники теории *полицентризма* (впервые обоснованной Ф. Вайденрайхом в 1939-1943 гг.) обращают внимание на следующие факты:

1) широкое расселение представителей каждой стадии антропогенеза в Старом Свете и дифференциация местных форм (подвидов) в разных регионах Европы, Азии и Африки;

2) наличие у представителей древних территориальных групп специфических особенностей строения, которые в некоторых случаях прослеживаются в данном регионе от стадии архантропа до неантропа (например, уже у синантропов в Юго-Восточной Азии была выражена особая «лопатообразная» форма верхних резцов, которая характерна и для представителей современной монголоидной расы);

3) частая встречаемость явлений параллельной эволюции, хорошо аргументированная фактами по филогенезу различных групп организмов;

4) равномерное и параллельное развитие культуры (по археологическим данным) на всей территории Старого Света; при этом не наблюдалось резких и внезапных изменений культуры, которых следовало бы ожидать при вытеснении, например, классических неандертальцев кроманьонцами, вторгшимися в Западную Европу, напро-

тив, повсеместно среднепалеолитическая культура постепенно преобразуется в верхнепалеолитическую.

По этим причинам теория полицентризма считает более вероятной параллельную эволюцию нескольких филетических линий гоминид с независимым приобретением особенностей последующих стадий, от архантропов до неантропов, на разных континентах Старого Света. Современные большие расы человека – европеоиды, негроиды, монголоиды и австралоиды – выводятся при этом от разных подвидов палеоантропов или даже архантропов. В Новый Свет человек проник относительно недавно, около 25-30 тыс. лет назад, как предполагают, уже на стадии неантропа.

Аргументом против крайнего полицентризма (понимаемого как длительная, полностью независимая и параллельная эволюция разных филетических линий) является биологическое единство современного человечества, представляющего собой единый биологический вид, в пределах которого происходило и происходит свободное скрещивание расовых группировок любого ранга.

### ***11.5 Расы и расообразование***

Все современное человечество принадлежит к единому полиморфному виду – *Homo sapiens* (человек разумный). Единство человечества основано на общности социально-психического развития, на неограниченной способности к скрещиванию людей разных рас, на одинаковом уровне физического и умственного развития. Единый вид *Homo sapiens* распадается на расы.

Расы человека по своему происхождению соответствуют подвидам, то есть крупным аллопатрическим популяциям, которые складываются в различных областях видового ареала, в какой-то мере обособленных друг от друга. Обычно подвиды приобретают под контролем естественного отбора особенности, являющиеся приспособительными к условиям их обитания, и в ходе длительной эволюции дивергируют, образуя самостоятельные виды.

В этом отношении человек отличается от большинства других видов организмов, у которых внутривидовая дифференциация с возникновением подвидов обычно ведет к обособлению некоторых из них в качестве новых филетических линий, теряющих генетическую связь с родоначальной формой. Может быть, эта особенность человека как-то связана со специфическим характером его эволюции, опре-

деляемым наличием особой социальной среды и фонда материальной культуры, опосредующих взаимоотношения людей с внешним миром и позволяющих человеку приспосабливаться к изменениям внешних условий, не изменяя своих основных биологических характеристик.

Выделяют три большие человеческие расы – австрало-негроидную, европеоидную и монголоидную и в их составе множество малых и переходных рас (рис. 61).



Рис. 61. Большие, малые и переходные человеческие расы

*Экваториальная, или австрало-негроидная, большая раса* характеризуется в общем темной окраской кожи, волнистыми или курчавыми волосами, широким носом, низким и средним переносьем, мало выступающим носом, поперечным расположением ноздрей, большой ротовой щелью, толстыми губами. До эпохи европейской колонизации экваториальная большая раса распространялась главным образом к югу от тропика Рака в Старом Свете. Большая экваториальная раса делится на ряд малых рас (рис. 62):

1. *Австралийская раса* характеризуется темной кожей, волнистыми волосами, обильным развитием третичного волосяного покрова на лице и на теле, очень широким носом, сравнительно высоким переносьем, средними размерами скулового диаметра, ростом выше среднего и высоким.

2. *Веддоидная раса* отличается от предыдущей слабым развитием третичного волосяного покрова, менее широким носом, меньшим прогнатизмом, меньшими размерами головы и лица, меньшим ростом.

3. *Меланезийская раса* (включая негритосские типы) в отличие от двух предыдущих обладает курчавыми волосами; по обильному развитию третичного волосяного покрова, по сильно выступающим

надбровным дугам некоторые ее варианты весьма сходны с австралийской расой. По своему составу меланезийская раса гораздо более пестрая, чем негрская.

4. *Негрская раса* отличается от австралийской и веддоидной (и в гораздо меньшей степени от меланезийской) очень сильно выраженной курчавостью волос; от меланезийской она отличается большой толщиной губ, более низким переносьем и более плоской спинкой носа, несколько более высокими орбитами, мало выступающими дугами и в общем более высоким ростом.

5. *Негрилльская (центральноафриканская) раса* отличается от негрской не только очень низким ростом, но также более обильным развитием третичного волосяного покрова, более тонкими губами, более резко выступающим носом.

6. *Бушменская (южноафриканская) раса* отличается от негрской не только очень низким ростом, но и более светлой кожей, более узким носом, более плоским лицом, весьма уплощенным переносьем, малыми размерами лица и, кроме того, стеатопигией (отложением жира в ягодичной области) и другими особенностями. Иногда встречается эпикантус.



Рис. 62. Экваториальная большая раса: 1 – австралийская; 2 – веддоидная; 3 – меланезийская; 4 – негрская; 5 – негрилльская (центральноафриканской); 6 – бушменская (южноафриканская)

*Евразийская, или европеоидная, большая раса* характеризуется светлой или смуглой окраской кожи, прямыми или волнистыми мягкими волосами, обильным ростом бороды и усов, узким, резко выступающим носом, высоким переносьем, сагиттальным расположением ноздрей, небольшой ротовой щелью, тонкими губами. Для северо-

западных вариантов этой расы типичны светлые глаза и волосы. Область распространения – Европа, Северная Африка, Передняя Азия, Северная Индия. Европеоидная раса подразделяется на ряд малых рас (рис. 63):



Рис. 63. Евразийская большая раса: 1 – атланти-балтийская; 2 – средневропейская; 3 – индо-средиземноморская; 4 – балкано-кавказская; 5 – беломорско-балтийская

1. *Атланти-балтийская раса* характеризуется светлой кожей, светлыми волосами и глазами, большой длиной носа (в процентах нижнего отдела лица), высоким ростом.

2. *Средневропейская раса* обладает в общем менее светлой пигментацией волос и глаз, чем предыдущая, несколько меньшим ростом.

3. *Индо-средиземноморская раса* характеризуется темной окраской волос и глаз, смуглой кожей, волнистыми волосами, еще более удлиненным носом, чем предыдущие, несколько более выпуклой спинкой носа, очень узким лицом.

4. *Балкано-кавказская раса* характеризуется темными волосами, темными глазами, выпуклым носом, очень обильным развитием третичного волосяного покрова, сравнительно коротким и очень широким лицом, высоким ростом.

5. *Беломорско-балтийская раса* – очень светлая, однако несколько более пигментированная, чем атланти-балтийская, обладает средним (а не сильным) ростом бороды, имеет сравнительно короткий нос с прямой или вогнутой спинкой, короткое лицо и средний рост.

*Азиатско-американская, или монголоидная, большая раса* отличается смуглыми или светлыми оттенками кожи, прямыми, нередко жесткими волосами, слабым или очень слабым ростом бороды и усов, средней шириной носа, низким или средним по высоте переносьем, слабо выступающим носом у азиатских рас и сильно выступающим –



у американских, средней толщиной губ, уплощенностью лица, сильным выступанием скул, крупными размерами лица, наличием эпикантуса. Ареал азиатско-американской расы охватывает Восточную Азию, Индонезию, Центральную Азию, Сибирь, Америку. Азиатско-американская раса подразделяется на несколько малых рас (рис. 64):

1. *Североазиатская раса* выделяется среди азиатско-американских рас более светлым цветом кожи, менее темными волосами и глазами, очень слабым ростом бороды и тонкими губами, большими размерами и сильной уплощенностью лица.

В составе североазиатской расы можно различать два весьма характерных варианта – байкальский и центральноазиатский, значительно отличающиеся друг от друга. Байкальский тип характеризуется менее жесткими волосами, светлой пигментацией, слабым ростом бороды, более уплощенным лицом, низким переносом, тонкими губами. Можно было бы выделить эти типы в качестве отдельных рас, однако при всех указанных различиях оба типа все же менее отличаются друг от друга, чем каждый из них от американской, южноазиатской, дальневосточной и арктической рас. Центральноазиатский тип представлен в различных вариантах, из которых некоторые сближаются с байкальским типом, другие – с вариантами арктической и дальневосточной рас.



*Рис. 64. Азиатско-американская раса: 1 – североазиатская; 2 – арктическая (эскимосская); 3 – дальневосточная; 4 – южноазиатская; 5 – американская*

2. *Арктическая (эскимосская) раса* отличается от североазиатской более жесткими волосами, более темной пигментацией кожи и глаз, меньшей частотой эпикантуса, несколько меньшей ску-

ловой шириной, высоким переносом и более выступающим носом, толстыми губами, в общем более долихокефальным черепом.

3. *Дальневосточная раса* по сравнению с североазиатской также характеризуется более темными волосами и темной пигментацией, более толстыми губами, она отличается как от североазиатской, так и от арктической значительно более узким лицом.

4. *Южноазиатская раса* характеризуется еще более резкой выраженностью тех черт, которые отличают дальневосточную расу от североазиатской, – она еще смуглее, у нее более утолщенные губы, более короткое лицо. От дальневосточной расы она отличается значительно более высоким носовым указателем, менее уплощенным лицом и меньшим ростом.

5. *Американская раса*, сильно варьируя по многим признакам, в целом всего ближе к арктической, но обладает некоторыми ее чертами в еще более резкой форме. Так, эпикантус почти отсутствует, нос очень сильно выступает, кожа очень смуглая. Американская раса характеризуется крупными размерами лица и заметно меньшей его уплощенностью. По совокупности этих немонголоидных черт американская раса, если отвлечься от ее генезиса, вполне заслуживает выделения ее в особую расу, не укладывающуюся в рамки тройного деления.

*Пограничными* между тремя большими расами считаются эфиопская, южноиндийская, южносибирская, уральская, полинезийская и курильская (рис. 65):

1. *Эфиопская (восточноафриканская) раса* занимает среднее положение между экваториальной и евразийской большими расами по цвету кожи и волос. Цвет кожи варьирует от светло-коричневого до темно-шоколадного, волосы чаще всего курчавые, но менее спирально завитые, чем у негров. Рост бороды слабый или средний, губы умеренно толстые. Однако по чертам лица эта раса гораздо ближе к евразийской. Рост выше среднего; характерен удлинённый тип пропорций тела.

2. *Южноиндийская (дравидийская) раса* в общем очень сходна с эфиопской, но отличается более прямой формой волос и несколько меньшим ростом; лицо, по-видимому, немного ниже и шире; южноиндийская раса занимает промежуточное место между веддоидной и индо-средиземноморской расами.

3. *Уральская раса* по многим признакам занимает среднее положение между беломорско-балтийской и североазиатской расами. Кроме того, для этой расы очень характерна вогнутая спинка носа.

4. Южносибирская (туранская) раса также промежуточная между европеоидной и монголоидной большими расами. Однако при общей нерезкой выраженности монгольских черт в этой расе наблюдаются очень крупные размеры как высоты лица, так и скуловой ширины, не меньше, чем у некоторых вариантов североазиатской расы. Кроме того, характерны выпуклая или прямая спинка носа, средние по толщине губы.

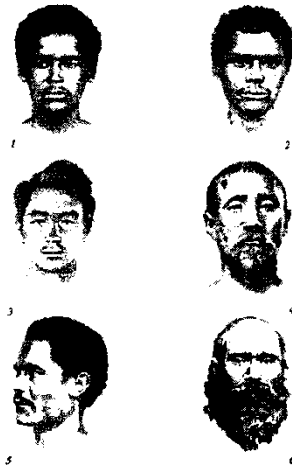


Рис. 65. Переходные расы: 1 – эфиопская (восточноафриканская);  
2 – южноиндийская (дравидийская); 3 – уральская;  
4 – южносибирская (туранская); 5 – полинезийская;  
6 – курильская (айнская)

5. Полинезийская раса по многим систематическим признакам занимает нейтральное положение; так, для нее характерны волнистые волосы, светло-коричневая, желтоватая кожа, среднеразвитый третичный волосяной покров, умеренно выступающий нос, губы несколько более толстые, чем у европейцев; довольно сильно выступающие скулы; для полинезийской расы типичны весьма высокий рост, крупные размеры лица, большая абсолютная ширина носа.

6. Курильская (айнская) раса по своему нейтральному положению среди рас земного шара напоминает полинезийскую расу; однако в ней резче выражены некоторые черты больших рас. По весьма сильному развитию волосяного покрова она занимает одно из первых мест в мире. С другой стороны, она характеризуется уплощенным лицом, довольно большим процентом эпикантуса; волосы сочетают большую жесткость с довольно значительной волнистостью; от полинезийской расы она отличается низким ростом.

*Адаптивность расовых признаков.* Некоторые отличительные особенности больших человеческих рас поддаются истолкованию как приспособительные признаки. Так, темная пигментация кожи у представителей негроидной и австралоидной рас, очевидно, является

адаптацией к жизни в тропическом поясе, защищая организм от ультрафиолетового облучения. Кожа негрской расы в большей степени приспособлена к жаркому климату, чем кожа европейской, причем пигментация играет здесь большую, хотя далеко и не единственную роль. Было показано, что у негров содержится больший процент меди по сравнению с европейцами; это связано с участием меди в процессах образования меланина путем каталитического воздействия на оксидазу диоксифенилаланина.

Курчавые волосы представителей негроидной расы полезны в том отношении, что они образуют вокруг головы весьма пористую оболочку; при сильном нагревании солнечными лучами наружной поверхности волосяной шапки тепло вследствие малой теплопроводности воздуха плохо передается к коже и к сосудам головы. Таким образом, курчавая шапка волос играет роль изолирующей воздушной подушки. Имеется указание, что в самом волосе человека негроидной расы находится большее количество пузырьков воздуха, чем, например, в волосе монгола, что и придает негрским волосам более тусклый отблеск по сравнению с монгольскими.

В жарких областях температура воздуха в среднем не намного ниже, чем температура внутренних органов человека. Поэтому можно предположить, что для тропических рас было целесообразно увеличить испаряющую поверхность ротовой полости для охлаждения. Большая ширина ротовой щели (по отношению к размерам лица и головы) и большая протяженность слизистых поверхностей губ негроидов могли быть полезны в тропиках, усиливая потерю влаги и тем самым охлаждая вдыхаемый воздух. Характерные для рас тропического пояса узко-высокая форма черепа и пропорции тела с относительно коротким туловищем и длинными конечностями также более благоприятны для увеличения теплоотдачи.

Противоположный тип телосложения монголоидной расы позволяет, напротив, уменьшить теплоотдачу за счет уменьшения отношения поверхности тела к его массе, что может иметь приспособительную ценность в условиях резко континентального климата Центральной Азии, с сильными морозами и ветрами в зимний период. Ряд авторов выдвинули гипотезу, что черты лица монголоидного типа – это специальный приспособительный признак для жизни в условиях суровых холодов. Для этого типа характерны уменьшенные надбровные дуги и лобные пазухи, более плоские и широкие глазничные и молярные области, уменьшенный носовой выступ.

Особые признаки монгольского глаза (узость щели, складка века) возникли как защитный аппарат, охраняющий орган зрения от ветров, пыли и вредоносного действия отраженной солнечной радиации на заснеженных пространствах. По-видимому, эпикантус зависит также и от толщины жирового слоя под кожей верхнего века. Эпикантус до известной степени является «жировой» складкой верхнего века. Локальное отложение жировой клетчатки у детей монголоидной расы могло в прошлом иметь разное значение: как средство против обмерзания лица в условиях холодных зим и, что менее вероятно, как местный запас питательного вещества с высоким калорийным содержанием.

Определенную зависимость от климата испытывает и строение наружного носа. Не исключена возможность, что крупные размеры и сильное выступание наружного носа имели известное значение в сравнительно высокогорных областях, где некоторая разреженность воздуха требовала большой площади носового отверстия, а низкая температура благоприятствовала увеличению объема носового входа как согревающей камеры. Подобные черты обнаруживаются у коренных жителей Кавказа и переднеазиатских нагорий. Ортогнатность европейцев и северных монголоидов могла быть полезной, так как делала более крутым изгиб вдыхаемого воздуха и тем предохраняла носоглотку от охлаждения.

*Формирование рас.* Согласно теории полицентризма, современные расы человека возникли в результате длительной параллельной эволюции нескольких филетических линий на разных материках: европеоидная в Европе, негроидная в Африке, монголоидная в Центральной и Восточной Азии, австралоидная в Австралии. Однако если эволюция расовых комплексов и шла параллельно на разных континентах, она не могла быть полностью независимой, поскольку древние проторасы должны были скрещиваться на границах своих ареалов и обмениваться генетической информацией. В ряде областей сформировались промежуточные малые расы, характеризующиеся смешением признаков разных больших рас. Так, промежуточное положение между европеоидной и монголоидной расами занимают южносибирская и уральская малые расы, между европеоидной и негроидной – эфиопская и т. д.

С позиций *моноцентризма* современные человеческие расы сформировались относительно поздно, 25-35 тыс. лет назад, в процессе расселения неантропов из области их возникновения. При этом также допускается возможность скрещивания (хотя бы ограниченного) неантропов во время их экспансии с вытесняемыми популяциями па-

леоантропов (как процесса интрогрессивной межвидовой гибридизации) с проникновением аллелей последних в генофонды популяций неоантропов. Это также могло способствовать расовой дифференциации и устойчивости некоторых фенотипических признаков (подобных лопатообразным резцам монголоидов) в центрах расообразования.

Существуют и компромиссные между моно- и полицентризмом концепции, допускающие расхождение филетических линий, ведущих к разным большим расам, на различных уровнях (стадиях) антропогенеза: например, более близких друг к другу европеоидов и негроидов уже на стадии неоантропов с первоначальным развитием их предкового ствола в западной части Старого Света, тогда как еще на стадии палеоантропов могла обособиться восточная ветвь — монголоиды и, может быть, австралоиды.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Опишите таксономическое положение человека в системе животного мира.
2. Какие анатомо-физиологические особенности приматов явились предпосылкой для развития гоминидных признаков?
3. Какое место занимают дриопитеки в эволюционной истории гоминид?
4. Перечислите стадии антропогенеза, приведите примеры представителей каждой стадии.
5. Проследите развитие гоминидных черт в строении черепа на каждой стадии антропогенеза.
6. Какие факты опровергают теорию пресапиенса?
7. Назовите большие человеческие расы и характерные для них анатомо-физиологические признаки.
8. Раскройте адаптивный характер расовых признаков.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эволюционный подход к изучению живой природы стал методологической основой биологии в целом. По словам Ф. Г. Добржанского, «ничто в биологии не имеет смысла кроме как в свете эволюции». Фактический материал, накапливаемый различными разделами биологии, требует осмысления с эволюционных позиций. Гипотезы и теории в биологии приобретают логическое завершение только в том случае, если удовлетворяют эволюционному принципу.

Эволюционное учение является той силой, которая противопоставит дроблению биологии на разобщенные научные дисциплины, дает возможность широкого использования теоретических достижений этих дисциплин в смежных или весьма далеких отраслях знаний.

Таким образом, эволюционное учение занимает центральное место в современной биологии, являясь в определенном смысле ее методологическим содержанием. Эволюционный подход стал основой биологического мировоззрения: он позволяет рассматривать живую природу в динамике, во взаимосвязи ее элементов и в связи с абиотической средой. Описание отдельных групп фактов возможно и вне эволюционной интерпретации, но естественнонаучное объяснение любых фактов в биологии вне эволюционного подхода оказывается невозможным.

В связи с этим овладение знаниями современной эволюционной теории особенно важно для формирования профессиональной компетентности будущего специалиста-биолога. Изучение основ микроэволюции и макроэволюции, рассматриваемых в данном учебном пособии, должно способствовать формированию целостной естественнонаучной картины мира и научного мировоззрения, основанного на знании существующих эволюционных концепций.

## 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 II**

*Учебное пособие*

Редактор

**И. В. Юматова**

Старший корректор

**Е. А. Феонова**

Ведущий инженер

**Г. А. Чумак**

Подписано в печать 05.05.2011 г.  
Формат 60x84 1/16. Усл. печ. л. 10,0.  
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**