

А

Российская академия наук
Российская академия образования
Издательство «Просвещение»

Академический школьный учебник

БИОЛОГИЯ

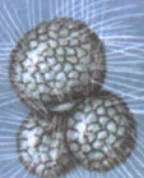
Часть 2

10-11



ПРОСВЕЩЕНИЕ
ИЗДАТЕЛЬСТВО

ЭРА	ПЕРИОД (млн лет назад)	ОСНОВНЫЕ СОБЫТИЯ В РАЗВИТИИ ЖИЗНИ
Кайнозой- ская (начало 65 млн лет назад)	Антропоген (2)	Появление человека.
	Неоген (25-2)	Формируется современный образ флоры и фауны.
	Палеоген (65-25)	Распространение травянистых цветковых и появление степей. Увеличение числа отрядов и семейств млекопитающих и птиц.
Мезозой- ская (начало 235 млн лет назад)	Мел (130-65)	Крупные вымирания морских беспозвоночных, древних групп насекомых и голосеменных, к концу периода — динозавров. Появление и распространение цветковых. Появление птиц. Увеличение разнообразия млекопитающих, в том числе появление приматов.
	Юра (185-130)	Освоение суши, воды и воздуха рептилиями.
	Триас (235-185)	Появление костистых рыб. Начало расцвета рептилий (динозавры, плезиозавры, ихтиозавры и др.). Появление млекопитающих.



А

Российская академия наук
Российская академия образования
Издательство «Просвещение»

Академический школьный учебник

БИОЛОГИЯ

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

10–11 КЛАССЫ

УЧЕБНИК ДЛЯ ОБЩЕОБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ
УЧРЕЖДЕНИЙ

Профильный уровень

В двух частях

Часть 2

Под редакцией академика **В.К. Шумного**
и профессора **Г.М. Дымшица**

Рекомендовано Министерством образования
и науки Российской Федерации

10–е издание

Москва
«ПРОСВЕЩЕНИЕ»
2012

УДК 373.167.1:573

ББК 28.0я72

Б63

Учебник получил положительные заключения Российской академии наук (№ 2-10106-5215/1396 от 25.10.2006 г.) и Российской академии образования (№ 03-2235 от 8.11.2006 г.).

Серия «Академический школьный учебник» основана в 2005 году

Проект «Российская академия наук, Российская академия образования,
издательство «Просвещение» — российской школе»

Руководители проекта:

вице-президент РАН акад. **В. В. Козлов**, президент РАО акад. **Н. Д. Никандров**,
генеральный директор издательства «Просвещение» чл.-корр. РАО **А. М. Кондаков**

Научные редакторы серии:

акад. РАО, д-р пед. наук **А. А. Кузнецов**,
акад. РАО, д-р пед. наук **М. В. Рыжиков**, д-р экон. наук **С. В. Сидоренко**

Авторы:

**П. М. Бородин, Л. В. Высоцкая, Г. М. Дымшиц, Б. М. Медников,
А. О. Рувинский, О. В. Саблина, Р. И. Салганик, М. Г. Сергеев, В. К. Шумный**

Работа между авторами распределилась следующим образом: профессор П. М. Бородин написал главы X и XI; профессор Л. В. Высоцкая — главу V; профессор Г. М. Дымшиц — главы I—IV и XII; профессор Б. М. Медников — главу XIII; профессор А. О. Рувинский — главы VI—IX; доцент О. В. Саблина — «Введение», главы VI—IX, XII и XIII; академик Р. И. Салганик — главы I и III; профессор М. Г. Сергеев — главы XV—XVIII; академик В. К. Шумный — главу XIV.

**Биология. Общая биология. 10—11 классы : учеб. для общеоб-
Б63 разоват. учреждений: профил. уровень : в 2 ч., ч. 2 /**
[П. М. Бородин, Л. В. Высоцкая, Г. М. Дымшиц и др.]; под ред.
В. К. Шумного и Г. М. Дымшица; Рос. акад. наук, Рос. акад.
образования, изд-во «Просвещение». — 10-е изд. — М. : Просве-
щение, 2012. — 287 с. : ил. — (Академический школьный учеб-
ник). — ISBN 978-5-09-029332-7.

Учебник профильного уровня содержания образования создан на основе широко известного учебника под редакцией В. К. Шумного, Г. М. Дымшица, А. О. Рувинского и ориентирован на учащихся биологических, медицинских, психологических и экологических классов школ естественно-научного профиля. Выходит в двух частях.

УДК 373.167.1:573
ББК 28.0я72

ISBN 978-5-09-029332-7(2)
ISBN 978-5-09-029334-1(общ.)

© Издательство «Просвещение», 2001
© Издательство «Просвещение»,
с изменениями, 2008
© Художественное оформление.
Издательство «Просвещение», 2008
Все права защищены

Раздел III

ЭВОЛЮЦИЯ

Глава X

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ. СВИДЕТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ

Эволюция в широком смысле этого слова означает постепенное изменение сложных систем во времени. Говорят об эволюции звезд и галактик, ландшафтов и биоценозов, языков и общественных систем. В этом разделе мы будем рассматривать эволюцию живых организмов, или биологическую эволюцию.

Биологическая эволюция — это наследственное изменение свойств и признаков живых организмов в ряду поколений. В ходе биологической эволюции достигается и постоянно поддерживается согласование между свойствами живых организмов и условиями среды, в которой они живут. Поскольку условия постоянно меняются, в том числе и в результате жизненной активности самих организмов, а выживают и размножаются только те особи, которые наилучшим образом приспособлены к жизни в измененных условиях среды, то свойства и признаки живых существ постоянно меняются. Условия жизни на Земле бесконечно разнообразны, поэтому приспособление организмов к жизни в этих разных условиях породи-

ло в ходе эволюции фантастическое разнообразие жизненных форм.

Эволюционная биология — это наука, которая изучает, как происходила и происходит эволюция, исследует механизмы, закономерности и пути эволюции. Выдающийся биолог Феодосий Добржанский сказал: «Биология приобретает смысл только в свете эволюции». Эволюционная биология дает ключ к пониманию принципов, по которым устроена жизнь на Земле. Базируясь на знании эволюционной истории живых организмов и понимании процессов, которые определяют их наследственные изменения и приспособление друг к другу и окружающей среде, эволюционная биология дает объяснение всем биологическим явлениям: от молекулярных до биосферных. Она объясняет, как и почему ныне живущие организмы, включая нас самих, стали такими, какие они сейчас. Эволюционная биология внесла фундаментальный вклад в понимание того, как устроен мир вокруг нас и какое место мы занимаем в этом мире.

§ 52. Возникновение и развитие эволюционной биологии

Эволюционная биология, как и любая другая наука, прошла длинный и извилистый путь развития. Возникали и проверялись различные гипотезы. Большинство гипотез не выдерживало проверки фактами, и лишь немногие из них становились теориями, неизбежно меняясь при этом. Ошибки и заблуждения науки столь же поучительны, как и ее победы, и знать их необходимо хотя бы для того, чтобы не повторять их вновь и вновь.

Предпосылки эволюционизма. Среди мыслителей античности и Средневековья господствовала идея о неизменности видов. По мере развития науки стали накапливаться данные, противоречащие этой идее.

Были найдены ископаемые остатки древних животных и растений, сходных с современными, но в то же время отличающихся от них по многим особенностям строения. Это могло свидетельствовать о том, что современные виды — это измененные потомки давно вымерших видов. Но поначалу эту идею никто не рассматривал. Выдающийся французский ученый Жорж Кювье (1769—1832), которого по праву считают отцом-основателем современной палеонтологии, исследовал черепа мамонтов в сравнении с черепами современных слонов. Он показал, что они отличались друг от друга «более, чем собака отличается от шакала и гиены».

Впервые было научно доказано, что на Земле некогда существовали виды животных, которые затем вымерли. Кювье показал, что вымерли не только мамонты, но и многие другие позвоночные. Для объяснения вымирания животных Кювье предположил, что катастрофические наводнения стирали с лица Земли старые фауны и на их место приходили новые — либо в буквальном смысле приходили, мигрируя из мест, не затронутых катастрофой, либо были сотворены заново.

Люди всегда пытались привести в систему поразительное разнообразие живых существ. Разработанная великим шведским ученым Карлом Линнеем (1707—1778) система живой природы была построена по принципу анатомического сходства. Наиболее похожие друг на друга виды животных и растений объединялись в роды, роды — в семейства, семейства — в отряды и т. д. Таким образом, система Линнея имела иерархическую структуру. Необходимо было сделать следующий шаг и понять, что разные степени сходства на самом деле отражают разные степени родства между ныне существующими видами, представить систему Линнея в виде родословного древа. Сам Линней в своих последних трудах высказывал предположение, что все виды одного рода составляли

вначале один вид, и допускал возможность появления новых видов, образовавшихся в результате скрещиваний между уже существовавшими видами.

Однако большинство ученых того времени считали сходство в строении и в особенностях индивидуального развития современных видов животных свидетельством того, что они были сотворены по общему плану. Только немногие видели в этом сходстве указание на то, что разные виды в далеком прошлом имели общих предков, что ныне живущие виды являются их измененными потомками. Представления об изменяемости видов высказывали в XVIII в. и в начале XIX в. Ж. Бюффон, И. Гёте, Ж. Сент-Илер, Эразм Дарвин — дед Чарлза Дарвина и др. Однако ни один из этих ученых не предложил удовлетворительного объяснения, почему и как менялись виды.

Эволюционная теория Ламарка. Наибольшую известность получила теория французского ученого Ж. Б. Ламарка. В своей книге «Философия зоологии», опубликованной в начале XIX в., он настаивал на изменяемости видов. В противоречие господствовавшим тогда взглядам Ламарк утверждал, что все виды, включая человека, произошли от других видов.

Эволюция, согласно Ламарку, — это непрерывное поступательное движение от низших форм жизни к высшим. Для объяснения разной степени сложно-



Карл Линней (1707—1778) — выдающийся шведский естествоиспытатель. Создал систему животных и растений, построенную по иерархическому принципу. Определил понятие «вид», пользуясь как морфологическими критериями, так и наличием плодового потомства, установил четкое соподчинение между систематическими категориями: класс, отряд, род, вид, вариация

сти строения современных видов он допускал постоянное самозарождение жизни: предки более высокоорганизованных форм зародились раньше и оттого их потомки ушли дальше по пути прогресса.

Механизмом эволюции Ламарк считал изначально заложенное в каждом живом организме стремление к совершенству, к прогрессивному развитию. Как и почему возникло это стремление, Ламарк не объяснял и даже не считал этот вопрос заслуживающим внимания. Такой же изначальной и не требующей объяснений он считал способность живых существ к адаптивным приспособительным ответам на изменения внешней среды.

Ламарк, как и подавляющее большинство его современников, считал, что изменения, возникающие под влиянием среды, могут передаваться по наследству. Он полагал, что усиленное упражнение органов ведет к их увеличению, а неупражнение — к дегенерации. Редукцию глаз у кротов он считал следствием их неупражнения в ряду поколений. Ни Ламарк, ни его последователи не задавались вопросом: а почему, собственно, интенсивное упражнение, использование органа непременно должно вести к его улучшению, усовершенствованию, а не к изнашиванию, как, например, изнашиваются детали машин?

Сама способность к адаптивным реакциям на воздействия среды (модификациям) наследственно обусловлена. Она, как мы увидим дальше, сформировалась

под действием естественного отбора. Но модификации не наследуются, поскольку не существует и не может существовать механизма, который приводил бы к изменению структуры ДНК половых клеток параллельно и адекватно тем изменениям, которые происходят в органах и тканях (костях, мышцах) в ходе адаптивных модификаций. Ни одним экспериментом не удалось доказать постулированного Ламарком и его последователями устойчивого наследования потомками признаков, приобретенных их предками.

Ж. Б. Ламарк был первым, кто предложил развернутую концепцию *трансформизма* — изменяемости видов. Однако он не нашел ответа на главный вопрос: в чем причина поразительной приспособленности живых организмов?



1. Какие научные открытия привели к возникновению идей об изменяемости видов?
2. В чем сущность эволюционной теории Ламарка?
3. Используя современные знания о хранении, передаче и реализации генетической информации, докажите невозможность наследования результатов упражнения органов.

§ 53. Чарлз Дарвин и его теория эволюции

Жизнь и труды Ч. Дарвина. Чарлз Дарвин родился 12 февраля 1809 г. в семье врача. Во время обучения в университетах Эдинбурга и Кембриджа Дарвин получил глубокие знания в области зоологии, ботаники и геологии, навыки и вкус к

полевым исследованиям. Большую роль в формировании его научного мировоззрения сыграла книга выдающегося английского геолога Чарлза Лайеля «Принципы геологии». Лайель утверждал, что современный облик Земли складывался постепенно под



Чарлз Роберт Дарвин (1809—1882) — английский ученый, основоположник эволюционной биологии. Автор ряда крупных работ по вопросам ботаники, зоологии, геологии и сравнительной психологии

влиянием тех же естественных сил, что действуют и в настоящее время. Дарвин был знаком с эволюционными идеями Эразма Дарвина, Ламарка и других ранних эволюционистов.

Решающим поворотом в судьбе Дарвина стало кругосветное путешествие на корабле «Бигль» (1832—1837). По словам самого Дарвина, в ходе этого путешествия на него произвели самое сильное впечатление: «...1) открытие гигантских ископаемых животных, которые были покрыты панцирем, сходным с панцирем современных броненосцев; 2) то обстоятельство, что по мере продвижения по материке Южной Америки близкородственные виды животных замещают одни других; 3) тот факт, что близкородственные виды различных островов Галапагосского архипе-

лага незначительно отличаются друг от друга. Было очевидно, что такого рода факты, так же как и многие другие, можно было объяснить только на основании предположения, что виды постепенно изменялись, и проблема эта стала преследовать меня».

По возвращении из плавания Дарвин начинает обдумывать проблему происхождения видов. Он рассматривает разные идеи, в том числе идею Ламарка, и отвергает их, так как ни одна из них не дает объяснения фактам поразительной приспособленности животных и растений к условиям их обитания. То, что ранним эволюционистам казалось изначально заданным и не требующим объяснений, представляется Дарвину самым важным вопросом. Он собирает данные об изменчивости животных и растений в природе и в условиях одомашнивания. Через много лет, вспоминая, как возникла его теория, Дарвин напишет: «Вскоре я понял, что краеугольным камнем успехов человека в создании полезных рас животных и растений был отбор. Однако в течение некоторого времени для меня оставалось тайной, каким образом отбор мог быть применен к организмам, живущим в естественных условиях». Как раз в то время в Англии бурно обсуждались идеи английского ученого Т. Мальтуса о возрастании численности популяций в геометрической прогрессии. «В октябре 1838 г. я прочитал книгу Мальтуса «О народона-



Алфред Рассел Уоллес (1823—1913) — английский ученый. Создал одновременно с Ч. Дарвином теорию естественного отбора. Один из основателей зоогеографии

селении», — продолжает Дарвин, — и так как, благодаря продолжительным наблюдениям над образом жизни животных и растений, я был хорошо подготовлен к тому, чтобы оценить значение повсеместно происходящей борьбы за существование, меня сразу поразила мысль, что при таких условиях благоприятные изменения должны иметь тенденцию сохраняться, а неблагоприятные — уничтожаться. Результатом этого и должно быть образование новых видов».

Итак, идея о происхождении видов путем естественного отбора возникла у Дарвина в 1838 г. В течение 20 лет он работал над ней. В 1856 г. по совету Лайеля он начал готовить свою работу к публикации. В 1858 г. молодой английский ученый Алфред Уоллес прислал Дарвину руко-

пись своей статьи «О тенденции разновидностей к неограниченному отклонению от первоначального типа». Эта статья содержала изложение идеи происхождения видов путем естественного отбора. Дарвин был готов отказаться от публикации своего труда, однако его друзья геолог Ч. Лайель и ботаник Г. Гукер, которые давно знали об идее Дарвина и знакомились с предварительными набросками его книги, убедили ученого, что обе работы должны быть опубликованы одновременно.

Книга Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь» вышла в 1859 г., и ее успех превзошел все ожидания. Его идея эволюции встретила страстную поддержку одних ученых и жесткую критику других. Этот и последующие труды Дарвина «Изменения животных и растений при одомашнивании», «Происхождение человека и половой отбор», «Выражение эмоций у человека и животных» немедленно после выхода переводились на многие языки. Примечательно, что русский перевод книги Дарвина «Изменения животных и растений при одомашнивании» был опубликован раньше, чем ее оригинальный текст. Выдающийся русский палеонтолог В. О. Ковалевский переводил эту книгу с издательских гранок, предоставленных ему Дарвином, и публиковал ее отдельными выпусками.

Основные принципы эволюционной теории Ч. Дарвина. Сущность дарвиновской концепции эволюции сводится к ряду логичных и подтвержденных огромным количеством фактических данных положений:

1. В пределах каждого вида живых организмов существует огромный размах индивидуальной наследственной изменчивости по морфологическим, физиологическим, поведенческим и любым другим признакам. Эта изменчивость может иметь количественный или качественный характер, но она существует всегда.

2. Все живые организмы размножаются в геометрической прогрессии.

3. Жизненные ресурсы для любого вида живых организмов ограничены, и поэтому должна возникать *борьба за существование* либо между особями одного вида, либо между особями разных видов, либо с природными условиями. В понятие «борьба за существование» Дарвин включил не только собственно борьбу особи за жизнь, но и борьбу за успех в размножении.

4. В условиях борьбы за существование выживают и дают потомство наиболее приспособленные особи, имеющие те отклонения, которые случайно оказались адаптивными к данным условиям среды. Это принципиально важный момент в аргументации Дарвина. Отклонения возникают не направленное — в ответ на действие среды,

а случайно. Немногие из них оказываются полезными в конкретных условиях. Потомки выжившей особи, которые наследуют полезное отклонение, позволявшее выжить их предку, оказываются более приспособленными к данной среде, чем другие представители популяции. Выживание и преимущественное размножение приспособленных особей Дарвин назвал *естественным отбором*.

5. Естественный отбор отдельных изолированных разновидностей в разных условиях существования постепенно ведет к *дивергенции* (расхождению) признаков этих разновидностей и в конечном счете к видообразованию.

На этих постулатах, безупречных с точки зрения логики и подкрепленных огромным количеством фактов, была создана современная теория эволюции.

Главная заслуга Дарвина в том, что он установил механизм эволюции, объясняющий как многообразие живых существ, так и их изумительную целесообразность, приспособленность к условиям существования. Этот механизм — *постепенный естественный отбор случайных, не направленных наследственных изменений*.

Формирование синтетической теории эволюции. Проблема наследования изменений была ключевой для судьбы дарвиновской теории. Во времена Дарвина господствовали представления о слитной наследственности.

Наследственность объяснялась слиянием «кровей» предковых форм. «Крови» родителей смешиваются, давая потомство с промежуточными признаками. Именно с этой позиции выступал против теории Дарвина математик Ф. Дженкин. Он считал, что накопление благоприятных уклонений невозможно, так как при скрещивании они растворяются, разбавляются, становятся пренебрежимо малыми и, наконец, исчезают вовсе. Дарвин, который нашел ответы на большинство возражений против своей теории, выдвинутых его современниками, этим возражением был поставлен в тупик.

Выход из этого тупика давала теория корпускулярной, дискретной наследственности, созданная Г. Менделем и давшая начало современной генетике. Наследственность дискретна. Каждый родитель передает своему потомку одинаковое количество генов. Гены могут подавлять или модифицировать проявления других генов, но не способны изменять информацию, записанную в них. Иначе говоря, гены не изменяются при слиянии с другими генами и передаются следующему поколению в той же форме, в какой они получены от предыдущего. В случае неполного доминирования мы действительно наблюдаем у потомков первого поколения промежуточное проявление признаков родителей. Но во втором и в последующих поколениях родитель-

ские признаки могут вновь проявиться в неизменном виде (см. § 29).

В 1920-х гг. был осуществлен синтез дарвинизма и генетики. Решающую роль в осуществлении этого синтеза сыграл выдающийся отечественный генетик С. С. Четвериков. На основании своих работ по анализу природных популяций он пришел к пониманию механизмов накопления и поддержания индивидуальной изменчивости. Одновременно с Четвериковым к синтезу идей корпускулярной генетики с классическим дарвинизмом пришли Р. Фишер, Дж. Холдейн и С. Райт. Крупный вклад в формирование современной синтетической теории эволюции внесли зоолог Э. Майр и палеонтолог Дж. Симпсон. Теория естественного отбора была развита в трудах выдающегося отечественного ученого И. И. Шмальгаузена. Основы экологии, биогеографии, филогенетической систематики и этологии (науки о поведении животных), заложенные в трудах Дарвина, развились в самостоятельные науки и, в свою очередь, внесли важнейший вклад в формирование современных представлений о путях, механизмах и закономерностях эволюции. Важнейшие успехи эволюционной биологии в последние годы были достигнуты благодаря активному применению в эволюционных исследованиях идей и методов молекулярной генетики и биологии развития.



1. Какие наблюдения привели Дарвина к мысли об изменяемости видов?
2. Как Дарвин пришел к идее естественного отбора?
3. В чем заключается сущность теории Дарвина?
4. В чем значение законов Менделя для понимания механизмов эволюции?

§ 54. Палеонтологические свидетельства эволюции

Данные палеонтологии, биогеографии, сравнительной анатомии, эмбриологии и молекулярной биологии содержат убедительные и, что очень важно, взаимодополняющие и непротиворечивые свидетельства эволюции.

Последовательное появление новых видов животных и растений в палеонтологической летописи Земли привело натуралистов XVIII—XIX вв. к идее эволюции. В нижних слоях геологических отложений обнаруживались более примитивные организмы, в верхних — все более и более сходные с современными. Дарвин утверждал: «...геология дает нам ясное доказательство, что все виды претерпели изменения, и притом эти изменения протекали медленно и постепенно. Мы это ясно усматриваем из того факта, что ископаемые остатки последовательных формаций неизменно гораздо более сходны друг с другом, чем ископаемые из формаций, далеко одна от другой отстоящих».

Во времена Дарвина палеонтологическая летопись начиналась с кембрийского периода (530 млн лет назад) и в ней наблюдалось много пробелов. Сей-

час эти пробелы постепенно заполняются. Палеонтологи нашли и охарактеризовали множество окаменевших остатков животных, растений и микроорганизмов, живших на Земле в отдаленные эпохи. Современные методы физики и химии позволяют точно датировать окаменелости по соотношению изотопов различных химических элементов в самих остатках и окружающих их породах. Данные палеонтологии свидетельствуют, что микроорганизмы обитали на Земле 3,8 млрд лет назад. Самые древние эукариотические клетки были обнаружены в породах, возраст которых превышает 2 млрд лет. Чем ближе к нашему времени, тем меньше пробелов остается в палеонтологической летописи, тем более подробной она становится. Мы видим последовательное и постепенное появление новых форм. Более того, мы видим, как из прежних форм возникали новые. Между рыбами и амфибиями, амфибиями и рептилиями, рептилиями и млекопитающими найдено так много переходных форм, что зачастую трудно сказать, к какому классу позвоночных их следует относить. Рассмотрим некоторые примеры.

Впервые ископаемые остатки первоптицы — археоптерикса были найдены в Германии в 1861 г. Он имел перья и крылья, следовательно, относился к птицам. Но его скелет отличался рядом признаков, типичных для хищных динозавров: костистый хвост, зубы, пальцы с когтями на крыльях. Позднее в Испании и Китае были найдены на 30—40 млн лет более молодые остатки археоптериксов. Они еще больше похожи на птиц и меньше на динозавров. Их костистые хвосты стали короче, пальцы на крыльях редуцировались.

Археоптерикс не исторический курьез, а одно из звеньев в цепи эволюции. Совсем недавно был найден далекий предок археоптерикса — микрораптор. Он имел маховые перья не только на передних, но и на задних конечностях. Таким образом, у него было четыре крыла, которые он использовал для парящего полета (рис. 153). Перед микрораптором в палеонтологической летописи находятся динозавры, которые становились с течением времени все более и более похожими на птиц, а после него — древние птицы, которые все более и более утрачивали признаки динозавров. В этой длинной цепи от динозавров к птицам, которая протянулась более чем на 140 млн лет, не было разрывов. Не было момента, когда птица вдруг вылетела из яйца динозавра. Каждый предок имел потомка, в основном похожего на себя

и в то же время отличного в деталях.

Следует помнить, однако, что многие ископаемые остатки принадлежат боковым ветвям филогенетического древа. На Земле нет сейчас живых потомков тиранозавров. Эта ветвь оказалась эволюционным тупиком. Нет на Земле и четырехкрылых птиц, хотя такие родственники археоптериксов существовали на Земле десятки миллионов лет назад.

Открытия 1990-х гг. позволили восстановить интереснейшую историю постепенного превращения мелких (размером с белку) наземных копытных млекопитающих в гигантов моря — китов (рис. 154). Ископаемые остатки свидетельствуют, что наиболее дальний предок современных китов жил на суше 65 млн лет назад и кормился рыбой и падалью. Пакицетус, который жил около 50 млн лет назад, уже перешел к полуводному образу жизни. Об этом свидетельствует строение его слухового аппарата — он сочетал в себе особенности внутреннего уха современных китов и наземных млекопитающих. Это позволяло пакицетусам одинаково хорошо слышать и на поверхности, и под водой. Более молодой представитель этой линии — амбулоцетус — ходячий кит (45 млн лет назад) был ростом с морского льва, имел довольно длинные конечности, хорошо приспособленные как для плавания, так и для хождения по дну, и длин-

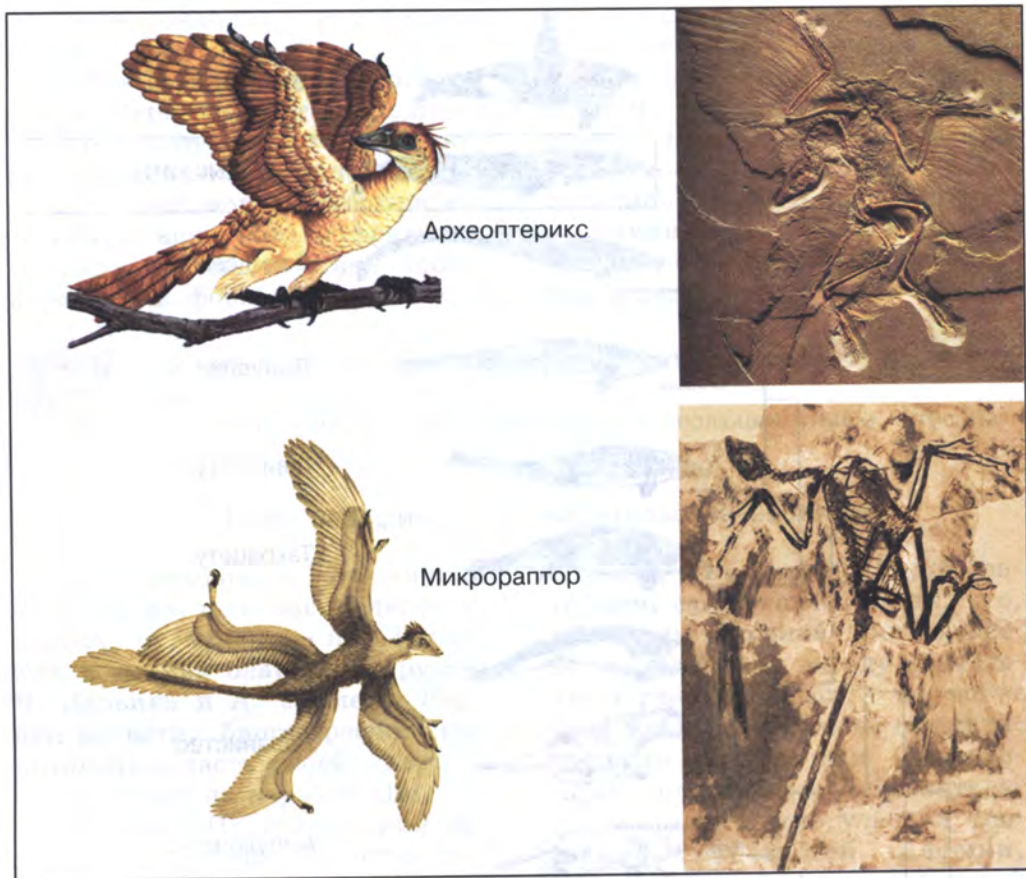


Рис. 153. Археоптерикс и микрораптор — переходные звенья в цепи эволюции от рептилий к птицам: *слева* — реконструкция, *справа* — ископаемые остатки

ный хвост, тоже полезный для плавания, хотя пока еще очень мало похожий на мощный хвостовой плавник кита. Родоцетус (43 млн лет назад) сделал следующий и уже необратимый шаг в море. Его конечности сильно уменьшились, а тазовый пояс практически отделился от позвоночника. И наконец 40 млн лет назад появился базилозаврус.

Длина его тела достигала 15 м. Конечности его уже полностью преобразовались в мощные плавники. Это был уже почти настоящий кит, хотя и сохранивший черты сходства со своими сухопутными предками. Например, его ноздри уже сместились далеко назад, но им предстояло пройти еще полпути до того места на черепе, где сейчас распо-

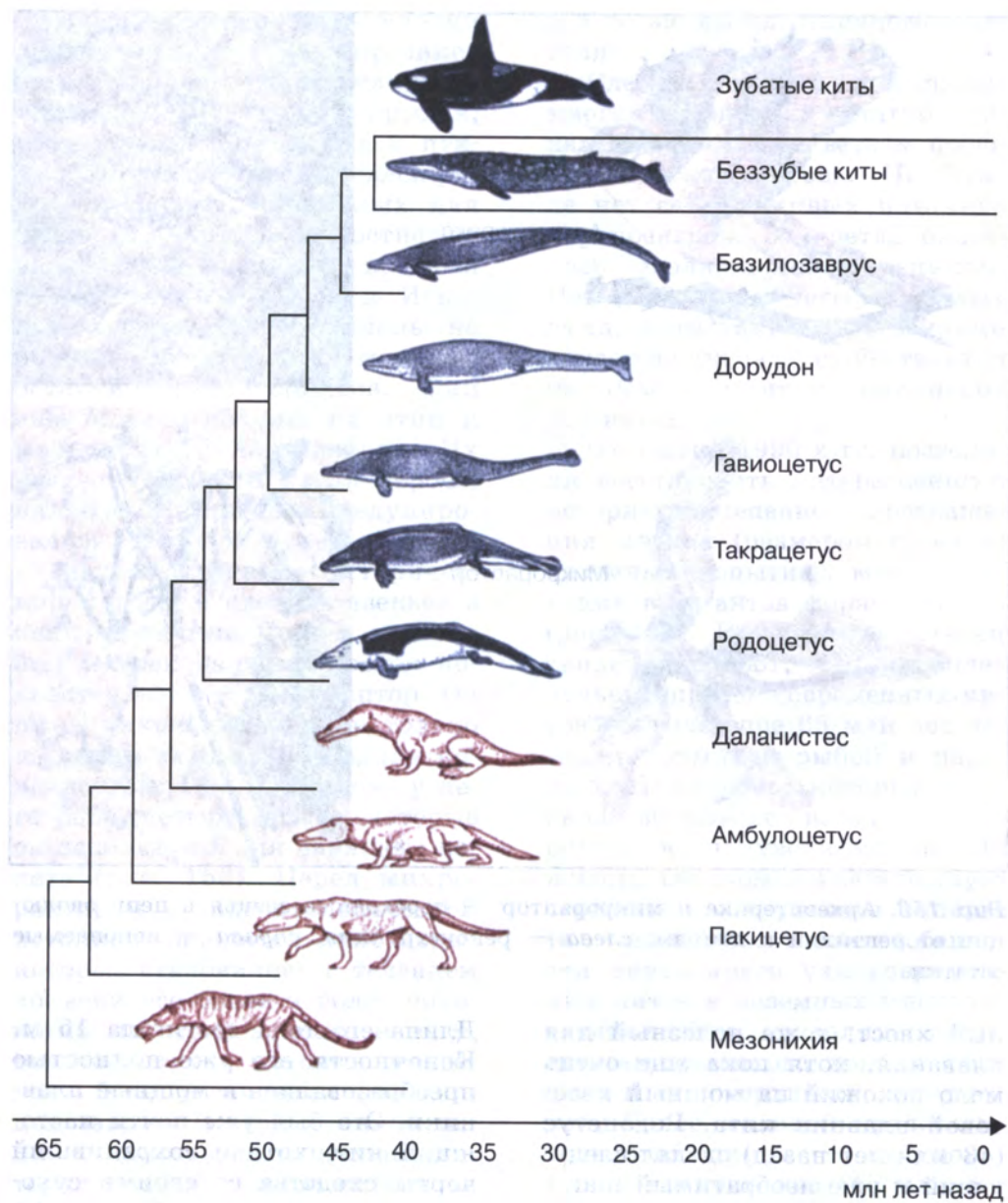


Рис. 154. Происхождение современных китов от наземных млекопитающих.

Начала и концы линий показывают время возникновения и вымирания соответствующего вида

лагается дыхальце настоящих китов.

Таким образом, палеонтологическая летопись дает нам свидетельства постепенного преобразования наземных млекопитающих в обитателей моря. Несмотря на ее явную неполноту и фрагментарность, мы видим в ней серию переходных форм. По существу,

все ископаемые остатки представляют собой переходные формы — все они потомки ранее живших форм, а некоторые — предки ныне живущих. Таким образом, палеонтологическая летопись является летописью эволюции — наследственного изменения свойств живых организмов в ряду поколений.



1. Как можно восстановить последовательность эволюции на основе анализа ископаемых остатков?
2. Приведите примеры переходных форм в эволюции птиц и китообразных.

§ 55. Биogeографические свидетельства эволюции

Биogeография — это наука, которая изучает распределение живых организмов на Земле. Она возникла благодаря трудам Ч. Дарвина и А. Уоллеса. Дарвин посвятил биogeографии значительную часть своей книги о путешествии на корабле «Бигль» и две главы «Происхождения видов». По степени сходства локальных фаун и флор выделяют шесть биogeографических областей: 1) Палеарктическую, 2) Неарктическую, 3) Индо-Малайскую, 4) Эфиопскую, 5) Неотропическую и 6) Австралийскую (рис. 155).

Каждая из этих областей ограничена географическими барьерами, затрудняющими расселение животных и распространение растений (моря, океаны, горные хребты). Различия между соседними областями часто оказываются очень значительными.

Главная проблема, которая

стояла в XIX в. перед исследователями, заключалась в том, что, по словам Дарвина, «ни сходство, ни различия между обитателями разных областей не могут быть вполне объяснены климатическими и другими физическими условиями». Действительно, климатические условия тропических областей Африки, Юго-Восточной Азии и Южной Америки поразительно сходны, но насколько различны при этом фауны этих областей! Кенгуру и множество других сумчатых населяют степи и полупустыни Австралии, но в африканской фауне нет ни одного сумчатого. Чем объяснить удивительное разнообразие близкородственных видов птиц на Галапагосских островах, их сходство с континентальными южноамериканскими видами и отличие от видов птиц Гавайских островов или Островов Зеленого Мыса?

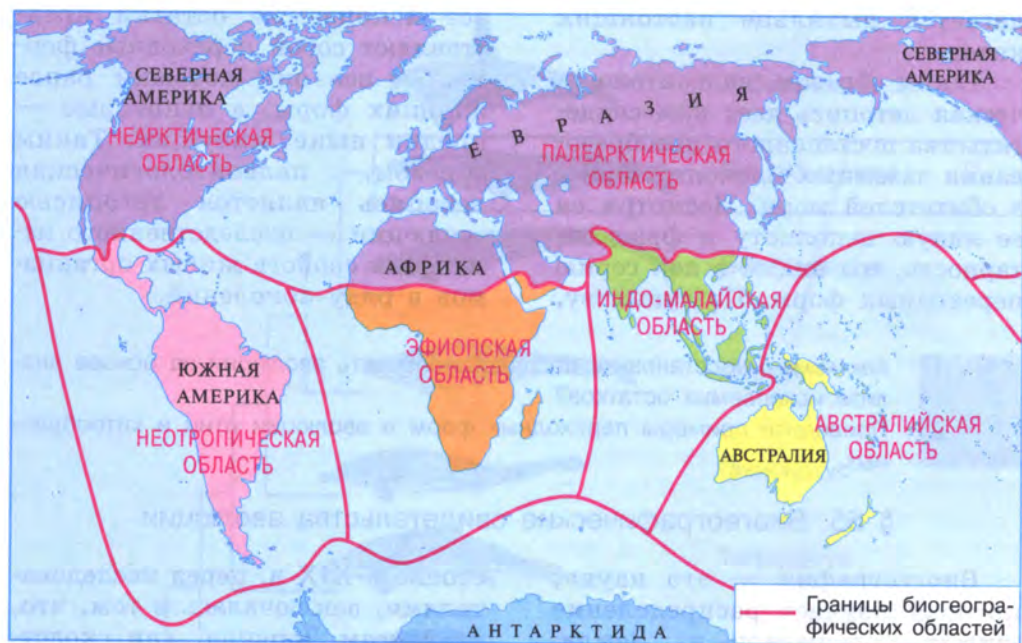


Рис. 155. Биогеографические области Земли

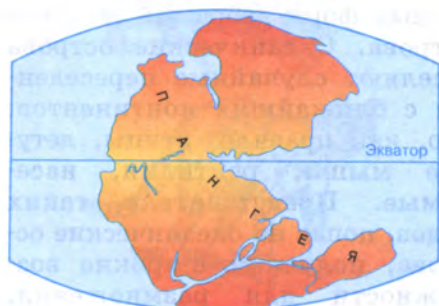
Причину этих сходств и различий следует искать в истории живых организмов, населяющих разные территории. При этом следует помнить, что облик нашей планеты постоянно менялся. Новые острова возникали в результате вулканической активности и жизнедеятельности кораллов. Они уходили под воду при повышении уровня Мирового океана и вновь выходили на поверхность при его понижении. Возникали и исчезали «мосты» между ними и материками. На месте современного Берингова пролива не так давно (15 тыс. лет назад) существовал Берингийский перешеек, по которому в Северную Америку из Азии пришли предки американских

индейцев. Если мы обратимся к более далекому прошлому, мы увидим, что очертания материков и расстояния между ними менялись. Земная кора состоит из отдельных плит, которые постоянно дрейфуют.

Геологические исследования показывают, что 225 млн лет назад на Земле существовал единый материк Пангея. Затем движение плит привело к его разделению на Лавразию и Гондвану. Северная Америка и Евразия десятки миллионов лет представляли собой единый материк (рис. 156). Неудивительно поэтому, что фауны и флоры Неарктической и Палеарктической областей сходны между собой. Между ними постоянно происходил

обмен мигрантами. По той же причине так различны фауны Неарктической и Неотропической областей. Их разделяют де-

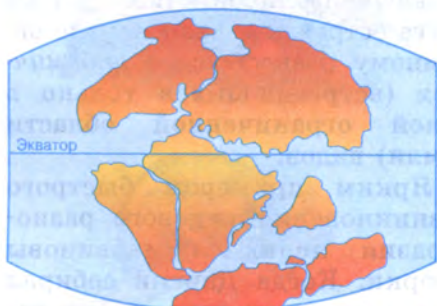
сятки миллионов лет независимой эволюции. Северная и Южная Америка соединились Панамским перешейком несколько



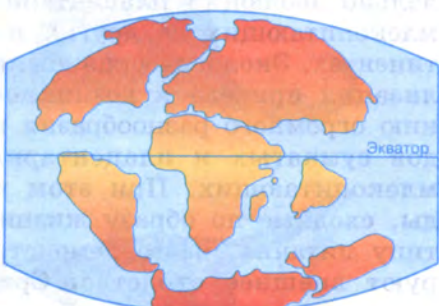
Пермский период
225 млн лет назад



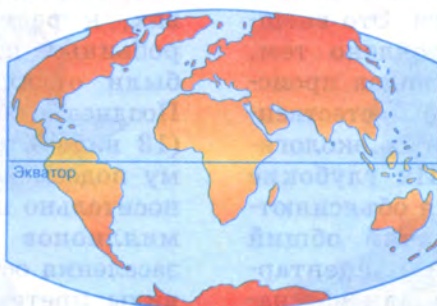
Триасовый период
200 млн лет назад



Юрский период
135 млн лет назад



Меловой период
65 млн лет назад



Настоящее время

Рис. 156. Изменение расположения континентов в истории Земли

миллионов лет назад. В Северную Америку из Южной проникли только несколько видов опосумов и броненосцев. Мигранты из Северной Америки были более успешны. В Южной Америке они дали начало ряду новых видов хищных, копытных и грызунов.

Особенно интересна эволюция животного мира Австралии. Этот континент вместе с Антарктидой оказался отделен от всех остальных материков около 100 млн лет назад. Поэтому эволюция сумчатых млекопитающих в Австралии происходила в абсолютной изоляции. Она шла параллельно эволюции плацентарных млекопитающих на других континентах. Экологическая специализация привела к возникновению огромного разнообразия видов сумчатых и плацентарных млекопитающих. При этом виды, сходные по образу жизни и типу питания, часто демонстрируют внешнее сходство. Среди млекопитающих Австралии мы находим сумчатых «двойников» хорошо известных нам волка, сурка, крысы, летяги. Это внешнее сходство обусловлено тем, что эволюция этих видов происходила под действием естественного отбора в сходных экологических условиях. Их глубокие внутренние различия объясняются тем, что последний общий предок сумчатых и плацентарных жил более 100 млн лет назад (рис. 157).

Острова можно рассматривать как природные лаборатории эво-

люции. Число островных видов относительно невелико, и оно тем меньше, чем дальше тот или иной остров от континента, и соответственно тем меньше шансов было у предков нынешних островных форм добраться до этого острова. Океанические острова заселяют случайные переселенцы с ближайших континентов. Это, как правило, птицы, летучие мыши, рептилии, насекомые. Представители таких видов, попав на океанические острова, получают широкие возможности для размножения. Они занимают множество свободных экологических ниш на отдельных изолированных друг от друга островах и дают начало огромному разнообразию *эндемичных* (встречающихся только в одной ограниченной области Земли) видов.

Ярким примером быстрого возникновения видового разнообразия являются дарвиновы вьюрки. Когда Дарвин собирал свою коллекцию птиц на Галапагосах, он ошибочно отнес вьюрков, собранных на разных островах, к разным семействам воробьиных птиц, настолько они были отличны друг от друга. Позднее выяснилось, что все они (13 видов) принадлежат к одному подсемейству и возникли относительно недавно — несколько миллионов лет назад по мере заселения островов. За это время виды претерпели значительные эволюционные изменения благодаря естественному отбору и изоляции друг от друга.

Плацентарные



Сумчатые



Рис. 157. Представители плацентарных и сумчатых млекопитающих

Географические закономерности распределения живых организмов хорошо согласуются с геологическими и палеонтологическими данными и убедительно свидетельствуют о том, что современное разнообразие видов сформировались в ходе эволюции.

Географические закономерности распределения живых организмов хорошо согласуются с геологическими и палеонтологическими данными и убедительно свидетельствуют о том, что современное разнообразие видов сформировались в ходе эволюции.



1. Фауны Северной Америки и Евразии сходны, а фауны Северной и Южной Америки сильно различаются. Как вы объясните эти факты?
2. Сумчатые, кроме Австралии, встречаются также в Южной Америке. Дайте объяснения этому факту, используя карты, представленные на рисунке 156.
3. На островах довольно часто встречаются эндемичные виды. Чем это можно объяснить?

§ 56. Сравнительно-анатомические и эмбриологические свидетельства эволюции

Сравнительно-анатомические свидетельства эволюции. Все амфибии, рептилии и млекопитающие имеют по пять пальцев на конечностях (рис. 158). Даже у видов, конечности которых во взрослом состоянии имеют меньше пяти пальцев (например, у лошади), в эмбриональном периоде все равно закладываются все те же пять пальцев. Почему именно пять, а не три или пятнадцать? Но пятью пальцами сходство не ограничивается. Дарвин писал: «Что может быть любопытнее того, что пригодная для хватания рука человека, роющая лапа крота, нога лошади, ласт дельфина и крыло летучей мыши построены по тому же самому образцу и содержат одинаковые кости с одним и тем же относительным расположением?»

Общность строения объясняется общностью происхождения — все четвероногие позвоночные происходят от общего

предка, который имел пять пальцев. Это заключение, сделанное на основе данных сравнительной анатомии, подтверждают палеонтологические данные. Они свидетельствуют, что этот общий пятипалый предок жил на Земле около 400 млн лет назад. У него были современники, которые имели кто шесть, кто семь, а кто и восемь пальцев, но все они вымерли. Все современные четвероногие произошли не от них, а от пятипалого предка.

Вся систематика живых организмов построена по иерархическому принципу. Сходные между собой виды объединяются в роды, сходные роды — в семейства, сходные семейства — в отряды, сходные отряды — в классы и т. д. Если мы сравниваем виды, принадлежащие одному роду, мы находим между ними сходство по большому числу морфологических признаков. Если же мы сравним два вида из разных отрядов одного класса,

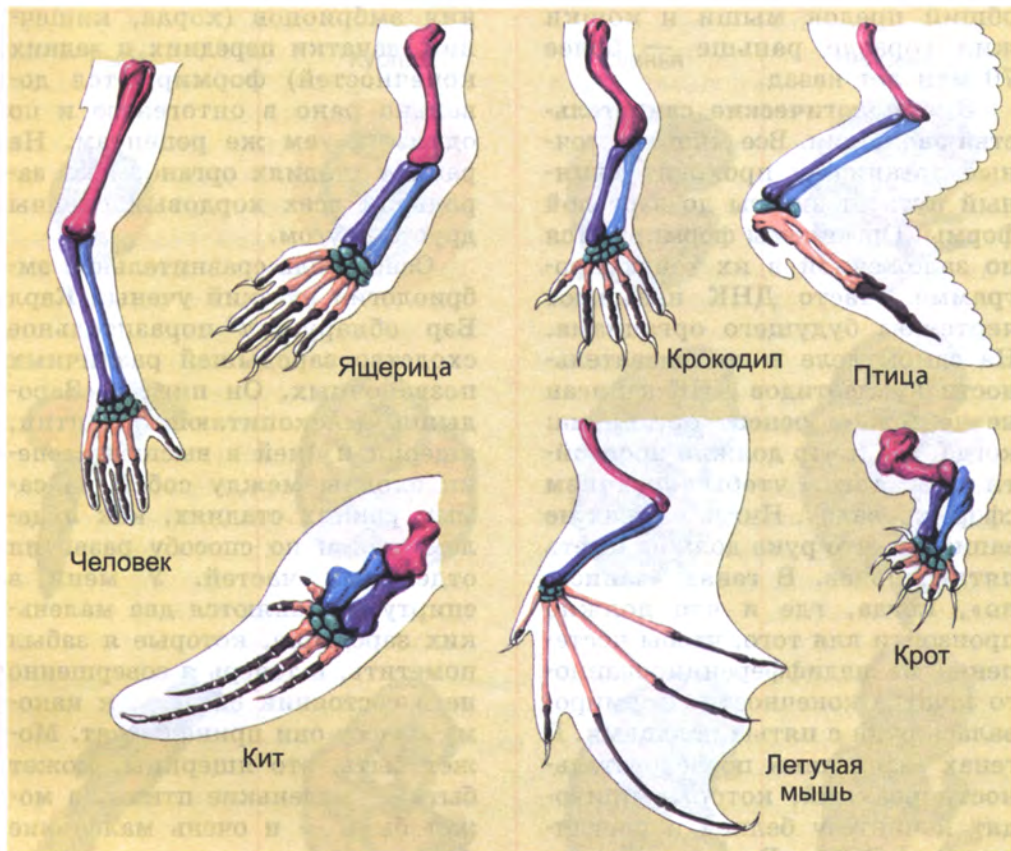


Рис. 158. Различия и сходство в строении передних конечностей позвоночных

мы обнаружим гораздо меньше сходства между ними.

Очевидно, что степень сходства определяется степенью родства: родные братья, как правило, гораздо более сходны между собой, чем двоюродные. Степень родства определяется числом поколений между ныне живущими организмами и их общим предком. Родные братья имеют общего предка в первом поколении, а двоюродные — во втором. Точно так же в терминах родства мы

можем интерпретировать таксономические категории, построенные по морфологическому критерию. Виды одного рода отделяет от их общего предка гораздо меньшее число поколений (и соответственно лет), чем виды, принадлежащие к разным отрядам. Общий предок всех видов рода *Mus* (домовые мыши) жил на Земле около 10 млн лет назад. Примерно в то же время существовал и общий предок видов рода *Felis* (кошки), а последний

общий предок мыши и кошки жил гораздо раньше — более 70 млн лет назад.

Эмбриологические свидетельства эволюции. Все многоклеточные организмы проходят длинный путь от зиготы до взрослой формы. Организмы формируются по заложенной в их генах программе. Часто ДНК называют чертежом будущего организма. На самом деле в последовательности нуклеотидов ДНК записаны не чертежи, а рецепты организма: когда, где и что должно произойти для того, чтобы организм сформировался. Нигде в генах не записано, что рука должна иметь пять пальцев. В генах «записано», когда, где и что должно произойти для того, чтобы постепенно из недифференцированного зачатка конечности сформировалась рука с пятью пальцами. В генах «записаны» последовательности реакций, которые приводят к синтезу белков и регуляторных РНК. Взаимодействуя друг с другом, они предопределяют свойства отдельных клеток. В зависимости от этих свойств клетки растут, перемещаются, взаимодействуют друг с другом, объединяются в те или иные ткани. Родословная каждой клетки развивающегося организма, ее положение в эмбрионе и сигналы, поступающие от других клеток, определяют ее судьбу и то, какие гены будут активны в ней.

У всех представителей одного типа (например, хордовых) наиболее общие особенности строе-

ния эмбрионов (хорда, кишечник, зачатки передних и задних конечностей) формируются довольно рано в онтогенезе и по одним и тем же рецептам. На ранних стадиях органогенеза зародыши всех хордовых сходны друг с другом.

Основатель сравнительной эмбриологии русский ученый Карл Бэр обнаружил поразительное сходство зародышей различных позвоночных. Он писал: «Зародыши млекопитающих, птиц, ящериц и змей в высшей степени сходны между собой на самых ранних стадиях, как в целом, так и по способу развития отдельных частей. У меня в спирту сохраняются два маленьких зародыша, которые я забыл пометить, и теперь я совершенно не в состоянии сказать, к какому классу они принадлежат. Может быть, это ящерицы, может быть — маленькие птицы, а может быть — и очень маленькие млекопитающие, до того велико сходство в устройстве головы и туловища у этих животных. Конечностей, впрочем, у этих зародышей еще нет. Но если бы даже они и были на самых ранних стадиях своего развития, то и тогда мы ничего не узнали бы, потому что ноги ящериц и млекопитающих, крылья и ноги птиц, а также руки и ноги человека развиваются из одной и той же основной формы».

На более поздних стадиях развития различия между эмбрионами увеличиваются, появляются признаки класса, отряда,



Рис. 159. Стадии онтогенеза позвоночных

семейства (рис. 159). Ч. Дарвин рассматривал сходство ранних стадий онтогенеза у разных представителей крупных таксонов как указание на их эволюционное происхождение от общих предков.

Современные открытия в области генетики развития под-

твердили дарвиновскую гипотезу. Было показано, например, что важнейшие процессы раннего онтогенеза у всех позвоночных совершаются по одним и тем же рецептам: они контролируются одними и теми же генами. Более того, многие из этих генов регуляторов обнаружены и

у беспозвоночных (червей, моллюсков и членистоногих).

Конечности всех млекопитающих сначала развиваются по общей программе, предусматривающей формирование пяти пальцев, однако на более поздних стадиях эмбрионального развития вступают в действие специфические программы, возникшие позже в ходе эволюции, — у копытных зачатки пястных костей сливаются, у китов и дельфинов они редуцируются, у летучей мыши они превращаются в основу крыльев и лап. Муравьи рождаются без зубов, но у зародышей этих животных мы обнаруживаем зачатки зубов, которые исчезают на более поздних

стадиях развития. Это свидетельствует о том, что общий предок муравьев и других неполнозубых (ленивцев, броненосцев) имел зубы, а его потомки их потеряли — кто полностью, кто частично. Но гены-рецепты для создания зубов они унаследовали. Птицы потеряли зубы еще раньше, 70—80 млн лет назад, но в их челюстных зачатках до сих пор происходит синтез белков, необходимых для развития зубов.

Таким образом, морфологические и палеонтологические свидетельства эволюции хорошо согласуются и дают единую и непротиворечивую картину процесса эволюции.



1. В чем причина сходства и различий в строении конечностей позвоночных? Проанализируйте сходство и различия таких анатомических структур позвоночных, как череп, кожные покровы, пищеварительная и нервная системы, органы дыхания.
2. Чем объясняется сходство ранних стадий эмбрионального развития животных?
3. Какие изменения в развитии позвоночных ведут к различиям в анатомии их конечностей?

§ 57. Молекулярные свидетельства эволюции

Благодаря современным достижениям молекулярной биологии и генетики удалось расшифровать геном человека, мыши, дрозофилы, малярийного комара, риса и многих других видов. Мы можем сравнивать гены разных организмов и анализировать сходство и различия между ними. Мы можем изучать гены не только ныне живущих организ-

мов, но и давно вымерших видов, используя следы ДНК в ископаемых остатках.

Все живые организмы имеют одинаковые механизмы записи, передачи и считывания наследственной информации. Эта информация записана в последовательности нуклеотидов ДНК (РНК у некоторых вирусов), она передается из поколения в

поколение благодаря одному и тому же механизму репликации, она транскрибируется в последовательность нуклеотидов РНК и затем транслируется в последовательность аминокислот в белках с использованием одного и того же генетического кода. Это однозначно свидетельствует о том, что все ныне живущие на Земле организмы происходят от одного общего предка.

Геном каждого вида представляет собой генетическую летопись его эволюции. Каждый организм получил свои гены от предков, а те в свою очередь от своих предков и т. д. В большинстве случаев гены передавались без изменений, но изредка возникали случайные изменения — мутации. Некоторые мутации снижали приспособленность организмов, которые их наследовали. Такие мутации отметались естественным отбором и не передавались дальше. Большинство из них никак не сказывались на приспособленности организмов и, следовательно, на вероятности передачи этих измененных генов из поколения в поколение. Наконец, были такие мутации, которые давали их носителям преимущества в борьбе за жизнь. Они распространялись в популяциях и закреплялись в генофонде вида, внутри которого они возникли, и передавались дочерним видам. Таким образом, в геномах ныне живущих видов записана вся история этих видов. Сравнение генов разных видов дает ключ к построению

единой родословной всего живого на Земле.

Многие мутации представляют собой замены одних нуклеотидов на другие. Мутации возникают, как правило, во время репликации ДНК. Отсюда следует, что, чем больше поколений прошло со времени дивергенции (расхождения) двух видов от общего предка, тем больше случайных замен нуклеотидов должно было накопиться в геномах дочерних видов; соответственно тем больше аминокислот отличаются один и тот же белок у этих видов. Общий предок человека и макаки-резус существовал более 30 млн лет назад, а общий предок человека и кошки — более 80 млн лет назад. Когда мы сравниваем аминокислотные последовательности гемоглобина, мы видим, что различий между белками (и, следовательно, генами) человека и резуса гораздо меньше, чем между белками человека (или шимпанзе) и кошки (рис. 160). Число отличий по аминокислотам в молекуле гемоглобина у представителей разных таксонов тем больше, чем раньше в эволюции разошлись эти таксоны.

Количественная оценка различий между видами по множеству генов позволяет построить *генеалогическое древо*, показывающее родство различных таксонов (видов, отрядов, семейств, классов), и определить относительное время их дивергенции. В основном это древо совпадает с теми, что были построены на ос-

нове морфологических, эмбриологических и палеонтологических данных.

Ученые уже давно обнаруживали странное сходство между современными китами и копытными. Палеонтологические данные подтвердили, что предки китов по ряду признаков были по-

хожи на предков копытных. Данные молекулярно-генетического анализа позволили точно определить положение китов на едином древе жизни. Ближайшим родственником китов оказался бегемот, который относится к отряду парнокопытных. Это значит, что общий предок

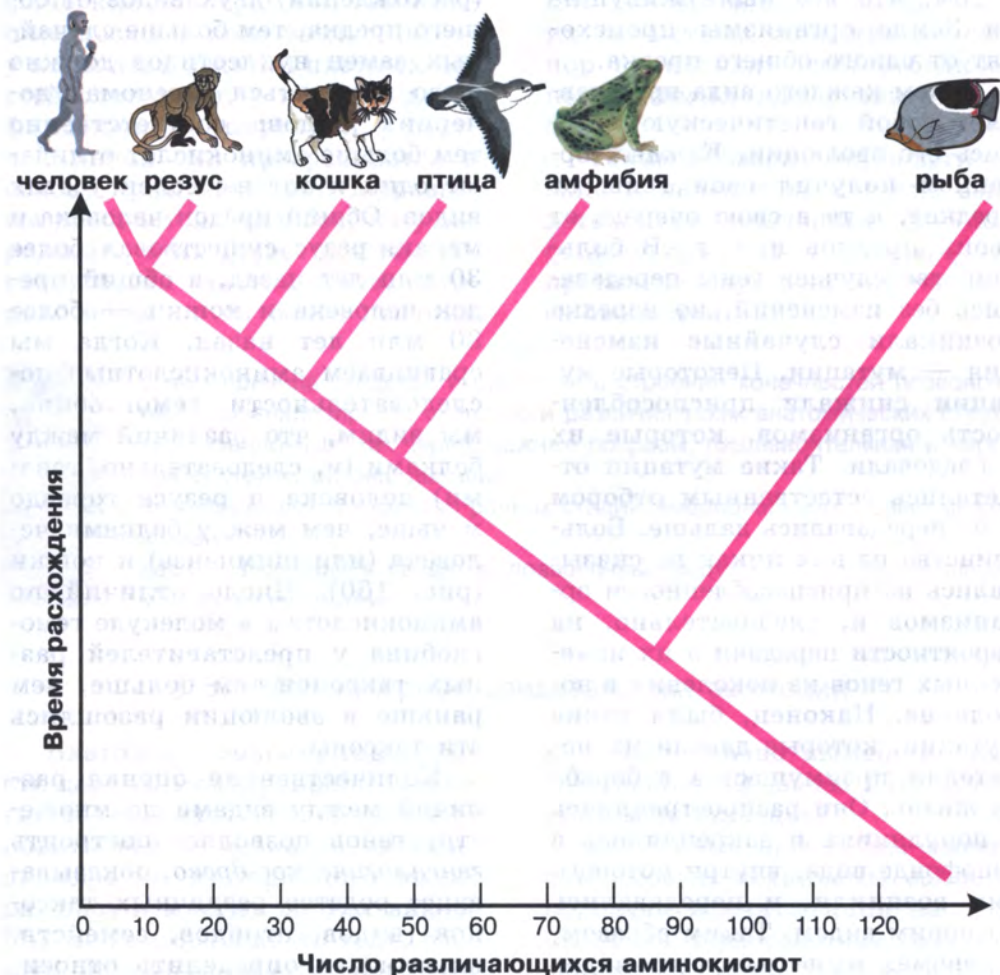


Рис. 160. Отличия по аминокислотам в молекуле гемоглобина у представителей разных таксонов

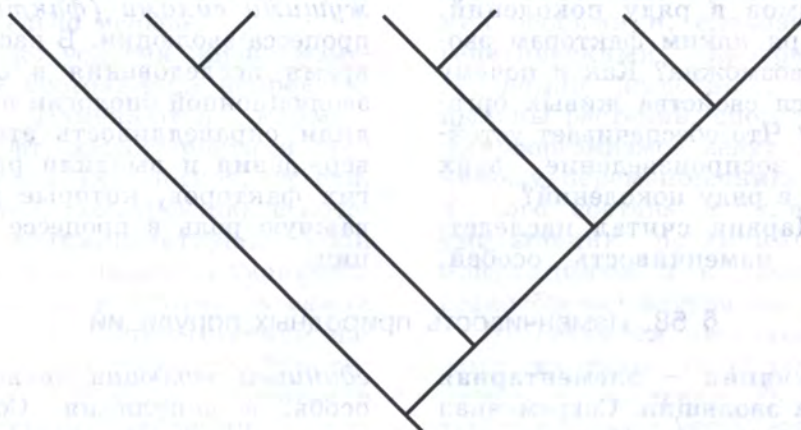


Рис. 161. Филогенетическое древо китопарнокопытных, построенное на основе сравнения генов.

Ближайшим родственником китов и дельфинов является бегемот

китов и парнокопытных (бегемотов, коров, свиней) существовал в более близкое к нашим дням время, чем общий предок парно- и непарнокопытных (лошадей, тапиров, носорогов). В современной систематике киты и парнокопытные объединяются в один отряд китопарнокопытных (рис. 161).

Молекулярные данные предоставляют нам самые убедительные свидетельства эволюции. Опираясь на эти данные, мы можем реконструировать историю жизни на Земле и показать, что все современные виды связаны неразрывными нитями родства.

- ?**
1. У всех живых организмов на Земле обнаружены одинаковые механизмы записи, передачи и считывания наследственной информации. О чем это свидетельствует?
 2. Как можно использовать данные анализа генов и белков современных организмов для реконструкции их происхождения?
 3. Проанализируйте эволюцию китообразных, используя данные палеонтологии, сравнительной анатомии и молекулярной генетики.

Глава XI

МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИИ

Эволюция — это наследственное изменение свойств живых организмов в ряду поколений. Благодаря каким факторам эволюция возможна? Как и почему меняются свойства живых организмов? Что обеспечивает устойчивое воспроизведение этих свойств в ряду поколений?

Ч. Дарвин считал наследственную изменчивость особей,

борьбу за существование и естественный отбор главными *движущими силами (факторами)* процесса эволюции. В настоящее время исследования в области эволюционной биологии подтвердили справедливость этого утверждения и выявили ряд других факторов, которые играют важную роль в процессе эволюции.

§ 58. Изменчивость природных популяций

Популяция — элементарная единица эволюции. Современная эволюционная биология в качестве элементарной единицы эволюции рассматривает популяцию. *Популяцией* называют сообщество особей одного вида, занимающих определенную территорию и связанных друг с другом родственными узами.

Вы знаете, что эволюция — это наследственное изменение свойств и признаков живых организмов в ряду поколений. Это означает, что отдельные особи не могут эволюционировать. Каждая особь развивается на основе генотипа, унаследованного от родителей. Генотип определяет особенности ее развития, ее взаимоотношений с внешней средой, в том числе и возможность адаптивных модификаций в ответ на изменение внешних условий. Но как бы ни менялась особь, ее генотип остается неизменным. Таким образом, *элементарной*

единицей эволюции является не особь, а популяция. Совокупность генотипов всех особей в популяции называют *генофондом*. В ходе эволюции меняется набор генотипов в генофонде популяций. Одни генотипы распространяются, а другие становятся редкими и постепенно исчезают.

Эффективность размножения и распространения в популяции каждого конкретного генотипа зависит от того, насколько фенотип особи, созданной на его основе, соответствует тем условиям, которые существуют в то время и в том месте, где живет эта особь. Если особь доживает до размножения и производит потомков, то она передает им полностью или частично тот генотип, который позволил ей это сделать, и в следующем поколении носителей этого «удачного» генотипа становится больше. Мы можем сказать, что ее гены распространяются в генофонде

популяции. Если особь погибает до размножения или не оставляет потомков, то вместе с ее смертью пресекается распространение и ее генов. В следующем поколении носителей этих генов будет уже относительно меньше.

Однако условия жизни изменяются постоянно и непредсказуемо. Изменяются климат, ландшафт, характеристики других видов (хищников, жертв, паразитов, конкурентов), с которыми взаимодействуют особи данной популяции, изменяется численность и плотность самой популяции. Соответственно изменяется и полезность фенотипов. То, что было полезным в предыдущем поколении, может оказаться вредным в последующем, и наоборот.

Условия жизни меняются не только во времени, но и в пространстве. Каждый вид занимает определенную территорию, которую называют *ареалом*. Иногда ареал вида ограничивается небольшим островком, а иногда охватывает целые континенты. Условия жизни особей из разных частей ареала широко распространенных видов сильно различаются. Генотипы, которые полезны, например, на севере ареала, могут оказаться вредными на юге. То, что хорошо в долине, плохо в горах, и наоборот. В каждой популяции отбираются те генотипы, которые обеспечивают наилучшую адаптацию их носителей к местным условиям. Частота генов, которые обеспечивают выживание в долинах, уве-

личивается в долинных популяциях и уменьшается в горных. Формируются генетические различия между популяциями. Однако между популяциями одного вида постоянно происходит обмен особями и, следовательно, генетическими программами. *Миграции* животных, перенос пыльцы растений, спор грибов и микроорганизмов ведут к постоянному перемешиванию генетического состава популяций, к уменьшению различий между популяциями и к увеличению разнообразия внутри популяций.

Не остаются постоянными и сами генотипы. Гены также меняются со временем. Разные мутации в разных генах возникают у разных особей, меняя при этом генотипы потомков этих особей. Все организмы с половым размножением передают потомкам свои генотипы не полностью, а частично — каждый потомок получает половину генов от матери и половину от отца и оказывается носителем уникальной комбинации аллелей. Каждая особь имеет уникальный генотип, который лишь частично передается (или не передается вовсе) ее потомкам.

Таким образом, мы можем определить процесс эволюции как *изменение частот разных аллелей в популяциях*. Естественно, это будет неполное и сильно упрощенное определение, но такой подход позволит нам яснее представить, какие факторы и в какой степени определяют эволюционный процесс.



Сергей Сергеевич Четвериков (1880—1959) — отечественный ученый, один из основателей синтетической теории эволюции. Доказал, что мутации могут накапливаться в скрытом состоянии в природных популяциях животных. Сформулировал основные принципы эволюционной генетики



Феодосий Григорьевич Добржанский (1900—1975) — отечественный ученый, один из основоположников популяционной генетики. Его исследования создали предпосылки для объяснения механизма формирования новых видов и позволили построить синтетическую теорию эволюции

Внутривидовая изменчивость. Внутривидовая изменчивость живых организмов всегда привлекала пристальное внимание исследователей, хотя отношение к ней со временем менялось. Долгое время ее считали чем-то несущественным, затемняющим истинный облик вида. Натуралисты рассматривали изменчивость как досадную помеху, которая затрудняла процесс классификации. Ч. Дарвин был одним из первых, кто понял, что внутривидовая изменчивость — источник эволюционных изменений, а ее изучение — ключ к пониманию процесса эволюции. Началось детальное исследование этого явления.

Важнейший вклад в изучение изменчивости природных популяций растений и животных внесли представители отечественной генетики Н. И. Вавилов, А. С. Серебровский, С. С. Четвериков, Ф. Г. Добржанский и др. Они провели детальный генетический анализ явной и скрытой генетической изменчивости в популяциях разных видов.

Было обнаружено, что значительная часть наблюдаемого в природе внутривидового разнообразия по качественным и количественным признакам обусловлена наличием в популяциях множества разных аллелей, контролирующих эти признаки (рис. 162). Но еще большая

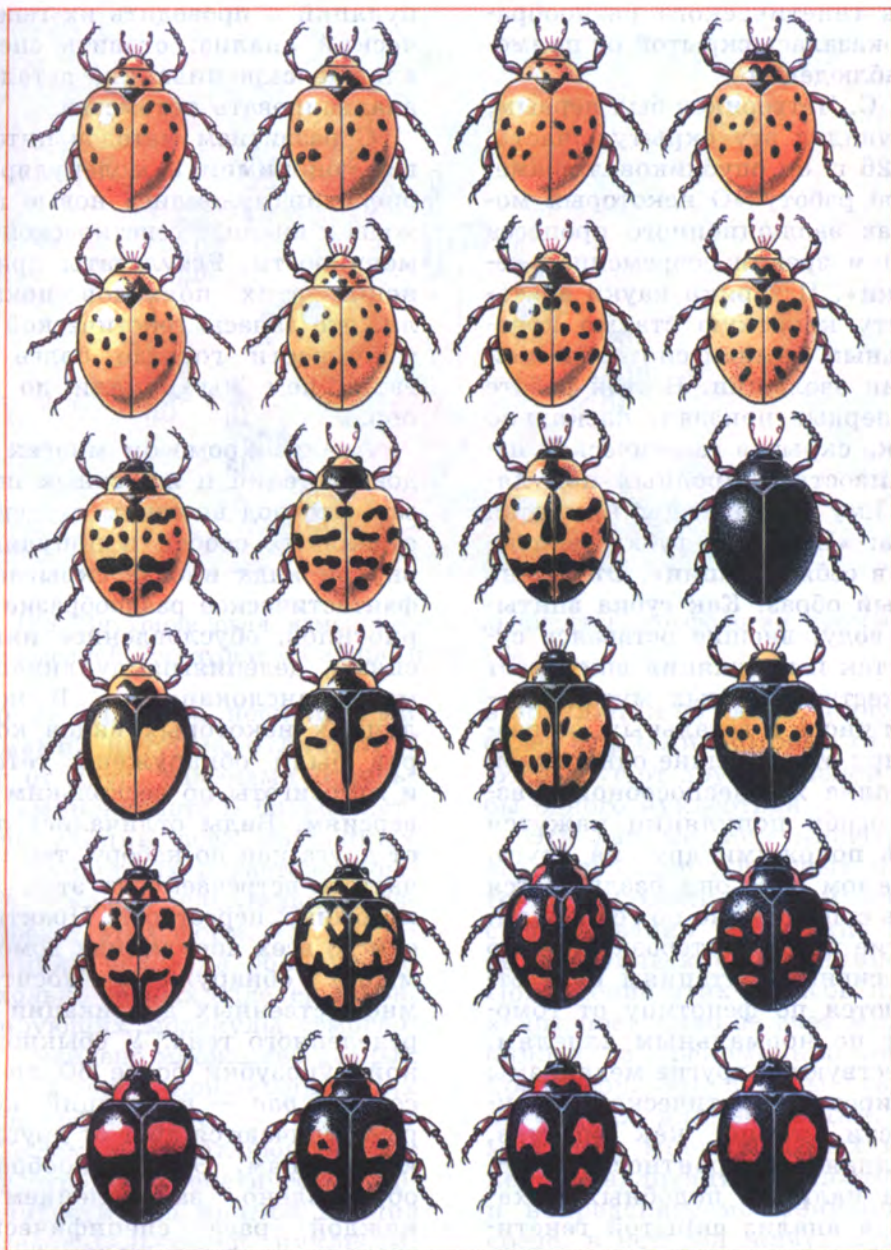


Рис. 162. Внутривидовая изменчивость узоров надкрылий у божьей коровки

часть генетического разнообразия оказалась скрытой от прямого наблюдения.

С. С. Четвериков был первым, кто увидел эту скрытую часть. В 1926 г. он опубликовал знаменитую работу «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики». Историки науки считают эту короткую статью краеугольным камнем синтетической теории эволюции. В этой работе он впервые показал, насколько велика скрытая генетическая изменчивость природных популяций. Ему принадлежит крылатая фраза: «Вид, как губка, впитывает в себя мутации». Это очень точный образ. Как губка впитывает воду, внешне оставаясь сухой, так и популяция впитывает множество скрытых мутаций — в том числе и летальных, оставаясь при этом внешне однородной и вполне жизнеспособной. Разные особи популяции кажутся очень похожими друг на друга. На самом деле они различаются очень существенно по генотипам. Многие из них гетерозиготны по рецессивным мутациям и не отличаются по фенотипу от гомозигот по нормальным аллелям. Существуют и другие механизмы маскировки генетической изменчивости, такие, как эпистаз, неполная пенетрантность и др. Из-за наличия подобных механизмов анализ скрытой генетической изменчивости природных популяций был очень сложным. Для того чтобы ее выявить, нужно было выделять особей из по-

пуляций и проводить их генетический анализ: ставить специальные скрещивания, детально анализировать потомство.

С развитием методов цитологии, биохимии и молекулярной биологии появились новые подходы к анализу генетической изменчивости. Результаты применения этих подходов показали, что запасы генетической изменчивости гораздо более богаты, чем мы думали до сих пор.

Анализ хромосом многих видов растений и животных показал, что под внешним сходством отдельных особей и популяций внутри вида иногда скрывается фантастическое разнообразие кариотипов, обусловленное инверсиями, делециями, дупликациями, транслокациями. В популяциях некоторых видов комаров были обнаружены гетеро- и гомозиготы по нескольким инверсиям. Виды отличались друг от друга как по набору, так и по частоте встречаемости этих хромосомных перестроек. Практически во всех популяциях домовых мыши обнаружены носители множественных дупликаций определенного гена. У обыкновенной бурозубки более 60 *хромосомных рас* — популяций, которые отличаются друг от друга по кариотипам. Это разнообразие обусловлено закреплением в каждой расе специфических транслокаций (рис. 163).

Анализ последовательностей аминокислот в белках показал, что множество белков представ-



Рис. 163. Внутривидовая изменчивость по числу и морфологии хромосом у обыкновенной бурозубки в Сибири и на Урале

лено не одной, а несколькими формами, которые отличаются друг от друга заменами отдельных аминокислот. В большинстве популяций всех изученных видов животных и растений было обнаружено значительное разнообразие этих форм. Так, в популяциях человека обнаружено несколько разных аллелей генов, кодирующих молекулы гемоглобина, найдено множество разных аллелей генов, контролирующих синтез ферментов.

Но самую впечатляющую картину огромной генетической изменчивости дал прямой анализ последовательностей нуклеотидов в ДНК. Оказалось, что практически каждый ген представлен

в популяции не одной, а двумя и более формами, которые отличаются друг от друга заменой хотя бы одного нуклеотида.

Эти данные показывают, что все популяции животных и растений накопили за время своего существования гигантские запасы генетической изменчивости. Пополнение этих запасов происходит постоянно за счет мутационного и рекомбинационного процессов. Эти запасы создают потенциал для эволюции, возможность многообразных изменений, адаптаций к постоянно и непредсказуемо меняющейся среде, в которой живут и меняются вместе с ней все живые организмы.



1. Почему популяцию, а не особь считают элементарной единицей эволюции?
2. Почему только небольшая часть генетической изменчивости проявляется в фенотипах?
3. Какие вы знаете генетические механизмы накопления изменчивости в популяциях?
4. Какие скрещивания нужно поставить, чтобы обнаружить гетерозигот по рецессивным аллелям у представителей природных популяций?
5. Как цитогенетические и молекулярные методы используются для анализа изменчивости популяций?

§ 59. Генетическая структура популяций

Частоты аллелей и генотипов. Генетическую структуру популяции мы можем описать, определив частоты генотипов в ее генофонде. Для этого нам нет необходимости исследовать всех особей этой популяции, достаточно проанализировать выборку особей. Чем больше эта выборка, тем точнее она представляет реальное соотношение частот генотипов в популяции. В качестве материала используют полевые наблюдения, данные лабораторных анализов полевых сборов или музейных экземпляров и даже архивные данные.

Примером может служить наблюдаемое разнообразие по окраске меха в популяциях лисиц, населяющих Камчатку, Чукотку, Аляску и прилежащие острова. Его контролируют два аллеля гена *B*. Чернобурые лисицы имеют генотип *BB*, красные — генотип *bb*. У гетерозигот *Bb* промежуточный тип окраски; их называют сиводушками (рис. 164). Генетический контроль этого признака был расшифрован в

XX в., а сбор данных по частотам отдельных окрасочных фенотипов в локальных популяциях проводили задолго до того, как возникла сама наука генетика. Меха лисиц всегда были ценным товаром, и цена меха сильно зависела от окраски. Самыми дорогими считались чернобурые *BB*, сиводушки *Bb* стоили дешевле, и самыми дешевыми были красные *bb*. Поэтому во всех налоговых книгах и бухгалтерских ведомостях начиная с XVII в. эти три типа мехов учитывали отдельно. Используя этот уникальный архивный материал, можем оценить, как были распределены частоты генотипов и аллелей в локальных популяциях лисиц на гигантской территории и как они менялись во времени — с XVII в. до наших дней.

В отчете о меховых промыслах Российско-Американской компании за 1824 г. написано: «...на острове Умнак добыто чернобурых — 40, сиводушек — 95, красных лисиц 51, на полуострове Нушагак — чернобу-

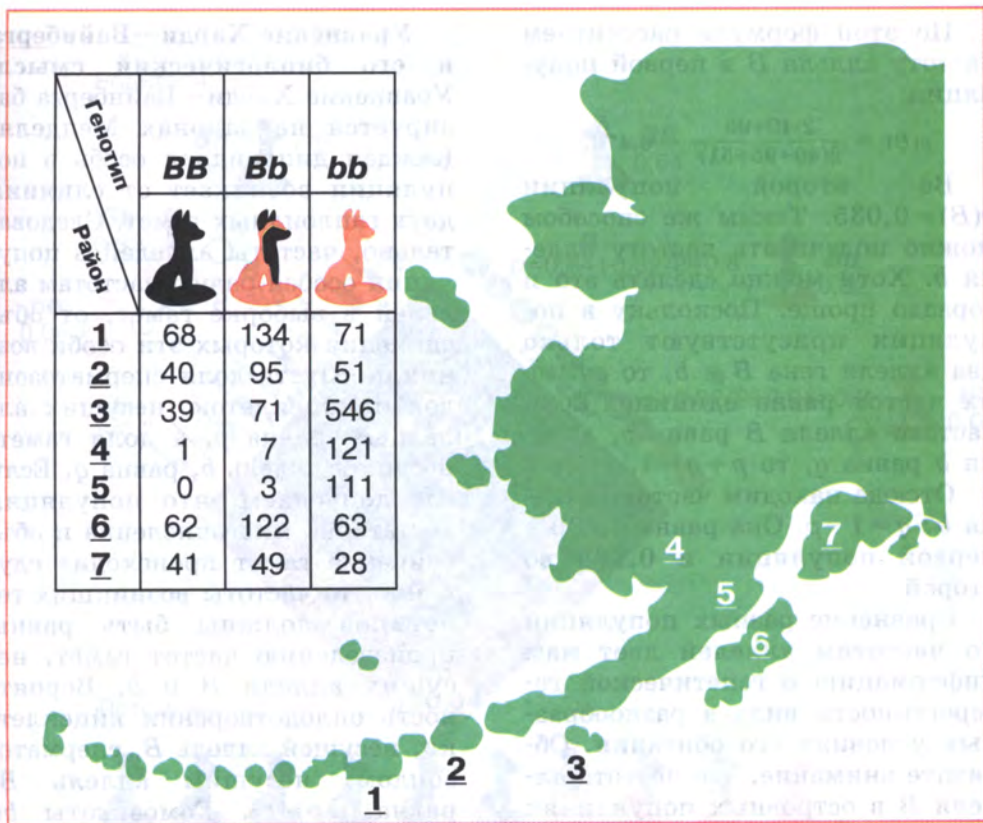


Рис. 164. Численность лисец разной окраски, добытых охотниками в разных районах Русской Америки в 1824 г.

рых — 1, сиводушек — 7, красных лисец 121» и т. д. по множеству локальных популяций (см. рис. 164). Поскольку по признаку окраски меха у лисец есть полное соответствие между фенотипами и генотипами, мы можем оценить частоты генотипов в популяциях. Для этого разделим численность особей каждого генотипа на общий объем выборки (186 и 129 соответственно).

Получим в первой популяции следующие частоты генотипов:

$$BB = 0,215, Bb = 0,511, \\ bb = 0,274.$$

Во второй популяции:

$$BB = 0,008, Bb = 0,054, \\ bb = 0,938.$$

Теперь оценим частоту аллеля B в этих популяциях. Каждая чернотелая лисица (BB) имела два аллеля B , сиводушка (Bb) — один аллель B и один b , красные лисицы (bb) имели два аллеля b . Поскольку каждая особь имела по два аллеля (одинаковых или разных), то общее число обоих аллелей равно удвоенному числу особей в выборке:

$$p(B) = \frac{2BB+Bb}{2(BB+Bb+bb)}.$$

По этой формуле рассчитаем частоту аллеля B в первой популяции:

$$p(B) = \frac{2 \cdot 40 + 95}{2(40 + 95 + 51)} = 0,470.$$

Во второй популяции $p(B) = 0,035$. Таким же способом можно подсчитать частоту аллеля b . Хотя можно сделать это и гораздо проще. Поскольку в популяции присутствуют только два аллеля гена B и b , то сумма их частот равна единице. Если частота аллеля B равна p , аллеля b равна q , то $p + q = 1$.

Отсюда находим частоту аллеля b : $q = 1 - p$. Она равна 0,530 в первой популяции и 0,965 во второй.

Сравнение разных популяций по частотам аллелей дает нам информацию о генетической гетерогенности вида в разнообразных условиях его обитания. Обратите внимание, что частота аллеля B в островных популяциях значительно выше, чем в континентальных, и попытайтесь найти объяснение этому факту.

Проанализируем соотношение частот генотипов внутри популяций.

Это соотношение описывает *уравнение Харди—Вайнберга*. Оно было выведено в начале XX в. математиком Г. Харди и врачом В. Вайнбергом независимо друг от друга. Согласно этому уравнению, частоты генотипов в популяции определяются частотами аллелей. Если частота аллеля B равна p , а b равна q , частоты генотипов BB , Bb и bb равны p^2 , $2pq$ и q^2 соответственно.

Уравнение Харди—Вайнберга и его биологический смысл. Уравнение Харди—Вайнберга базируется на законах Менделя. Каждая диплоидная особь в популяции возникает от слияния двух гаплоидных гамет. Следовательно, частоты аллелей в популяции особей равны частотам аллелей в выборке гамет, от объединения которых эти особи возникли. Пусть доля сперматозоидов и яйцеклеток, несущих аллель B , равна p , а доля гамет, несущих аллель b , равна q . Если мы допускаем, что популяция достаточно многочисленна и объединение гамет происходит случайно, то частоты возникших генотипов должны быть равны произведению частот гамет, несущих аллели B и b . Вероятность оплодотворения яйцеклетки, несущей аллель B , сперматозоидом, несущим аллель B , равна $p \cdot p = p^2$. Гомозиготы bb должны возникать с частотой q^2 . Слияние сперматозоида, несущего аллель B , с яйцеклеткой, несущей аллель b , происходит с частотой pq . С той же частотой происходит оплодотворение яйцеклетки, несущей аллель B , сперматозоидом, несущим аллель b . Тогда общая частота гетерозигот Bb равна $2pq$. В общем виде зависимость частот генотипов от частот аллелей такова:

$$[p(B) + q(b)] \cdot [p(B) + q(b)] = p^2(BB) + 2pq(Bb) + q^2(bb).$$

Графическое представление зависимости между частотами аллелей и генотипов в популяции показано на рисунке 165.

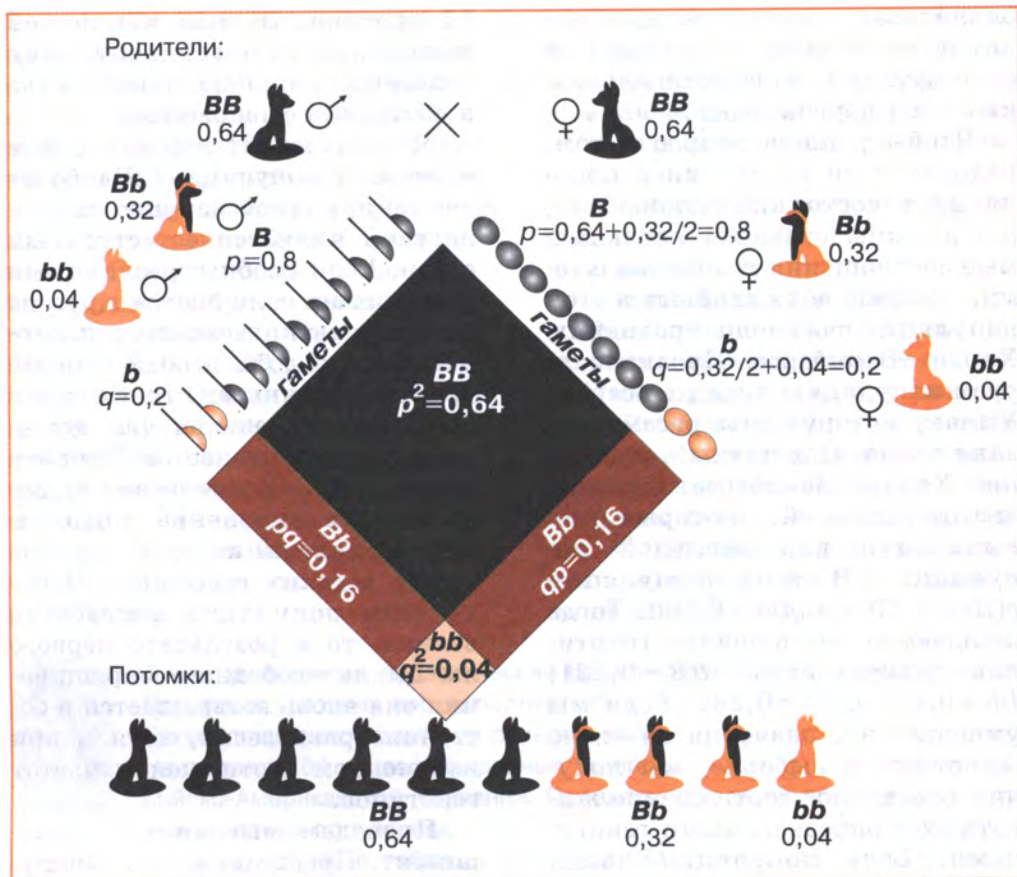


Рис. 165. Графическое представление взаимосвязи между частотами аллелей и генотипов в популяции в соответствии с уравнением Харди—Вайнберга

Эта закономерность носит статистический характер, т. е. она выполняется в том случае, если *эффективная численность популяции* (численность особей, участвующих в размножении) достаточно велика. Популяцию, в которой соотношение генотипов соответствует уравнению Харди—Вайнберга, называют *равновесной*.

Согласно *закону Харди—Вайнберга* в равновесной популяции частоты аллелей и генотипов остаются неизменными из поколения в поколение в том случае, если выполняются следующие условия: эффективная численность популяции велика, скрещивания внутри популяции происходят случайно, жизнеспособность особей с разными генотипами

одинакова, а также не происходит изменения частот аллелей за счет мутаций, миграций или каких-либо других факторов.

Чтобы решить вопрос о том, находится ли та или иная популяция в состоянии равновесия, мы должны сравнить наблюдаемые соотношения генотипов с теми, которые должны быть в этой популяции согласно уравнению Харди—Вайнберга. Проанализируем популяцию лисиц с острова Умнак, которую мы рассматривали выше. Подставим в уравнение Харди—Вайнберга значения частот аллелей, которые мы вычислили для реальной популяции. В этой популяции $p(B) = 0,470$, а $q(b) = 0,530$. Тогда ожидаемое соотношение генотипов должно быть: $BB = 0,221$, $Bb = 0,498$ и $bb = 0,281$. Если мы умножим эти значения на число животных в выборке, мы получим ожидаемое соотношение животных с определенными генотипами. Если популяция лисиц острова Умнак находилась в 1824 г. в состоянии равновесия, то в ней должны были быть 41 черная лисица, 93 сиводушки и 52 красных.

Сравнение достоверности различий между наблюдаемым и ожидаемым распределением частот проводят с использованием методов математической статистики. Но в данном случае и без статистики видно, что эти теоретически ожидаемые значения очень близки к тем, что наблюдались в действительности: 40 черных, 95 сиводушек и

51 красная. Отсюда мы можем заключить, что эта популяция действительно находилась тогда в состоянии равновесия.

Что же может нарушить равновесие в популяции? Наиболее частой причиной нарушения равновесия является естественный отбор. Если особи с различными генотипами отличаются друг от друга по выживаемости и плодовитости, то доля особей с менее приспособленными генотипами оказывается меньше, чем должна быть по уравнению Харди—Вайнберга. Соответственно из поколения в поколение падает и частота аллеля, который присутствует в таких генотипах. Однако если популяция достаточно велика, то в результате первого же цикла свободного скрещивания она вновь возвращается в состояние равновесия, хотя и при измененном соотношении частот генотипов.

Проведем мысленный эксперимент. Представим, что в популяции лисиц острова Умнак в результате эпидемии погибли только красные лисицы. Численность популяции соответственно уменьшилась на 51 особь. В популяции осталось 40 черных и 95 сиводушек. Частота аллеля B составит: $p = (40 \cdot 2 + 95) / (2 \cdot 135) = 0,648$, а частота аллеля b составит: $q = 1 - p = 0,352$. Оставшиеся в живых лисицы случайно скрещиваются друг с другом. Черные лисицы образуют гаметы, несущие только аллель B , а сиводушки образуют равное число гамет, несущих аллели B и b .

Вероятность каждого конкретного сочетания гамет при условии случайного скрещивания равна произведению частот аллелей в выборке гамет. Поскольку частоты аллелей в родительской популяции изменились, изменятся и частоты генотипов в следующем поколении, но их соотношение вновь будет соответствовать уравнению Харди—Вайнберга: $BB=0,420$, $Bb=0,456$ и $bb=0,124$. После первого же цикла случайного скрещивания популяция вернулась в равновесное состояние. Она может оставаться в этом состоянии до тех пор, пока какой-либо из факторов не выведет ее из равновесия.

Известно несколько факторов, которые могут нарушать равновесие генотипов в популяции:

- мутационный процесс;
- низкая численность популяций;
- избирательность скрещиваний;
- миграции;
- естественный отбор.

Ранее мы определили эволюцию как изменение частот аллелей в популяции в ряду поколений. Поэтому мы можем рассматривать факторы, нарушающие равновесное состояние популяций, как факторы эволюции. Далее мы рассмотрим относительную роль всех этих факторов в эволюции популяций.

- ?**
1. В чем заключается биологический смысл уравнения Харди—Вайнберга? При каких условиях оно выполняется?
 2. Какую популяцию называют равновесной?
 3. На рисунке 164 приведены данные по промыслу лисиц охотниками Российско-Американской компании. Определите частоты аллелей и генотипов в разных популяциях.
 4. Используя данные таблицы (см. рис. 164), вычислите, сколько лисиц черных, красных и сиводушек должно было быть в каждой из популяций, если эти популяции находились в состоянии равновесия. Какая из популяций наиболее сильно отличается от равновесной?
 5. Пусть в некоторой популяции 50% черных лисиц и 50% сиводушек. Является ли эта популяция равновесной? Сколько поколений свободного скрещивания потребуется, чтобы эта популяция пришла в состояние равновесия?

§ 60. Мутации — источник генетической изменчивости популяций

Частота возникновения мутаций. Эволюция была бы невозможна, если бы генетические программы воспроизводились абсолютно точно. Как вы знаете,

копирование генетических программ — репликация ДНК — происходит с высочайшей, но не абсолютной точностью. Изредка возникают ошибки — мутации.

Частота мутаций неодинакова для разных генов, для разных организмов. Она возрастает, иногда очень резко, в ответ на воздействие внешних факторов, таких, как ионизирующая радиация, некоторые химические соединения, вирусы, и при изменениях внутреннего состояния организма (старение, стресс и т. п.).

Среднюю частоту мутаций у бактерий оценивают как 10^{-9} на ген на клетку за поколение. У человека и других многоклеточных она выше и составляет 10^{-5} на ген на гамету за поколение. Иными словами, только в одной из 100 тыс. гамет ген оказывается измененным. Казалось бы, это ничтожно малая величина. Следует помнить, однако, что генов в каждой гамете очень много. По современным оценкам, геном человека содержит около 30 тыс. генов. Следовательно, в каждом поколении около трети человеческих гамет несут новые мутации по какому-нибудь гену.

Таким образом, несмотря на чрезвычайную редкость каждой отдельной мутации, в каждом поколении появляется огромное количество носителей мутантных генов. Благодаря мутационному процессу генотипы всех организмов, населяющих Землю, постоянно меняются; появляются все новые и новые варианты генов (аллели), создается огромное генетическое разнообразие, которое служит материалом для эволюции.

Вредные, полезные и нейтральные мутации. Мутации раз-

личаются по своим фенотипическим эффектам. Большинство мутаций, по-видимому, вовсе никак не сказываются на фенотипе. Их называют *нейтральными*.

Большой класс нейтральных мутаций обусловлен заменами нуклеотидов, которые не меняют смысла кодонов. Такие замены называют *синонимическими*. Например, аминокислота аланин кодируется триплетами ГЦУ, ГЦЦ, ГЦА и ГЦГ. Если в результате мутации ГЦУ превращается в ГЦЦ, то белок, синтезированный по измененной программе, остается тем же самым. Если мутация изменяет смысл кодона (несинонимическая мутация) и одна аминокислота заменяется другой, это может привести к изменению свойств белка.

Большинство *несинонимических* мутаций вредны. Они нарушают скоординированное в ходе предшествующей эволюции взаимодействие генетических программ в развивающемся организме и приводят либо к его гибели, либо к отклонениям в развитии. Только очень малая доля вновь возникающих мутаций может оказаться полезной.

Следует помнить, однако, насколько условна эта классификация. Полезность, вредность или нейтральность мутации зависит от условий, в которых живет организм. Мутация, нейтральная или даже вредная для данного организма в данных условиях, может оказаться полезной для другого организма и в других ус-

ловиях. Жуки и комары не могли знать заранее, что люди изобретут ДДТ и другие инсектициды, и подготовить мутации защиты. Тем не менее эти мутации возникали — они обнаруживаются даже в тех популяциях насекомых, которые с инсектицидами не встречались. В то время когда насекомые не сталкивались с инсектицидами, эти мутации были нейтральными. Но как только люди стали применять инсектициды, эти мутации стали не просто полезными, они стали ключевыми для выживания. Те особи, которым по наследству досталась такая мутация, вовсе не нужная их родителям, жившим в доинсектицидную эру, приобрели колоссальное преимущество перед теми, кто такой мутации не имел.

Естественный отбор «оценивает» вредность и полезность мутаций по их эффектам на выживание и размножение мутантных организмов в конкретных экологических условиях. При этом вредность мутации, как правило, обнаруживается немедленно, а ее полезность часто определяется задним числом: мы называем полезными те мутации, которые позволяют популяциям адаптироваться к изменяющимся условиям среды.

Чем сильнее фенотипический эффект мутации, тем вреднее такая мутация, тем выше вероятность того, что такая мутация будет отбракована отбором. Как правильно отметил Ч. Дарвин, природа не делает скачков.

Новые признаки не возникают мгновенно, они формируются медленно и постепенно путем естественного отбора случайных мутаций со слабыми фенотипическими эффектами, которые чуть-чуть изменяют старые признаки.

Случайность и ненаправленность мутаций. Принципиальным положением мутационной теории является утверждение, что мутации случайны и ненаправленны. Под этим подразумевается, что мутации изначально неадаптивны. Применение инсектицидов не ведет к направленному возникновению мутаций устойчивости к ним у насекомых. Инсектициды могут приводить к общему повышению частоты мутаций, в том числе и мутаций в генах устойчивости к ним, в том числе и таких мутаций, которые эту устойчивость повышают. Но на одну такую «адаптивную» мутацию в «нужном» гене возникают десятки тысяч любых других — нейтральных и вредных — мутаций в генах, которые не имеют никакого отношения к устойчивости к инсектицидам.

Организм не может знать, какие мутации будут полезны в следующем поколении. Нет и не может быть механизма, который бы обеспечивал направленное появление полезных для организма мутаций. Это утверждение следует из всего того, что мы знаем о принципах кодирования, реализации и передачи генетической информации. Мы уже гово-



Александр Сергеевич Серебровский (1892—1948) — отечественный ученый, один из основоположников генетики развития и генетики популяций. Первым выдвинул теорию происхождения новых генов путем дубликации генов-предшественников, создал новое направление в эволюционном учении, названное геногеографией, разработал математические методы решения генетических проблем

рили о том, что ДНК — это не чертеж, а рецепт создания организма. Говорят, что генотип определяет фенотип. Не следует понимать эту фразу буквально. Генотип определяет не сам фенотип, а последовательности биохимических и морфогенетических реакций, которые, взаимодействуя друг с другом, определяют развитие фенотипических признаков. Изменения генотипа влекут за собой изменения фенотипа, но не наоборот. Как бы ни менялся фенотип организма в ответ на воздействия внешней среды, его изменения не могут привести к изменению генов, которые этот организм передаст следующему поколению.

Роль хромосомных и геномных мутаций в эволюции. Все перечисленные выше характеристики верны для всех типов мутаций — генных, хромосомных и геномных. Однако такие геномные и хромосомные мутации, как полиплоидия (кратное увеличение числа хромосом) и дубликации (удвоения определенных участков хромосом), играют особую роль в эволюции. Это связано с тем, что они увеличивают количество генетического материала и тем самым открывают возможность возникновения новых генов с новыми свойствами.

Выдающийся российский биолог А. С. Серебровский первым высказал предположение, что новые гены могут возникать за счет дубликаций.

Расшифровка генома человека и других организмов показала, что многие гены представлены в нескольких копиях. Это, например, гены, отвечающие за синтез рибосомной РНК и гистонов. Таких генов должно быть много, для того чтобы обеспечить высокий уровень синтеза контролируемых ими продуктов. Следует ли из этого, что множественные копии этих генов возникли *для этого*? Конечно же нет. Удвоение всего генома или его отдельных участков происходило случайно. При этом удваивались не только эти гены, но и многие другие. Естественный отбор, однако, «поступал» с этими лишними копиями по-разному. Некоторые копии оказались по-

лезными, и естественный отбор поддерживал их в популяциях. Другие оказались вредными, поскольку больше не всегда лучше. В этом случае отбор или отбраковывал носителей таких копий, или способствовал размножению таких особей, у которых излишние копии генов терялись в результате других хромосомных мутаций — делеций. Были, наконец, и нейтральные копии, присутствие которых никак не сказывалось на приспособленности их носителей.

Эти лишние копии становились резервом эволюции. Мутации в таких «резервных генах» не так строго элиминировались отбором, как мутации в основных, уникальных генах. Резервным генам было «позволено» меняться в более широких пределах. Со временем они могли приобретать новые функции и становиться все более и более уникальными. Ярким примером последствий такого процесса является многочисленное и разнообразное семейство генов глобинов млекопитающих. Анализ последовательности нуклеотидов в этих генах показывает, что все они произошли в результате серии последовательных удвоений одного-единственного гена. За каждым удвоением следовало накопление случайных мутаций и постепенное изменение функций этих генов и синтезируемых ими белков (рис. 166).

Когда мы сравниваем кариотипы разных видов млекопитающих, мы обнаруживаем, что в

ходе эволюции этих видов происходили и закреплялись и другие хромосомные мутации, такие, как транслокации и инверсии. Кариотип человека отличается от шимпанзе и других антропоидов по одной транслокации и нескольким инверсиям. За десятки миллионов лет независимой эволюции в кариотипах человека и землеройки возникли и закрепились десятки различных транслокаций и инверсий. Эти хромосомные перестройки не могли бы закрепиться, если бы они резко нарушали жизнеспособность или плодовитость их носителей.

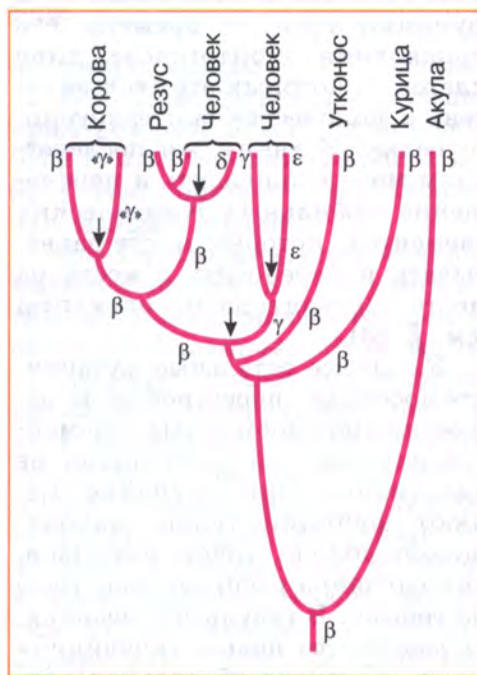


Рис. 166. Филогенетическое древо глобиновых генов.

Стрелками отмечены дупликации гена глобина в ходе эволюции

В результате транслокаций и инверсий меняется взаимное расположение генов и, следовательно, характер их взаимодействия. В настоящее время хорошо известно, какую важную роль в проявлении генов играют их регуляторные элементы. Эти элементы, как правило, находятся в тех же хромосомах, что и контролируемые гены, но часто на большом расстоянии от них. Отрыв гена от его регуляторного элемента, обусловленный инверсией или транслокацией, либо соединение этого гена с чужим регуляторным элементом может приводить к значительным изменениям в функции гена — времени его проявления в онтогенезе, типе клеток, в которых этот ген активен, в количестве синтезируемого белка. К таким же последствиям может приводить и перемещение мобильных генетических элементов, которые могут захватывать и переносить с места на место регуляторные элементы (см. § 43).

Как и все остальные мутации, хромосомные перестройки и перемещения мобильных элементов случайны и изначально не адаптивны. Они случайно меняют функции генов, находящихся вблизи точек разрывов, они случайно распределяют гены по геному. В результате возникает множество новых «коалиций» генов, а приспособительная ценность этих «коалиций» оценивается отбором.

Мутационный процесс — важнейший фактор эволюции.

Итак, мутационный процесс изменяет гены и порядок их расположения в хромосомах и, таким образом, увеличивает генетическое разнообразие популяций. Он создает избыточные копии генов и тем самым открывает возможность усложнения организмов. Мутации возникают случайно и ненаправленно. Адаптивная ценность каждой мутации непостоянна. Она определяется взаимодействием мутантного аллеля с другими генами организма и с условиями среды, в которой развивается и живет мутантный организм.

Мутационный процесс не только создает новые аллели генов, он также изменяет частоты аллелей в популяциях. Пусть частота спонтанного мутирования аллеля *B* (например, черной окраски лисиц) в аллель *b* (красной окраски) равна 10^{-5} на гамету за поколение. Тогда частота аллеля *b* в популяции будет медленно, но неуклонно возрастать в каждом поколении на одну десятичную, если этому возрастанию не будут препятствовать другие факторы эволюции. В принципе благодаря только мутационному процессу новый аллель может практически полностью вытеснить старый аллель из популяции. Но это будет происходить крайне медленно. Для того чтобы снизить частоту аллеля *B* от 0,50 до 0,49, нужно 2 тыс. поколений. Дальше процесс пойдет еще медленнее. На снижение от 0,10 до 0,09 нужно 10 тыс. поколений. Чем ниже

частота аллеля, тем медленнее она будет изменяться за счет мутаций. Если бы мутационный процесс был единственным фактором эволюции, то сама эволюция происходила бы гораздо мед-

леннее, чем на самом деле. Частоты генов в популяциях меняются не только и не столько за счет мутационного процесса, но и благодаря действию других факторов эволюции.

- ?**
1. Чем определяется вредность или полезность мутации?
 2. Почему мутации с сильными фенотипическими эффектами, как правило, вредны?
 3. Применение антибиотиков привело к возникновению штаммов бактерий, устойчивых к антибиотикам. Не противоречит ли это явление утверждению о том, что мутации случайны и ненаправленны?
 4. Какую роль в эволюции играют дупликации, делеции, инверсии и транслокации?

§ 61. Случайные изменения частот аллелей в популяциях. Дрейф генов

Случайные процессы в популяциях. Рассмотрим роль случая в эволюции на примере популяции лисиц с острова Умнак, которую мы анализировали в § 59. В этой популяции частоты черных лисиц (BB), сиводушек (Bb) и красных лисиц (bb) составили 0,215, 0,511 и 0,274. Мы оценили эти частоты по выборке из 186 животных. Теперь представим, что у нас есть информация не о 186 лисицах, а только о четырех случайно выловленных из этой популяции. Скорее всего, нам попадутся четыре сиводушки, потому что это наиболее частый фенотип в данной популяции, но это может быть и любая другая группа лисиц: две сиводушки и две красные или три черные, одна красная и т. д. Если мы попытаемся оценить по этим малым выборкам частоты аллелей в популяции, мы будем

получать каждый раз разные оценки. Для приведенных выше примеров $p(b)$ будет равно 0,50, 0,75 и 0,25 соответственно. Разброс этих оценок тем больше, чем меньше выборка.

Иными словами, чем меньше выборка особей из популяции, тем хуже она отражает реальную частоту генотипов. Но ведь и в природе каждое следующее поколение происходит не от всех имеющихся особей, а от какой-то их доли. Если число особей, дающих начало следующему поколению, невелико, то частоты генотипов и аллелей в этой выборке особей могут сильно отличаться от частот, характерных для исходной популяции.

Теперь представим гипотетическую ситуацию. Брачный сезон у лисиц приходится на март. Остров Умнак окружен хрупким



Рис. 167. Расселение лисиц по островам (пример эффекта основателя)

льдом. На трех разных льдинах оказывается по две пары лисиц: на одной — два черных самца, одна черная и одна красная самки, на другой — одна пара сиводушек и одна пара красных, на третьей — две пары сиводушек. Льдины плывут по океану, и каждая наконец пристает к не населенному лисицами острову. Лисицы поселяются на островах и становятся основателями

популяций. Каждая популяция будет характеризоваться своим соотношением частот аллелей. В одной популяции $p(B)$ будет равно 0,50; в другой — 0,25 и в третьей — 0,75. Но такие частоты будут только среди детей этих основателей, да и то только в том случае, если каждая самка принесет одинаковое количество потомков и все они выживут (рис. 167).

Чем меньше численность популяции, тем сильнее изменяет частоту аллеля даже случайная гибель особей. Если, например, молния убьет одну красную лисицу из 1000 лисиц, населяющих остров Умнак, то частота аллеля b на этом острове уменьшится от 0,530 до 0,529. Если это случится с единственной красной лисицей на третьей льдине, частота аллеля b уменьшится от 0,25 до 0. Можно предположить, что каждый из Алеутских островов, в самом деле, был колонизирован очень малочисленной группой лис-мигрантов. Случайные различия в частотах аллелей между лисами — основателями колоний обусловили значительные различия между островными популяциями по частоте аллелей окраски меха (см. рис. 164).

Здесь следует обратить внимание на важнейшую особенность эволюции популяций — преемственность их генетической структуры. Каждое новое поколение с той или иной степенью достоверности воспроизводит не только гены представителей популяции, но и генетическую структуру предыдущего поколения. Если популяция малочисленна и частота аллеля изменилась от 0,50 до 0,75, то в дочернем поколении частота этого аллеля будет также равна 0,75. При образовании «внучатого» поколения она может по воле случая уменьшиться и вернуться к 0,50, а может увеличиться и достигнуть единицы. Если она вернется к 0,50, то в следующем поколении она мо-

жет уменьшиться до 0,25 или увеличиться до 0,75. Если она достигнет единицы, то эта частота уже измениться не сможет до тех пор, пока в популяции вновь не возникнет альтернативный аллель. Этот аллель может возникнуть за счет новой мутации или проникнуть из другой популяции при миграции.

Итак, случайные изменения частот аллелей в популяции могут происходить в любом направлении. Амплитуда этих изменений тем больше, чем меньше численность популяции. Конечной точкой этих изменений является утрата из популяции одного аллеля и закрепление (*фиксация*) другого.

Дрейф генов. Процесс случайного, ненаправленного изменения частот аллелей в популяциях получил название *дрейфа генов*. Дрейфом моряки называют движение судна без руля и без ветрил, когда оно отклоняется от курса, проложенного штурманом. Штурманом эволюции, ее главной движущей силой является естественный отбор. Именно он ведет к направленному, последовательному изменению частот аллелей в популяциях. Но частоты аллелей в популяциях ограниченной численности могут «дрейфовать», отклоняться от курса, заданного естественным отбором.

Явление дрейфа генов было открыто на кончике пера, в результате теоретического анализа уравнения Харди—Вайнберга. Сделали это одновременно и не-

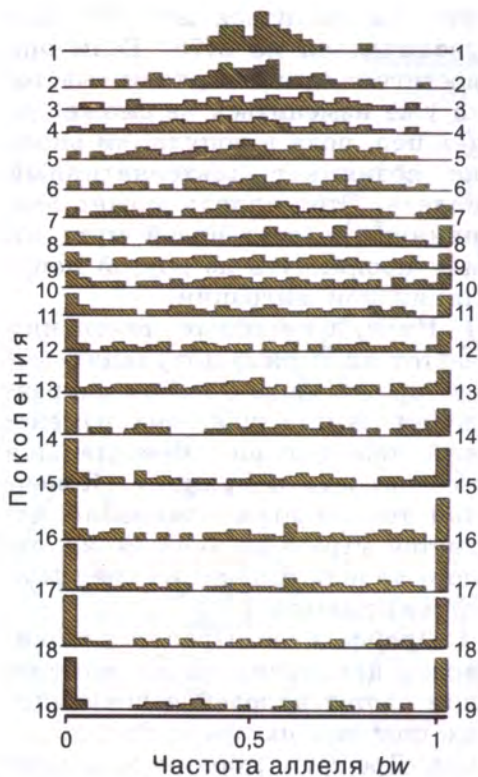


Рис. 168. Распределение частот аллелей в 19 последовательных поколениях у 107 линий дрозофилы, каждая из которых состояла из 16 особей

зависимо друг от друга Н. П. Дубинин и Д. Д. Ромашов в России, С. Райт в США и Р. Фишер в Англии. Были поставлены эксперименты, которые доказали реальность этого явления. Результаты одного из таких экспериментов показаны на рисунке 168. Было создано 107 экспе-

риментальных популяций дрозофил. В каждой популяции было восемь самцов и восемь самок. В начале эксперимента все мухи были гетерозиготны по мутации *bw* (гомозиготы по этой мутации имеют коричневые глаза). Следовательно, каждая популяция стартовала с частотой аллелей 0,50 : 0,50. В каждом поколении из каждой популяции оставляли для размножения восемь самцов и восемь самок, которые были случайно (безотносительно к их генотипам) выбраны из этой популяции. К 19-му поколению 30 популяций утратили мутантный аллель, 28 — нормальный. В оставшихся популяциях наблюдали самые разные частоты аллелей.

Дрейф генов действует в популяциях любой численности, но, чем меньше популяция, тем сильнее его эффекты. На рисунке 169 показаны результаты компьютерного моделирования процесса случайных колебаний частот аллелей в популяциях разной численности. Исходные частоты обоих аллелей были одинаковы во всех модельных популяциях и равны 0,50. Видно, что колебания были более значительны в малых популяциях. Эти популяции гораздо раньше достигали состояния «безнадежного равновесия» — полной утраты одного из аллелей и фиксации другого.

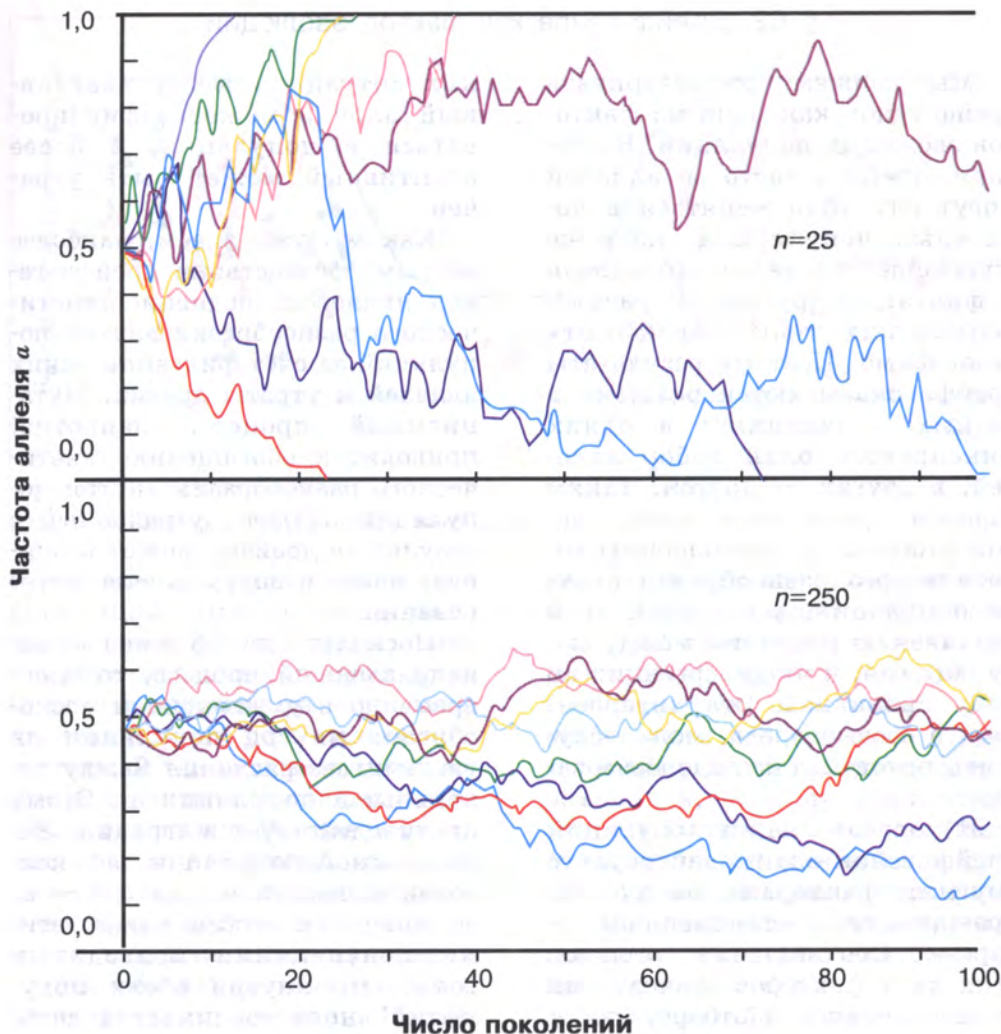


Рис. 169. Результаты компьютерного моделирования случайных колебаний частот аллелей в популяциях разной численности (25 и 250 особей)



1. Почему случайные изменения частот аллелей в популяции называют дрейфом генов?
2. Проанализируйте результаты эксперимента, представленного на рисунке 168. Почему мы приписываем изменения частот аллелей действию дрейфа, а не мутационного процесса или естественного отбора?
3. Почему эффект дрейфа генов более значителен в малочисленных популяциях?

§ 62. Дрейф генов как фактор эволюции

Мы можем рассматривать дрейф генов как один из факторов эволюции популяций. Благодаря дрейфу частоты аллелей могут случайно меняться в локальных популяциях, пока не произойдет утеря одного аллеля и фиксация другого. В разных популяциях гены «дрейфуют» независимо. Поэтому результаты дрейфа оказываются разными в разных популяциях: в одних фиксируется один набор аллелей, в других — другой. Таким образом, дрейф генов ведет, с одной стороны, к уменьшению генетического разнообразия внутри популяций, а с другой — к увеличению различий между популяциями, к их дивергенции по ряду признаков. Эта дивергенция, в свою очередь, может служить основой для видообразования.

В ходе эволюции популяций дрейф генов взаимодействует с другими факторами эволюции, прежде всего с естественным отбором. Соотношение вкладов этих двух факторов зависит как от интенсивности отбора, так и от численности популяций. При высокой интенсивности отбора и высокой численности популяций влияние случайных процессов на динамику частот генов в популяциях становится пренебрежимо малым. Наоборот, в малых популяциях при небольших различиях по приспособленности между генотипами дрейф генов приобретает решающее значение. В та-

ких ситуациях менее адаптивный аллель может зафиксироваться в популяции, а более адаптивный может быть утрачен.

Как мы уже знаем, наиболее частым последствием дрейфа генов является обеднение генетического разнообразия внутри популяций за счет фиксации одних аллелей и утраты других. Мутационный процесс, напротив, приводит к обогащению генетического разнообразия внутри популяций. Аллель, утраченный в результате дрейфа, может возникать вновь и вновь за счет мутирования.

Поскольку дрейф генов — ненаправленный процесс, то одновременно с уменьшением разнообразия внутри популяции он увеличивает различия между локальными популяциями. Этому противодействует миграция. Если в одной популяции зафиксирован аллель A , а в другой — a , то миграция особей между этими популяциями приводит к тому, что внутри обеих популяций вновь возникает аллельное разнообразие.

Популяционные волны и дрейф генов. Численность популяции редко остается постоянной во времени. За подъемами численности следуют спады. С. С. Четвериков одним из первых обратил внимание на периодические колебания численности природных популяций — популяционные волны. Они играют

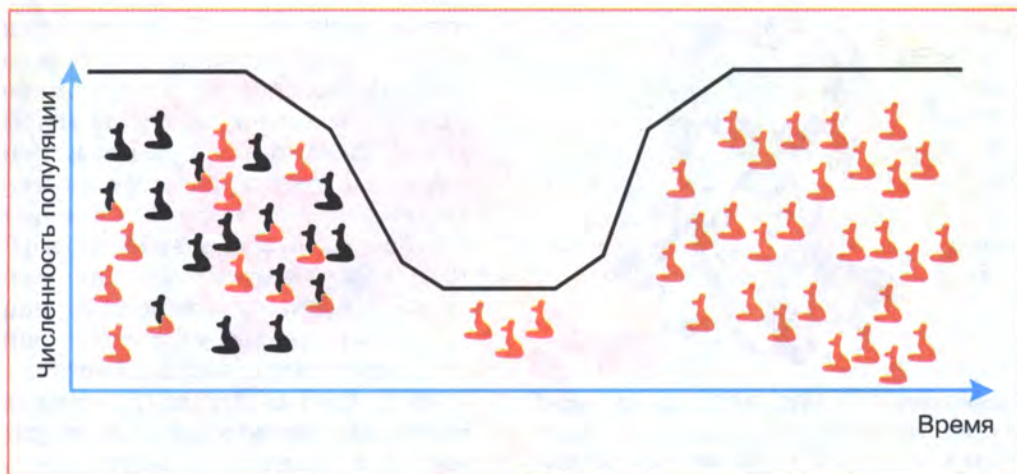


Рис. 170. Эффект бутылочного горлышка

очень важную роль в эволюции популяций. Дрейф генов мало сказывается на частотах аллелей в многочисленных популяциях. Однако в периоды резкого спада численности его роль сильно возрастает. В такие моменты он может становиться решающим фактором эволюции. В период спада частота определенных аллелей может резко и непредсказуемо меняться. Может происходить утеря тех или иных аллелей и резкое обеднение генетического разнообразия популяции. Потом, когда численность популяции начинает возрастать, популяция будет из поколения в поколение воспроизводить ту генетическую структуру, которая установилась в момент прохождения через бутылочное горлышко численности (рис. 170). Примером может служить ситуация с гепардами — представителями кошачьих. Ученые обнаружили, что генетичес-

кая структура всех современных популяций гепардов очень сходна. При этом генетическая изменчивость внутри каждой из популяций крайне низка. Эти особенности генетической структуры популяций гепардов можно объяснить, если предположить, что относительно недавно (пару сотен лет назад) данный вид прошел через очень узкое горлышко численности и все современные гепарды являются потомками нескольких особей.

Эффект бутылочного горлышка сыграл, по-видимому, значительную роль в эволюции популяции человека. Предки современных людей в течение десятков тысяч лет расселялись по всему миру. На этом пути множество популяций полностью вымирало. Даже те, которые уцелели, часто оказывались на грани вымирания. Их численность падала до критического

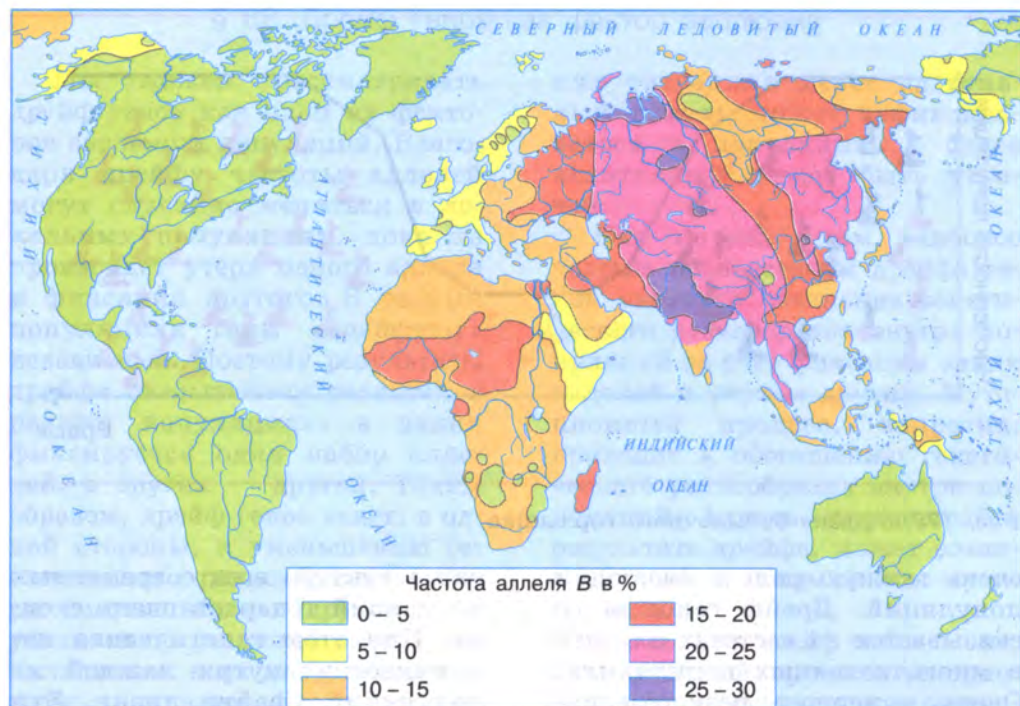


Рис. 171. Частота аллеля В по системе групп крови АВ0 в аборигенных популяциях людей

уровня. Во время прохождения через бутылочное горлышко численности частоты аллелей менялись по-разному в разных популяциях. Определенные аллели утрачивались полностью в одних популяциях и фиксировались в других. После восстановления численности популяций их измененная генетическая структура воспроизводилась из поколения в поколение. Эти процессы, по-видимому, и обусловили мозаичное распределение некоторых аллелей, которое мы сегодня наблюдаем в локальных популяциях человека. На рисунке 171 представлено распределение

аллеля В по системе групп крови АВ0 у людей. Значительные отличия современных популяций друг от друга могут отражать последствия дрейфа генов, который происходил в доисторические времена в моменты прохождения предковых популяций через бутылочное горлышко численности.

Эффект основателя. Животные и растения, как правило, проникают на новые для вида территории (острова, другие континенты) относительно малыми группами. Частоты тех или иных аллелей в таких группах могут значительно отличаться от

частот этих аллелей в исходных популяциях. За вселением на новую территорию следует увеличение численности колонистов. Возникающие многочисленные популяции воспроизводят генетическую структуру их основателей. Американский зоолог Эрнст Майр, один из основоположников синтетической теории эволюции, назвал это явление *эффектом основателя*.



Эрнст Майр (1904—2005) — американский ученый, один из основателей современной эволюционной биологии. Автор трудов по орнитологии, зоогеографии, теории систематики, методам систематических исследований и проблемам структуры вида, видообразованию и др.

Эффект основателя играл, по видимому, ведущую роль в формировании генетической структуры видов животных и растений, населяющих вулканические и коралловые острова. Все эти виды происходят от очень небольших групп основателей, которым посчастливилось достигнуть островов. Ясно, что эти основатели представляли собой очень маленькие выборки из родительских популяций и частоты аллелей в этих выборках могли сильно отличаться. Вспомним наш гипотетический пример с лисицами, которые, дрейфуя на льдинах, попадали на необитаемые острова. В каждой из дочерних популяций частоты аллелей резко отличались друг от друга и от родительской популяции. Именно эффект основателя объясняет удивительное разнообразие океанических фаун и флор и

обилие эндемичных видов на островах. Эффект основателя сыграл важную роль и в эволюции человеческих популяций. Обратите внимание, что аллель *B* полностью отсутствует у американских индейцев и у аборигенов Австралии (см. рис. 171). Эти континенты были заселены небольшими группами людей. В силу чисто случайных причин среди основателей этих популяций могло не оказаться ни одного носителя аллеля *B*. Естественно, этот аллель отсутствует и в производных популяциях.



1. Почему популяционные волны численности усиливают эффекты дрейфа генов?
2. Какую роль играет дрейф генов в формировании островных фаун и флор?

Геометрическая прогрессия размножения и борьба за существование. Давно известно, что все живые организмы размножаются в геометрической прогрессии. Дарвин писал: «Нет ни одного исключения из правила, по которому любое органическое существо численно возрастает естественным путем с такой большой скоростью, что, не подвергаясь оно истреблению, потомство одной пары очень скоро заняло бы всю Землю. Считается, что из всех известных животных наименьшая воспроизводительная способность у слона, и я старался вычислить вероятную минимальную скорость естественного возрастания его численности; он начинает плодиться, всего вероятнее, в 13-летнем возрасте и плодится до 90 лет, принося за это время не более шести детенышей, а живет до ста лет; если это так, то по истечении 740—750 лет от одной пары получилось бы около 19 миллионов живых слонов».

Давно известно и то, что в каждом поколении огромное количество живых организмов гибнет на разных стадиях жизненного цикла. Из множества рожденных потомков только немногие доживают до половой зрелости и участвуют в размножении. При оплодотворении каждая зигота получает только крохотный шанс на жизнь. За саму жизнь приходится бороться. Но этого мало. Мало просто выжить

и благополучно состариться. Для того чтобы оставить свой след в эволюции, нужно произвести потомство. Но и этого мало. Мало просто произвести потомство, нужно это потомство сохранить. За это тоже надо бороться.

Еще Дарвин предупреждал, что борьбу за существование не следует понимать как примитивную драку. Он писал: «Я должен предупредить, что применяю этот термин в широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь особи, но и успех в оставлении потомства».

Принято выделять три формы борьбы за существование: борьбу за жизнь с абиотическими факторами, такими, как холод, жара, ультрафиолетовое излучение и т. п. (*конституционную борьбу*), с представителями других видов (*межвидовую борьбу*) и с представителями своего собственного вида (*внутривидовую борьбу*). Это выделение весьма условно, и, по существу, как мы увидим далее, эти формы тесно связаны друг с другом.

Конституционная борьба за существование. Жизнь на Земле заполнила множество местообитаний, которые очень сильно отличаются друг от друга. Даже организмы, принадлежащие к одному отряду, могут обитать в очень разных условиях. Напри-

мер, грызуны обитают и далеко за Полярным кругом, и в раскаленных пустынях. Каждый из этих районов занимает своя группа видов, уже прошедших через многие поколения борьбы за существование в этих условиях.

Эта борьба не прекращается ни на минуту. В каждом поколении рождаются особи, которые генетически отличаются друг от друга. Среди них выживают только те, кто наилучшим образом приспособлен к тем условиям, которые есть «здесь и сейчас» — в данной экологической нише и в данный момент времени. Но внешние условия непостоянны. Температура и влажность резко меняются в течение каждого года. В таких условиях преимущество в борьбе за жизнь получают особи, которые способны адаптироваться ко всему спектру этих изменений. Борьба за жизнь происходит каждую минуту, но победителями в этой борьбе оказываются те, кто продержится дольше, те, кто обладает наиболее надежными и хорошо скоординированными адаптациями.

Внешние условия непостоянны не только в течение года, они постепенно меняются год за годом. Меняется климат на Земле. Приходят и уходят ледниковые периоды. Те приспособления, которые обеспечивали победу в борьбе за жизнь вчера, могут оказаться неадекватными завтра. Физический мир вокруг живых организмов постоянно и непред-

сказуемо меняется. Вместе с ним меняются и правила борьбы за жизнь, меняются критерии приспособленности.

Межвидовая борьба за существование. Жизнь каждого организма зависит не только от абиотических условий, но и от множества других видов животных, растений, микроорганизмов, с которыми он так или иначе взаимодействует. Взаимоотношения типа хищник—жертва, паразит—хозяин играют важнейшую роль в жизни каждого организма.

Каждое усовершенствование любого из взаимодействующих видов ведет к ухудшению условий существования для других видов. Поэтому, для того чтобы выжить, все эти виды должны непрерывно эволюционировать. Эта закономерность получила название «*принцип Черной Королевы*» по имени персонажа книги Л. Кэрролла «Алиса в Зазеркалье»¹. Крылатая фраза Черной Королевы «В этом мире нужно бежать изо всех сил только для того, чтобы остаться на месте» отражает самую сущность борьбы за существование.

Большинство живых организмов погибает или оказывается исключенными из размножения не под действием физических факторов, а в результате деятельности других видов — паразитов, хищников, конкурентов.

¹ В англоязычной литературе этот принцип известен как принцип Красной Королевы.

В межвидовой борьбе, как и в борьбе с абиотическими факторами, не бывает передышек. Она идет непрерывно, день за днем, поколение за поколением, и правила этой борьбы постоянно меняются. Однако эти изменения носят совсем иной характер, чем в борьбе с абиотическими факторами. Климат меняется постоянно и непредсказуемо, но он меняется необязательно во вред живым организмам. Хищник, совершенствуя свои методы охоты, всегда изменяется во вред жертве. Жертва изменяется во вред хищнику, совершенствуя способы защиты от него. Паразит меняется таким образом, чтобы использовать максимум ресурсов, которые он может черпать из организма хозяина, а хозяин развивает и совершенствует все новые и новые средства борьбы с паразитом. Возникает ситуация замкнутого круга, когда усовершенствование жертвы в противостоянии хищнику влечет за собой усовершенствование способов охоты у хищников, которое, в свою очередь, влечет за собой усовершенствование жертвы, и так круг за кругом. Всем видам приходится «бежать из всех сил только для того, чтобы остаться на месте», т. е. постоянно изменяться, чтобы сохранить свое место в системе живых организмов.

Парадоксальная особенность межвидовой борьбы за существование состоит в том, что в ней бывают побежденные, но не бывает безусловных победителей.

Если вид-хищник истребляет вид-жертву, он тем самым ставит под угрозу свое собственное существование. Если жертве удастся «победить» хищника, став труднодостижимой для него добычей, то это оказывается пирровой победой. За ней следует увеличение численности вида «победителя», быстрое истощение необходимых ему ресурсов, резкое увеличение численности паразитов, и в результате сам победитель оказывается на грани вымирания. Вымирание тех или иных видов не снижает остроты межвидовой борьбы: на смену вымершим видам приходят их бывшие конкуренты.

Особой остроты межвидовая борьба достигает в тех случаях, когда противоборствуют разные виды, обитающие в сходных экологических условиях и использующие одинаковые источники питания. В результате межвидовой конкуренции происходит либо вытеснение одного из видов, либо приспособление видов к разным условиям в пределах единого ареала, либо, наконец, их территориальное разобщение.

Внутривидовая борьба за существование. Представьте себе ситуацию. Два зайца удирают от волка. Один из них говорит другому: «На что ты надеешься? Ты все равно не сможешь бежать быстрее волка». «А мне не нужно бежать быстрее волка, мне нужно бежать быстрее, чем ты: тогда волку достанешься ты, а не я», — отвечает другой. Зайцы соревнуются в скорости бега не с

волками, а друг с другом. Волк, который гонится за зайцем, соревнуется не с ним, а с другим волком, который в другом лесу гонится за другим зайцем. Именно на внутривидовом уровне реализуется и межвидовая борьба, и борьба с абиотическими факторами.

Особь, принадлежащие к одному виду, отличаются друг от друга по множеству признаков. Среди особей данного вида выживают и размножаются только те, которые лучше, чем их соплеменники, противостоят превратностям климата, спасаются от хищников, добывают пищу, защищаются от паразитов. Таким образом, борьба с абиотическими факторами и межвидовая борьба являются компонентами внутривидовой конкуренции. Однако конкуренция между особями одного вида этим не исчерпывается.

Тенденция каждого вида к неограниченному размножению вступает в противоречие с ограниченностью жизненных ресурсов: пищи, воды, укрытий, солнечного света и т. п. За эти ресурсы возникает жесткая конкуренция между особями одного вида, поскольку все они имеют одинаковые потребности. Эта конкуренция может быть прямой и легко заметной для наблюдателя. Так, например, борьба за подходящие укрытия, за наиболее богатые кормовые участки, за самок может приводить к открытым конфликтам между представителями одного и того

же вида. Однако чаще всего внутривидовая конкуренция оказывается не прямой и скрытой от наблюдения. Быстро растущие деревья затевают медленно растущие и тем самым лишают их солнечного света — важнейшего и, казалось бы, неограниченного ресурса. Лев, съедая антилопу, тем самым отнимает пищу у другого льва. В дупле, уже занятом одной парой птиц, не может поселиться другая пара. Победители во внутривидовой борьбе, таким образом, получают преимущество в размножении, и соответственно растет их генетический вклад в следующее поколение.

Мы редко наблюдаем в природе прямые конфликты между животными. В то же время многие натуралисты отмечают распространенность внутривидовой взаимопомощи, кооперации и даже самопожертвования в мире животных. Муравьи, пчелы, термиты совместно и согласованно возводят общественные сооружения. Птица ставит свою жизнь под угрозу, отвлекая хищника от гнезда с птенцами. Пчела, рискуя жизнью, атакует врага, который приближается к улью. Эти наблюдения иногда трактуют как свидетельства против дарвиновского тезиса о борьбе за существование. На самом деле внутривидовая взаимопомощь является весьма эффективным способом борьбы за существование, если мы, следуя Дарвину, понимаем ее «в широком и метафорическом смысле, включая не

только жизнь особи, но и успех в оставлении потомства». Если мы внимательно проанализируем примеры «самопожертвования», мы обнаружим, что животные, как правило, жертвуют собой ради своих потомков или других близких родственников. Во внутривидовой кооперации почти всегда участвуют представители близкородственных групп. В результате доля потомков и родственников особей, проявляющих взаимопомощь, оказывается более значительной в составе следующего поколения, чем доля потомков и родственников особей, не вступающих в кооперацию. Из поколения в поколение увеличивается генетический вклад особей, склонных к взаимопомощи.

Чем больше родство особей, вовлеченных в кооперацию, тем более полное и согласованное взаимодействие особей мы на-

блюдаем. Наиболее яркие примеры кооперации и взаимопомощи наблюдаются в сообществах социальных насекомых (пчел, муравьев, термитов). Каждое из этих сообществ состоит из ближайших родственников. Все население каждого улья, муравейника, термитника — это, как правило, дети одной-единственной самки.

Таким образом, борьба за жизнь является следствием противоречия между тенденцией всех живых организмов к неограниченному размножению и ограниченностью жизненных ресурсов. Она может принимать разные формы, но результат ее всегда один — из множества рожденных особей каждого вида выживают и размножаются только те, которые лучше других приспособлены к тем условиям, которые существуют в популяции в каждый момент времени.



1. Ч. Дарвин считал, что борьбу за существование следует понимать в широком, метафорическом смысле. Как вы понимаете термин «борьба за существование»?
2. Какие вы знаете формы борьбы за существование и как они взаимодействуют друг с другом?
3. Что такое принцип Черной Королевы? Рассмотрите его на примере взаимодействий хищник—жертва, паразит—хозяин.
4. Приведите известные вам примеры борьбы за существование в мире животных и растений.

§ 64. Естественный отбор — направляющий фактор эволюции

Приспособленность и приспособления. Естественный отбор — это преимущественное выживание и размножение особей, которые превосходят других по

наследственно обусловленным приспособительным признакам. Более приспособленные к данным условиям среды особи оставляют больше потомков, чем

менее приспособленные. Мы можем измерить *относительную приспособленность* особи долей ее потомков среди особей следующего поколения и, следовательно, частотой ее аллелей, которые вошли в генофонд следующего поколения.

Для того чтобы оценить приспособленность каждого конкретного зайца, нам не нужно измерять скорость его бега, его хитрость в ускользании от волка, лисицы и прочих врагов, его способность находить и использовать пищу, его привлекательность для зайчих; нам нужно только знать, сколько он оставил потомков. Из двух зайцев более приспособлен тот, кто оставил больше потомков, кто внес больше своих генов в генофонд следующего поколения зайцев. Таким образом, частота аллелей, которые определяют более высокую приспособленность их носителей, увеличивается в генофонде популяции. Генетический состав популяции меняется. Поскольку мы определили эволюцию как изменение генетического состава популяции, мы можем рассматривать естественный отбор как фактор эволюции.

Естественный отбор принципиально отличается от других уже известных вам факторов эволюции — мутационного процесса и дрейфа генов. Мутации возникают случайно. Они не являются и не могут быть изначально адаптивными. При дрейфе генов частоты аллелей в популяциях меняются случайно,

безотносительно к тому, насколько хорошо приспособлены носители того или иного аллеля. Естественный отбор определяет жесткую связь между приспособительной ценностью аллелей и их частотой в популяциях. Это единственный фактор, который обеспечивает приспособление всех живых организмов к постоянно меняющимся условиям внешней среды.

Живые организмы из поколения в поколение проходят суровую проверку функционирования всех их систем в разнообразных условиях. Только те, кто выдержал эту проверку, оказываются отобранными и дают начало следующему поколению. Дарвин писал: «Естественный отбор ежедневно и ежечасно расследует по всему свету мельчайшие вариации, отбрасывая дурные, сохраняя и слагая хорошие, работая неслышно и незаметно, где бы и когда бы ни представился к тому случай, над усовершенствованием каждого органического существа по отношению к условиям его жизни, органическим и неорганическим. Мы ничего не замечаем в этих медленных переменах в развитии, пока рука времени не отметит истекших веков».

Эффективность естественного отбора. Эффективность естественного отбора зависит от его интенсивности и запаса наследственной изменчивости, накопленного в популяции. Интенсивность отбора определяется тем, какая доля особей доживает до

половой зрелости и участвует в размножении. Чем меньше эта доля, тем больше интенсивность отбора. Если, например, из 10 тыс. особей в каждом поколении выживают и размножаются только 100 самых крупных, то средний размер особей в этой популяции растет гораздо быстрее, чем в случае более мягкого отбора, когда, например, половина всех особей в популяции участвует в размножении.

Интенсивность отбора варьирует в широких пределах в зависимости от вида и экологической ситуации. Однако она никогда не бывает нулевой. Даже в человеческих популяциях, которые благодаря достижениям современной цивилизации хорошо защищены от действия отбора, его интенсивность весьма значительна. Около 30% всех беременностей заканчивается выкидышами на самых ранних стадиях; 5% новорожденных гибнет при рождении, еще около 3% не доживает до зрелости; 30% людей, доживших до зрелости, не имеет детей. В природных популяциях других организмов интенсивность естественного отбора гораздо выше.

Однако даже самый интенсивный отбор будет неэффективен, если изменчивость особей в популяции незначительна или носит ненаследственный характер. Если все особи в популяции совершенно одинаковы, то даже в условиях жесткой борьбы за существование все они имеют равные шансы уцелеть или погиб-

нуть. Жизнь и размножение каждой такой особи зависят от случая. Из поколения в поколение генетический состав этой популяции будет оставаться неизменным.

Изменения не будут накапливаться и в том случае, если изменчивость особей в популяции родителей обусловлена не генетической изменчивостью, а разнообразием средовых условий. Тогда среднее значение признака у потомков особей с крайне высоким и крайне низким проявлением признака будет одинаковым. Такую картину мы всегда наблюдаем в так называемых *чистых линиях* (они гомозиготны почти по всем генам) растений и животных и в клонах. Поэтому отбор в чистых линиях и клонах оказывается неэффективным. Сколько бы поколений мы ни отбирали представителей чистых линий с наибольшим или наименьшим проявлением признака, среднее значение признака не изменится. В генетически гетерогенных популяциях отбор ведет к постепенному смещению среднего значения признака из поколения в поколение.

Кумулятивное действие естественного отбора. Важнейшее свойство естественного отбора — это его способность накапливать и совмещать полезные аллели. Отбор действует в каждом поколении, и в каждом поколении он начинается не с нуля, не с чистого листа, а с того состояния популяции, в которое она была приведена в результате

предыдущего цикла отбора. Если в какой-то популяции из года в год высокие растения получают преимущество в выживании и размножении, то поколение за поколением в этой популяции растет частота высоких особей и увеличивается средний размер особей. Результаты действия естественного отбора аккумулируются, накапливаются из поколения в поколение. Все новые и новые аллели возникают в популяции за счет мутационного процесса. Каждая мутация случайна, но ее носители регулярно отбираются и размножаются, если

она хоть чуть-чуть повышает приспособленность. Если критерием приспособленности в данной популяции является высота растения, то отбор подхватывает все аллели, которые работают на этот признак — увеличивают скорость роста, эффективность использования солнечного света, воды и других ресурсов.

Способность отбора накапливать и совмещать полезные аллели и удалять вредные обуславливает и постепенность эволюции, и возникновение изумительно сложных органов, форм и функций.



1. Что такое приспособленность особи? Как можно оценить относительную приспособленность особей в природе и в лабораторных экспериментах?
2. От чего зависит эффективность отбора?
3. Одно из возражений против дарвиновской теории эволюции заключается в том, что отбор только отсекает заведомо не приспособленные отклонения и поэтому не может создавать ничего нового. Как можно опровергнуть это возражение?

§ 65. Формы естественного отбора

Движущий отбор. Изменение внешних условий может приводить к изменению приспособленности носителей отдельных генотипов. В ответ на эти изменения естественный отбор, используя огромный запас генетического разнообразия по множеству разных признаков, ведет к значительным сдвигам в генетической структуре популяции. Если внешняя среда меняется постоянно в определенном направлении, то естественный отбор меняет генетическую структуру популяции таким образом, чтобы

ее приспособленность в этих меняющихся условиях оставалась максимальной. При этом меняются частоты отдельных аллелей в популяции. Меняются и средние значения приспособительных признаков в популяциях. В ряду поколений прослеживается их постепенное смещение в определенном направлении. Такую форму отбора называют *движущим отбором* (рис. 172).

Классическим объектом изучения действия движущего отбора служит березовая пяденица.

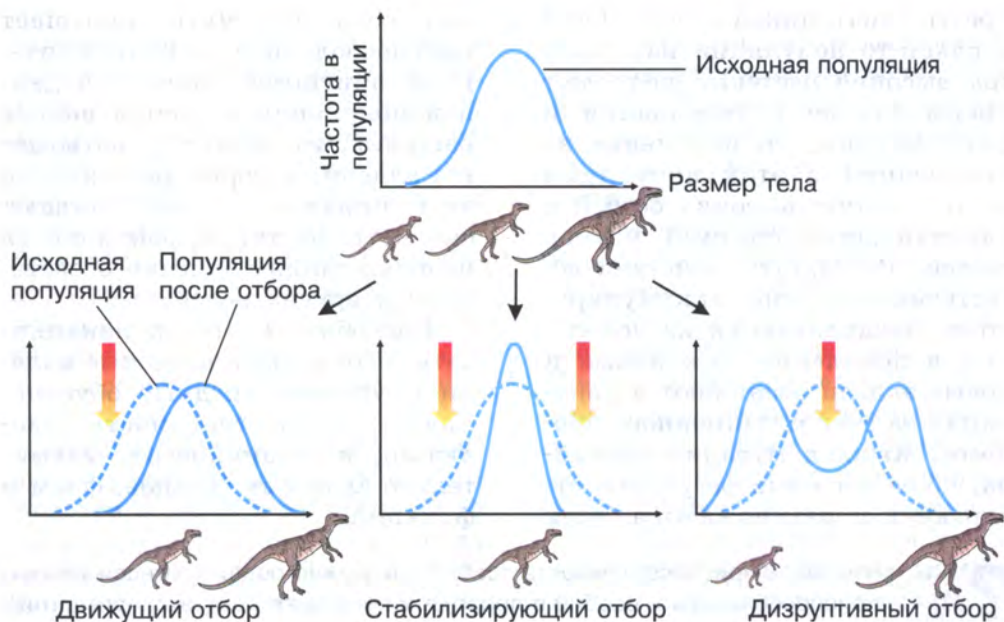


Рис. 172. Формы отбора

Окраска крыльев этой бабочки имитирует окраску покрытой лишайниками коры деревьев, на которых она проводит светлое время суток. Очевидно, такая покровительственная окраска сформировалась за многие поколения предшествующей эволюции. Однако с началом индустриальной революции в Англии загрязнение атмосферы привело к массовой гибели лишайников и потемнению стволов деревьев. Светлые бабочки на темном фоне стали легко заметны для птиц (рис. 173). Начиная с середины XIX в. в популяциях березовой пяденицы стала расти частота мутантных темных (меланистических) форм бабочек. К концу XIX в. некоторые городские по-

пуляции березовой пяденицы почти целиком состояли из темных форм, в то время как в сельских популяциях по-прежнему преобладали светлые формы. Это явление было названо *индустриальным меланизмом*. Ученые обнаружили, что в загрязненных районах птицы чаще поедают светлые формы, а в чистых — темные. Введение ограничений на загрязнение атмосферы в 50-х гг. XX в. привело к тому, что стволы деревьев посветлели, естественный отбор вновь изменил направление и частота темных форм в городских популяциях начала снижаться.

В наше время они почти так же редки, как и до начала индустриальной революции.

Движущий отбор приводит генетический состав популяции в соответствие с изменениями во внешней среде. На острове Тринидад рыбки гуппи обитают в разных водоемах. Множество тех, что живут в низовьях рек и в прудах, гибнет в зубах хищных рыб. В верховьях жизнь для гуппи гораздо спокойней — там мало хищников. Эти различия во внешних условиях привели к тому, что «верховые» и «низовые» группы эволюционировали в разных направлениях. «Низовые», находящиеся под постоянной угрозой истребления, начинают размножаться в более раннем возрасте и производят множество очень мелких мальков. Шанс на выживание каждого из них невелик, но их очень много, и некоторые из них успевают размножиться. «Верховые» достигают половой зрелости позднее, их плодовитость ниже, но потомки крупнее. Когда исследователи переносили «низовых» гуппи в незаселенные водоемы в верховьях, они наблюдали постепенное изменение типа развития рыбок. Через 11 лет после перемещения они стали значительно крупнее, вступали в размножение позже и производили меньшее количество, но более крупных потомков.

Скорость изменения частот аллелей в популяции и средних значений признаков при действии отбора зависит не только от интенсивности отбора, но и от генетической структуры признаков, по которым идет от-

бор. Отбор против рецессивных мутаций оказывается значительно менее эффективным, чем против доминантных. В гетерозиготном состоянии рецессивный аллель не проявляется фенотипически и поэтому ускользает от отбора. Из уравнения Харди—Вайнберга следует, что при низкой частоте (p) аллеля в популяции $2pq \gg p^2$, т. е. абсолютное большинство его носителей — это нормальные по фенотипу ге-

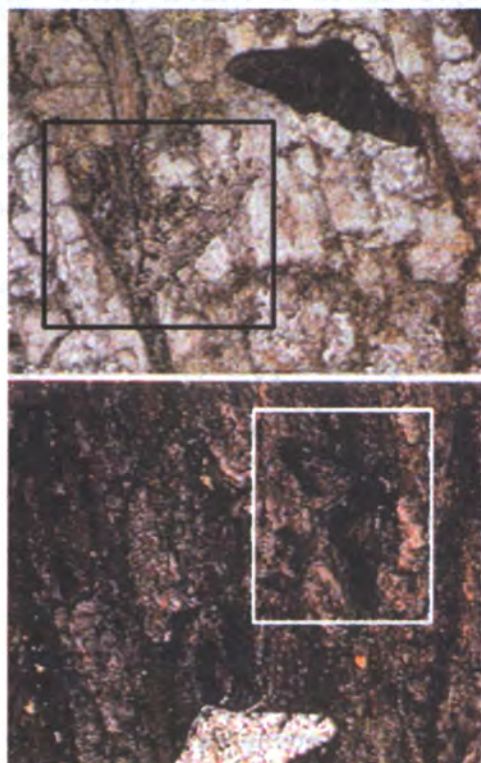


Рис. 173. Индустриальный меланизм у бабочек.

Темные формы незаметны на темных стволах деревьев, а светлые — на светлых

терозиготы. Следовательно, чем ниже частота аллеля, тем медленнее происходит его элиминация (удаление). Для того чтобы снизить частоту рецессивного летального аллеля от 0,1 до 0,05, нужно всего 10 поколений; 100 поколений — чтобы уменьшить ее от 0,01 до 0,005 и 1000 поколений — от 0,001 до 0,0005.

Движущая форма естественного отбора играет решающую роль в приспособлении живых организмов к меняющимся во времени внешним условиям. Она же обеспечивает широкое распространение жизни, ее проникновение во все возможные экологические ниши. Ошибочно думать, однако, что в стабильных условиях существования естественный отбор прекращается. В таких условиях он продолжает действовать в форме стабилизирующего отбора.

Стабилизирующий отбор. *Стабилизирующий отбор* сохраняет то состояние популяции, которое обеспечивает ее максимальную приспособленность в постоянных условиях существования. В каждом поколении он действует против особей, отклоняющихся от среднего оптимального значения по приспособительным признакам (см. рис. 172).

Отбор против таких отклонений и, следовательно, в пользу средних значений был обнаружен по множеству признаков. У млекопитающих новорожденные с очень низким и очень высоким весом чаще погибают при

рождении или в первые недели жизни, чем новорожденные со средним весом. Учет размера крыльев у птиц, погибших после бури, показал, что большинство из них имели слишком маленькие или слишком большие крылья. И в этом случае наиболее приспособленными оказались особи со средними по размеру крыльями.

В чем причина постоянного появления малоприспособленных форм в стабильных условиях существования? Почему естественный отбор не способен раз и навсегда очистить популяцию от нежелательных уклоняющихся форм? Причина не только и не столько в постоянном возникновении все новых и новых мутаций. Причина в том, что часто наиболее приспособленными оказываются носители гетерозиготных генотипов. При скрещивании они постоянно дают расщепление и в их потомстве появляются гомозиготные потомки со сниженной приспособленностью. Это явление получило название *сбалансированный полиморфизм*.

Наиболее широко известный пример такого полиморфизма — серповидно-клеточная анемия. Это тяжелое заболевание крови возникает у людей, гомозиготных по мутантному аллелю гемоглобина (Hb^s) и приводит к их гибели в раннем возрасте. В большинстве человеческих популяций частота этого аллеля очень низка и приблизительно равна частоте его возникновения за счет мутаций. Однако он до-

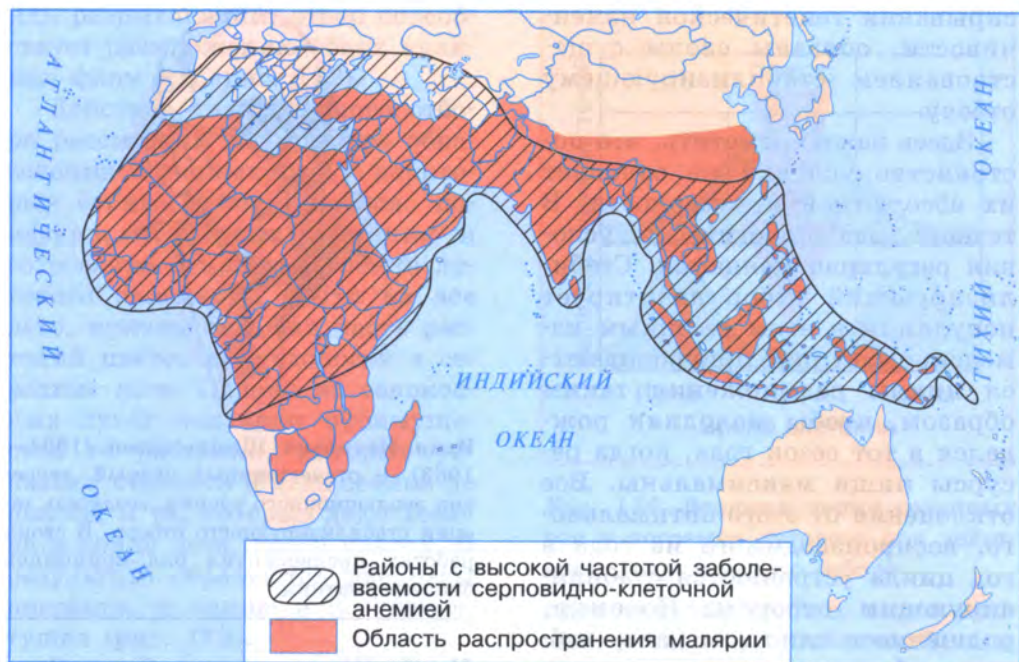


Рис. 174. Карта распространения серповидно-клеточной анемии в малярийных районах

вольно часто встречается в тех районах мира, где распространена малярия (рис. 174). Оказалось, что гетерозиготы по Hb^s имеют более высокую устойчивость к малярии, чем гомозиготы по нормальному аллелю. Из-за этого в популяциях, населяющих малярийные районы, создается и стабильно поддерживается гетерозиготность по этому летальному в гомозиготном состоянии аллелю.

Стабилизирующий отбор является механизмом накопления изменчивости в природных популяциях. Первым на эту особенность стабилизирующего отбора обратил внимание выдающийся

ученый И. И. Шмальгаузен. Он показал, что даже в стабильных условиях существования не прекращается ни естественный отбор, ни эволюция. Даже оставаясь фенотипически неизменной, популяция не перестает эволюционировать. Ее генетический состав постоянно меняется. Стабилизирующий отбор создает такие генетические системы, которые обеспечивают формирование сходных оптимальных фенотипов на базе самых разнообразных генотипов. Такие генетические механизмы, как доминирование, эпистаз, комплементарное действие генов, неполная пенетрантность и другие средства

скрывания генетической изменчивости, обязаны своим существованием стабилизирующему отбору.

Здесь важно отметить, что постоянство условий не означает их абсолютной неизменности. В течение года экологические условия регулярно меняются. Стабилизирующий отбор адаптирует популяции к этим сезонным изменениям. К ним приурочиваются циклы размножения таким образом, чтобы молодняк рождался в тот сезон года, когда ресурсы пищи максимальны. Все отклонения от этого оптимального, воспроизводимого из года в год цикла устраняются стабилизирующим отбором. Потомки, родившиеся слишком рано, гибнут от бескормицы, а родившиеся слишком поздно не успевают подготовиться к зиме. Как животные и растения узнают о наступлении зимы? По наступлению заморозков? Нет, это не слишком надежный указатель. Кратковременные флуктуации температуры могут быть очень обманчивы. Если в какой-то год потеплело раньше обычного, то это вовсе не значит, что пришла весна. Те, кто слишком поспешно среагирует на этот ненадежный сигнал, рискуют остаться без потомства. Лучше дожидаться более надежного знака весны — увеличения светового дня. У большинства видов животных именно этот сигнал запускает механизмы сезонных изменений жизненно важных функций: циклы размножения, линьки, миграций и др.



Иван Иванович Шмальгаузен (1884—1963) — отечественный ученый, теоретик эволюционного учения, создатель теории стабилизирующего отбора. В своих работах предвосхитил ряд принципов биоинформатики

И. И. Шмальгаузен убедительно показал, что эти универсальные адаптации возникают в результате стабилизирующего отбора.

Таким образом, стабилизирующий отбор, отмечая отклонения от нормы, активно формирует генетические механизмы, которые обеспечивают стабильное развитие организмов и формирование оптимальных фенотипов на базе разнообразных генотипов. Он обеспечивает устойчивое функционирование организмов в широком спектре привычных для вида колебаний внешних условий.

Дизруптивный отбор. При стабилизирующем отборе преимущественно обладают особи со средним проявлением признаков, при движущем — одна из крайних форм. *Дизруптивный,*

или разрывающий, отбор способствует размножению обеих крайних форм (см. рис. 172).

Действие дизруптивного отбора рассмотрим на примере образования сезонных рас у некоторых сорных растений. Было показано, что сроки цветения и созревания семян у погремка лугового растянуты почти на все лето, причем большая часть растений цветет и плодоносит в середине лета. Однако на сенокосных лугах получают преимущества те растения, которые успевают отцвести и дать семена до покоса, и те, которые дают семена в конце лета, после покоса. В результате образуются две расы погремка — ранне- и позднецветущая (рис. 175).

В определенных ситуациях дизруптивный отбор по признакам, связанным с особенностями экологии (время размножения,



Рис. 175. Возникновение сезонных рас у погремка лугового под действием дизруптивного отбора

предпочтение разных видов кормов, разных местообитаний), может приводить к образованию экологически обособленных рас внутри вида и затем к видообразованию.

- ?**
1. Сравните формы отбора и выделите сходства и различия между ними.
 2. Приведите примеры действия разных форм отбора в природе.
 3. Верно ли утверждение, что в меняющихся условиях среды действует только движущий отбор, а в неизменных — только стабилизирующий?
 4. В каких случаях отбор приводит к снижению генетической изменчивости популяций, а в каких — к ее накоплению?

§ 66. Половой отбор

У самцов многих видов ярко выражены вторичные половые признаки, которые на первый взгляд кажутся неадаптивными: хвост павлина, яркие перья райских птиц и попугаев, алые гребни петухов, феерические цвета тропических рыбок и т. д.

(рис. 176). Казалось бы, эти признаки только осложняют жизнь их обладателям и не дают никаких преимуществ в борьбе за существование. Какую же роль в возникновении и распространении этих признаков сыграл естественный отбор?

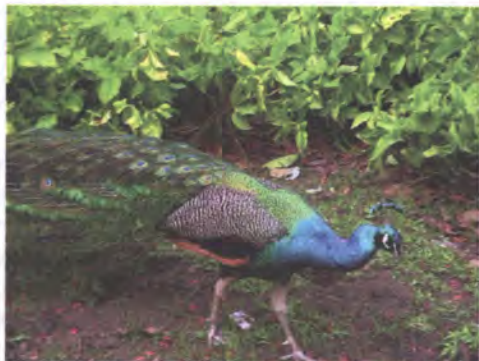


Рис. 176. Форма и расцветка хвоста павлина — результат действия полового отбора

Мы уже знаем, что выживание организмов является важным, но не единственным компонентом приспособленности. Другим важнейшим компонентом является успех в размножении. Ч. Дарвин обратил внимание на то, что иногда эти два компонента вступают в противоречие друг с другом. Он предложил называть отбор на успех в размножении *половым отбором*. Впервые он упомянул эту форму отбора в «Происхождении видов», а затем подробно проанализировал ее в книге «Происхождение человека и половой отбор». Он считал, что «эта форма отбора определяется не борьбой за существование в отношениях органических существ между собою или с внешними условиями, но соперничеством между особями одного пола, обычно самцами, за обладание особями другого пола».

Половой отбор — это естественный отбор на успех в размножении. Признаки, которые сни-

жают жизнеспособность их носителей, могут возникать и распространяться, если преимущества, которые они дают в размножении, значительно выше, чем их недостатки для выживания. Самец, который живет недолго, но нравится самкам и поэтому производит много потомков, имеет гораздо более высокую совокупную приспособленность, чем тот, что живет долго, но оставляет мало потомков. У многих видов животных подавляющее большинство самцов вовсе не участвует в размножении. В каждом поколении между самцами возникает жесточайшая конкуренция за самок. Эта конкуренция может проявляться в борьбе за территорию или в турнирных боях (рис. 177). В тех случаях, когда самки выбирают самцов, конкуренция самцов проявляется в демонстрации их яркого внешнего вида или сложного поведения ухаживания. Самки выбирают тех самцов, которые им больше всего нравятся. Как правило, это наиболее яркие самцы. Но почему самкам нравятся яркие самцы?

Приспособленность самки зависит от того, насколько объективно она способна оценить потенциальную приспособленность будущего отца своих детей. Она должна выбрать такого самца, сыновья которого будут обладать высокой приспособленностью и привлекательностью для самок.

Были предложены две основные гипотезы о механизмах полового отбора.

Согласно гипотезе «хороших генов», самка рассуждает следующим образом: «Если этот самец, несмотря на его яркое оперение и длинный хвост, каким-то образом умудрился не погибнуть в лапах хищника и дожить до половой зрелости, то, следовательно, он обладает хорошими генами, которые позволили ему это сделать. Значит, его стоит выбрать в качестве отца для своих детей: он передаст им свои хорошие гены». Яркость окраски перьев и гребней у птиц,

чешуи и хвоста у рыб является надежной характеристикой здоровья. Так, на рыбке корюшке было показано, что, чем ярче окраска самца, тем более он привлекателен для самок и тем менее он заражен паразитами. Яркость гребня у петухов напрямую зависит от содержания тестостерона в крови и от степени зараженности паразитами. Чем выше уровень тестостерона, тем ярче гребень; чем больше паразитов, тем он бледнее. Известно также, что тестостерон угнетает иммунную систему. Следовательно, самцы с ярким гребнем обладают такой эффективной иммунной системой, которая обеспечивает их устойчивость к паразитам, несмотря на высокий уровень тестостерона. Выбирая ярких самцов, самки выбирают хорошие гены для своих потомков.

Согласно гипотезе «привлекательных сыновей», логика выбора самок несколько иная. Если яркие самцы по каким бы то ни было причинам являются привлекательными для самок, то стоит выбрать яркого отца для своих будущих сыновей, потому что его сыновья унаследуют гены яркой окраски и будут привлекательными для самок в следующем поколении. Таким образом, возникает положительная обратная связь, которая приводит к тому, что из поколения в поколение яркость оперения самцов все более и более усиливается. Процесс идет по нарастающей до тех пор, пока не достиг-



Рис. 177. Турнирные бои в сезон размножения

нет предела жизнеспособности. Представим себе ситуацию, когда самки выбирают самцов с более длинным хвостом. Длиннохвостые производят больше потомков, чем самцы с короткими и средними хвостами. Из поколения в поколение длина хвоста увеличивается, потому что самки выбирают самцов не с определенным размером хвоста, но с большим, чем средний, размером. В конце концов хвост достигает такой длины, когда его вред для жизнеспособности самца уравновешивается его привлекательностью в глазах самок.

Объясняя эти гипотезы, мы старались понять логику действия самок птиц. Может создаться впечатление, что мы слишком много от них ожидаем и такие сложные расчеты им вряд ли доступны. На самом деле в выборе самцов самки не более и не менее логичны, чем во всем остальном поведении. Когда животное чувствует жажду, оно не рассуждает, что ему следует попить во-

ды для того, чтобы восстановить водно-солевой баланс в организме, — оно идет на водопой, потому что чувствует жажду. Когда рабочая пчела жалит хищника, напавшего на улей, она не вычисляет, насколько этим своим самопожертвованием она повышает приспособленность своих сестер, — она следует инстинкту. Точно так же и самки, выбирая ярких самцов, следуют своим инстинктам — им нравятся яркие хвосты. Те, кому инстинкт подсказывал иное поведение, имели меньше шансов оставить потомство, и их гены постепенно удалялись из популяции. Таким образом, мы обсуждали не логику самок, а логику борьбы за существование и естественного отбора — слепого и автоматического процесса, который, действуя постоянно из поколения в поколение, сформировал все то удивительное разнообразие форм, окрасок и инстинктов, которое мы наблюдаем в мире живой природы.



1. Приведите примеры полового диморфизма у животных и попытайтесь объяснить их эволюцию с использованием механизмов движущего и полового отбора.
2. Какая из гипотез — «хороших генов» или «привлекательных сыновей» — применима для объяснения начальных стадий возникновения полового диморфизма?

§ 67. Возникновение адаптаций в результате естественного отбора

Адаптациями называют свойства и признаки организмов, которые обеспечивают приспособление к той среде, в которой эти

организмы живут. Адаптацией также называют процесс возникновения приспособлений. Выше мы рассмотрели, как некоторые

адаптации возникают в результате естественного отбора. Популяции березовой пяденицы приспособились к изменившимся внешним условиям благодаря накоплению мутаций темной окраски. В популяциях человека, населяющих малярийные районы, адаптация возникла благодаря распространению мутации серповидно-клеточной анемии. И в том и в другом случае адаптация достигается за счет действия естественного отбора.

При этом материалом для отбора служит наследственная изменчивость, накопленная в популяциях. Поскольку разные популяции отличаются друг от друга по набору накопленных мутаций, то к одним и тем же факторам внешней среды они приспособляются по-разному. Так, африканские популяции адаптировались к жизни в малярийных районах за счет накопления мутаций серповидно-клеточной анемии Hb^s , а в популяциях, населяющих Юго-Восточную Азию, устойчивость к малярии сформировалась на основе накопления ряда других мутаций, которые в гомозиготном состоянии также вызывают болезни крови, а в гетерозиготном обеспечивают защиту от малярии.

Эти примеры иллюстрируют роль естественного отбора в формировании адаптаций. Нужно, однако, ясно понимать, что это частные случаи относительно простых адаптаций, возникающих за счет селективного размножения носителей еди-



Рис. 178. Покровительственная форма и окраска у богомола

ничных «полезных» мутаций. Маловероятно, чтобы большинство адаптаций возникло таким путем.

Покровительственная, предостерегающая и подражательная окраска. Рассмотрим, например, такие широко распространенные адаптации, как покровительственная, предостерегающая и подражательная окраска (мимикрия).

Покровительственная окраска позволяет животным становиться незаметными, сливаясь с субстратом. Одни насекомые поразительно сходны с листьями деревьев, на которых они обитают, другие напоминают засохшие веточки или шипы на стволах деревьев (рис. 178). Эти морфологические адаптации дополняются поведенческими приспособлениями. Насекомые выбирают для укрытия именно те места, где они менее заметны.

Несъедобные насекомые и ядовитые животные — змеи и лягушки имеют яркую, *предо-*



Рис. 179. Пример предостерегающей окраски и мимикрии.

Верхний ряд — разные виды ядовитых лягушек; нижний ряд — разные формы одного вида-имитатора

стерегущую окраску (рис. 179, верхний ряд). Хищник, раз столкнувшись с таким животным, надолго ассоциирует этот тип окраски с опасностью. Этим пользуются некоторые неядовитые животные. Они приобретают поразительное сходство с ядовитыми и тем самым снижают опасность нападения хищников (рис. 179, нижний ряд). Уж имитирует окраску гадюки, муха подражает пчеле. Это явление называют *мимикрией*.

Как возникли все эти удивительные приспособления? Маловероятно, чтобы единичная мутация могла обеспечивать такое точное соответствие между крылом насекомого и живым листом, между мухой и пчелой. Невероятно, чтобы единственная мутация заставляла покровительно окрашенное насеко-

мое прятаться именно на тех листьях, на которые оно похоже. Очевидно, что такие приспособления, как покровительственная окраска, предостерегающая окраска и мимикрия, возникали путем постепенного отбора всех тех мелких отклонений в форме тела, в распределении определенных пигментов, во врожденном поведении, которые существовали в популяциях предков этих животных. Одной из важнейших характеристик естественного отбора является его кумулятивность — способность накапливать и усиливать эти отклонения в ряду поколений, суммируя изменения отдельных генов и контролируемых ими систем органов.

Самая интересная и трудная проблема — это начальные стадии возникновения адаптаций.

Понятно, какие преимущества дает почти идеальное сходство богомола с сухим сучком. Но какие преимущества могли быть у его далекого предка, который лишь отдаленно напоминал сучок? Неужели хищники так глупы, что их можно так легко обмануть? Нет, хищники отнюдь не глупы, и естественный отбор из поколения в поколение «учит» их все лучше и лучше распознавать уловки их добычи. Даже идеальное сходство современного богомола с сучком не дает ему 100%-ной гарантии, что ни одна птица его никогда не заметит. Однако его шансы ускользнуть от хищника выше, чем у насекомого с менее совершенной покровительственной окраской. Точно так же у его далекого предка, лишь чуть-чуть похожего на сучок, шансы на жизнь были несколько выше, чем у его родственника, вовсе на сучок не похожего. Конечно, птица, которая сидит рядом с ним, в ясный день легко его заметит. Но если день туманный, если птица не сидит рядом, а пролетает мимо и решает не тратить времени на то, что может быть богомолем, а может быть и сучком, тогда и минимальное сходство сохраняет жизнь носителю этого едва заметного сходства. Его потомки, которые унаследуют это минимальное сходство, будут более многочисленны. Их доля в популяции станет больше. Это осложнит жизнь птицам. Среди них станут более успешными те, кто точнее будет

распознавать замаскированную добычу. Вступает в действие тот самый принцип Черной Королевы, который мы обсуждали в параграфе, посвященном борьбе за существование. Чтобы сохранить преимущество в борьбе за жизнь, достигнутое за счет минимального сходства, виду-жертве приходится меняться.

Естественный отбор подхватывает все те мельчайшие изменения, которые усиливают сходство животного в окраске и форме с субстратом, сходство между съедобным видом и тем несъедобным видом, которому он подражает. Следует учитывать, что разные виды хищников пользуются разными методами поиска добычи. Одни обращают внимание на форму, другие — на окраску, одни обладают цветным зрением, другие нет. Поэтому естественный отбор автоматически усиливает, насколько это возможно, сходство между имитатором и моделью и приводит к тем изумительным адаптациям, которые мы наблюдаем в живой природе.

Возникновение сложных адаптаций. Многие адаптации производят впечатление тщательно продуманных и направленно спланированных устройств. Как такая сложнейшая структура, как глаз человека, могла возникнуть путем естественного отбора случайно возникавших мутаций?

Ученые предполагают, что эволюция глаза началась с небольших групп светочувствительных клеток на поверхности



тела наших очень далеких предков, живших около 550 млн лет назад. Способность различать свет и тьму была, безусловно, полезна для них, повышала их шансы на жизнь по сравнению с их абсолютно слепыми сородичами. Случайно возникшее искривление «зрительной» поверхности улучшило зрение, это позволяло определить направление на источник света. Образовался глазной бокал. Вновь возникающие мутации могли вести к сужению и расширению отверстия глазного бокала. Сужение постепенно улучшало зрение — свет стал проходить через узкую диафрагму. Как видите, каждый шаг повышал приспособленность тех особей, которые менялись в «правильном» направлении. Светочувствительные клетки формировали сетчатку. Со временем в передней части глазного яблока сформировался хрусталик, выполняющий функцию линзы. Он возник, по-видимому, как прозрачная двухслойная структура, наполненная жидкостью.

Ученые попытались смоделировать этот процесс на компьютере. Результаты моделирования показаны на рисунке 180. Процесс происходил в популяции виртуальных организмов, имевших три плоских слоя клеток — прозрачных, светочувствитель-

Рис. 180. Результаты компьютерного моделирования эволюции глаза.

Прозрачный слой клеток обозначен розовым цветом, светочувствительный — голубым, непрозрачный — синим, хрусталик — зеленым

ных и непрозрачных пигментных клеток. В каждом поколении изредка возникали мутации, меняющие геометрию глаза. Каждая мутация, улучшающая оптические свойства глаза, повышала приспособленность ее носителей всего на 1%. Оказалось, что даже при таком слабом естественном отборе потребовалось всего 364 тыс. поколений, чтобы у виртуальных организмов из примитивного плоского «глаза» возник глаз, подобный сложному органу зрения современных моллюсков.

Все предполагаемые стадии эволюции глаза человека мы можем обнаружить у ныне живущих животных. Эволюция глаза шла разными путями у разных типов животных. Благодаря естественному отбору независимо возникло множество разных форм глаза, и человеческий глаз — только одна из них, причем не самая совершенная.

Если мы внимательно рассмотрим конструкцию глаза человека и других позвоночных животных, мы обнаружим целый ряд несообразностей. Когда свет попадает в глаз человека, он проходит через хрусталик и достигает светочувствительных клеток сетчатки. Свет вынужден пробиваться через густую сеть капилляров и нейронов, чтобы попасть на фоторецепторный слой. Как это ни удивительно, но нервные окончания подходят к светочувствительным клеткам не сзади, а спереди! Более того, нервные окончания собираются в зрительный нерв, который отходит от центра сетчатки и создает тем самым слепое пятно (рис. 181). Чтобы компенсировать затенение фоторецепторов нейронами и капиллярами и избавиться от слепого пятна, наш глаз постоянно движется, посылая в мозг серию разных проек-

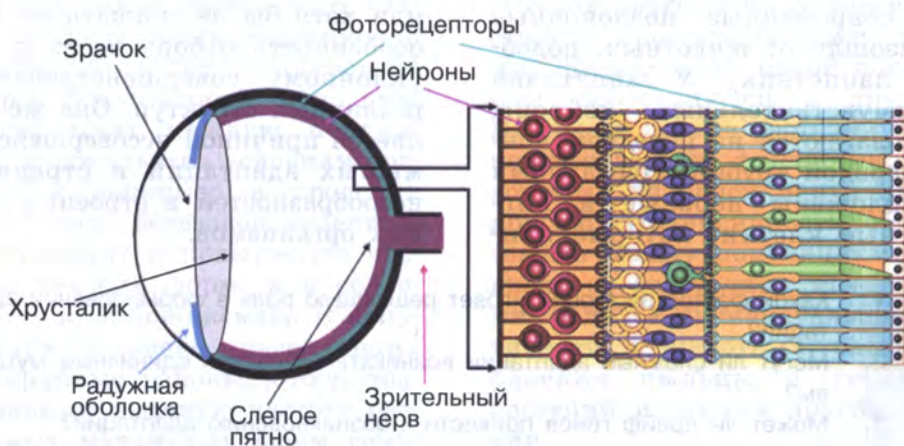


Рис. 181. Схема строения глаза позвоночных.

Нервные окончания подходят к фоторецепторам спереди и затеняют их

ций одного и того же изображения. Наш мозг производит сложнейшие операции, складывая эти изображения, вычитая тени и вычисляя реальную картину. Всех этих сложностей можно было бы избежать, если бы нервные окончания подходили к нейронам не спереди, а сзади, как, например, у осьминога.

Само несовершенство глаза позвоночных проливает свет на естественный отбор как механизм эволюции. Мы уже не раз говорили о том, что отбор всегда действует «здесь и сейчас». Он сортирует разные варианты уже существующих структур, выбирая и слагая вместе лучшие из них: лучшие «здесь и сейчас», безотносительно к тому, во что эти структуры могут превратиться в далеком будущем. Поэтому ключ к объяснению и совершенств, и несовершенств современных структур следует искать в прошлом. Ученые считают, что все современные позвоночные произошли от животных, подобных ланцетнику. У ланцетника светочувствительные нейроны располагаются на переднем конце нервной трубки. Перед ними расположены нервные и пигментные клетки, которые при-

крывают фоторецепторы от света, падающего спереди. Ланцетник принимает световые сигналы, приходящие с боков его прозрачного тела. Возможно, у общего предка позвоночных глаз был устроен сходным образом. Затем эта плоская структура стала преобразовываться в глазной бокал. Передняя часть нервной трубки впячивалась внутрь, и нейроны, находившиеся впереди рецепторных клеток, оказались поверх них. Процесс развития глаза у эмбрионов современных позвоночных в известном смысле воспроизводит последовательность событий, происходивших в далеком прошлом.

Отбор не создает новых конструкций с чистого листа, он меняет (часто до неузнаваемости) старые конструкции так, чтобы каждый этап этих изменений был приспособительным. Любое изменение должно повышать приспособленность его носителей или хотя бы не снижать ее. Эта особенность отбора ведет к неуклонному совершенствованию различных структур. Она же является причиной несовершенства многих адаптаций и странных несообразностей в строении живых организмов.



1. Какой фактор эволюции играет решающую роль в формировании адаптаций?
2. Могут ли сложные адаптации возникать благодаря единичным мутациям?
3. Может ли дрейф генов привести к возникновению адаптаций?
4. Приведите известные вам примеры различных адаптаций и попытайтесь реконструировать историю их возникновения.
5. В чем причина несовершенства некоторых адаптаций?

Генетические различия в локальных популяциях. Каждый вид живых организмов можно рассматривать как группу локальных популяций. Эти популяции часто отличаются друг от друга по генетическому составу. Такие различия обусловлены теми факторами эволюции, которые мы рассматривали выше.

Каждая конкретная мутация является редким событием. Поэтому каждая популяция имеет свой, характерный только для нее набор мутантных аллелей.

Все популяции одного вида живут в сходных условиях. Однако для широко распространенных видов эти условия оказываются несколько различными в разных частях ареала. Эти различия касаются как абиотических факторов (особенности климата, химического состава почвы и воды), так и биотических (набор и численность хищников и паразитов, видов конкурентов и др.). Естественный отбор приспособливает каждую популяцию к локальным условиям среды. Так, например, в городских популяциях березовой пяденицы он приводит к повышению частоты темных форм, а в сельских — к ее понижению. В популяциях человека, населяющих малярийные районы, отбор поддерживает высокую частоту различных мутантных форм гемоглобина, а в других районах он эти формы элиминирует. Тем самым естественный отбор усили-

вает генетические различия между популяциями.

Каждая локальная популяция имеет свою историю колебаний численности. В одних популяциях численность остается постоянно высокой. Чаще всего это популяции, населяющие центр видового ареала. В других популяциях, как правило периферических, численность колеблется в широких пределах. Многие из этих популяций часто проходят через бутылочное горлышко численности. Дрейф генов меняет генетический состав этих популяций случайным и непредсказуемым образом. В результате усиливаются генетические различия между локальными популяциями.

Обмен генами между популяциями. Популяции одного вида, как правило, не изолированы друг от друга. Между ними постоянно происходит обмен генами. Животные из одной популяции переселяются в другую. Пыльца и семена растений переносятся ветром, течениями, животными из одной популяции в другую. Интенсивность обмена генами между популяциями зависит от расстояния между ними, радиуса индивидуальной активности у животных, распространения пыльцы и семян у растений и многих других причин.

В результате обмена мигрантами между двумя соседними популяциями, отличающимися по

генетическому составу, частоты аллелей в каждой из них меняются из поколения в поколение. Эти изменения тем более значительны, чем больше различия между популяциями в частотах аллелей и интенсивнее миграция. Поскольку мы определили эволюцию как изменение частот аллелей в популяциях, мы можем рассматривать миграцию как фактор эволюции.

Эволюционным последствием миграции и обмена генами является уменьшение генетических различий между локальными популяциями. Таким образом, миграция как фактор эволюции противодействует отбору, дрейфу генов и мутационному процессу. В этом смысле она тормозит эволюцию. Естественный отбор приспособливает популяцию к локальным условиям существования, оставляя в ее генетическом составе наиболее адаптивные аллели. Миграция этому противодействует, постоянно поставляя в популяцию варианты генов, снижающие приспособленность к той среде, в которой живет эта популяция.

Однако мы знаем, что приспособленность того или иного аллеля весьма относительное понятие. Она может меняться во времени. Аллель, который является сегодня чрезвычайно полезным, завтра при изменении среды может утратить свои адаптивные преимущества или стать вредным, и, наоборот, аллель, вредный сегодня, может стать полезным завтра. При снижении уров-

ня загрязнения воздуха в городах светлые формы березовой пяденицы вновь приобрели приспособительную ценность. Городские популяции бабочек смогли быстро приспособиться к этим изменениям, в том числе и потому, что они никогда не были абсолютно изолированными от сельских и обмен генами между ними всегда существовал.

Обмен генами «страхует» популяцию от чрезмерной специализации. Он приводит к тому, что в каждой популяции постоянно поддерживается внутренняя генетическая гетерогенность. Благодаря миграциям создается тот запас изменчивости, который гарантирует возможность приспособления популяций к меняющимся условиям.

Миграции и генетическое единство вида. Мутация, возникшая в любой из локальных популяций, имеет шанс распространиться на весь вид в целом. Мутации возникают случайно. Мутация, обеспечивающая устойчивость насекомых к инсектицидам, с равной вероятностью может возникнуть и в той популяции, которая обрабатывается инсектицидами, и в той, которая такому воздействию не подвергается. Благодаря миграциям новые мутации проникают в те популяции, где они оказываются полезными.

Исследуя устойчивость насекомых к инсектицидам, ученые обнаружили, что генетические механизмы устойчивости оказались неодинаковыми в различ-

ных популяциях. В одних случаях устойчивость определялась доминантным геном, в других — рецессивным; отмечено не только аутосомное наследование, но и наследование, сцепленное с полом. Обнаружены случаи полигенного и цитоплазматического наследования. Соответственно и физиологические механизмы устойчивости к инсектицидам оказались различными. Среди них — накопление яда кутикулой; повышенное содержание липидов, способствующих растворению инсектицида; повышение устойчивости нервной системы к действию ядов; снижение двигательной активности и др. Разные популяции оказываются устойчивыми к разным типам инсек-

тицидов. Эти адаптации — в каждой популяции свои — подхватываются и усиливаются естественным отбором. Под влиянием миграции и естественного отбора формируется общая для вида многокомпонентная система устойчивости к целому спектру инсектицидов.

Обмен генами между популяциями поставляет материал для естественного отбора, который работает над тем, чтобы свести частые локальные адаптации во едино и тем самым повысить приспособленность их носителей. Таким путем создается общий генотип вида, в котором аллели отдельных генов подобраны по их совместимости друг с другом.

- ?**
1. Приведите примеры известных вам миграций животных и растений и обсудите влияние этих миграций на генетическую структуру популяций.
 2. Многие виды птиц совершают сезонные миграции. Приводят ли эти миграции к изменению генетической структуры популяций?
 3. Как взаимодействуют миграции с другими факторами эволюции — естественным отбором и дрейфом генов?

§ 69. Биологические виды

Определение вида. Вплоть до XVII в. исследователи опирались на представление о виде, созданное еще Аристотелем, который воспринимал виды как совокупности сходных особей. Термин «вид» (лат. *species* — образ) указывает на способ выделения этих совокупностей по их внешнему сходству. Такой подход без принципиальных изменений был использован многими биологами, включая К. Линнея.

Дальнейшие исследования в области таксономии привели к формированию биологической концепции вида. Согласно современному определению, *вид* — это совокупность популяций особей, обладающих рядом общих морфологических, физиологических и экологических признаков, населяющих определенный ареал и способных при скрещивании друг с другом давать плодовитое потомство. При таком оп-

ределении вид характеризуется прежде всего своим генетическим единством, которое обеспечивается общностью происхождения и постоянными скрещиваниями особей, принадлежащих к одному виду и населяющих единый ареал. Генетическое единство обуславливает сходство всех особей одного вида друг с другом. Особи разных видов принадлежат разным генетическим единствам, поэтому они отличаются друг от друга по ряду признаков; скрещивание между ними, как правило, или невозможно, или ведет к образованию нежизнеспособного или бесплодного потомства.

Современная биология разработала ряд критериев, которые позволяют отличить один вид от другого.

Морфологический критерий вида — один из важнейших. Он определяет сходство внешнего и внутреннего строения особей данного вида и их отличия от представителей других видов.

Кошку и собаку без труда может различить даже маленький ребенок; собаку и лисицу различит любой взрослый человек; лисицу и песца легко различит знающий человек, но не всякий, кто сталкивается впервые с этими особями, относящимися к разным родам. Вопрос определения близких видов, внешне почти не различающихся, во многих случаях вырастает до сложной научной проблемы. Даже использование специальных методов не всегда позволяет разли-

чать морфологически сходные виды, которые в природных условиях генетически изолированы друг от друга, — так называемые *виды-двойники*. Следовательно, морфологический критерий не является достаточным в целом ряде случаев.

Цитогенетические и молекулярно-биологические критерии вида. Развитие генетических представлений позволило широко ввести в практику определения видов *цитогенетические и молекулярно-биологические критерии*. Использование цитогенетического критерия позволяет надежно различать виды, почти не отличающиеся по морфологическим признакам, — виды-двойники. Каждый вид имеет свойственный ему набор хромосом — кариотип, характеризующийся определенным числом хромосом, их формой, размерами и строением. Так, анализ хромосомного набора позволил разделить вид полевка обыкновенная на четыре вида: полевка обыкновенная — 46 хромосом, восточноевропейская — 54 хромосомы, киргизская — 54 хромосомы, но иной морфологии, чем восточноевропейской, и закаспийская — 52 хромосомы (рис. 182).

За последние годы разработаны новые методы для выявления отличий между видами. К их числу относят сравнение последовательностей ДНК, сравнение структур однотипных молекул белков (физико-химическими и иммунологическими методами).



Рис. 182. Хромосомные наборы видов-двойников у полевок

Несмотря на большие возможности, цитогенетические и молекулярно-биологические критерии также не являются абсолютными. Встречаются случаи, когда относительно далекие виды (например, почти все представители семейства кошачьих) имеют одинаковые кариотипы. В то же время локальные популяции одного вида (например, обыкновенной бурозубки) могут значительно различаться по числу и форме хромосом (см. рис. 163). Разные гены также различаются по степени изменчивости. Так, например, ген ядерного белка гистона Н4 человека почти не отличается от гомологичного ему гена гороха. Понятно, что анализ таких эволюционно консервативных генов оказывается бес-

полезным для различения близких видов. В то же время в геноме человека, животных и растений обнаружены чрезвычайно изменчивые повторенные последовательности ДНК, которые могут быть разными даже у родных братьев. Эти последовательности оказались незаменимыми в криминалистике для идентификации личности (*геномная дактилоскопия*), но мало пригодными для различения видов.

Эколого-географический критерий вида включает как ареал вида, так и его экологическую нишу (см. главу XV). Однако и этот критерий далеко не всегда достаточен для решения вопроса о видовой принадлежности. Ареалы многих видов перекрывают-

ся, а популяции одного вида могут быть отделены друг от друга значительными расстояниями. Несколько видов могут занимать очень сходные экологические ниши, а внутри вида часто обнаруживается изменчивость по экологическим предпочтениям.

Репродуктивная изоляция.

Наиболее существенной характеристикой вида является то, что он представляет собой единую генетическую систему. Особи разных популяций одного вида могут скрещиваться и давать плодовитое потомство. Вследствие этого гены могут распространяться из одной популяции вида в другую, образовывать новые комбинации. Но они не могут перейти из одного вида в другой из-за обособленности видов друг от друга барьерами репродуктивной изоляции. Морфологические различия близких видов, связанные с окраской и размером особей, а также особенностями строения половых органов представляют собой существенный барьер, препятствующий гибридизации разных видов. Значительной преградой служит гибель гамет или их неспособность к оплодотворению при попада-

нии к особям других видов. У многих цветковых растений чужеродная пыльца не способна прорасти на рыльцах. Это явление иногда называют *физиологической изоляцией*. Среди животных широко распространена *поведенческая изоляция*. Сложный ритуал опознания брачного партнера генетически запрограммирован и практически полностью исключает возможность участия животных другого, хотя и близкого, вида в спаривании. Даже если скрещивание особей разных видов происходит, то следствием его часто является гибель гибридных эмбрионов, слабость, нежизнеспособность и стерильность гибридов. Многочисленные барьеры, препятствующие гибридизации видов, возникли в результате длительной предшествующей эволюции каждого вида, и их главное значение состоит в охране целостности вида и его генофонда от проникновения извне чуждой генетической информации.

Итак, каждый критерий в отдельности недостаточен для определения вида, но в совокупности они позволяют точно выявить видовую принадлежность живого организма.



1. Какие основные критерии используют для определения видов?
2. Какие критерии вы считаете наиболее важными при определении вида?
3. Почему только совокупность разнообразных критериев вида может позволить отличить один вид от другого?

§ 70. Изоляция и видообразование

Разнообразие видов, существующее в природе, огромно, их общая численность составляет несколько миллионов. Со времен возникновения жизни на Земле количество существовавших когда-либо видов, как полагают специалисты, вероятно, в 50—100 раз больше. Очевидно, что все ныне существующие и вымершие виды имели предков, которые дали им начало. Процесс образования новых видов из предковых называют *видообразованием*.

Как правило, видообразование обусловлено дивергенцией (разделением) одного предкового вида на два или несколько независимо эволюционирующих видов. Именно по этому пути и шла в основном эволюция биоразнообразия на Земле. Термин «видообразование» в узком смысле этого слова означает увеличение числа видов.

Изоляция как пусковой механизм видообразования. Каждый вид — это замкнутая генетическая система. Особи одного вида могут друг с другом скрещиваться и давать плодовитое потомство, а представители разных видов не скрещиваются вовсе, а если и скрещиваются, то потомства не дают, а если и дают, то потомство это бесплодно. Следовательно, дивергентному видообразованию должно предшествовать возникновение изолированных популяций внутри предкового вида.

Существуют разные формы внутривидовой изоляции. *Пространственная изоляция* возникает между популяциями, далеко отстоящими друг от друга или разделенными географическими барьерами. Для многих наземных животных непреодолимыми преградами для распространения служат моря и реки, для водных — массивы суши. Понятно, что и расстояние, и непреодолимость барьера — понятия относительные. Они определяются биологией видов. Для малоподвижных видов животных, например улиток, расстояние в несколько сотен метров оказывается достаточным для изоляции. В то же время между популяциями ветроопыляемых растений обмен пылью происходит на десятки и сотни километров. Для одних видов крохотный ручей служит непреодолимым барьером, в то время как другие легко пересекают широкие реки и моря.

Кроме пространственной изоляции, встречается и *экологическая изоляция*. Эта форма биологической изоляции основывается на разнообразии организмов по особенностям размножения и предпочтительному местообитанию. Обычно они предпочитают размножаться либо в определенных местах, либо в определенные сроки. Например, в озере Севан обнаружено 6 изолированных популяций одного вида форели, имеющих различные места

нереста в реках и ручьях, питающих озеро. В других случаях решающее значение имеет временная изоляция. Убедительным примером служат популяции четных и нечетных лет у тихоокеанских лососей. Цикл развития этих рыб составляет два года, после чего они поднимаются в верховья рек, впадающих в океан, нерестятся и погибают. Популяции четных и нечетных лет могут жить по соседству друг с другом, но тем не менее они практически никогда не скрещиваются.

Длительная внутривидовая изоляция приводит к тому, что каждая популяция эволюционирует независимо. Мутации, возникающие в одной популяции, не могут проникнуть в другую. Дрейф генов приводит к тому, что в разных популяциях фиксируются разные наборы аллелей. Естественный отбор перестраивает генетическую структуру каждой изолированной популяции на свой лад, приспособляя каждую из них к локальным условиям.

Даже в том случае, если условия, в которых живут две изолированные популяции, совершен-

но идентичны и отбор в обеих популяциях идет по одним и тем же признакам, в одном и том же направлении, результаты такого отбора могут оказаться совершенно разными, потому что к одному и тому же фактору среды можно приспособиться разными путями. Если популяции изолированы, то каждая из них идет своим путем. Одним из самых ярких примеров такого рода служит явление мимикрии. Многие виды съедобных животных имитируют окраску несъедобных. При этом разные изолированные популяции одного широко расселенного вида-имитатора подражают окраске разных видов-моделей, именно тех, с которыми они живут на одной территории (см. рис. 179).

Независимая эволюция изолированных популяций ведет к тому, что между ними увеличиваются генетические различия. Они становятся все менее похожими друг на друга по ряду морфологических, физиологических и поведенческих признаков. Это, в свою очередь, ведет к возникновению биологических механизмов изоляции и к видообразованию.



1. Какие факторы могут приводить к изоляции популяций?
2. Как влияет длительная изоляция на генетическую структуру изолированных популяций?

§ 71. Аллопатрическое и симпатрическое видообразование

В зависимости от того, где и как возникает репродуктивная изоляция между исходным и на-

рождающимся видом или видами, выделяют два основных способа видообразования. *Аллопат-*

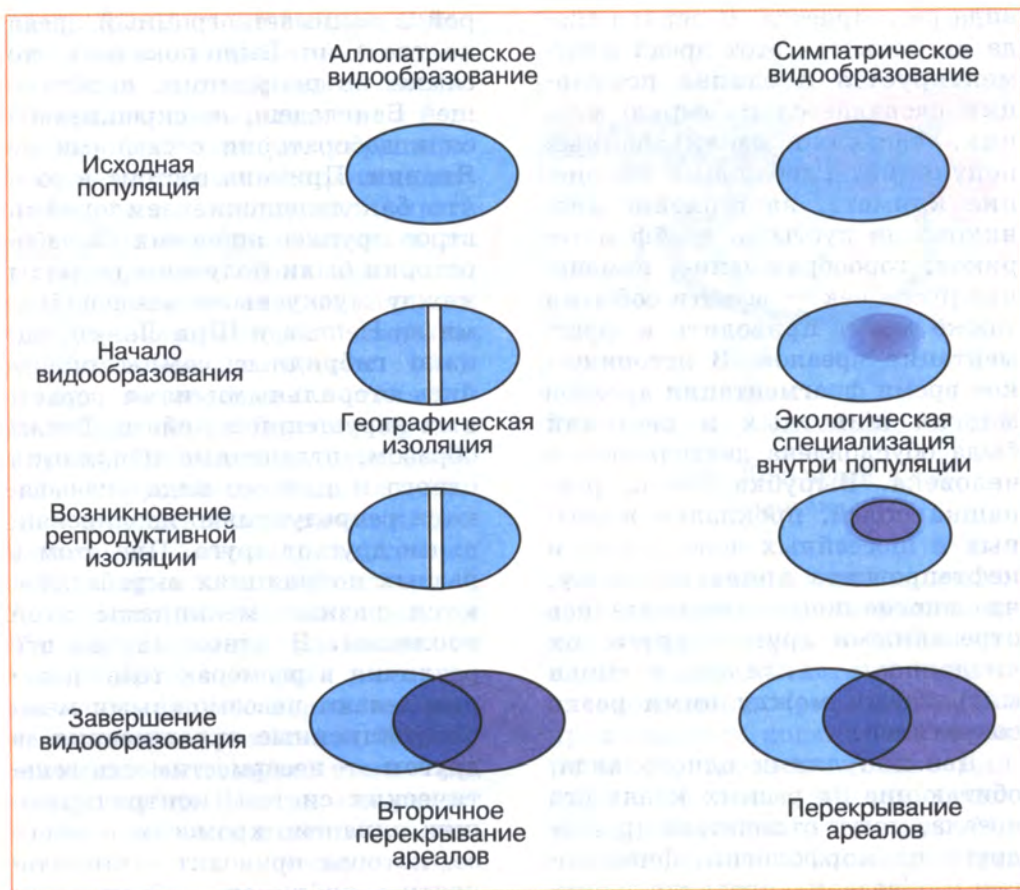


Рис. 183. Основные этапы аллопатрического и симпатрического видообразования

рическое (греч. *allos* — другой, *patris* — родина) видообразование происходит в том случае, когда нарождающиеся виды оказываются пространственно разобщенными, отделенными друг от друга и от исходного вида труднопреодолимыми географическими барьерами (рис. 183). Ученые предполагают, что в особых случаях репродуктивная изоляция может возникнуть между опреде-

ленными особями и всей остальной популяцией в пределах одной территории. Такой способ видообразования называют *симпатрическим* (греч. *syn* — вместе, *patris* — родина).

Аллопатрическое видообразование. Пространственная изоляция может возникать в ходе распространения вида по ареалу. На пике численности обычно усиливается миграция особей и ареал

вида расширяется. В период спада численности этот ареал фрагментируется и единая популяция распадается на серию мелких, частично изолированных популяций. Глобальные изменения климата, наступление ледников или пустынь, дрейф материков, горообразование, изменение русел рек — все эти события также могут приводить к фрагментации ареалов. В историческое время фрагментация ареалов многих животных и растений была обусловлена деятельностью человека. Вырубка лесов, распашка полей, прокладка железных и шоссейных дорог, газо- и нефтепроводов привели к тому, что многие популяции оказались отрезанными друг от друга, их численность снизилась и обмен мигрантами между ними резко сократился.

Две популяции одного вида, обитающие на разных краях его ареала, могут отличаться друг от друга по морфологии, физиологии и поведению столь же значительно, как и разные родственные виды. Как правило, мы не знаем, способны ли представители крайних популяций скрещиваться и давать плодовитое потомство, просто потому, что они никогда не встречаются друг с другом в природе.

Когда ученые скрещивают представителей таких географически отдаленных популяций в лаборатории, они часто обнаруживают ту или иную степень их несовместимости друг с другом. Так, например, мускусная земле-

ройка занимает огромный ареал на юге Азии. Было показано, что самки из популяции, населяющей Бангладеш, не скрещиваются в лаборатории с самцами из Японии. Причина состоит в том, что бангладешские землеройки втрое крупнее японских. В лаборатории были получены гибриды между мускусными землеройками из Непала и Шри Ланки, однако гибридные самцы оказались стерильными из-за серьезных нарушений в мейозе. Таким образом, отдаленные популяции одного и того же вида оказываются репродуктивно изолированными друг от друга. При этом в разных популяциях вырабатываются разные механизмы этой изоляции. В одном случае это различия в размерах тела, которые делают невозможными межпопуляционные скрещивания, в другом — несовместимость генетических систем, контролирующих синапсис хромосом в мейозе, которая приводит к стерильности гибридов. Если две популяции оказываются на долгое время географически изолированными друг от друга и не «сверяют» свои генофонды на совместимость, то они в конечном счете могут стать генетически несовместимыми, даже если они живут в одинаковых условиях.

Проанализировать процесс видообразования в природе можно, изучая так называемые *кольцевые ареалы*. Известно два подвида певчих птиц — зеленых певчих: один распространен на за-

паде, другой — на востоке Сибири. Они различаются окраской оперения и характером песни. Их ареалы перекрываются в центральной Сибири, но скрещивания между ними не происходит; поэтому их можно рассматривать как разные виды. Двигаясь на юг от ареалов обоих подвидов, мы обнаруживаем цепь популяций пеночек, которая охватывает Тибетское плато (рис. 184). Птицы из соседних популяций свободно скрещиваются друг с другом. По-видимому, современные сибирские подвиды возникли в результате постепенного расселения на северо-запад и северо-восток представителей исходной популяции, обитавшей к югу от Тибета. По мере удаления от центра происхождения в локальных популяциях накапливались генетические различия. К тому времени, когда ареал этого вида сомкнулся на Западе, эти различия стали столь значительными, что обеспечили надежную репродуктивную изоляцию краевых популяций. Из этого примера видно, как постепенное накопление генетических различий между географически удалёнными популяциями ведет к видообразованию.

Классический пример аллопатрического видообразования — эндемичные виды, возникшие на островах. Вьюрки на Галапагосских островах, описанные впервые Ч. Дарвином, — свидетельство эффективности аллопатрического видообразования. Молекулярный анализ их ДНК показывает, что при всем удивительном морфологическом многообразии видов дарвиновых вьюрков все они являются потомками одного-единственного континентального вида (рис. 185). Его представители попали на Галапагосские острова несколько миллионов лет назад и дали начало четырем основным линиям. Молекулярные часы эволюции позволяют установить последовательность их дивергенции. Наиболее древняя из них — линия насекомоядных вьюрков. Позднее выделилась линия вьюрков-вегетарианцев, которые питаются лепестками цветков, почками и плодами. Затем от этой линии выделилось еще две, с более мощными клювами. Древесные вьюрки использовали их для извлечения насекомых из стволов деревьев, а наземные — для питания твердыми семенами. Образование разных видов вьюрков происходило на разных ост-



Рис. 184. Кольцевой ареал пеночек

тельном морфологическом многообразии видов дарвиновых вьюрков все они являются потомками одного-единственного континентального вида (рис. 185). Его представители попали на Галапагосские острова несколько миллионов лет назад и дали начало четырем основным линиям. Молекулярные часы эволюции позволяют установить последовательность их дивергенции. Наиболее древняя из них — линия насекомоядных вьюрков. Позднее выделилась линия вьюрков-вегетарианцев, которые питаются лепестками цветков, почками и плодами. Затем от этой линии выделилось еще две, с более мощными клювами. Древесные вьюрки использовали их для извлечения насекомых из стволов деревьев, а наземные — для питания твердыми семенами. Образование разных видов вьюрков происходило на разных ост-



Рис. 185. Филогенетическое древо дарвиновых вьюрков, построенное на основании анализа их ДНК.

Различия в форме клюва обусловлены специализацией по типу питания

ровах и шло, таким образом, по пути аллопатрического видообразования.

Симпатрическое видообразование. Большинство ученых сходятся во мнении, что аллопатрическое видообразование было ос-

новной причиной возникновения множества видов животных и растений. Однако известны примеры обитания нескольких (а иногда и многих) близкородственных видов на одной территории. Например, в африканском

озере Виктория, которое образовалось всего 12 тыс. лет назад, обитают более 500 видов рыб-цихлид, отличающихся друг от друга по морфологии, образу

жизни, поведению и ряду других признаков (рис. 186). Молекулярно-генетический анализ показывает, что все они произошли от одного общего предка.



Рис. 186. Разнообразие рыб-цихлид озера Виктория.

Более 500 видов цихлид произошли от общего предка в течение 12 тыс. лет

В озере Байкал возникло множество эндемичных видов беспозвоночных и рыб. Особенно показательно разнообразие бокоплавов — примерно 250 эндемичных видов, возникших, возможно, из одного предкового вида. Трудно предположить, что в пределах таких замкнутых и относительно небольших биосистем нашлось место для длительной географической изоляции локальных популяций, которая могла бы привести к аллопатрическому видообразованию.

Для объяснения такого рода явлений была предложена гипотеза симпатрического видообразования. Она предполагает, что репродуктивная изоляция может возникнуть в пределах одной территории (см. рис. 183). Было высказано несколько гипотез о том, как это происходит.

Репродуктивная изоляция может возникать на основе геномных и хромосомных перестроек. Так, например, полиплоидия может служить надежным и эффективным способом репродуктивной изоляции. Гибриды между растениями с разной степенью плоидности почти всегда стерильны. Здесь, однако, возникает серьезная проблема. Если перестройка вызывает стерильность у гетерозигот, то она практически не имеет шансов размножиться и распространиться в популяции. Эта проблема довольно легко разрешается, если носитель перестройки может размножаться вегетативно. В таком случае в пределах одной территории довольно

быстро появляется группа его потомков, которые способны скрещиваться друг с другом и репродуктивно изолированы от всей остальной популяции, обитающей на той же территории. Видимо, именно поэтому полиплоидия часто встречается у видов растений, способных к вегетативному размножению, и у животных, способных к партеногенезу, и крайне редко у видов с половым размножением.

Другим путем симпатрического видообразования может быть экологическая специализация. Многие паразитические виды оказываются крайне специализированными по хозяину: они паразитируют только на нем одном. Есть виды, которые могут использовать несколько видов-хозяев; некоторые из них образуют так называемые «расы по хозяину». Представители этих рас могут использовать несколько видов, но в силу своих генетических особенностей предпочитают какой-то один. Углубление такой специализации за счет дизруптивного отбора может привести к симпатрическому видообразованию. Изоляция может формироваться и поддерживаться благодаря разобщению сезонов размножения. Примером может служить возникновение ранне- и позднецветущих рас у погремка (см. рис. 175).

Одним из вариантов симпатрического видообразования является *гибридогенное видообразование*. В этом случае частичное преодоление барьера репродук-

тивной изоляции между двумя симпатрическими видами может привести к возникновению нового вида, который оказывается изолированным от обоих родительских видов. Свидетельствами в пользу этого пути видообразования являются некоторые партеногенетические виды ящериц, аллополиплоидные виды растений (рис. 187).

В быстром видообразовании рыбок-цихлид в африканских озерах очень важную роль играл половой отбор. Огромное внутривидовое разнообразие окрасок рыб послужило основой для быстрой дивергенции локальных или семейных группировок по особенностям их половых предпочтений и в конечном счете для видообразования.

Не следует думать, однако, что аллопатрическое и симпатрическое видообразование — взаимоисключающие пути эволюции. В пределах общего сплошного ареала вида условия среды всегда различаются. Некоторые районы внутри ареала не подходят для большинства особей, однако отдельные представители того же вида, в силу своих генетических

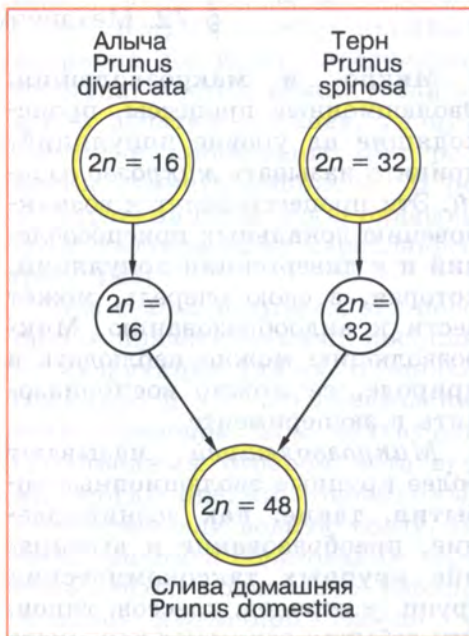


Рис. 187. Схема возникновения домашней сливы при гибридизации терна и алычи

особенностей, оказываются способными жить и размножаться в этих районах. Если такие локальные группы существуют достаточно долго в относительной изоляции от остальных, они могут дать начало новым видам.

- ?**
1. На каких механизмах основывается аллопатрическое видообразование?
 2. Приведите примеры аллопатрического видообразования. Насколько широко оно распространено в природе?
 3. В каких случаях происходит симпатрическое видообразование?
 4. Приведите примеры симпатрического видообразования.
 5. Попробуйте объяснить многообразие видов рыбок-цихлид озера Виктория с точки зрения моделей аллопатрического и симпатрического видообразования.

§ 72. Механизмы макроэволюции

Микро- и макроэволюция. Эволюционные процессы, происходящие на уровне популяций, принято называть *микроэволюцией*. Эти процессы ведут к возникновению локальных приспособлений и к дивергенции популяций, которая, в свою очередь, может вести к видообразованию. Микроэволюцию можно наблюдать в природе, ее можно воспроизводить в эксперименте.

Макроэволюцией называют более крупные эволюционные события, такие, как возникновение, преобразование и вымирание крупных таксономических групп — отрядов, классов, типов. Эти события занимают так много времени, что мы не можем их наблюдать в течение нашей жизни. Однако мы можем изучать макроэволюционные процессы на основе данных палеонтологии, биогеографии, сравнительной геномики, анатомии и эмбриологии. Эти науки дают нам свидетельства эволюции. Они же дают нам и инструменты для изучения закономерностей макроэволюции, ее путей, направлений, темпов и механизмов.

Онтогенетические и генетические механизмы макроэволюции. Морфологические различия между таксонами, как и внутривидовая изменчивость, обусловлены генетическими различиями. Мы знаем, однако, что гены кодируют не готовые признаки, а пути их развития в онтогенезе.

Различия в размерах взрос-

лых особей определяются различиями в скорости роста. Таким образом, отбор на увеличение тела является, по существу, отбором на увеличение скорости роста. В результате такого отбора в популяции распространяются гены, которые обеспечивают интенсивное деление клеток в определенные периоды жизни. Различия в форме тела также могут определяться темпом роста отдельных частей организма. Поскольку все процессы развития организма взаимосвязаны, то опережающий рост одной части тела приводит к изменению формы. Мы уже обсуждали процесс эволюции глаза (см. рис. 180). Важным элементом этого процесса было образование глазного бокала за счет впячивания зрительной пластинки. В онтогенезе это впячивание происходит потому, что нижний слой клеток растет и делится быстрее, чем верхний.

Процессами клеточного деления определяются не только размеры и формы тела, но и многие другие признаки, например окраска. Белые пятна на теле многих видов домашних и диких млекопитающих образуются потому, что предшественники пигментных клеток медленно размножаются или медленно мигрируют к поверхности тела на ранних стадиях развития эмбрионов. Те участки кожи, куда пигментные клетки не успевают попасть к моменту завершения дифференцировки волосяных фоллику-

лов, остаются белыми. Формирование полос на теле тигра, кошки, зебры определяется локальными особенностями деления и миграции пигментных клеток. Отбор, который способствовал закреплению покровительственной окраски у взрослых животных, являлся, по существу, отбором определенных путей развития конкретных клеток.

Эти особенности развития — темп деления клеток определенных типов, скорость и направление их миграции в теле эмбриона — определяются генами, которые работают в этих клетках. Сейчас мы знаем, какие именно изменения (мутации) этих генов приводят к тем или иным последствиям. При этом показательно, что в полном соответствии с законом гомологических рядов Н. И. Вавилова мутации одних и тех же гомологических генов приводят сходными онтогенетическими путями к сходным фенотипическим эффектам у представителей разных видов.

Гены контролируют не только рост и деление клеток, но и их избирательную гибель в онтогенезе — апоптоз. Запуск такой самоуничтожающейся программы является необходимым элементом общей программы развития каждого организма. Рассмотрим роль запрограммированной гибели клеток на примере формирования лап у курицы и утки. Начальные стадии развития у них одинаковы. Формируется почка конечности, в которой костные и хря-

щевые элементы покрыты слоем кожи. Когда развитие куриного эмбриона достигает определенного этапа, клетки кожи, соединяющей зачатки пальцев, гибнут. Этого не происходит при развитии утиного эмбриона. В результате пальцы утки оказываются соединенными перепонками (рис. 188).

Мы сейчас называем эти перепонки плавательными, поскольку их функция для нас очевидна. Очевидно и то, что образование этих перепонок было подхвачено естественным отбором в то время, когда предки современных уток осваивали водную среду. Но *первопричиной* образования перепонок было подавление избирательной клеточной гибели на ранних этапах развития. Ученые идентифицировали ген, который, включаясь в определенный период онтогенеза, вызывает запрограммированную смерть кожных клеток. Методами генной инженерии удалось выключить этот ген в куриных эмбрионах. У таких генетически модифицированных эмбрионов образовалась плавательная перепонка. Можно думать, что такой же или сходный механизм контролирует образование плавательных перепонок у морских выдр и бобров, «летательных» перепонок у летучих мышей.

Гены определяют не только скорость деления и направление миграции клеток в развивающемся эмбрионе, они также определяют хронологию развития. Они включаются в работу на оп-



Рис. 188. Стадии развития лап у курицы и утки

ределенном этапе онтогенеза в ответ на сигналы, полученные от других генов, и продукты активации этих генов — белки и (или) РНК активируют или инактивируют другие группы генов. Даже небольшие изменения во времени активации генов могут приводить к значительным изменениям во всем дальнейшем развитии и соответственно в морфологии и физиологии взрослых организмов. Когда мы сравниваем особенности онтогенеза у представителей разных таксонов, мы часто наблюдаем различия в относительных темпах развития разных систем. Это явление получило название *гетерохронии*.

Ярким примером роли гетерохронии в эволюции служит мексиканский аксолотль — водная саламандра. Личинки большинства видов саламандр развиваются в воде и дышат жабрами. Взрослые формы после метаморфоза утрачивают жабры и переходят к легочному дыханию. Мексиканский аксолотль проводит всю жизнь в воде и дышит жабрами. По существу, аксолотль — это саламандра, остановившаяся в своем морфологическом развитии на стадии личинки. Остановка в морфологическом развитии не мешает нормальному развитию половой системы. Аксолотль успешно размножает

ся на этой стадии. Аксолотля можно превратить в саламандру, для этого достаточно ввести ему гормон щитовидной железы. Различия между аксолотлем и другими саламандрами обусловлены мутацией одного из генов, контролирующих метаморфоз. Таким образом, изменение генетической программы, которая контролирует хронологию развития, может приводить к морфологическим изменениям.

До сих пор мы обсуждали генетические механизмы развития и те изменения генов, которые приводят к морфологическим изменениям у животных, принадлежащих к близким таксонам. Однако, когда мы переходим к сравнению таких типов животных, как черви, моллюски, членистоногие, хордовые, кажется невероятным, что столь разные программы развития могут конт-

ролироваться сходными генами. И тем не менее это так.

Ранние и самые принципиальные этапы онтогенеза всех этих животных контролируются одним и тем же набором генов. В клетках эмбрионов они определяют градиент распределения некоторых белков (вспомните § 22, 42), участвующих в транскрипции, и тем самым детерминируют формирование основных осей тела: спинная — брюшная сторона, голова — хвост, левая — правая сторона. Они задают правила сегментации развивающихся зародышей, количество сегментов и их особенности: где возникнет голова, грудь, брюшко, на каком сегменте и какого типа конечности должны возникнуть.

Последний общий предок дрозофилы и мыши существовал около миллиарда лет назад. Несмотря на это, у мыши и у дро-

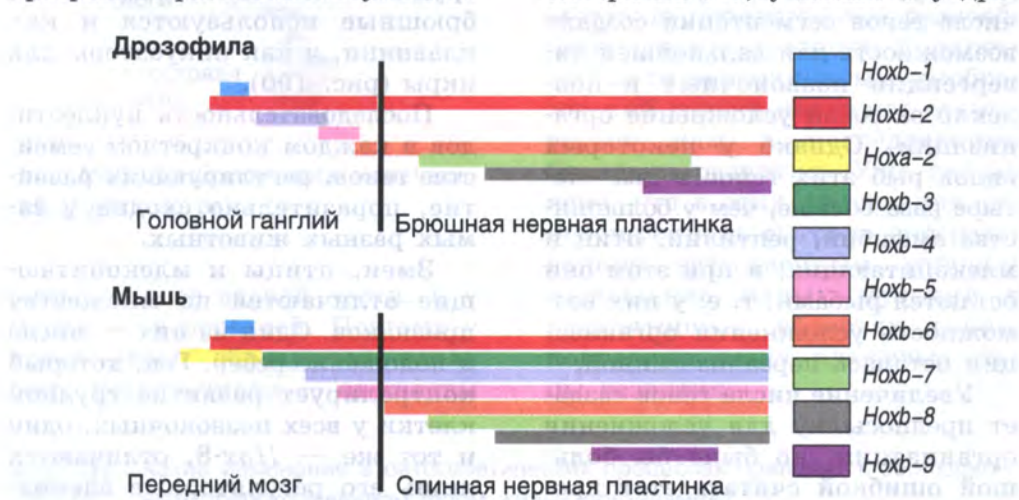


Рис. 189. Сравнение районов активности генов, контролирующих развитие нервной системы, у дрозофилы и мыши

зофилы сохранились в основном неизменными не только сами гены — регуляторы развития, но и порядок их расположения в хромосомах, и последовательность их включения в онтогенезе, и взаимное положение районов тела эмбриона, в которых эти гены активны (рис. 189).

В ходе эволюции несколько раз происходило удвоение числа генов, отвечающих за сегментацию тела. Это создавало возможность увеличения количества сегментов и общего усложнения организации за счет специализации каждого сегмента. Иногда эта возможность была реализована, иногда — нет. У членистоногих, которые более сложно организованы, чем черви, этих генов больше. У большинства позвоночных этих генов вчетверо больше, чем у членистоногих. По-видимому, и здесь увеличение числа генов сегментации создало возможность для дальнейшей дивергенции позвоночных и повлекло за собой усложнение организации. Однако у некоторых видов рыб этих генов в два—четыре раза больше, чем у большинства амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, и при этом они остаются рыбами, т. е. у них возможность усложнения организации осталась нереализованной.

Увеличение числа генов создает предпосылку для усложнения организации, но было бы большой ошибкой считать этот процесс основным механизмом эволюции. Новые органы возникают постепенно под действием естест-

венного отбора мутаций, каждая из которых лишь незначительно модифицирует проявление главных генов — регуляторов онтогенеза. Среди членистоногих есть примитивные ракообразные, у которых множество одинаковых сегментов, и насекомые, у которых каждый сегмент отличается особым устройством. В настоящее время обнаружены те изменения в генах сегментации, которые обусловили специализацию сегментов у насекомых. У ракообразных на многих сегментах тела образуются конечности. Исходно они выполняли функцию плавников. В ходе эволюции происходила специализация и постепенное изменение их функций. У десятиногих раков головные и передние грудные группы конечностей стали хватательными и жевательными, задние грудные ноги — ходильными, брюшные используются и как плавники, и как инкубаторы для икры (рис. 190).

Последовательность нуклеотидов в каждом конкретном семействе генов, регулирующих развитие, поразительно сходна у самых разных животных.

Змеи, птицы и млекопитающие отличаются по множеству признаков. Один из них — число и положение ребер. Ген, который контролирует развитие грудной клетки у всех позвоночных, один и тот же — *Hox-8*, отличаются лишь его регуляторные элементы. Из-за этого у змеи ген *Hox-8* работает почти во всех клетках эмбриональной хорды, у ку-



Рис. 190. Специализация конечностей у речного рака

рицы — в ее задней части, а у мыши — в передней. Поэтому у удава ребра образуются вдоль всего позвоночника — от головы

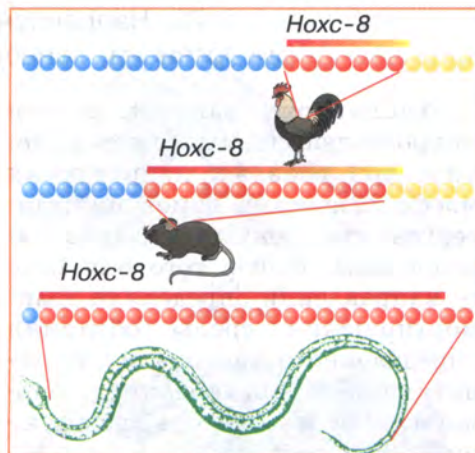


Рис. 191. Роль гена *Нохс-8* в развитии скелета у птиц, млекопитающих и рептилий

почти до кончика хвоста, у курицы — ближе к хвосту, а у мыши — ближе к голове (рис. 191).

На основе очень сходного набора генов в ходе эволюции возникло поразительное разнообразие форм и функций. Конкретные пути эволюционных преобразований только начинают открываться нам в исследованиях биологии развития. Уже сейчас ясно, что в этих изменениях решающую роль сыграло опосредованное естественным отбором накопление малых мутаций в регуляторных областях генов, контролирующих ключевые этапы развития.



1. Какие изменения в онтогенетических процессах приводят к эволюционным преобразованиям форм живых организмов?
2. Что такое регуляторные гены и какую роль они играют в онтогенезе?
3. К каким эволюционным последствиям приводит увеличение числа регуляторных генов?

§ 73. Направления макроэволюции: дивергенция, конвергенция и параллелизм

Анализируя закономерности макроэволюции, мы можем выделить три главных направления морфологических изменений: дивергенцию, конвергенцию и параллелизм. Выбор того или иного направления определяли взаимоотношения среды обитания определенного таксона и его генетической организации, сложившейся в ходе предшествующей эволюции.

Дивергенция. Дивергенция — это расхождение признаков у представителей родственных таксонов, обусловленное адаптацией к разным условиям существования.

Ярким примером дивергенции может служить изменение конечностей млекопитающих в ходе их приспособления к разным условиям среды. Рука человека, крыло летучей мыши, копыто лошади, лапа медведя, ласт морского льва и плавник кита возникли в результате дивергенции путем длительного отбора мелких случайных отклонений в строении передней конечности общего предка млекопитающих. Его потомки заняли со временем разные экологические ниши. Этот процесс направлялся естественным отбором. В ходе эволюции накапливались изменения в генах, контролирующих детали развития конечностей, но начальные стадии их формирования в онтогенезе каждого из столь разных видов очень сходны

и регулируются сходными генами. Структуры и органы, имеющие общее происхождение, называют *гомологичными*. Гомология конечностей у позвоночных столь выражена, что сходные элементы прослеживаются спустя сотни миллионов лет после начала дивергенции.

С развитием молекулярной генетики и расшифровкой отдельных генов и целых геномов стало ясно, что дивергенция — это основное направление эволюции. Было показано, например, что различия в формировании конечностей у разных таксонов позвоночных (рыб, птиц, млекопитающих) обусловлены дивергенцией генов, направляющих этот процесс. Появилась возможность выяснить, какой из факторов эволюции обуславливал дивергенцию тех или иных генов. Гены, контролирующие давно сложившиеся функции, например гены «домашнего хозяйства», дивергировали очень медленно, находясь под постоянным давлением стабилизирующего отбора. При этом дивергенция, как правило, ограничивалась нейтральными, синонимическими заменами нуклеотидов и, следовательно, была обусловлена дрейфом генов. В то же время дивергенция эволюционно молодых генов имела явно приспособительный характер. Например, эволюция генов, которые контролируют синтез светочувствительных белков сетчатки



Трубказуб
Африка



Броненосец
Ю. Америка



Ехидна
Океания



Панголин
Африка



Муравьед
Ю. Америка



Сумчатый муравьед
Австралия

Рис. 192. Конвергентное сходство животных, питающихся муравьями и термитами

глаза у млекопитающих, была сопряжена с большим количеством несинонимических замен нуклеотидов. Это привело к расширению спектра воспринимаемых цветов. В данном случае дивергенция на уровне генов направлялась движущим отбором.

Конвергенция — это сходение признаков у представителей неродственных таксонов, обусловленное адаптацией к сходным условиям существования. О конвергенции говорят, когда обнаруживают внешнее сходство в строении и функционировании

какого-либо органа, имеющего у сравниваемых групп живых организмов совершенно разное происхождение. Например, крылья стрекозы и летучей мыши имеют общие черты в строении и функционировании, но формируются в ходе эмбрионального развития из совершенно разных клеточных элементов и контролируются разными группами генов. Такие органы называют *аналогичными*. Они внешне сходны, но различны по происхождению. Сходство в строении глаз млекопитающих и головоногих моллюсков еще один пример конвергенции. Они возникли независимо в ходе эволюции и формируются в онтогенезе из разных зачатков.

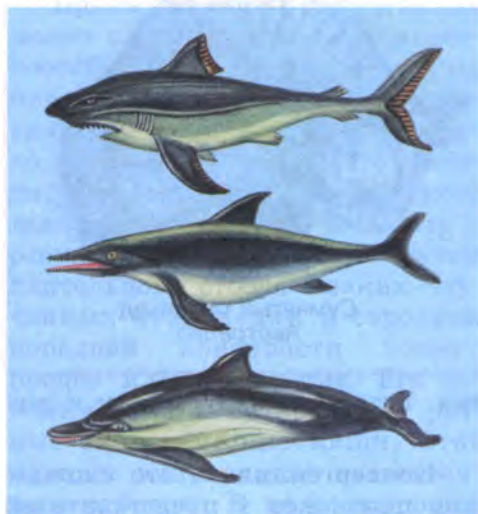


Рис. 193. Пример параллелизма формы тела и плавников у быстроплавающих животных.

Сверху вниз — акула, ихтиозавр, дельфин

Конвергенция затрагивает не только отдельные органы. Неродственные виды животных, эволюционируя в сходных условиях среды и занимая сходные местообитания, часто приобретают поразительное сходство. В Австралии, Африке и Южной Америке обитает множество муравьев и термитов. Ниша муравьедов на разных континентах была заполнена разными неродственными видами млекопитающих. В Австралии и Океании — это сумчатый муравьед и ехидна, которая принадлежит к подклассу яйцекладущих млекопитающих. В Африке муравьями и термитами питаются трубкозубы, дальние родственники слонов, и панголины, принадлежащие к отряду ящеров. В Южной Америке эту нишу заняли броненосцы и муравьеды — представители отряда неполнозубых (рис. 192). Последний общий предок этих животных существовал более 100 млн лет назад. Ближайшие родственники каждого из них абсолютно на них непохожи. Только выбор условий существования и питания и отбор на совершенствование приспособлений к ним сделал их внешне похожими друг на друга. Все они имеют длинный липкий язык и вытянутый хоботком нос, что позволяет им извлекать муравьев и термитов из укрытий. Но при этом фундаментальные свойства анатомии этих видов позволяют безошибочно относить их к разным таксонам, несмотря на их конвергентное сходство. Данные молекулярно-генетичес-

кого анализа убедительно показывают, что эти виды разделяют десятки миллионов лет независимой эволюции.

Параллелизм — такое эволюционное явление, когда сходство организмов, относящихся к разным таксонам, основано на сходных изменениях одних и тех же гомологичных структур. В качестве примера можно привести сходство формы тела у акулы, ихтиозавра (вымершей рептилии) и дельфина (рис. 193).

Предки ихтиозавров и предки дельфинов были наземными животными. По мере освоения водной среды эволюция осевого скелета этих животных проходила в сходных условиях. Это привело к возникновению форм животных с близкими гидродинамическими характеристиками. Другой пример параллелизма — возникновение крыльев птеродактилей, птиц и летучих мышей. Крылья этих организмов, очевидно, являются модификациями одного и того же органа — передней конечности, возникли в результате естественного отбора в сходных условиях существования и выполняют одинаковые функции.

Причиной параллелизма может быть относительно высокая вероятность похожих мутаций одних и тех же генов у разных видов. Согласно закону гомологических рядов Н. И. Вавилова, родственные виды характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости. Следовательно, сходные признаки могут возникать у родственных видов

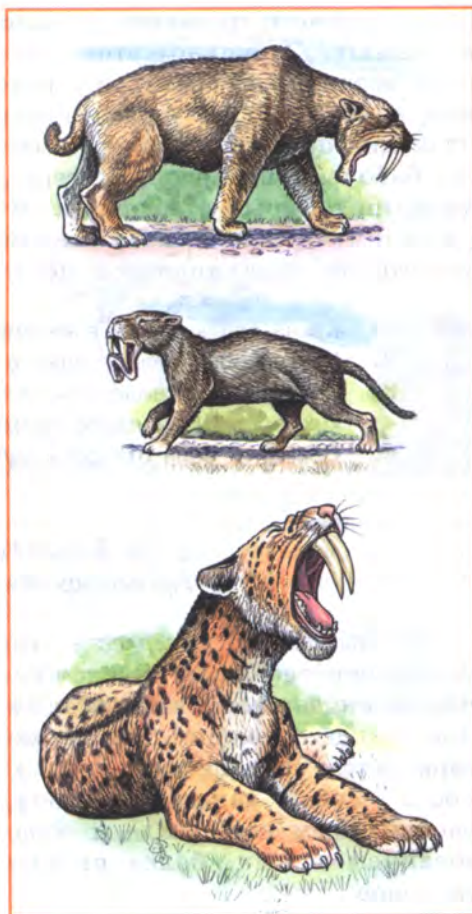


Рис. 194. Пример параллельной эволюции: вымершие саблезубые формы хищных млекопитающих.

Вверху и внизу — южноамериканские саблезубые тигры, *в середине* — австралийский сумчатый волк

независимо — параллельно. Наличие глазков на крыльях характерно для некоторых видов бабочек, принадлежащих к разным родам. При этом ближайшие родственники этих бабочек в пре-

делах каждого из родов глазков не имеют. Очевидно, этот признак возникал независимо у разных видов, а не был унаследован от общих предков. От них все роды бабочек унаследовали гены, мутации которых приводят к образованию глазков. Примером такого же рода является неод-

нократное и явно независимое появление саблезубых форм. Наиболее известен саблезубый тигр. Неудивительно, что были и другие саблезубые кошки. Но в палеонтологической летописи Австралии мы также находим саблезубого сумчатого волка (рис. 194).



1. Какие эволюционные явления лежат в основе процесса дивергенции?
2. Какова роль дивергенции в эволюции органических форм?
3. О чем может свидетельствовать конвергентное сходство ряда органических форм? Приведите примеры конвергенции.
4. Обсудите роль отбора и мутаций в возникновении параллелизмов.

§ 74. Биологический прогресс.

Ароморфозы и идиоадаптации

Биологический прогресс — это усовершенствование и усложнение организации живых организмов в ходе эволюции. Он характеризуется повышением численности особей данного таксона, расширением его ареала и образованием новых, более низких таксонов.

Выдающийся эволюционист А. Н. Северцов, анализируя возникновение приспособительных изменений в ходе макроэволюции, предложил разделять их на ароморфозы и идиоадаптации (рис. 195).

Ароморфозы. *Ароморфоз (арогенез)* — это возникновение в ходе эволюции приспособлений, которые существенно повышают уровень организации живых организмов и открывают перед ними совершенно новые эволюционные возможности.

Таковыми приспособлениями были, например, возникновение фотосинтеза, полового размножения, многоклеточности, легочного дыхания у предков амфибий, амниотических оболочек у предков рептилий, теплокровности у предков птиц и млекопитающих и др. Ароморфозы — естественный результат эволюционных процессов. Они открывают возможности для освоения видами новых, прежде недоступных сред обитания.

Ароморфозы в момент своего возникновения неотличимы от обычных адаптаций. Например, появление легочного дыхания у древних обитателей пресных водоемов не изменило кардинально образа их жизни, уровня организации и т. д. Однако в результате этой адаптации появилась возможность для освоения суши —

обширной среды обитания. Эта возможность была активно использована в последующей эволюции, появились многие тысячи видов амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Именно потому, что мы знаем, к каким последствиям привело возникновение этой адаптации, мы называем ее ароморфозом.

В эволюции млекопитающих мы можем выделить несколько ароморфозов: появление шерстного покрова, живорождения, вскармливания детенышей молоком, постоянной температуры тела, прогрессивное развитие мозга и др. Высокий уровень организации млекопитающих, достигнутый благодаря перечисленным ароморфозам, позволил им освоить новые среды обитания.

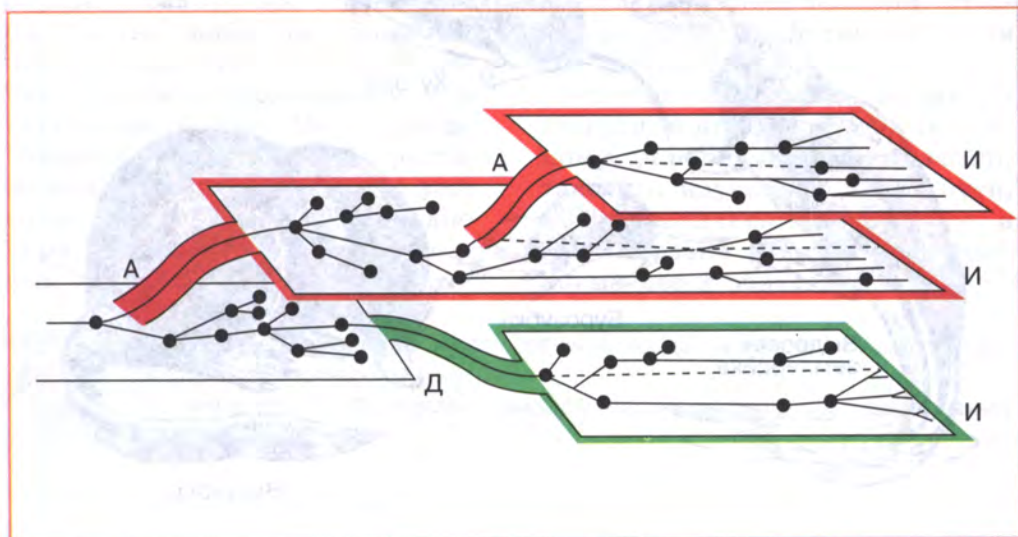
Идиоадаптации. В ходе эволюции отдельных групп возникает большое количество мелких приспособлений к определенным



Алексей Николаевич Северцов (1866—1936) — отечественный ученый. Автор исследований по эволюционной морфологии, проблемам онтогенеза, установлению закономерностей эволюционного процесса

Рис. 195. Пути эволюции органического мира:

А — ароморфозы, И — идиоадаптации, Д — дегенерация

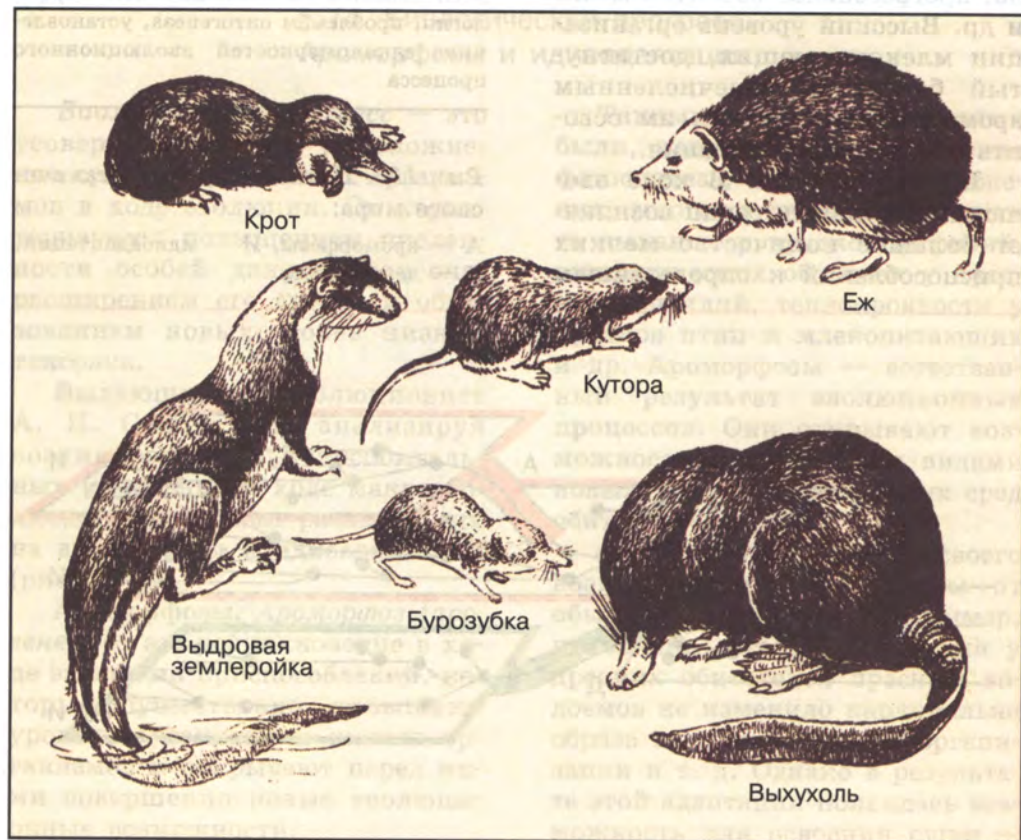


условиям среды. Такие приспособления А. Н. Северцов назвал идиоадаптациями.

Идиоадаптации — это частные приспособления организмов к окружающей среде без принципиальной перестройки биологической организации. Примером идиоадаптации может служить широкое разнообразие форм в отряде насекомоядных млекопитающих (рис. 196). Их разные виды, имея общий исходный уровень организации, смогли при-

обрести свойства, позволившие им занять разные места обитания. Среди них мы видим и наземных, и подземных, и водных животных. У ежей для защиты от хищников шерсть преобразовалась в иглы, и ежи стали конвергентно сходными с дикобразами, которые относятся к другому таксону — отряду грызунов. У выхухолы, живущей в воде, возникли плавательные перепонки на лапах, как и у многих других водных млекопитающих.

Рис. 196. Пример идиоадаптации: разнообразие форм насекомоядных млекопитающих



Лесную подстилку и подземные ходы, прорытые другими животными, освоили многочисленные виды землероек, которые, вопреки своему названию, землю, как правило, не роют. К высокоспециализированным роющим животным относятся кроты — другие представители отряда насекомоядных. В ходе приспособления к подземному образу жизни у них сильно изменились конечности и редуцировались глаза.

Общая дегенерация. Особым путем макроэволюции А. Н. Северцов считал *общую дегенерацию*, т. е. резкое упрощение организации, связанное с исчезновением целых систем органов. Это явление мы обнаруживаем у многих паразитических организмов, например у гельминтов. Данный путь макроэволюции использовали и более высокоорганизованные таксоны, например ракообразные. У крабов известен паразит саккулина, имеющий вид мешка, набитого половыми продуктами. Его пищеварительная система пронизывает все тело хозяина (рис. 197). Трудно поверить, что далекие предки саккулины принадлежали к усногим ракам и обитали на дне моря, прикрепляясь к подводным камням. Их потомки посте-

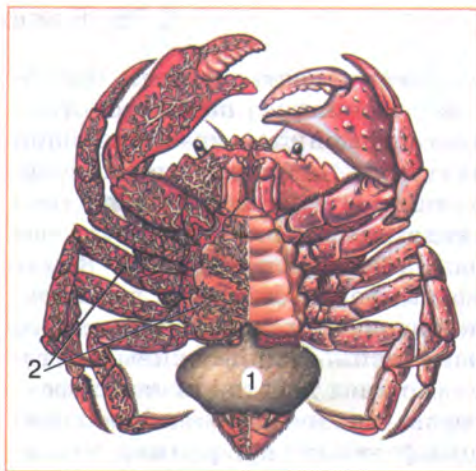


Рис. 197. Пример дегенерации — корнеголовый рак саккулина, паразитирующий на крабе (половина туловища краба вскрыта):

1 — саккулина, прикрепленная к нижней стороне краба; 2 — ее корневидные отростки, пронизывающие все тело хозяина

пенно перешли к паразитическому способу существования, утратив во взрослом состоянии почти все органы.

Несмотря на то что общая дегенерация приводит к значительному упрощению организации, таксоны, идущие по этому пути, могут увеличивать численность и многообразие видов и осваивать новые места обитания.

- ?**
1. Приведите примеры ароморфозов и идиоадаптаций, возникших в эволюции позвоночных.
 2. Рассмотрите особенности идиоадаптаций на примере дарвиновых бьюрков.

Совокупность данных биологии развития, палеонтологии, биогеографии, сравнительной анатомии, эмбриологии, молекулярной генетики убедительно свидетельствует о том, что все разнообразие жизни на Земле сформировалось путем постепенной эволюции — наследственного изменения свойств живых организмов под действием таких факторов, как мутационный процесс, дрейф генов, миграции, изоляция и естественный отбор.

Все современные организмы происходят от общего предка. Общий предок близких друг другу видов жил на Земле несколько миллионов лет назад. Общий предок организмов, принадлежащих к одному классу (например, рыб), жил сотни миллионов лет назад. Около миллиарда лет назад существовал общий предок основных типов животных (червей, моллюсков, членистоногих, хордовых). А в безумно далеком прошлом, почти 4 млрд лет назад, жил на Земле общий предок всех живых организмов. Не следует думать, что в то время на Земле больше никого не было. Было множество других организмов, но их потомки вымерли по тем или иным причинам. Все мы — бактерии, растения, грибы, животные — являемся потомками одного-единственного общего предка.

Представьте на минуту всю бесконечно длинную цепь ваших предков: ваших родителей, деду-

шек и бабушек и так далее — в глубь времен, до самого первого живого организма. Эта цепь тянется на миллиарды лет и состоит из миллиардов особей. Эта цепь неразрывна. Ни один из ваших предков не был убит на войне, не упал в пропасть, не умер от инфекции или переохлаждения, не был съеден саблезубым тигром, динозавром, хищной стрекозой (иными словами, не погиб ни от одной из множества напастей, от которых погибли десятки, сотни, тысячи его соплеменников) до тех пор, пока не произвел хотя бы одного потомка, который следовал за ним в этой цепи ваших, именно ваших предков. Миллиарды гибли, не оставив потомков, но среди них не было ни одного из ваших предков. Все мы — наследники победителей в борьбе за существование. Все наши предки прошли через очень жесткий, а порой и жестокий естественный отбор. Именно он сделал нас такими, какие мы есть сейчас.

Чарлз Дарвин писал: «Родство всех существ одного класса иногда изображают в форме большого дерева. Я думаю, что это сравнение очень близко к истине. Зеленые ветви с распускающимися почками представляют существующие виды, ветви предшествующих лет соответствуют длинному ряду вымерших видов.

Разветвления ствола, делящиеся на своих концах сначала на большие ветви, а затем на более

и более мелкие веточки, были сами когда-то, когда дерево еще было молодо, побегами, усеянными почками; и эта связь прежних и современных почек, через посредство разветвляющихся ветвей, прекрасно представляет нам классификацию всех современных и вымерших видов, соединяющую их в соподчиненные друг другу группы.

Из многих побегов, которые расцвели, когда дерево еще не пошло в ствол, сохранилось всего два или три, которые разрослись теперь в большие ветви, несущие остальные веточки: так было и с видами, жившими в давно прошедшие геологические периоды, — только немногие из них оставили по себе еще ныне живущих модифицированных потомков.

С начала жизни этого дерева много более или менее крупных ветвей засохло и обвалилось; эти упавшие ветви различной величины представляют собой целые отряды, семейства и роды, не имеющие в настоящее время живых представителей и нам известные только в ископаемом состоянии. Как почки в процессе роста дают начало новым почкам, а эти, если только сильны, разветвляются и заглушают многие слабые ветви, так, полагаю, было при воспроизведении с великим Древом Жизни, наполненным своими мертвыми опавшими сучьями кору Земли и покрывшим ее поверхность своими вечно расходящимися и прекрасными ветвями».

Глава XII

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

§ 76. Сущность жизни.

Представления о возникновении жизни на Земле

Определение живого. На протяжении всей истории цивилизованного человечества задавалось вопросом о сущности и происхождении жизни. В практической деятельности мы без труда отличаем живое от неживого, однако попытки дать строгое определение живого наталкиваются на ряд трудностей. Характеризуя живое не через какой-либо один признак, а через их совокупность, мы обнаруживаем такие объекты, которые, обладая неко-

торыми признаками, свойственными живым телам, не обладают другими, очень важными признаками живого.

Такая сложность определения терминов *живое* и *жизнь* является следствием крайней сложности самого явления жизни.

Известно несколько десятков определений жизни. Приведем одно из современных определений, данное отечественным ученым М. В. Волькенштейном: «*Живые тела, существу-*

ющие на Земле, представляют собой открытые, саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот». Это определение не исключает возможности, что на других планетах во Вселенной может существовать жизнь, отличающаяся от земной. *Открытая система* — это система, постоянно обменивающаяся веществом и энергией с окружающей средой. Саморегуляция и самовоспроизведение этой системы базируются на свойствах входящих в ее состав белков и нуклеиновых кислот.

В живых организмах постоянно происходит перенос веществ и энергии *против их градиента*, поэтому состояние живого организма неустойчиво. Прекращение обмена веществ и энергии приводит к гибели организма, распаду сложных структур молекул и клеток и установлению термодинамического равновесия с окружающей средой. Другой российский ученый, В. А. Кротов, определил жизнь как процесс сохранения неравновесного состояния органической системы за счет извлечения энергии из среды. Нетрудно заметить, что эти определения (как и другие, не приведенные здесь) являются неполными. В них отсутствуют, например, такие важнейшие свойства живого, как способность к историческому развитию, иерархичность структуры и т. п. По-видимому, правильнее определять жизнь как *способ существ-*

ования материи, характеризующейся такими свойствами, как единство химического состава, обмен веществ и энергии, раздражимость, способность к самовоспроизведению, росту, развитию, активной регуляции своего состава и функций, к различным формам движения, изменчивость, приспособляемость к среде, дискретность, иерархичность на всех уровнях организации и т. п. Большинство этих свойств присуще и неживым объектам, однако только живое обладает всей их совокупностью.

Как возникла жизнь на Земле?

До середины XVII в. сама возможность самозарождения живых существ из неживой материи не подвергалась сомнению. Спор между мистическими учениями Средневековья и развивающимся материализмом был лишь о трактовке этого явления — рассматривать ли самозарождение как проявление «духовного начала» «жизненной силы», или как естественный процесс образования живых организмов.

Опыты Ф. Реди. Поворотным пунктом явились опыты итальянского врача Франческо Реди, опубликовавшего свои наблюдения в 1661 г. Он поместил кусочки мяса в несколько глубоких сосудов. Часть из них он оставил открытыми, а часть прикрыл кисеей. Через несколько дней в открытых сосудах мясо кишело личинками мух, а в прикрытых сосудах их не было.

Следовательно, личинки появились из яиц, отложенных мухами, а не зарождались из мяса, как было принято считать.

Лишь постепенно после этих убедительных опытов была осознана невозможность непосредственного возникновения высокоорганизованных существ из неживой материи: червей из грязи, лягушек из ила, мышей из старого тряпья, светлячков из утренней росы. Сама же идея первичного самозарождения получила в XVIII в. дальнейшее развитие в связи с открытием к тому времени микроорганизмов. Наблюдения показывают, что в плотно закрытой колбе с сennым настоем или мясным бульоном через некоторое время обнаруживаются микроорганизмы. Но если прокипятить бульон в течение часа и запаять горлышко колбы, то микроорганизмы в нем не развиваются. Виталисты (лат. *vita* — жизнь) заявляли, что длительное кипячение убивает «жизненную силу», которая не может проникнуть в запаянную колбу и вдохнуть жизнь в мертвый бульон.

Опыты Л. Пастера. В 1859 г. Французская академия наук учредила премию тому, кто раз и навсегда покончит со спорами о возможности или невозможности самозарождения. Эту премию в 1862 г. получил знаменитый французский химик и микробиолог Луи Пастер. Он кипятил в колбе с S-образным горлышком питательную среду, в которой могли развиваться микроорга-



Луи Пастер (1822—1895) — французский микробиолог. Исследовал процессы брожения и гниения; доказал невозможность самозарождения микроорганизмов; разработал способ обеззараживания пищевых продуктов; выделил возбудителя сибирской язвы; заложил научные основы виноделия и пивоварения.

низмы. Открытое горлышко не мешало доступу в колбу мифической «жизненной силы», однако благодаря изгибам горлышка споры микроорганизмов оседали в нем и не могли проникнуть в питательную среду. Раствор в колбе долгое время оставался стерильным. Лишь когда горлышко сломали, попавшие внутрь микробы вызвали помутнение раствора (рис. 198). Своим гениально простым экспериментом Л. Пастер нанес сокрушительный удар по витализму и поддержал теорию *биогенеза*, согласно которой все живое происходит только от живого.

Гипотезы возникновения жизни. Трудно пришлось сторонни-

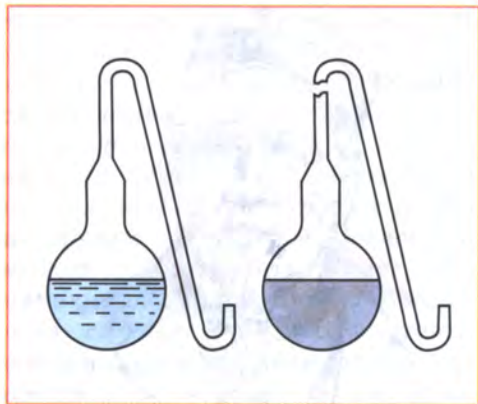


Рис. 198. Схема опыта Пастера в колбах с S-образным горлом:

в колбе с S-образным горлом питательная среда после кипячения долго остается стерильной; если удалить S-образное горло, то в среде быстро развиваются микроорганизмы

кам *абиогенеза*, считавшим возможным происхождение живого из неживого, так как авторитет Пастера был использован для утверждения невозможности перехода от неживой материи к живым существам. Это привело часть ученых к мысли об «акте первичного творения» жизни на Земле, а часть — к представлению о вечно существующих «семенах жизни», переносимых с планеты на планету метеоритами. Эта гипотеза получила название «теории панспермии».

Исследования химического состава некоторых комет показали, что в них присутствуют органические вещества — альдегиды, спирты, органические кислоты, а также аминокислоты. Очень сложные органические ве-

щества присутствуют и в метеоритах. В некоторых метеоритах с помощью электронного микроскопа российским ученым удалось обнаружить структуры, очень похожие на окаменевшие остатки цианобактерий и даже низших грибов, а американские исследователи нашли подобные образования в «посланцах Марса» — немногочисленных метеоритах марсианского происхождения. Эти открытия указывают на возможность существования жизни за пределами Земли и «заноса» ее на нашу планету из космоса. Но даже если это и имело место, вопрос об изначальном возникновении жизни все равно остается.

Плодотворной оказалась гипотеза отечественного биохимика А. И. Опарина. Суть ее в том, что появлению жизни на Земле обязательно должно было предшествовать абиогенное образова-



Александр Иванович Опарин (1894—1980) — отечественный биохимик. Высказал гипотезу абиогенного происхождения органических веществ. Основоположник эволюционной биохимии



Джон Холдейн (1892—1964) — английский биохимик, генетик и физиолог. Автор гипотезы о «первичном бульоне», один из основоположников популяционной генетики. Разрабатывал математическую теорию отбора (количественная оценка интенсивности отбора)

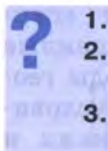
ние органических соединений. Высказанная в 1924 г. гипотеза завоевала многочисленных сторонников. В 1928 г. английский биолог Дж. Холдейн, независимо от А. И. Опарина, пришедший к сходным выводам, высказал предположение, что источником энергии для образования органических соединений на Земле служило ультрафиолетовое излучение Солнца. Аминокислоты, сахара и другие соединения накапливались в мелководных водоемах, прогреваемых солнцем. Испарение воды способствовало повышению концентрации синтезированных веществ до тех пор, пока раствор не приобретал консистенцию «теплого разжиженного бульона». Именно в таком «первичном бульоне», вероятно, и возникла жизнь. Некоторые ученые считают, что средой зарождения жизни могли быть не

мелководные резервуары «первичного бульона», а лишенные света глубоководные выходы геотермальных вод. В таких условиях при огромных давлениях и температурах 200—300 °С мог идти абиогенный синтез органических веществ. В настоящее время в таких глубоководных оазисах существует богатый мир бактерий и животных.

Современная теория возникновения жизни на Земле, называемая *теорией биопоэза*, была сформулирована в 1947 г. английским ученым Дж. Берналом. Он выделил три стадии биопоэза: 1) абиогенное возникновение биологических мономеров; 2) образование биологических полимеров; 3) формирование мембранных структур и первичных организмов (пробионтов). Эти стадии мы с вами изучим в следующих параграфах.



Джон Бернал (1901—1971) — английский ученый и общественный деятель. Выполнял важнейшие работы по рентгеноструктурному анализу белков



1. Как была опровергнута теория самозарождения организма?
2. Что вы думаете о предположении, что «семена жизни» были занесены на нашу планету из космоса?
3. Какие современные гипотезы возникновения жизни на Земле вам известны?

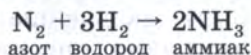
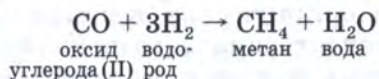
§ 77. Образование биологических мономеров и полимеров

Атмосфера древней Земли. По данным космологии — науки о происхождении и эволюции небесных тел, 4,5 млрд лет назад Земля состояла по большей части из оксидов, карбонатов и карбидов металлов, а также газов, вырывававшихся из недр благодаря активной вулканической деятельности. Уплотнение планеты сопровождалось выделением очень большого количества тепла. Повышению температуры также способствовали распад радиоактивных соединений и поток излучения Солнца. Вода находилась в состоянии пара. Высоко над поверхностью планеты в холодном пространстве водяной пар конденсировался, образуя тучи, а затем выпадал в виде дождя на раскаленные камни. Вода вновь испарялась, и пар возвращался в атмосферу. Испарение и конденсация повторялись много раз и приводили к сильным ливням, сопровождавшимся непрерывными молниями. Постепенно возникла гидросфера. Образовались неглубокие водоемы, наполняемые дождями. Горячие лавовые потоки и вулканический пепел, попадая в них, создавали разнообразные, быстроменяющиеся условия, в которых могли проте-

кать реакции синтеза органических соединений. Чрезвычайно важно понимать, что свободного кислорода в это время в атмосфере Земли не было. Некоторое количество свободного кислорода могло образовываться при *пиролизе* (разложении под действием высокой температуры) воды при подводных извержениях вулканов и при ее фотолизе под действием жесткого ультрафиолета. Однако этот кислород немедленно вступал в реакции окисления железа, алюминия и других элементов, образуя различные минералы земной коры. Именно отсутствие свободного кислорода, поглощающего жесткое ультрафиолетовое излучение, способствовало абиогенному синтезу органических веществ и сделало возможным накопление синтезированной органики (она была бы неминуемо окислена кислородом) в «первичном бульоне». Кислород входил в состав воды и таких газов, как оксид углерода(II) и оксид углерода(IV). Наличие свободного кислорода в сегодняшней земной атмосфере — результат фотосинтетической деятельности зеленых растений.

Для существующих живых организмов интенсивное ультра-

фиолетовое излучение смертоносно, так как оно разрушает макромолекулы. А в рассматриваемый нами период возникновения жизни ультрафиолет был основным источником энергии для синтеза органических веществ. Они могли образовываться лишь из тех неорганических соединений, которые в изобилии присутствовали на древней Земле. При избытке водорода идет образование метана и аммиака:



Кроме того, аммиак — продукт деятельности вулканов.

Абиогенный синтез органических соединений. В 1953 г. американский исследователь С. Миллер провел эксперимент, в котором имитировал условия, существовавшие на Земле около 4 млрд лет назад. Правда, вместо ультрафиолетового излучения Солнца он использовал искровой разряд. В специальный воздухонепроницаемый аппарат через систему труб подавалась смесь газов CH_4 , NH_3 и H_2 , CO_2 (рис. 199). Кипящая вода служила источником водяного пара, а с помощью холодильника имитировалась конденсация газовой смеси. После непрерывного пропускания искры в течение нескольких дней при напряжении 60 тыс. вольт (что по количеству энергии эквивалентно периоду в 50 млн лет на примитивной Земле) в водной фазе образовались

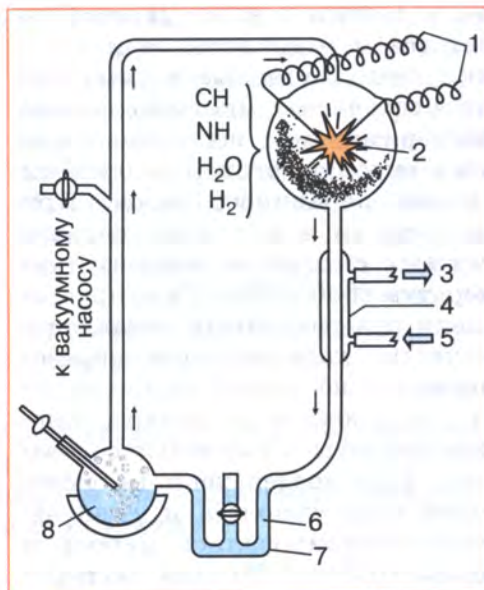


Рис. 199. Схема аппарата Миллера:

1 — провода, подводящие электрическое напряжение; 2 — искровой разряд; 3 — отток воды; 4 — холодильник; 5 — приток воды; 6 — вода, содержащая органические соединения; 7 — сифон; 8 — кипящая вода

различные органические соединения. Среди них были обнаружены биологические соединения: мочевины, молочная кислота, несколько разных аминокислот. Аналогичный опыт еще в 1912 г. поставил Ж. Лёб. Однако в то время еще не были разработаны методы обнаружения микроколичеств органических веществ, и он смог среди продуктов реакции выявить лишь одну аминокислоту — глицин, поэтому о его работе забыли.

Искровые разряды в газовых смесях представляют лишь один из видов энергии на древней Зем-

ле, к другим относят ультрафиолетовое и радиационное излучения, тепло, ударные волны. Были поставлены многочисленные эксперименты с использованием этих видов энергии и различных смесей первичных газов. При нагревании в закрытых сосудах газовых смесей до высоких температур (600—900 °C) в присутствии руд различных металлов в качестве катализаторов образовывались не только аминокислоты, но и некоторые сахара, жирные кислоты и азотистые основания. При воздействии на смесь газов ультрафиолета и γ -излучения синтезировались рибоза и дезоксирибоза. Во всех экспериментах были получены сходные результаты, подтверждающие теорию аборигенного происхождения органических биологических молекул. При этом выяснилось, что из смеси газов H_2O , H_2 , N_2 , NH_3 , CH_4 , CO и CO_2 сначала образуются реакционно-способные промежуточные соединения, такие, как цианистый водород (HCN), формальдегид ($HCHO$), муравьиная кислота ($HCOOH$) и др. Затем эти соединения образуют биологические мономеры. На этом заканчивается первый этап биопоэза.

Образование и эволюция биополимеров. Какова же была дальнейшая судьба образовавшихся органических соединений? Часть из них разрушилась под действием тех же видов энергии, что были необходимы при их синтезе. Такие летучие соединения, как формальдегид и циан-

истый водород, ушли в атмосферу и лишь частично растворились в водоемах. Жирные кислоты, соединившись со спиртами, могли образовывать липиды, которые всплывали пленкой на поверхности воды. В воде также были растворены азотистые основания, сахара и аминокислоты. Необходимо представлять, что в различных частях нашей планеты были различные условия и источники энергии. Поэтому и состав органических веществ, и их концентрация в разных первобытных водоемах различались. Скорее всего, дальнейшая химическая эволюция органических соединений, приводящая к их усложнению и образованию полимерных молекул, проходила при редчайшем сочетании «счастливых» обстоятельств.

Американский ученый С. Фокс в 1957 г. высказал идею о том, что аминокислоты могут соединяться, образуя пептидные связи в отсутствие воды, т. е. благодаря дегидратационному синтезу. Он нагревал сухую смесь аминокислот и после охлаждения и растворения в воде обнаружил белковоподобные молекулы со случайной последовательностью аминокислот. Фокс предположил, что на древней Земле аминокислоты концентрировались в испаряющихся водоемах, а затем полимеризовались под действием тепла лавовых потоков или в ходе высушивания под действием солнечных лучей. Последующие дожди растворяли полипептиды. Возможно, синтез

полимеров катализировался на поверхности минеральных глин. Экспериментально доказано, что раствор аминокислоты аланина в водной среде в присутствии особого вида глинозема и АТФ может давать полимерные цепочки полиаланина.

Таким образом, на древней Земле могли образовываться полипептиды, некоторые из них могли обладать каталитической

активностью. Однако абиотическое образование каталитически активных полимеров аминокислот может не иметь прямого отношения к происхождению жизни, так как полипептиды не обладают способностью самовоспроизводиться и закреплять тем самым приобретенную в результате химической эволюции структуру, способную выполнять определенные функции.



1. В каких условиях и за счет какой энергии происходил синтез первых органических соединений на Земле?
2. Как вы думаете, возможен ли сейчас на Земле абиогенный синтез биополимеров? Если возможен, то в каких условиях?

§ 78. Формирование и эволюция пробионтов

Пока неясно, как древнейшая РНК стала кодировать аминокислотную последовательность. Вряд ли полезная кодирующая информация заключалась в длинной непрерывной последовательности оснований в спонтанно образующейся цепи РНК. Вероятно, короткие участки РНК, кодирующие пептидные цепи, способные к каким-либо полезным функциям, были разделены не содержащими кодирующую информацию последовательностями, называемыми сегодня интронами. Не исключено, что сплайсинг РНК, который может протекать автокаталитически, в отсутствие ферментов, возник как средство объединения экзонов, которые вместе могли кодировать крупный белок, функционально более эффективный, чем отдельные пептиды.

Такая экзон-интронная организация генома характерна для всех существующих в настоящее время эукариот и для некоторых представителей прокариот — *архей*, или *археобактерий*. Остальные прокариоты — *зубактерии* не имеют интронов. По-видимому, в ходе эволюции зубактерии «избавились» от интронов, что дало им значительное преимущество — высокую скорость размножения, связанную с большей легкостью и скоростью репликации компактного генома, лишённого интронов.

Наличие кодирующих белки молекул ДНК и РНК и белков-ферментов, катализирующих процессы репликации нуклеиновых кислот, позволяет образовываться *системам с положительной обратной связью*. В таких систе-



Томас Чек (р. 1948) — американский ученый, специалист в области молекулярной биологии. Открыл рибозимы — молекулы РНК, обладающие ферментативной активностью. Описал явление автосплайсинга — удаления интронов из молекулы РНК без участия ферментов

мах нуклеиновые кислоты несут информацию и тем самым программируют увеличение количества тех белков, которые способствуют увеличению количества кодирующих их нуклеиновых кислот. Кроме того, белки могут защищать молекулы ДНК от разрушительного действия ультрафиолета. Системы такого вида уже обладают некоторыми признаками жизни, однако еще не могут быть названы живыми организмами, так как не имеют биологической мембраны.

Роль РНК и ДНК в образовании систем с обратной связью. Нуклеиновые кислоты, в отличие от белков, способны к репликации, т. е. созданию новых копий, не отличимых от материнских молекул. Открытие Т. Чек о в 1982 г. каталитической активности РНК позволяет предполо-

жить, что молекулы РНК могли быть первыми биополимерами на Земле. Также были проведены эксперименты, показывающие, что в среде, содержащей в высокой концентрации минеральные соли и рибонуклеотиды, спонтанно синтезируются олигорибонуклеотиды. Также спонтанно, путем спаривания комплементарных оснований, могут образовываться РНК-копии. Обе эти реакции протекают без участия ферментов или других белков.

Однако подавляющее большинство современных живых организмов «предпочитают» хранить свою генетическую информацию не в РНК, а в ДНК.

Почему же ДНК лучше, чем РНК, приспособлена для длительного хранения информации? Из-за отсутствия гидроксильной группы в 2'-положении дезоксирибозы молекулы ДНК, в отличие от РНК, устойчивы к гидролитическому расщеплению в слабощелочных водных растворах. А именно такие растворы были в первичных водоемах и сохранились в современных клетках. Кроме того, наличие двух комплементарных цепей облегчает процессы репликации и исправления ошибок, возникающих в любой из двух цепочек ДНК. Возможно, что благодаря активности древнего белка, близкого современному ферменту — обратной транскриптазе (т. е. способного синтезировать ДНК, используя в качестве матрицы РНК, см. § 20), и образовались первые молекулы ДНК на Земле.

Образование и эволюция биологических мембран. Лишь определенное взаимное расположение в пространстве позволило таким важнейшим биополимерам, как белки и нуклеиновые кислоты, взаимодействовать и образовывать системы, приводящие к появлению первых живых организмов. Это стало возможным благодаря формированию биологических мембран, которые не только сохраняли случайно возникшие ассоциаты белков и нуклеиновых кислот, но и обеспечивали образовавшиеся системы с обратной связью веществами и энергией из окружающей среды.

Как могли сформироваться мембраны на ранних этапах возникновения жизни? Мы уже отмечали (см. § 77), что поверхности водоемов, возможно, были покрыты липидными пленками (рис. 200). Длинные неполярные углеводородные «хвосты» липидных молекул торчали наружу, а заряженные «головки» были обращены в воду. Растворенные в водоемах белковые молекулы могли адсорбироваться на поверхности липидной пленки

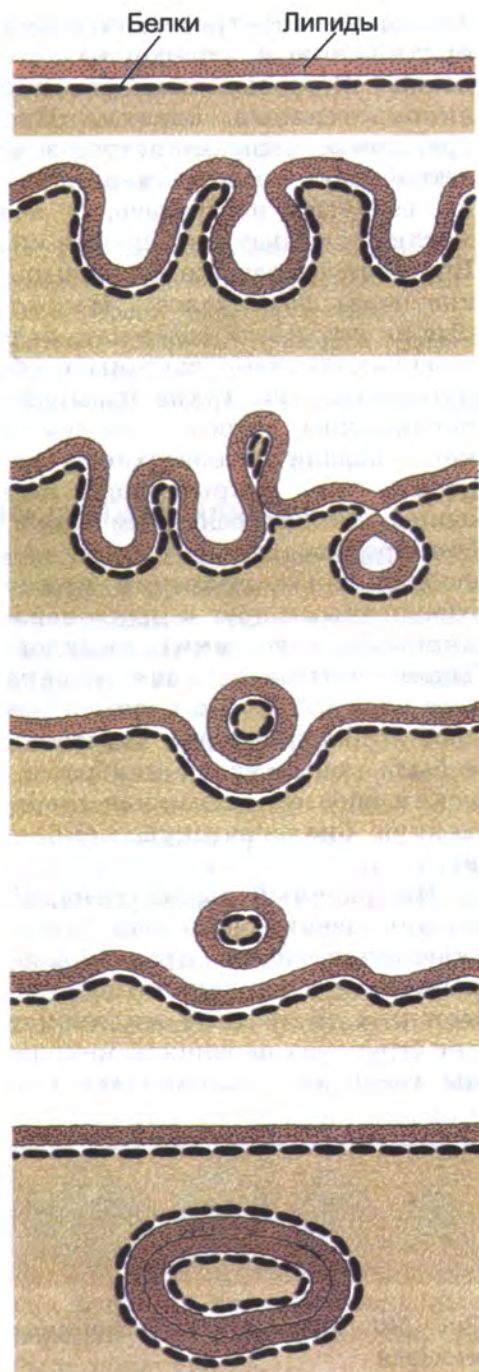


Рис. 200. Схема образования биологической мембраны.

Сверху вниз — липопротеидная пленка на поверхности водоемов; формирование мешочков и пузырьков на поверхности под действием ветра; пузырек, содержащий белково-нуклеиновую систему, попадает на поверхность, покрытую липопротеидной пленкой; образование четырехслойной оболочки — первичной биологической мембраны

благодаря электростатическому притяжению к заряженным головкам. Образовывались двойные липопротеидные пленки. При ураганных порывах ветра, землетрясениях поверхностная пленка, вероятно, изгибалась, от нее могли отрываться пузырьки. Внутреннее содержимое пузырьков очень различалось. Некоторые из них могли содержать белково-нуклеиновые системы с обратной связью. Такие пузырьки поднимались ветром в воздух, а когда падали на поверхность водоема, то покрывались еще одним липидно-белковым слоем. Это происходило за счет гидрофобных взаимодействий между обращенными друг к другу неполярными «хвостами» липидов. Такая четырехслойная пленка (два слоя белков по краям и два слоя липидов внутри), возможно, и была примитивной мембраной, неким образом напоминающая современную биологическую мембрану.

Изложенный выше сценарий возникновения мембран представляется вполне правдоподобным, хотя и не единственно возможным. В течение миллионов лет структура первичной мембраны все более усложнялась как



Рис. 201. Эволюция биологических мембран

вследствие включения в свой состав новых разнообразных белковых молекул, способных погружаться в липидный слой и даже пронзать его, так и благодаря выпячиванию отдельных участков наружу или внутрь (рис. 201). В результате таких выпячиваний различные полимеры, плававшие в «первичном бульоне» и находившиеся вне пузырька, могли оказаться внутри его складок, где создавались условия для новых, ранее не существовавших взаимодействий. Эволюционно закреплялись лишь такие системы, которые были способны к саморегуляции и самовоспроизведению. Это и были первые живые организмы — *пробионты*.

Способы питания первых организмов. Сегодняшние знания о составе атмосферы древней Земли позволяют заключить, что первые организмы были анаэробными гетеротрофами. Они размножались, получали пищу и энергию из органических веществ абиогенного происхождения, в изобилии имевшихся в окружающей среде. Способом обмена веществ им служило брожение — процесс ферментативного превращения органических веществ, в котором акцепторами электронов являются некоторые органические вещества. При этом выделялась энергия, запасаемая в молекулах АТФ. Примером такого древнего способа обмена веществ, дошедшего до наших дней, является гликолиз — ферментативный путь бескислородного расщепления глюкозы.

Следует помнить, что эволюция пробионтов длилась 0,5—1 млрд лет. За это время условия на Земле изменились и запасы органических молекул, образованных на первой стадии биопо-

эза, постепенно истощились. По мере истощения запаса абиогенного органического материала возникала жесткая конкурентная борьба за него, ускорившая эволюцию первичных гетеротрофов.

- ?
1. Каким путем могли образоваться первые биологические мембраны?
 2. Какие характерные черты живых организмов вы видите у пробионтов?
 3. Назовите возможные способы питания первых живых организмов.
 4. Каким образом на основе приобретения различных способов питания происходила дивергенция первых организмов?
 5. Почему считается, что первым «хранителем» генетической информации была РНК, а не ДНК?

§ 79. Изучение истории Земли. Палеонтология

Палеонтология — наука, изучающая историю живых организмов на Земле по сохранившимся в осадочных горных породах остаткам, отпечаткам и следам их жизнедеятельности. Научная палеонтология возникла в конце XVIII в. Ее основоположником считают Ж. Кювье.

Огромный вклад в становление палеонтологии внес выдающийся английский ученый Ч. Лайель, труды которого оказали большое влияние на формирование мировоззрения Ч. Дарвина.

Палеонтология более чем за два века своего существования накопила огромный материал об ископаемых животных и растениях, многие из которых совершенно не похожи на те, что живут в настоящее время.

От населявших когда-то Землю существ остались так называемые *окаменелости* — тела или отдельные части организмов, в

которых органическое вещество с течением времени заменилось на минеральные соли (рис. 202). Как показывают эксперименты, в определенных условиях (например, в воде минерального источника) для окаменения требуется совсем немного времени — иногда всего несколько дней. При этом погибший организм не успевает разложиться и потерять свою структуру. В результате отложившиеся минералы с большой точностью повторяют мельчайшие детали строения органов, а иногда даже и отдельных клеток.

В течение долгого времени палеонтология имела дело только с относительно крупными окаменелостями, которые видны невооруженным глазом. Поэтому считалось, что в течение миллиардов лет Земля была безжизненна, так как в самых древних осадочных породах таких окаменелостей не было обнаружено.

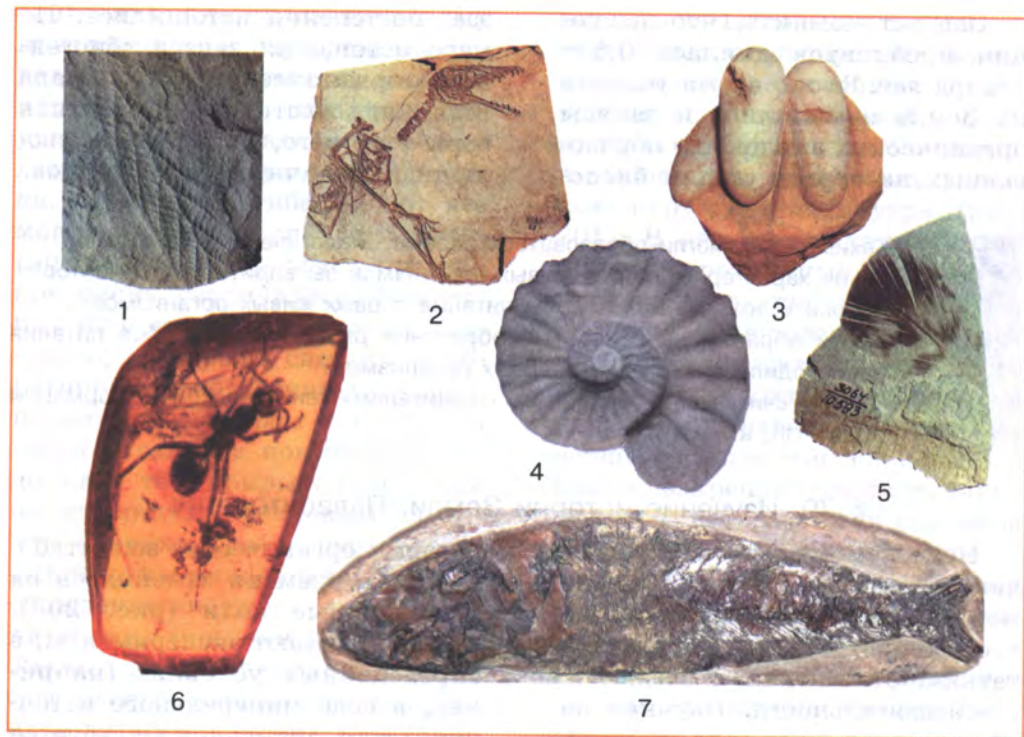


Рис. 202. Ископаемые остатки древних организмов:

1 — отпечаток вендского организма; 2 — отпечаток скелета летучего ящера рамфоринга юрского периода; 3 — окаменевшие яйца динозавра; 4 — раковина аммонита мелового периода; 5 — перо настоящей птицы мелового периода; 6 — муравей в кусочке янтаря (ранний кайнозой); 7 — окаменевшая рыба (кайнозой)

Сейчас палеонтология вступила в новый период своего развития. Применение современных методов исследования, таких, как электронная микроскопия, компьютерная томография, методов молекулярной биологии позволило установить, что жизнь на Земле намного древнее, чем представлялось ранее.

Изучение тончайших шлифов древних осадочных пород с помощью электронного микроскопа позволило обнаружить окаменев-

шие остатки древних микроскопических обитателей Земли — бактерий и одноклеточных водорослей. На основании знаний о закономерностях превращений с течением времени различных органических веществ был сделан вывод о существовании богатой биосферы в те времена, от которых не осталось никаких окаменелостей.

Достижения молекулярной биологии позволили реконструировать события, происходившие

миллиарды лет назад. Это оказалось возможным потому, что в молекулах ДНК остаются «записи» прошлого — следы произошедших мутаций, разделивших эволюционные пути когда-то родственных организмов. Поскольку скорость мутаций относительно постоянная величина, их количество может служить «молекулярными часами», отсчитывающими время, прошедшее с момента существования последнего общего предка сравниваемых организмов. Разработка методов определения первичной последовательности нуклеотидов в нуклеиновых кислотах и компьютерных программ для обработки полученных результатов позволяет строить родословные для самых далеких друг от друга организмов. Использование этих методов дало возможность понять пути возникновения эукариотических организмов, животных, растений и грибов. В отдельных случаях оказывается возможным прямой анализ ДНК древних организмов, например, мелких животных, оказавшихся замурованными в янтаре (см. рис. 202). При этом органические молекулы оказываются «консервированными», защищенными от разложения и замещения минеральными солями. Самая древняя исследованная ДНК имеет возраст около 500 млн лет. В более «молодых» ископаемых при определенных условиях могут сохраниться значительные участки ДНК, доступные для анализа. Например, исследова-

ние ДНК мамонтов, сохранившихся в условиях вечной мерзлоты, позволило сравнить их с современными слонами и уточнить пути их эволюции. Удалось даже выделить фрагменты ДНК из останков неандертальца, жившего около 30 тыс. лет назад, и установить, что неандертальцы не являлись непосредственными предками современного человека.

Следует иметь в виду, что из ископаемых выделяются не целые молекулы ДНК, а их фрагменты, так как за десятки тысяч лет биополимеры, даже такие стойкие, как ДНК, все-таки частично разрушаются. Поэтому надежды клонировать древних животных неоправданны — для клонирования нужны живые клетки. Выделяемые же фрагменты ДНК достаточны только для анализа.

Геохронология. Для удобства изучения и описания вся история Земли разделена на отрезки времени, имеющие различную длительность и отличающиеся друг от друга климатом, интенсивностью геологических процессов, появлением одних и исчезновением других групп организмов и т. д. В геологической летописи эти отрезки времени соответствуют разным слоям осадочных пород с включенными в них ископаемыми остатками. Чем глубже расположен слой осадочных пород (если, конечно, слои не перевернуты в результате тектонической деятельности), тем древнее находящиеся там ископаемые. Такое определение возраста находок, конечно, отно-

сительно. Кроме того, нужно помнить, что зарождение той или другой группы организмов происходит раньше, чем она появляется в геологической летописи. Группа должна стать достаточно многочисленной, чтобы через сотни миллионов лет мы могли обнаружить ее представителей при раскопках.

Самые крупные подразделения геологической летописи — *зоны*. Их два — *криптозой* (греч. *kryptos* — тайный и *зоэ* — жизнь) и *фанерозой* (греч. *phaneros* — явный). Зоны делятся на *эры*. В криптозое две эры — *архей* (греч. *arhaios* — древний) и *протерозой* (греч. *proteros* — более ранний). Фанерозой включает в себя три эры — *палеозой* (греч. *palaios* — древний), *мезозой* (греч. *mesos* — средний) и *кайнозой* (греч. *kainos* — новый). В свою очередь, эры разделены на периоды, периоды иногда делят на более мелкие части.

Для того чтобы выяснить какие реальные промежутки времени соответствуют эрам и периодам, определяют содержание изотопов различных химических элементов в горных породах и остатках организмов. Поскольку скорость распада изотопов строго постоянная и хорошо известная величина, можно определить *абсолютный* возраст найденных ископаемых. Чем дальше от нас отстоит тот или другой период времени, тем с меньшей точностью определяется его возраст. Поэтому данные, приведен-

ные в геохронологической таблице (см. § 80), имеют приближенный характер.

Изменения климата. Важнейшую роль в развитии жизни на Земле имели изменения климата. Периоды ровного и теплого климата неоднократно сменялись оледенениями, что приводило к вымиранию многих видов животных и растений. Вы знаете, что земные материки не являются неподвижными, они дрейфуют, иногда сталкиваясь друг с другом. В ходе истории Земли, по всей видимости, неоднократно происходило объединение всей суши в один гигантский материк Пангею, который затем разделялся на более мелкие материки. Столкновение материков приводит к возникновению горных хребтов, что, в свою очередь, изменяет циркуляцию атмосферных потоков и океанических течений. А именно эти процессы переноса тепла и играют основную роль в формировании климата. Важно также, где находится суша: в экваториальной области или ближе к полюсам. Всего 200 млн лет назад (в геологическом масштабе времени это совсем недавно) Антарктида, Африка, Южная Америка и современный полуостров Индостан составляли единый материк Гондвану, расположенный в экваториальной области. В мезозое в результате нескольких расколов Гондвана распалась на несколько частей, которые начали дрейфовать в разных направлениях. В начале кайнозоя Индостан столкнулся с

Евразией, что вызвало образование Тибета, Гималаев, Памира, поднятие которых продолжается до настоящего времени.

Другим важным фактором, влияющим на климат, является состав атмосферы. Накопление в земной атмосфере так называемых парниковых газов (диоксида углерода, метана) способствует потеплению, так как эти газы, не пропускающие инфракрасное излучение, препятствуют рассеиванию земного тепла в космическое пространство.

Расколы и столкновения материков и связанные с этим резкие изменения климата вызывали обширные вымирания одних живых организмов и последующее развитие других, приспособившихся к новым условиям. Эти катаклизмы нашли отражение и в геохронологической шкале —



Чарлз Лайель (1797—1875) — выдающийся английский геолог и палеонтолог. Сформулировал принцип актуализма, согласно которому на Земле постоянно действуют сходные факторы среды

они соответствуют границам протерозоя с палеозоем и палеозоя с кайнозоем (о границе архей — протерозой известно мало).

§ 80. Развитие жизни в криптозое

Хотя на криптозой приходится около 7/8 всей истории Земли, интенсивное изучение этого эона началось только в середине XX в. Это связано с тем, что жившие тогда организмы имели микроскопические размеры, и, для того чтобы их обнаружить, нужны были микроскопы и специальные методы исследования. Поэтому раньше, пока эти организмы не были обнаружены, считали, что возникновению жизни в архее предшествовал длительный период, когда Земля была безжизненна и пуста. Однако в настоящее время науке неизвест-

ны такие осадочные породы, в которых бы не было следов жизнедеятельности. Это дало основание замечательному отечественному ученому В. И. Вернадскому говорить о «геологической вечности жизни» на Земле. В самых древних известных на Земле осадочных породах, возраст которых 3,8 млрд лет, обнаружены вещества, входившие, по-видимому, в состав живых организмов. 3,5 млрд лет назад на Земле уже были довольно многочисленны цианобактерии, окаменевшие продукты жизнедеятельности которых, *строматолиты*, найде-

Эон	Эра	Период, длительность, млн лет	Начало периода, млн лет назад
Фанерозой, 570	Кайнозой, 66	Антропоген	1,5
		Неоген, 25	25
		Палеоген, 41	66
	Мезозой, 169	Мел, 66	132
		Юра, 53	185
		Триас, 50	235
	Палеозой, 340	Пермь, 45	280
		Карбон, 65	345
		Девон, 55	400
		Силур, 35	435
		Ордовик, 55	490
		Кембрий, 80	570
Криптозой	Протерозой, 2600	Венд, 110	650
		Рифей (ок. 1000)	1650
	Архей, >1000	Нижний протерозой	2600
			>3500

ны в значительных количествах. Позднее австралийскими и американскими исследователями были найдены и сами окаменевшие цианобактерии. Таким образом, более 3,5 млрд лет назад уже существовала своеобразная «прокариотическая биосфера». Цианобактериям для жизнедеятельности обычно нужен кислород. Кислорода в атмосфере еще не было, однако им, по-видимому, хватало кислорода, который выделялся неорганическими источниками. Очевидно, биосфера, состоящая из анаэробных прокариот, существовала еще раньше.

Важнейшее событие архея — возникновение фотосинтеза. Нам неизвестно, какие именно организмы были первыми фотосинте-

тиками. Возможно, они возникали неоднократно. Самым ранним свидетельством существования фотосинтеза являются содержащие углерод минералы с таким соотношением изотопов, которое характерно именно для углерода, прошедшего через процесс фотосинтеза. Эти минералы имеют возраст более 3 млрд лет. Возникновение фотосинтеза оказало огромное влияние на дальнейшее развитие жизни на Земле. Биосфера получила неиссякаемый источник энергии, а в атмосфере начал накапливаться кислород.

Протерозой. Содержание кислорода в атмосфере еще долго оставалось низким, однако появились предпосылки бурного развития аэробных организмов в

дальнейшем. Около 2 млрд лет назад содержание кислорода достигло так называемой «точки Пастера» — около 1% от его содержания в современной атмосфере. Ученые считают, что такая концентрация кислорода достаточна для того, чтобы обеспечить устойчивую жизнедеятельность одноклеточных аэробных организмов. Увеличение содержания кислорода в атмосфере способствовало совершенствованию клеточного дыхания, возникновению окислительного фосфорилирования. Окислительное фосфорилирование, будучи значительно более эффективным способом утилизации энергии углеводов, чем анаэробный гликолиз, в свою очередь, вело к процветанию и увеличению разнообразия аэробных организмов. Накопление кислорода в атмосфере сделало принципиально возможной жизнь на суше, защитив ее от смертоносного жесткого ультрафиолета.

Симбиотическая теория возникновения эукариот. Когда возникли эукариоты, точно неизвестно. Исследования на молекулярном уровне дали основание некоторым ученым предположить, что эукариоты могут быть столь же древними, как и прокариоты. В геологической же летописи признаки деятельности эукариот появились примерно 1,8—2 млрд лет назад.

Каким же образом могли возникнуть клетки, так сложно организованные по сравнению с прокариотическими? Еще в конце XIX в. стало ясно, что неко-

торые виды (лишайники) являются на самом деле результатом симбиоза — совместного существования двух неродственных, принадлежащих к разным царствам организмов (грибов и водорослей). Этот факт, а также установленная к тому времени относительная автономность хлоропластов клеток растений дали возможность российскому ученому К. С. Мережковскому в 1909 г. сформулировать гипотезу о симбиотическом происхождении некоторых органелл эукариотических клеток. Довольно долго эта гипотеза отвергалась как слишком «экстравагантная», однако в результате бурного развития молекулярной биологии она переросла в теорию, основанную на большом фактическом материале. Важнейшие из этих фактов таковы: 1) молекулы ДНК хлоропластов и митохондрий, подобно ДНК бактерий, являются кольцевыми и не связаны с гистонами; 2) рибосомы митохондрий и хлоропластов отличаются от рибосом, находящихся в цитоплазме тех же самых клеток, и похожи по своим свойствам на рибосомы прокариот; 3) нуклеотидные последовательности транспортных и рибосомных РНК органоидов очень отличаются от ядерных РНК, но зато удивительно похожи на аналогичные молекулы некоторых бактерий; 4) липидный состав внутренней мембраны митохондрий близок к составу бактериальной плазмалеммы и сильно отличается от других мембран клетки, в том

числе и от наружной мембраны митохондрий. Американская исследовательница Л. Маргелис обнаружила очень большое сходство белковой структуры некоторых элементов цитоскелета эукариот со спирохетами (спиралевидными бактериями). Это позволило ей предположить, что цитоскелет эукариот (отсутствующий у прокариот) также имеет симбиотическое происхождение.

Эти и некоторые другие факты свидетельствуют о том, что многие, если не все, внутриклеточные структуры клеток эукариот имеют разное происхождение. Были обнаружены эукариотические организмы, не имеющие митохондрий, но всегда содержащие симбиотические бактерии, снабжающие их молекулами АТФ (например, примитивная амeba Pelomуха). Некоторые водоросли содержат в своих клетках цианобактерии, сходные по размеру и способу укладки мембран, содержащих хлорофилл, с хлоропластами. К настоящему времени установлено широкое распространение явления внутриклеточного симбиоза — это и фотосинтезирующие за счет эндосимбиотических цианобактерий гидры, светящиеся рыбы, использующие бактерии, и др.

Решающим доказательством симбиотического происхождения органоидов явилось сравнение первичных последовательностей РНК из малых субъединиц рибосом у представителей разных царств живых организмов, а также из митохондрий и хлоропла-

тов. Это позволило американскому ученому Карлу Вёзе построить «глобальное» филогенетическое древо всех живых организмов, имеющих клеточное строение (рис. 203). Оказалось, что все многообразие живого распадается не на два надцарства (прокариот и эукариот), как ожидалось, а на три. Выяснилось, что археи, которых раньше относили к бактериям, так же далеки от них, как и от эукариот. Столь же далеки друг от друга оказались и части одной клетки — ядро и органеллы (хлоропласты и митохондрии), попавшие в разные надцарства. Хлоропласты оказались генетически близки некоторым бактериям-фотосинтетикам, а митохондрии — пурпурным аэробным бактериям.

Археи, которых раньше называли археобактериями и считали одной из групп бактерий, в последнее время привлекли к себе пристальное внимание ученых. Они оказались генетически очень далеки от остальных прокариот, объединяемых в надцарство эубактерий. Даже организация генетического материала у архей не похожа на компактный геном бактерий. Им свойственно экзон-интронное строение генов, такое же, как у эукариот. Хотя по форме и размерам клеток археи похожи на некоторых эубактерий, им присущи уникальные черты, которых нет ни у каких других живых организмов. Например, в состав липидов, из которых построены их мембраны, входят не жирные кислоты, а многоатомные спирты, содержащие до 40 атомов углерода. Уникальными являются и некоторые биохимические процессы.

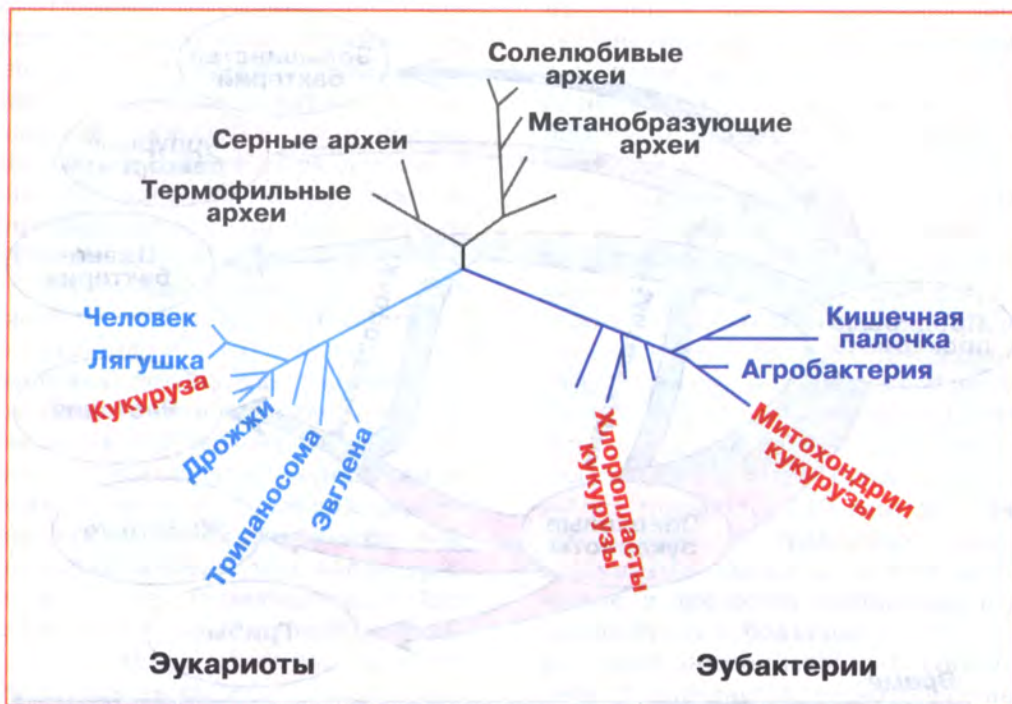


Рис. 203. Филогенетическое древо клеточных организмов, построенное на основе сравнения рРНК малой субъединицы рибосом.

Красным цветом выделено положение разных органелл одной клетки — ядра, хлоропластов и митохондрий кукурузы

мические процессы, осуществляемые археями. Так, только представители архей (так называемые метанобразующие бактерии) в качестве продукта жизнедеятельности образуют метан.

Очень необычны некоторые «привычки» архей — большинство из них является *экстремофилами*, т. е. занимают экологические ниши, не подходящие для других организмов. Многие из них развиваются при температуре 70—100 °C и даже выше, в насыщенных солевых растворах при концентрации солей выше 300 г/л, при очень высоких или, наоборот, очень низких значениях pH. Они по-

лучили от описавших их ученых соответствующие их «привычкам» названия — «яростный огненный шарик» (*Pyrococcus furiosus*), «огненная сеточка» (*Pyrodicticum occultum*). Найдены археи и во льдах Антарктиды, и в безжизненных водах Мертвого моря, и на дне многокилометровых океанических впадин в окрестностях «черных курильщиков» — горячих вулканических источников. Там при огромном давлении и температуре воды выше 100 °C живут хемосинтетические археи, получающие энергию за счет окисления соединений серы, которой богаты «черные курильщики».

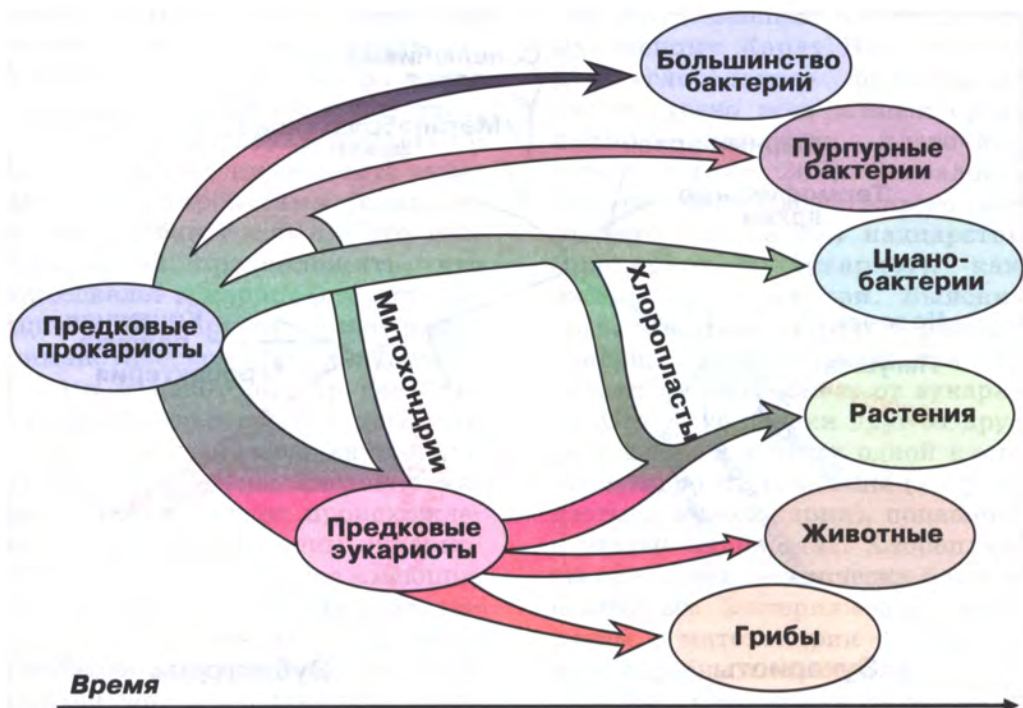


Рис. 204. Гипотетическая схема симбиотического образования эукариотической клетки

Археи являются самой «миролюбивой» группой организмов, неспособной наносить вред каким-либо другим организмам, — среди них нет паразитов, зато много симбионтов. Например, именно симбиотические археи, живущие в пищеварительном тракте млекопитающих, снабжают их витамином B_{12} .

По-видимому, пути эволюции архей, зубактерий и эукариот разошлись не менее 2,5—3 млрд лет назад. Не исключено, что уже представители гипотетических первых земных организмов — пробионтов начали эволюционировать в разных направле-

ниях, дав начало трем ветвям клеточных организмов — предкам архей, зубактерий и эукариот. Современные клетки эукариот образовались в результате неоднократно возникавшего симбиоза представителей этих трех ветвей (рис. 204). Такое объединение организмов, в совершенстве «овладевших разными специальностями», дало огромное преимущество образовавшимся эукариотическим клеткам, позволило им достичь небывалого разнообразия и заселить практически всю Землю.

Первые эукариоты были одноклеточными организмами, по-видимому уже обладавшими таким фундаментальным признаком эукариот, как митоз. Примерно 1,5—2 млрд лет назад возник один из самых важных ароморфозов — половое размножение.

Важнейший этап в развитии жизни — возникновение многоклеточности. Это событие дало мощный толчок увеличению разнообразия живых организмов, их эволюции. Многоклеточность делает возможными специализацию клеток в пределах одного организма, возникновение тканей и органов, в том числе органов чувств, передвижение. Эти преимущества способствовали широкому расселению организмов, освоению всех возможных экологических ниш и в конечном итоге формированию современной биосферы, пришедшей на смену «прокариотической». Первые многоклеточные организмы появились в протерозое не менее 1,5 млрд лет назад. Однако некоторые ученые считают, что это произошло гораздо раньше — около 2 млрд лет назад. Это были, по-видимому, водоросли.

Увеличение разнообразия животных. Конец протерозоя, примерно 680 млн лет назад, ознаменовался мощной вспышкой разнообразия многоклеточных организмов и появлением животных. До этого периода находки многоклеточных редки и представлены растениями и, возможно, грибами. Возникшая в конце

протерозоя фауна получила название *эдиакарской* по местности в Южной Австралии, где в середине XX в. в слоях возрастом 650—700 млн лет были обнаружены первые отпечатки животных. Впоследствии похожие находки были сделаны и на других материках. Эти находки послужили причиной выделения в протерозое особого периода — *венда* (по названию одного из славянских племен, живших на берегу Белого моря, где находятся богатые местонахождения представителей этой фауны). Венд продолжался примерно 110 млн лет. За это короткое по сравнению с предыдущими эпохами время возникло и достигло значительного разнообразия большое количество видов многоклеточных животных, большинство из которых не родственны никаким из живущих ныне животных, — они вымерли, не оставив потомков.

Среди них были формы, напоминавшие медуз, кораллы, червей. В отличие от всех предшествовавших им организмов, представители эдиакарской фауны были весьма крупными — например, некоторые «медузы» достигали до 1,5 м в диаметре (рис. 205). При этом они, по-видимому, были прозрачными, студенистыми и очень тонкими — менее сантиметра толщиной. Такое строение обеспечивало высокое отношение поверхности тела к его объему. Это позволяло поглощать кислород и питательные вещества всей поверхностью тела. Во всяком случае, у этих животных не обнаружено никаких признаков пищеварительных органов. Ученые пред-



Рис. 205. Эдиакарская фауна

полагают, что в клетках их тела могли жить симбиотические водоросли, снабжавшие их пищей. Отсутствие скелета и твердых покровов связано, скорее всего, с тем, что в это время еще не было хищников.

С чем же связана такая вспышка разнообразия? Ученые предполагают, что в конце протерозоя наша планета претерпевала значительные потрясения: была очень высокой гидротермальная активность, шло интенсивное горообразование, оледенения сменялись потеплением климата. В атмосфере увеличилось содержание кислорода. Повышение содержания кислорода до 5—6% от современного уровня, по-видимому, было необходимым для успешного существования многоклеточных животных достаточно крупных размеров. Эти изменения в среде обитания, очевидно, и привели к появлению новых типов и их бурному развитию. Кончался криптозой, эон «скрытой жизни», охватывающий более 85% всего времени существования жизни на Земле, начинался новый этап — фанерозой.



1. Как определяют относительный и абсолютный возраст палеонтологических находок?
2. Какие основные ароморфозы можно выделить в эволюции одноклеточных организмов?
3. Чем можно объяснить возникновение большого разнообразия многоклеточных животных в конце протерозоя?

§ 81. Развитие жизни на Земле в фанерозое

Развитие жизни в палеозое. Палеозойская эра значительно короче предыдущих, она продолжалась около 340 млн лет. Первым периодом ее является кембрий, продолжавшийся около 80 млн лет. Этот период характеризуется довольно ровным и теплым климатом. Суша, пред-

ставлявшая в конце протерозоя единый суперконтинент, раскололась на отдельные материки, сгруппированные около экватора. Это привело к созданию большого количества мелких прибрежных районов, пригодных для расселения живых организмов. Кембрийский период ознамено-

вался быстрым возникновением и распространением представителей новых типов беспозвоночных животных, многие из которых имели известковый или фосфатный скелет. Ученые связывают это с появлением хищничества. Среди одноклеточных животных были многочисленны *фораминиферы* — представители простейших, имевших известковую или склеенную из песчинок раковину. Первыми из многоклеточных скелетных организмов были *археоциаты* — своеобразные существа, имевшие форму кубка с двойными стенками. Среди них были и очень крупные экземпляры — до 1,5 м в высоту. В кембрийских отложениях встречаются представители кишечнополостных, моллюсков, иглокожих. Появились и достигли большого разнообразия (сотни видов) *трилобиты*, относящиеся к типу членистоногих. Некоторые из находок в кембрийских отложениях (пластинки, своим строением напоминающие чешую рыбообразных) позволяют ученым предположить, что в это время могли появиться и древнейшие позвоночные. В целом в кембрии возникли почти все известные типы животных.

В ордовике происходили активные горообразовательные процессы, площадь суши значительно сократилась. В морях господствовали из растений разнообразные водоросли, из животных трилобиты. Археоциаты к этому времени вымерли, на смену им в качестве рифообразовате-

лей пришли *кораллы*. Для ордовикских отложений характерны *грантолиты* — колониальные полухордовые животные, сочетавшие признаки беспозвоночных и позвоночных животных.

Климат силура был более сухим, чем в ордовике, увеличилась площадь суши. В морях уменьшается разнообразие трилобитов, появляются новые членистоногие — ракоскорпионы, достигавшие в длину двух метров. Начинается массовое распространение первых настоящих позвоночных — *панцирных бесчелюстных*. По форме тела они напоминали рыб, но принадлежали к другому классу. Их тела были защищены от хищников массивным панцирем, состоявшим из нескольких пластин. До настоящего времени сохранились представители этого класса — миноги.

Важнейшим событием силура был выход на сушу многоклеточных организмов (представители бактерий и примитивных грибов поселились в прибрежных районах суши, по-видимому, еще в протерозое). Это были споровые растения: *псилофиты* и *ринии* (рис. 206). Они росли на прибрежных мелководьях, настоящих корней у них не было, специальные нитевидные отростки служили для прикрепления к почве. Важным приобретением сухопутных растений было возникновение специальных покровных тканей, защищавших клетки от высыхания. Вслед за растениями на сушу вышли и

представители животных. Ими были *паукообразные*, очень похожие на современных скорпионов. От иссушающего действия атмосферы их защищал хитиновый панцирь.

В девонском периоде продолжилось поднятие суши и сокращение площади морей. Климат стал более континентальным, в горных районах наблюдались оледенения. В девонских морях господствующее положение заняли хрящевые рыбы (акулы, скаты), появились и костные рыбы. Среди костных рыб особое положение занимают *кистеперые рыбы*. Их плавники с мускулистой кистевидно расчлененной лопастью позволяли им не только плавать, но и переползать по дну пересыхающих водоемов. Долго

считали, что кистеперые рыбы, дав начало наземным позвоночным, вымерли в палеозое. Однако в середине XX в. первую такую живую рыбу выловили у берегов Южной Африки. В честь первой исследовательницы этого «живого ископаемого» К. Латимер рыбу назвали латимерией (рис. 207). К настоящему времени выловлено более 100 экземпляров этой крупной (длиной до 1,8 м и весом до 95 кг) рыбы. Возникшие около 400 млн лет назад, они очень мало изменились. Продолжалось освоение суши членистоногими, возникли первые нелетающие насекомые. Появились и первые земноводные, которые, по-видимому, вели водный образ жизни, хотя и могли переползать по суше, — *ихтиостеги* и *лабиринтодонты*, внешне похожие на тритонов и саламандр и достигавшие до 5 м в длину. От высыхания их защищала кожа, покрытая слизистым секретом. Влажная кожа также помогала воздушному дыханию — растворенный в слизи кислород поступал в обильно развитую капиллярную сеть.

К концу девонского периода на поверхности суши стали возникать первые леса. Они состояли из споровых растений — папоротникообразных, плаунов, хвощей.

В карбоне (каменноугольном периоде) значительное потепление и увлажнение климата обеспечило широкое распространение тропических лесов, образованных древовидными папорот-

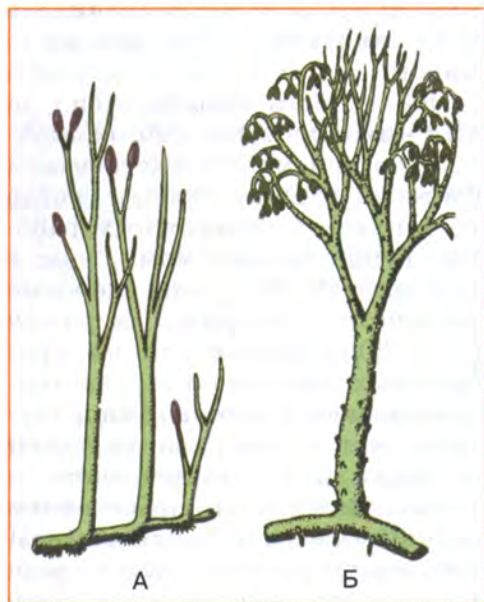


Рис. 206. Первые сухопутные растения: А — псилофит; Б — риния

никами, гигантскими древовидными хвощами и плаунами. Именно на месте этих лесов из остатков отмерших растений возникли впоследствии крупные каменноугольные бассейны (Донецкий, Кузнецкий, Рурский), что и дало название этому периоду. В этом периоде появились и первые голосеменные растения — *птеридоспермы*, или *семенные папоротники*. Их семя было покрыто оболочкой, предохранявшей от высыхания. Размножение с помощью семян сделало процесс размножения независимым от водной среды (для размножения гаплоидной стадии споровых необходима водная среда). Этот ароморфоз дал возможность дальнейшего освоения суши, продвижения растений в глубь материков.

Леса каменноугольного периода были уже населены летающими насекомыми, похожими на стрекоз. В отложениях этого периода были найдены и окаменевшие остатки *онихофор*, странных, похожих на больших гусениц животных, сочетавших в себе признаки как кольчатых червей, так и членистоногих. Карбон — время расцвета амфибий. Однако из-за тесной связи с водой (амфибии размножаются в воде, их личинки имеют жаберное дыхание, влажная кожа амфибий не могла долго противиться высыханию, а интенсивное кожное дыхание не позволяло развиваться более мощным покровам) земноводные не могли продвинуться в глубь суши и



Рис. 207. Латимерия — современная кистеперая рыба

обитали по берегам водоемов.

В позднем карбоне произошло важное событие — появились первые пресмыкающиеся. Они оказались более приспособлены к жизни на суше — усвершенствование кровеносной системы и легочного дыхания дало возможность защитить кожу от высыхания с помощью роговых покровов; яйца, покрытые плотной роговой оболочкой, защищали зародышей от воздействия окружающей среды.

В пермском периоде, отличавшемся более холодным и сухим климатом, чем карбон, вымерло большое количество морских животных, уменьшилось разнообразие амфибий, пресмыкающиеся стали основными хозяевами суши среди позвоночных. Из растений широкое распространение получили голосеменные. Из них до настоящего времени дожили некоторые виды — гинкго, араукарии, внешне похожие на пальмы саговники. Пермским периодом завершается палеозойская эра.

Развитие жизни в мезозое. Мезозой — эра пресмыкающихся и голосеменных. В течение мезо-

зоя пресмыкающиеся достигли невероятного разнообразия, освоили большинство экологических ниш, заселили почти всю сушу, водные бассейны и даже воздух.

В первом периоде мезозоя, триасе, климат был засушливым, что привело к вымиранию организмов, сильно зависевших от воды, — споровых растений и земноводных животных. Среди растений господствовали голосеменные, среди животных — пресмыкающиеся. Некоторые из них почти без изменений дожили до настоящего времени — это черепахи и «живое ископаемое» *гаттерия*, живущая на островах Новой Зеландии. Некоторые из пресмыкающихся «вернулись в воду» — появились похожие по своим очертаниям на дельфинов *ихтиозавры*. В триасе произошло очень важное событие в истории жизни на Земле: возникли первые примитивные млекопитающие и птицы, у которых произошел очень важный для дальнейшей эволюции ароморфоз — появилась терморегуляция. Ученые считают, что уже крупные рептилии — *динозавры* были теплокровными. Однако они не обладали способностью к терморегуляции. В течение мезозойской эры, когда климат был сравнительно теплым, это еще не причиняло существенных неудобств. Но когда произошло похолодание, именно обладавшие способностью к терморегуляции млекопитающие и птицы заняли господствующее положение на Земле.

В следующем, юрском периоде господствующее положение занимают динозавры. Известно более 250 видов динозавров. Найдено большое количество ископаемых остатков этих животных, их яйца, следы, оставленные ими в болотистой почве, «целые кладбища» их скелетов и отдельных костей. Динозавры поражают воображение человека своими размерами — это самые крупные наземные животные, жившие когда-либо на Земле. Большинство динозавров были травоядными, однако среди них встречались и страшные хищники, также достигавшие очень больших размеров. Самый крупный из известных хищников — *тиранозавр*, достигавший 6 м в высоту и 15 м в длину. Некоторые пресмыкающиеся освоили полет. Это были *птеродактили* с широкими кожистыми крыльями и *рамфоринхи* с длинным и тонким хвостом и узкими крыльями. Продолжают совершенствоваться и млекопитающие. Возникают *сумчатые* и самая прогрессивная ветвь млекопитающих — *плацентарные*.

В последнем периоде мезозоя — меловом динозавры были очень разнообразны. Однако к концу периода происходит их быстрое (в геологических масштабах времени) вымирание. Среди ученых нет общего мнения о причинах вымирания этой процветавшей группы животных. Наиболее правдоподобной кажется гипотеза о влиянии резких изменений климата в меловом пе-

риоде и уменьшении количества растительной пищи. Действительно, в конце мелового периода наступает общее похолодание, интенсивная горообразовательная деятельность резко меняет облик планеты, уменьшается площадь водоемов, усиливается континентальность климата. В этот период вымирают и другие организмы — моллюски аммониты и белемниты. Значительно изменяется и состав растительности. В меловом периоде появляются *покрытосеменные* растения. По сравнению с голосеменными у них произошел важный ароморфоз — появилось двойное оплодотворение, что позволило обеспечить зародыш питательными веществами и защитить его от внешних воздействий. Некоторые из покрытосеменных растений, возникших в меловом периоде, дожили до наших дней — это эвкалипты, пальмы, дубы, ивы.

Развитие жизни в кайнозое. Резкое похолодание в конце мелового периода и вымирание господствующей группы рептилий создали благоприятные условия для теплокровных животных — млекопитающих и птиц. Возможность быстрого распространения в условиях холодного климата птицам и млекопитающим обеспечил ряд ароморфозов, уменьшивших их зависимость от условий внешней среды. Это в первую очередь теплокровность и совершенная терморегуляция, а также забота о потомстве. Кроме того, птицы и млекопитающие имеют по сравнению с рептилия-

ми значительно более развитый головной мозг, обеспечивший, по-видимому, более гибкое поведение, облегчавшее приспособление к меняющимся условиям среды.

Уже в палеогене — первом периоде кайнозоя господствующее положение заняли млекопитающие, потеснив пресмыкающихся. Птицы стали господствовать в воздухе. В течение этого периода формируется большинство современных групп млекопитающих — насекомоядные, хищные, ластоногие, китообразные, копытные. Появились первые примитивные приматы — лемуры, а затем и настоящие обезьяны.

В неогене на фоне постепенного похолодания стали распространяться степи. Это привело к широкому распространению злаковых растений, что создало обильный источник пищи для травоядных млекопитающих. В этом периоде сформировались все современные отряды млекопитающих, появились первые человекообразные обезьяны.

Последний период кайнозоя, антропоген, — это тот геологический период, в котором живем и мы. В нем выделяют два века (не столетия, а века в геологическом смысле) — *плейстоцен* (греч. *pleistos* — наибольший и *kainos* — новый) и *голоцен* (греч. *holos* — весь, полный и *kainos* — новый). Продолжительность этого периода, по разным оценкам, составляет от 0,7 до 2 млн лет, из них на долю голо-

Эра	Период		Основные события	
	Антропоген	Голоцен	Климат, атмосфера	Биосфера
Кайнозой		Голоцен	Глобальное потепление, таяние ледников	Вымирание некоторых крупных млекопитающих. «Неолитическая революция»
		Плейстоцен	Четыре мощных оледенения	Формирование современной флоры и фауны. Эволюция человека
	Неоген		Продолжающееся похолодание, остепнение ландшафтов	Формирование современных отрядов млекопитающих и птиц. Появление человекообразных обезьян
	Палеоген		Поднятие Гималаев и Памира. Продолжающееся постепенное похолодание	Господство млекопитающих на суше, птиц в воздухе. Появление первых приматов
Мезозой	Мел		Разделение Южной Америки и Африки, образование Атлантического океана. К концу периода значительное похолодание, усиление континентальности климата	«Великое вымирание» — массовые вымирания пресмыкающихся, моллюсков, планктонных организмов, голосеменных растений, некоторых групп водорослей. Появление и быстрое распространение покрытосеменных растений
	Юра		Раскол Гондваны. Климат в начале периода влажный, к концу иссушается	Господство пресмыкающихся и голосеменных растений. Появление плацентарных млекопитающих. Вымирание споровых растений
	Триас		Раскол Пангеи на Гондвану и Лавразию. Континентальный засушливый климат	Вымирание земноводных. Широкое распространение пресмыкающихся. Возникновение первых млекопитающих и птиц. Массовые вымирания морских организмов
Палеозой	Пермь		Похолодание и иссушение климата. Вся суша представлена суперконтинентом Пангей	Распространение голосеменных растений

Протерозой	Карбон	Потепление и увлажнение климата	Господство амфибий. Обширные леса споровых растений. Возникновение пресмыкающихся. Возникновение голосеменных растений
	Девон	Отступление морей. Климат континентальный	Появление споровых растений — папоротников, хвощей, плаунов. Появление первых земноводных. В морях господство рыб. Кистеперые рыбы
	Силур	Сближение материков. Иссущение климата	Появление первых настоящих позвоночных — бесчелюстных. Появление первых наземных сосудистых растений. Выход на сушу членистоногих
	Ордовик	Увеличение площади морей. В конце периода — горообразование, отступление морей	Широкое распространение трилобитов. Появление полухордовых — граптолитов
Архей	Кембрий	Теплые мелкие моря	Широкое распространение скелетных форм животных. Формирование большинства современных типов живых организмов
	Венд	В конце периода — раскол суперконтинента, вымирание вендской фауны	Вспышка разнообразия бесскелетных многоклеточных животных
Архей	Рифей + Нижний протерозой	Появление свободного кислорода в атмосфере. Возможно, раскол суперконтинента, несколько оледенений	Возникновение азробов. Возникновение многоклеточности. Выход на сушу бактерий. Возникновение полового размножения
		Отсутствие свободного кислорода	Первые следы жизни. Формирование «прокариотической биосферы». Возникновение фотосинтеза

цена приходится около 20 тыс. последних лет. В начале плейстоцена, несмотря на происходившее в это время похолодание, еще было довольно тепло, на территории Евразии и Северной Америки сохранялся субтропический климат. В течение плейстоцена очень сильно изменялся климат — четыре гигантских оледенения сменялись отступлением ледников. Во время оледенений мощные ледяные щиты закрывали поверхность Земли, доходя до широты современного Киева. Это привело к развитию групп млекопитающих, приспособленных к существованию в условиях сурового климата, — мамонтов, шерстистых носорогов, гигантских оленей, овцебыков и питавшихся ими крупных хищников — пещерных львов (вопреки названию живших не в пещерах, а на равнинах и в предгорьях).

Образование ледников, остатки которых дошли до нашего времени в виде ледниковых щитов Антарктиды, арктических островов и др., привело к тому, что значительная часть воды в виде снега и льда была выведена из состава Мирового океана. Вследствие этого значительно понизился уровень воды и образовались сухопутные мосты между

Азией и Северной Америкой, Европой и Британскими островами и некоторыми другими территориями, которые сейчас являются островами. Такие сухопутные мосты способствовали обмену представителями флоры и фауны между этими участками.

Те же самые сухопутные мосты служили и для расселения людей, которые в плейстоцене уже стали оказывать заметное влияние на облик планеты. Примерно 35—40 тыс. лет назад перед последним оледенением по перешейку на месте теперешнего Берингова пролива группы людей перешли в Северную Америку.

К началу голоцена, когда началось глобальное потепление и таяние ледников, вымерли многие крупные млекопитающие — мамонты, шерстистые носороги, пещерные медведи. По-видимому, этот процесс был обусловлен не только изменениями климата, но и активной деятельностью человека. Около 10 тыс. лет назад произошла «неолитическая революция» — переход человека от собирательства и охоты к земледелию и скотоводству. Деятельность человека становится фактором глобальных изменений в животном и растительном мире Земли.



1. Какие основные ароморфозы можно выделить в палеозое? мезозое? кайнозое?
2. В чем принципиальное отличие голоцена от предшествующих эпох?
3. Чем объясняются глубокие различия между фаунами Австралии и остальных континентов?
4. Почему фауна Северной Америки значительно ближе к фауне Евразии, чем к фауне Южной Америки?

Глава XIII

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЧЕЛОВЕКА — АНТРОПОГЕНЕЗ

§ 82. Место человека в системе живого мира — морфологические и физиологические данные

Антропогенез — процесс исторического развития человека, того вида, к которому принадлежим все мы. Иногда антропогенезом называют и раздел науки о человеке — антропологии, изучающей эволюцию человека. Так как этот раздел биологии касается нас более всех других, он вызывает повышенный интерес и жаркие споры.

Все современные люди принадлежат к одному биологическому виду *Homo sapiens* — человек разумный. Из полутора миллионов видов животных, известных науке, только человеку присущи во всей своей полноте такие свойства, как сознание, речь, абстрактное мышление. Развитие этих свойств человеческой психики в сочетании с трудовой деятельностью способствовало возрастанию роли социальных отношений в эволюции человека, обеспечивших ему экологическое превосходство над всеми живыми существами, способность заселить практически все регионы Земли и выйти в космос.

Современные родственники человека. Согласно наиболее распространенной сейчас классификации, человек относится к отряду приматов (*Primates* — «князья»), подотряду *Haplorhini*

(сухоносые), секции *Catarrhina* (узконосые, обезьяны Старого Света), надсемейству *Hominoidea* (гоминоиды, человекоподобные). В это надсемейство входят семейства *Hylobatidae* (гиббоны) и *Hominidae* (большие человекообразные обезьяны). В семейство гоминид входят подсемейства *Ponginae* (орангутаны) и *Homininae* (род горилла, род шимпанзе и род *Homo* — человек, включающий единственный вид).

Считается, что наиболее близки к семейству людей *Pongidae* — африканские шимпанзе, карликовый шимпанзе бонобо и горилла, а также орангутан, ныне живущий на островах Индонезии, но раньше обитавший и в Южном Китае (возможно, и в Индии). Как и человек, они отличаются высоким развитием головного мозга (но масса его в 2—3 раза меньше, чем у человека). Хотя они могут слезать с деревьев и ходить по земле (горилла вообще большую часть жизни проводит на земле), к продолжительному хождению на задних ногах они не способны.

По морфологическим признакам наиболее отличается от человека орангутан. Горилла, шимпанзе и бонобо гораздо ближе к нам. Вот почему Ч. Дарвин пред-

полагал, что человек произошел на Африканском континенте от общего с африканскими высшими обезьянами предка.

Действительно, молекулярные, цитогенетические и сравнительно-анатомические исследования показывают, что в современной природе наиболее близкими человеку являются два вида шимпанзе. Далее в этой системе родства следует горилла и орангутан. По систематическим критериям человека и перечисленных человекообразных обезьян относят к отряду приматов.

Данные сравнительной анатомии. Во внешнем облике, в строении и расположении внутренних органов человека и человекообразных обезьян много общего. Имеющиеся анатомические различия между этими организмами менее значительны, чем между человекообразными и остальными обезьянами, и обусловлены они прежде всего разницей в способе передвижения.

Из всех ныне живущих приматов только человек передвигается на двух конечностях, сохраняя при этом вертикальное положение тела. Шимпанзе и горилла, находясь на земле, передвигаются на четырех конечностях. С определенной целью шимпанзе способен пройти на двух ногах несколько десятков метров, но строение таза и расположение тазовой мускулатуры заставляют его вернуться к обычному способу передвижения.

С развитием прямохождения у человека изменились функции

тазовой мускулатуры. Те мышцы таза, которые у обезьян приводят в движение тазобедренный сустав, у человека выполняют функцию удержания туловища в выпрямленном положении во время движения. Изменение функций мышц повлекло изменения в строении таза. Таз современного человека имеет чашеобразную форму (рис. 208, 1). Большая часть внутренних органов располагается между подвздошными костями таза. Туловище стало короче, а центр масс приблизился к тазобедренным суставам. Нагрузка на мышцы таза уменьшилась.

Позвоночник стал более массивным в своей нижней части и приобрел S-образную форму. Большое затылочное отверстие переместилось в низ черепа. Изменились пропорции конечностей. Стопа утратила хватательные функции. Кисть, напротив, стала более развитой, чем у обезьян (рис. 208, 2—4). Вслед за изменениями скелета изменилось положение внутренних органов.

Более развитый интеллект человека, различия в используемой пище обуславливают различия в размерах и пропорциях черепа, мозга, челюстей и зубов человека и обезьян. В ходе эволюции челюсти человека окончательно утратили хватательную функцию, стали короче и слабее, чем у обезьян. Клыки и коренные зубы уменьшились в размере. Исчезли надглазничные валики и костные черепные гребни, к ко-



Рис. 208. Отличия в строении тела человека и шимпанзе:

А — поворот подвздошных костей таза; Б — изменения в строении кисти (1) и стопы (2, 3); В — изменение размеров и строения мозга

торым у обезьян крепятся мощные челюстные мышцы.

Мозг и черепная коробка человека в 2—2,5 раза больше, чем у человекообразных обезьян (рис. 208, 5). Мозг человека более высокоорганизован. Его более крупные лобные, теменные и височные доли совместно осуществляют функции мышления, управления поведением и членораздельной речью.

Поведение приматов. Поведению обезьян свойственны черты, сходные с такими особенностями поведения человека, как сложная социальная структура групп, способность к использованию орудий.

Большинство видов обезьян живет группами со своей иерархией — системой взаимоотношений, при которой одни особи доминируют (господствуют) над другими, которые в свою очередь могут доминировать над третьими и т. д. Для обезьян характерны кооперативные действия (защита, взаимопомощь), иногда наблюдается довольно высокий уровень организации охоты.

В пределах группы обезьяны испытывают сильную привязанность друг к другу. Несмотря на отсутствие у обезьян членораздельной речи, они могут приветствовать и подбадривать друг

друга, проявлять почтительность или агрессивность. При этом обезьяны пользуются разнообразной мимикой, жестами, позами, звуками, выражающими их эмоции. У некоторых стадных обезьян существует более 20 звуковых сигналов с вполне определенным значением.

Голосовой аппарат обезьян не приспособлен для тех разнообразных звуков, которые свойственны человеку. Главным отличием звуковых сигналов обезьян от человеческой речи является то, что они всегда связаны с конкретной ситуацией. Человеческая же речь позволяет передать сообщение о том, чего в наличной ситуации нет.

У млекопитающих в целом навыки формируются путем выработки условных рефлексов, подражания, а также путем проб и ошибок. Поведение же приматов основано не столько на инстинктах, сколько на приобретенных в группе навыках. Человекообразные обезьяны способны решать задачи без предварительных пробных манипуляций. Известен случай, когда шимпанзе, сидя в клетке, догадался вставить одна в другую две палочки, чтобы придвинуть к себе лежащий за пределами клетки банан. Новые приемы обращения с различными предметами довольно быстро перенимаются другими обезьянами и становятся чертой группового поведения. В стаде японских макак после того, как одна из самок стала перед едой ополаскивать в воде корнеплоды,

этот прием довольно быстро распространился среди других особей.

Обезьяны часто используют природные предметы для потребительских целей. Ч. Дарвин наблюдал, как старая беззубая самка шимпанзе использовала камень для дробления пищи, после чего она тщательно прятала камень и никого к нему не подпускала.

Не известно ни одного случая, когда бы обезьяна попыталась усовершенствовать один природный предмет с помощью другого. Поэтому процесс использования обезьянами природных предметов для удовлетворения своих потребностей принято называть предметной деятельностью. Орудийная деятельность подразумевает изготовление одних орудий труда с помощью других. Не способны, по-видимому, обезьяны и целенаправленно обучать других каким-либо действиям. Эти действия свойственны только человеку.

Цитогенетические данные. Диплоидное число хромосом ($2n$) у человекообразных обезьян 48. У человека $2n = 46$, т. е. различие в кариотипах обусловлено единственной транслокацией. Вторая хромосома человека образована слиянием двух хромосом, гомологичных таковым у шимпанзе (рис. 209). Это различие кариотипов минимально, слияния хромосом нередко встречаются и в пределах одного вида (например, у мышевидных грызунов, см. § 38).

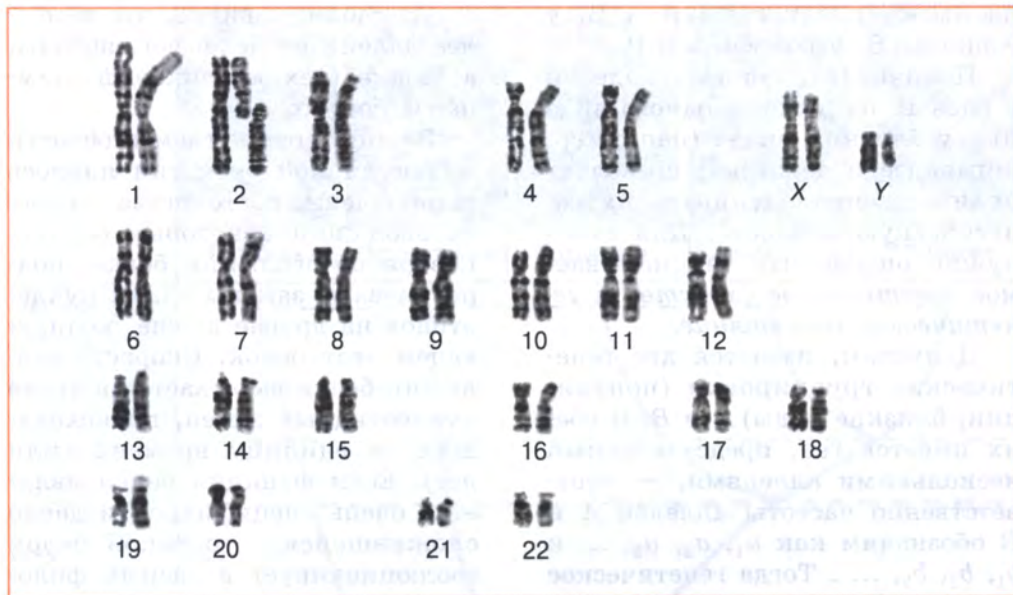


Рис. 209. Схематическое изображение дифференциально окрашенных хромосом человека и шимпанзе (расположены попарно):

в каждой паре *слева* — хромосома человека, *справа* — homologичная ей хромосома шимпанзе. Обратите внимание на пару 2: видно, что человеческая хромосома — продукт слияния двух обезьяньих. Поперечная исчерченность всех хромосом у обоих видов очень близка



1. Каково положение человека в системе живого мира?
2. Какие виды животных в современной природе наиболее близкородственны человеку? Приведите доказательства из разных разделов биологии.
3. Назовите принципиальные отличия человека от близкородственных ему видов.

§ 83. Место человека в системе живого мира — данные молекулярной биологии и биологии развития

Молекулярно-биологические данные. Последовательности аминокислот многих homologичных белков человека и шимпанзе сходны более чем на 99%. Это означает, что настолько же сходны и их гены. Следствием этого являются близость групп крови,

взаимозаменяемость многих белков (например, гормонов), сходные заболевания человека и обезьян. Так, резус-фактор впервые был обнаружен у низшей обезьяны — макаки-резус. Система АВ0 человекообразных обезьян и человека общая: у орангута-

на имеются антигены А и В, у гориллы В, у бонобо А и О.

Наличие одинаковых аллелей у разных популяций одного вида или у близких видов (например, шимпанзе и человека) позволяет количественно оценивать их генетическую близость. Для этого нужно определить так называемое *генетическое сходство* и *генетическое расстояние*.

Допустим, имеются две генетические группировки (популяции, близкие виды) А и В. В обеих имеется ген, представленный несколькими аллелями, — соответственно частоты аллелей А и В обозначим как $a_1, a_2, a_3, \dots$ и $b_1, b_2, b_3, \dots$. Тогда генетическое сходство I вычисляют по формуле

$$I = \frac{\sum C_i^A C_i^B}{\sqrt{\sum (C_i^A)^2 (C_i^B)^2}}.$$

Обычно I считают по нескольким (чем больше, тем лучше) генам и получают среднее значение. Натуральный логарифм I , взятый с обратным знаком, дает нам генетическое расстояние (дистанцию) D : $D = -\ln I$.

Значения I и D для человека и человекообразных обезьян даны в таблице.

Генетическая дифференция человека и понгид (по 23 генам)

Виды, сравниваемые с человеком	I	D
Шимпанзе	0,680	0,386
Бонобо	0,732	0,312
Горилла	0,689	0,373
Орангутан с о-ва Суматра	0,710	0,342
Орангутан с о-ва Борнео	0,705	0,350
Гиббон белорукий	0,489	0,716
Сростнопалый гиббон (сиаманг)	0,333	1,099

Из таблицы видно, что наиболее далеки от человека гиббоны, а ближе всех карликовый шимпанзе бонобо.

Важным открытием в области молекулярной биологии явилось установление постоянства скорости эволюции некоторых белков. Говоря об эволюции белка, подразумевают замены одних нуклеотидов на другие в гене, кодирующем этот белок. Скорость эволюции белка выражается в числе нуклеотидных замен, происходящих за единицу времени (млн лет). Если функция белка является очень специфичной и давно сложившейся, то такой белок эволюционирует в разных филогенетических линиях организмов приблизительно с постоянной скоростью. Этот факт позволяет, сравнив первичные последовательности таких белков (или кодирующих их генов), оценить степень родства, а также установить последовательность и время дивергенции биологических видов. Графическим выражением генетических расстояний является филогенетическое древо (см. § 60). Примером таких белков, используемых для построения филогенетического древа, могут служить белки — переносчики электронов в митохондриях или α - и β -цепи гемоглобина.

Сравнение генов глобинов человекообразных обезьян и человека выявило наибольшее различие (3,5%) между ДНК орангутана, с одной стороны, и ДНК гориллы, шимпанзе и человека — с другой. Несколько меньшее раз-

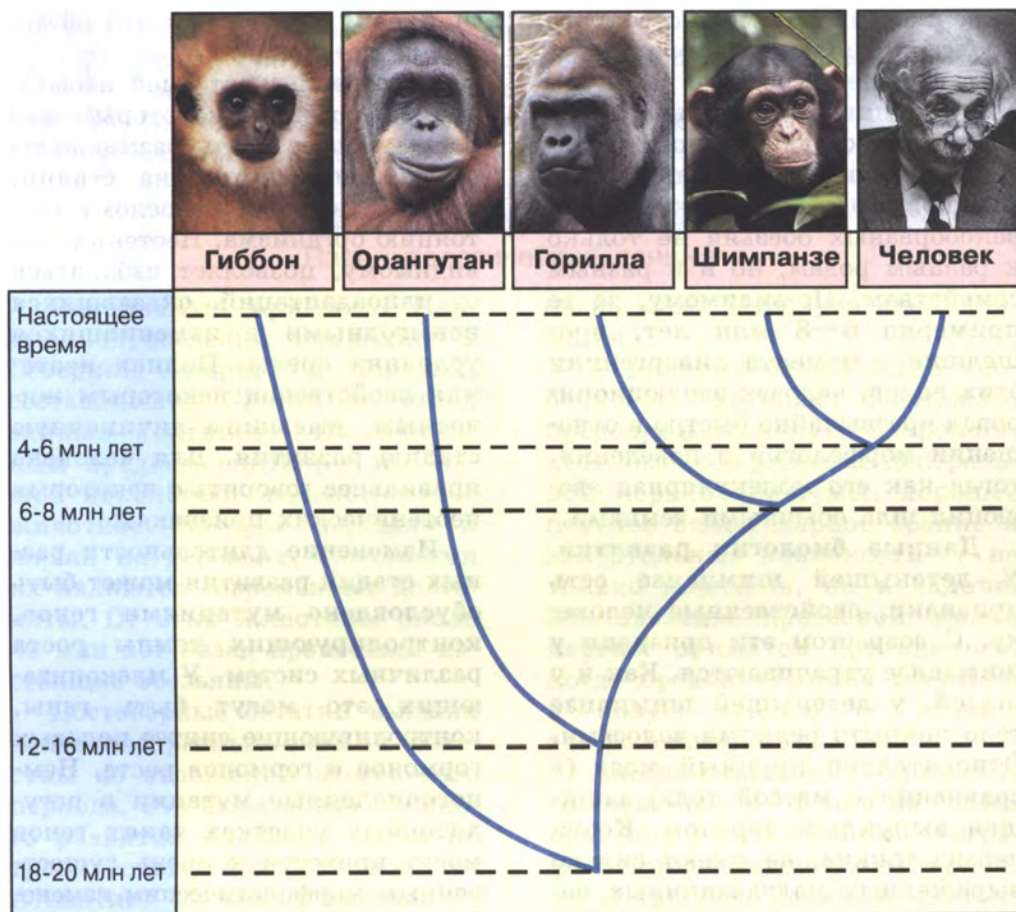


Рис. 210. Филогенетическое дерево гоминоидов, основанное на структуре глобиновых генов

личие (1,8%) установлено для генов глобинов гориллы в сравнении с генами глобинов шимпанзе и человека. Наименьшее различие в указанных генах (1,6%) обнаружено у человека и шимпанзе.

По результатам сравнения глобиновых генов построено филогенетическое дерево гоминоидов (рис. 210). Согласно ему, отделение человеческой линии эволю-

ции от линии африканских человекообразных обезьян должно было произойти 6—8 млн лет назад.

Таким образом, дивергенция человека и человекообразных обезьян на молекулярном (так же как и на хромосомном) уровне выражена очень слабо. Если руководствоваться только молекулярно-биологическими и цитогенетическими данными, то чело-

века и шимпанзе можно считать представителями одного рода. Тем не менее огромные различия в поведении и деятельности, а также существующие морфологические различия заставили систематиков отнести человека и человекообразных обезьян не только к разным родам, но и к разным семействам. По-видимому, за те примерно 6—8 млн лет, прошедшие с момента дивергенции этих видов, человек эволюционировал чрезвычайно быстро в отношении морфологии и поведения, тогда как его молекулярная эволюция шла обычными темпами.

Данные биологии развития. У детенышей шимпанзе есть признаки, свойственные человеку. С возрастом эти признаки у шимпанзе утрачиваются. Как и у людей, у детенышей шимпанзе тело покрыто редкими волосами. Относительно крупный мозг (в сравнении с массой тела) защищен выпуклым черепом. Кости черепа тонкие, не имеют сильно выраженных надглазничных валов и затылочных гребней. Челюсти в меньшей степени выступают вперед, зубы небольшие. Затылочное отверстие расположено под средней частью черепа. Детеныши шимпанзе в возрасте до трех лет гораздо лучше передвигаются на задних конечностях, чем взрослые особи.

Ученые считают, что многие морфологические признаки человека — это результат *неотении* (в переводе с греческого — растягивания, удлинения), т. е. сохранения у него признаков, име-

вшихся у детенышей его обезьяньих предков.

Собственно неотенией называют свойственную некоторым животным способность размножаться половым путем на стадии, предшествующей взрослому состоянию организма. Неотения, по-видимому, позволяет избавиться от идиоадаптаций, оказавшихся невыгодными в изменившихся условиях среды. Полная неотения свойственна некоторым животным, имеющим личиночную стадию развития. Для человека правильнее говорить о некоторых неотенических признаках.

Изменение длительности разных стадий развития может быть обусловлено мутациями генов, контролирующих темпы роста различных систем. У млекопитающих это могут быть гены, контролирующие синтез половых гормонов и гормонов роста. Немногочисленные мутации в регуляторных участках таких генов могут привести к очень существенным морфологическим изменениям при сохранении большого сходства видов на молекулярно-генетическом уровне.

У человека неотеническими признаками являются отсутствие густого волосяного покрова на теле, пропорции тела и, что очень важно, сохранение способности к обучению в течение всей жизни. Даже у таких высокоорганизованных животных, как человекообразные обезьяны, способность к выработке новых навыков резко снижается после достижения половой зрелости.



1. Что называют генетической дистанцией?
2. Почему считают, что африканские человекообразные обезьяны ближе к человеку, чем восточноазиатские?
3. Подумайте, какие преимущества дает эволюция по пути неотении для развития головного мозга.

§ 84. Происхождение человека. Палеонтологические данные

Ископаемые приматы. Первые полуобезьяны появились в Северной Америке и Евразии, составлявших 70 млн лет назад единый континент. Их вероятным предком считается небольшое ископаемое насекомоядное животное, которое перешло к жизни на деревьях. Потомками их являются современные долгопяты. От этих животных около 40 млн лет назад произошли настоящие обезьяны.

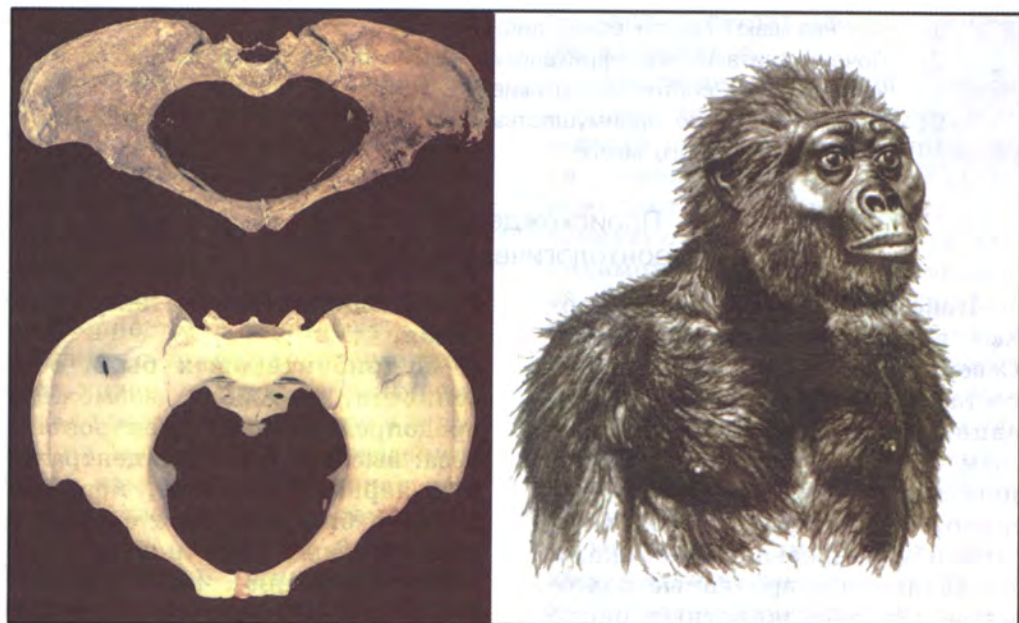
Достоверные остатки высших человекообразных обезьян известны из отложений неогенового периода. Это была эпоха пышного развития влажных лесов по тропическому поясу Евразии от Атлантики до Тихого океана.

Первым был описан *дриопитек* («древесная обезьяна»). Близкие виды — *рамапитек* и *сивапитек* («обезьяны Рамы и Шивы» — героя и бога индуистской религии) описаны из отложений Африки и Индии. Все дриопитековые вымерли около 9 млн лет назад, но они дали начало современным человекообразным обезьянам и, по-видимому, человеку. Больше всего они напоминали шимпанзе бонобо. Точнее, ныне живущие шимпанзе похожи на них, так как их в ходе эволюции

очень мало затронула специализация.

У дриопитековых были особенности, которые, возможно, предопределили путь антропогенеза: высокое развитие центральной нервной системы, хорошее цветное бинокулярное зрение и хватательные конечности — не только передние, но и задние. Это наследие древесной жизни первых приматов пригодилось, когда предки человека вступили в новую стадию — стадию австралопитеков.

Австралопитеки. В промежутки времени 25—5 млн лет назад произошли значительные географические изменения. Антарктика покрылась ледяным щитом. Уровень Мирового океана понизился. Климат стал более холодным и сухим. Примерно 8 млн лет назад на дне Мирового океана образовалась грандиозная подводная трещина, идущая от Антарктики к Мертвому морю в Азии и пересекающая Африку в виде глубокой долины. Вследствие этих событий восточная часть Африки, представлявшая собой ранее высокое лесистое плато, опустилась и превратилась в саванну — открытую местность, заросшую высокой травой,



А

Б

Рис. 211. Австралопитек афарский:

А — таз самки австралопитека (*вверху*) в сравнении с тазом современной женщины (*внизу*); Б — реконструкция внешнего облика

с изредка встречающимися деревьями.

Геологический катаклизм разделил древних человекообразных обезьян на две группы. Те обезьяны, которые остались на возвышенности, продолжали жить на деревьях. Их потомками являются современная горилла и шимпанзе. Другая группа обезьян, оказавшись в условиях саванны, стала приспосабливаться к существованию на открытой местности. Это были *австралопитеки* — обезьяноподобные существа, впервые появившиеся в Восточной Африке.

В 1924 г. профессор анатомии Йоханнесбургского университета Раймонд Дарт обнаружил на юге Африки череп с полным набором молочных зубов и с начавшими прорезываться коренными зубами. По расположению затылочного отверстия череп должен был принадлежать прямоходящему существу. Однако по ряду анатомических особенностей он не мог принадлежать ни человеческому ребенку, ни детенышу современных обезьян. Дарт назвал обладателя черепа *Australopithecus africanus* — южной обезьяной из Африки (греч.

australis — южный и pithecus — обезьяна).

С тех пор в различных местах пересекающей Африку долины обнаружены останки австралопитеков, принадлежавшие не менее чем 500 особям. Самой древней окаменелостью является фрагмент челюсти австралопитека, обнаруженный в Кении. Его возраст 5,5 млн лет. Анализ найденных окаменелостей показал, что на территории Африки существовало несколько видов австралопитеков.

Эти некрупные (до 50 кг, обычно меньше) приматы жили, по-видимому, стаями. Общественный образ жизни позволял им не только обороняться от хищников, но и успешно нападать на других животных.

Р. Дарт полагал, что они сами были настоящими хищниками: в слоях с остатками австралопитеков найдены черепа павианов с пробитой левой стороной (из чего следовало, что удар наносился правой рукой).

Сейчас хорошо изучены останки одного из ранних австралопитеков — афарского, найденного Д. Джохансоном в Эфиопии. Эта относительно небольшая (110—120 см) обезьяна с двуногой походкой и зубами, похожими на человеческие, жила 3,5—4 млн лет назад (рис. 211, Б).

Афарские австралопитеки были всеядными существами. Об

этом свидетельствуют особенности их зубов: большие резцы и клыки (рис. 212), щербинки в передних зубах, сильно стертая эмаль коренных зубов. Австралопитеки использовали в пищу плоды, клубни, семена растений, а также мясо животных (по-видимому, в основном падаль, остатки добычи хищников, поскольку не имели свойственных хищным приспособлений для охоты — мощных клыков и когтей, а также способности быстро бегать). Питание мясом играло важную роль в засушливые периоды, когда растительная пища становилась скудной. От добычи хищников остаются лишь кости и головной мозг в черепе, который они не в состоянии раздробить зубами. Чтобы извлечь костный или головной мозг, австралопитеки вынуждены были пользоваться камнями.

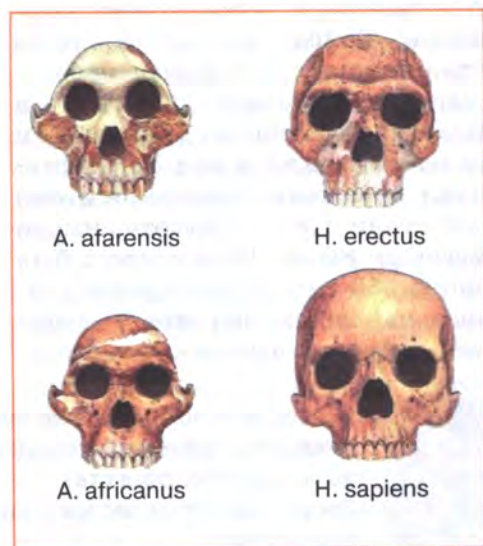


Рис. 212. Сравнение строения черепа австралопитеков (слева) и людей (справа)

Другие виды австралопитеков. Примерно 3 млн лет назад по территории Африки расселился вид *Australopithecus africanus*. Большинство окаменелостей этого вида обнаружено в Южной Африке. Внешне африканские австралопитеки были похожи на афарских, ростом 1—1,3 м, массой 20—40 кг. От афарских африканские австралопитеки отличались прежде всего увеличенными коренными зубами и уменьшенными клыками (см. рис. 212). По-видимому, они питались преимущественно растительной пищей. Вид *Australopithecus africanus* прекратил свое существование около 2 млн лет назад.

Одновременно с изящным африканским австралопитеком 2,5—1 млн лет назад существовали два вида массивных австралопитеков. Это были *Australopithecus robustus* (австралопитек могучий) в Южной Африке и *Australopithecus boisei* (австралопитек Бойса, назван в честь предпринимателя, финансировавшего экспедиции ученых) в Восточной Африке. (Сейчас эти виды выделили в род *Paranthropus*.) Массивные австралопитеки достигали 1,8 м в высоту, имели массу до 80 кг. Объем мозга был около 550 см³. Характерный признак найденных черепов — высокий черепной гребень, к которо-

му крепились мощные жевательные мышцы и массивные челюсти. Эти особенности свидетельствуют о том, что массивные австралопитеки были травоядными. Внешне они были похожи на прямоходящих горилл.

Эволюция австралопитеков. Строение зубов и челюстей разных видов австралопитеков показывает, что их эволюция шла в направлении приспособления к растительной пище. Главными конкурентами поздних австралопитеков, вероятнее всего, были другие травоядные животные саванны. Немалую опасность представляли хищники, охотившиеся на травоядных животных. Таким образом, австралопитеки оказались зажатыми между более приспособленными к жизни на открытой местности четвероногими травоядными животными, с одной стороны, и более жизнеспособными всеядными видами — с другой. Австралопитеки не выдержали конкуренции и вымерли около 1 млн лет назад.

Наименее специализированными в отношении питания были афарские австралопитеки. Этот факт, а также ряд особенностей ископаемых костей позволяет предполагать, что афарские австралопитеки могли быть предками первых представителей человеческого рода.



1. Назовите основные этапы эволюции приматов.
2. Охарактеризуйте окаменелости австралопитеков. Что известно об образе жизни этих существ?
3. Почему вымерли австралопитеки? Кто из них был вероятным предком рода Homo?

§ 85. Первые представители рода Homo

Сравнение окаменелостей прямоходящих приматов не позволяет провести точную грань между австралопитеками и первыми людьми. Поскольку человек отличается от животных тем, что создает и активно использует разнообразные орудия труда, общепризнанным критерием «человечности» ископаемых двуногих приматов служат следы их орудийной деятельности.

Человек умелый. В 1959 г. в Танзании были обнаружены простейшие орудия — камни со следами искусственной обработки. Хотя они были найдены в том же слое горных пород, в котором сохранились окаменелости поздних австралопитеков, анализ строения кисти австралопитеков вызвал сомнения относительно их способности к обработке камней. Поиски продолжались, и в 1962 г. в вулканическом ущелье Олдовай (иногда пишут Олдувай) в Танзании (Центральная Африка) английские ученые М. Лики и Л. Лики нашли остатки скелета настоящего создателя этих орудий. Чтобы подчеркнуть, что найденные существа являлись творцами древнейших каменных орудий, им дали название *Homo habilis* — человек умелый. С тех пор обнаружено около 60 ископаемых останков этого вида. Их возраст 1,5—2 млн лет.

Человек умелый был ростом не более 1,5 м и имел массу около 50 кг. Надглазничный валик, плоский нос, выступающие

вперед челюсти по-прежнему придавали его лицу обезьяньи черты. Но по сравнению с австралопитеками голова человека умелого стала более округлой, мозг увеличился и занимал объем в среднем 650 см³ (объем мозга современного человека 1000—2000 см³). Анализ внутренней поверхности найденных черепов показал, что увеличение объема мозга было связано прежде всего с увеличением размеров лобных и теменных долей больших полушарий. Мозг человека умелого уже содержал структуры, которые у современного человека контролируют речь, но гортань, по-видимому, еще не была способна производить разнообразные звуки, свойственные современному человеку.

В отличие от австралопитеков человек умелый стал сооружать себе простейшие хижины. Об этом свидетельствует найденный в Олдовае круг из камней диаметром 4 м. Камни, по-видимому, прижимали к земле ветки, служившие каркасом хижины. Возраст этого простейшего укрытия 1,8 млн лет.

На стоянках человека умелого обнаружено множество камней со следами искусственной обработки. Древние мастера использовали твердые горные породы, которые хорошо расщеплялись при ударе камнем о камень. Из них люди делали грубые рубила для резки мяса и дробления костей, скребла для обработки шкур, ка-

менные молотки. Там же обнаружены и остатки рыб, черепах, улиток, мышей, землероек, птиц, а также антилоп, жирафа и даже слона — добычи человека умелого.

Питался ли человек умелый только падалью или пробовал перейти к охоте на крупную дичь, остается лишь предполагать. Но все же последнее не исключается, особенно если учесть, что первые попытки овладения огнем относятся к этому времени.

Известно немало находок обожженных в кострах костей антилоп, свиней-бородавочников, павианов, возраст которых до 1,8 млн лет (возраст человека умелого в Олдовае оценивают приблизительно в 1,75 млн лет). Овладев огнем и изготовлением орудий, человек стал «царем природы».

Таким образом, примерно 2 млн лет назад двуногие приматы стали систематически изготавливать каменные орудия труда. С того момента и до 5 тыс. лет назад камень доминировал в человеческой технологии. Следует сказать, что для того, чтобы создать даже примитивное каменное орудие, необходимо предварительно мысленно представить его себе. А это уже шаг на пути к развитию абстрактного мышления. Человека умелого по праву считают первым представителем рода *Номо* и непосредственным предшественником вида человек прямоходящий.

Человек прямоходящий. Вскоре после опубликования книги

Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» увлеченный его идеями голландский ученый Эжен Дюбуа решил найти останки недостающего звена. Он отправился в Юго-Восточную Азию, где в 1891 г. на острове Ява обнаружил окаменевшие кости: черепную крышку, три зуба и бедренную кость. Э. Дюбуа назвал обнаруженное существо обезьяночеловеком — *питекантропом*. Впоследствии подобные находки были сделаны на той же Яве, в Китае, Германии, Венгрии, Алжире, Касабланке, Олдовае, Эфиопии, Южной Африке.

В зависимости от места обнаружения окаменелости называли явантропами, синантропами, гейдельбергским человеком и др. По мере накопления окаменелостей ученые пришли к выводу, что все останки принадлежат одному ископаемому виду, получившему название *Номо erectus* — человек прямоходящий.

Человек прямоходящий был ростом 1,5—1,8 м, имел массу 40—70 кг. Обнаруженные черепа имеют надглазничный валик, низкий покатый лоб, но значительно большие размеры черепной коробки (см. рис. 212). Объем мозга варьировал от 800 до 1400 см³.

Человек прямоходящий впервые появился в Восточной Африке. Период его существования (1,6 млн—200 тыс. лет назад) совпал с неоднократно происходившими оледенениями значительной части территории Север-

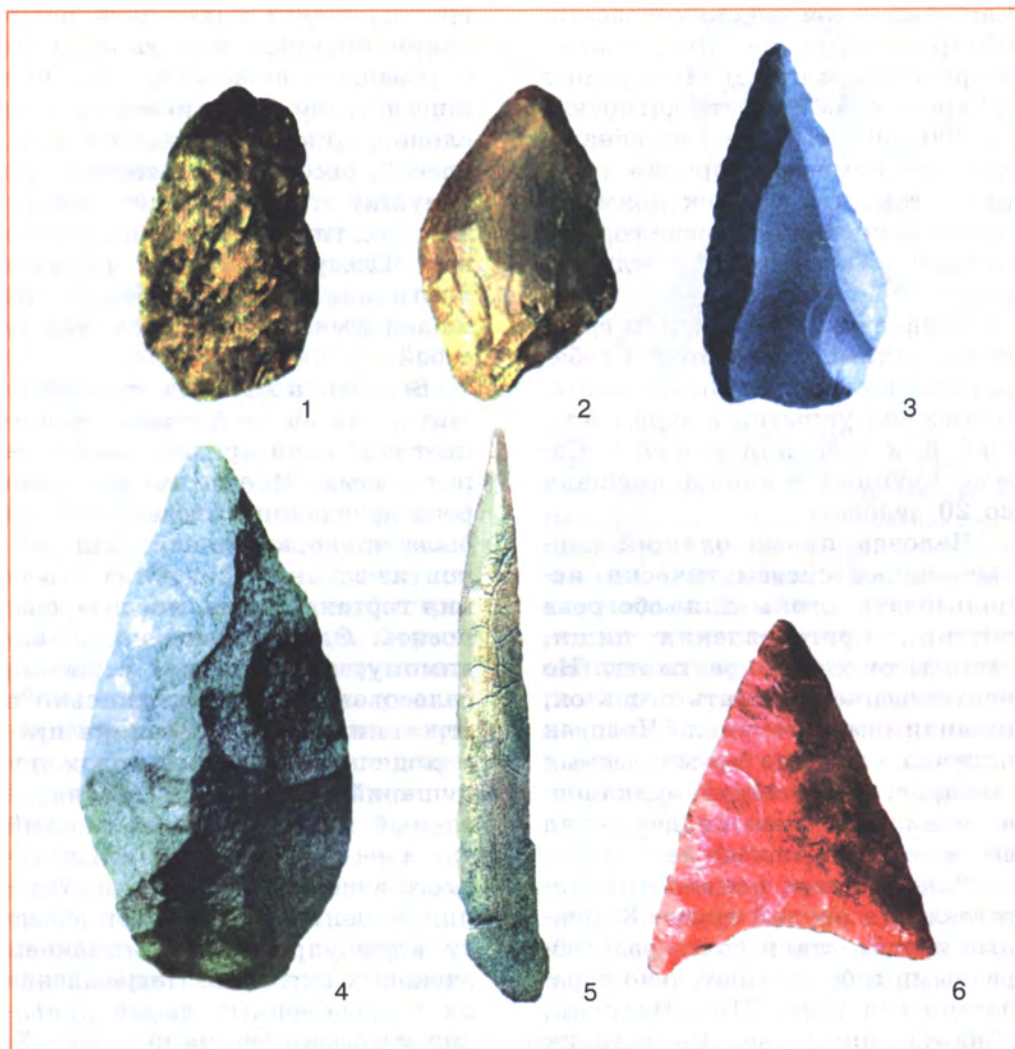


Рис. 213. Каменные орудия первобытных людей:

1 — рубило человека умелого; 2 — рубило человека прямоходящего; 3 — неандертальский остроконечник; 4—6 — кроманьонские наконечники

ной Америки и Евразии. Во время оледенений поверхность морей опускалась более чем на 100 м по сравнению с современным уровнем. Обнажались сухо-

путные перешейки между материками и островами. По ним человек прямоходящий распространился из Африки в Европу, Восточную и Юго-Восточную Азию.

Самые древние его окаменелости, обнаруженные на Яве, имеют возраст 1,5 млн лет. Найденные в Европе окаменелости датируются 200—500 тыс. лет, но обнаруженные каменные орудия говорят о том, что человек прямоходящий появился в Европе гораздо раньше — примерно 1,5 млн лет назад.

Древнейшие люди жили группами, занимались охотой и собирательством растительной пищи, сооружали укрытия в виде шалашей или заселяли пещеры. Самые крупные жилища вмещали до 20 человек.

Человек прямоходящий первым начал систематически использовать огонь для обогрева жилищ, приготовления пищи, защиты от хищников, охоты. Но искусственно добывать огонь он, по-видимому, не умел. Человек получал огонь во время лесных пожаров, извержений вулканов, а затем заботливо поддерживал его в течение многих лет.

Усложнилась технология изготовления орудий труда. Каменные орудия стали более разнообразными и более тщательно обработанными (рис. 213). Находки, обнаруженные на нескольких стоянках человека прямоходящего, дают представление о приемах охоты и животных, которые были ее объектом. Так, в Центральной Испании в долине между двумя холмами обнаружены скопления каменных орудий, костей животных, а также следы сгоревшей травы. Примерно 400 тыс. лет назад в этой долине

группы людей поджидали появления крупных животных, мигрировавших на зиму на юг. Поджигая траву, охотники загоняли слонов, диких быков, лошадей, оленей, носорогов в естественную ловушку — болотистый овраг. Там охотники убивали животных. Следует отметить, что коллективная охота требовала от людей умения общаться между собой.

Все это позволяет предположить, что на этой стадии возникает еще один признак людей — речь, язык. Многие считают, что речь древнейших людей вряд ли была членораздельной; ряд звуков из-за несовершенства строения гортани они не могли произносить. Однако причина, по-видимому, не столько в строении голосового аппарата, сколько в строении мозга. У человека прямоходящего в лобных долях полушарий развивается так называемый центр Брока (названный так в честь знаменитого французского анатома), а в височных долях — центр Вернике. Эти области коры управляют пониманием звуковых сигналов. Повреждение их у современных людей приводит к афазии, когда человек может слышать и произносить слова, но не понимает их. У обезьян, в том числе высших, соответствующие участки коры заняты центрами мимики и жестикуляции, а звуковые сигналы принимаются и расшифровываются в лимбической системе подкорки. Образно можно сказать, что звуковые анализаторы у них подключены

к устаревшему компьютеру первого поколения. Поэтому звуки, издаваемые обезьянами, в основном сигналы страха, тревоги, удовлетворения и т. д. Они выражают не мысли, а эмоции. Обезьян невозможно научить звуковой речи, зато в опытах шимпанзе и гориллы свободно овладевали 200 — 300 жестами азбуки глухонемых, общались на этом языке с экспериментаторами и друг с другом, изобретали новые слова.

По-видимому, у человека прямоходящего произошло переключение системы анализа звуковых сигналов на более совершенный «компьютер второго поколения» — кору больших полушарий. Это стимулировало быстрое развитие звуковой речи, формирование языка. В результате обезьянолюди стали более умелыми мастерами и искусными охотниками, что позволило им широко расселиться по Европе и Азии.

Таким образом, в период существования первых представителей человеческого рода стали проявляться новые, социальные закономерности, которые в даль-



Эжен Дюбуа (1858—1940) — голландский антрополог. Основные научные работы посвящены эволюции человека. Неопровержимо доказал правильность теории Ч. Дарвина о происхождении человека от животных, близкородственных высшим обезьянам

нейшем станут главными факторами развития человеческого общества. Мышление, речь, хотя и в примитивной форме, изготовление орудий труда, использование огня, сооружение жилищ, возможно, изготовление одежды из шкур позволили древнейшим людям выжить в суровых климатических условиях и даже заселить холодные районы Евразии.

- ?**
1. Почему человека умелого относят не к австралопитекам, а к роду человек?
 2. Что позволяет считать, что человек прямоходящий мог владеть речью?
 3. Какие социальные факторы развития стали проявляться во время существования первых представителей человеческого рода?

§ 86. Появление человека разумного

Заключительный этап формирования человека современного типа проходил 300—30 тыс. лет

назад. Темпы эволюции популяций формирующихся людей были различными в разных местах.

Они определялись как биологическими факторами (миграция, изоляция одних популяций, смешение других), так и набравшими силу социальными факторами.

Неандертальский человек. Первые представители вида человек разумный *Homo sapiens* существенно отличались от нас. Хотя правильнее их называть *древними людьми* — *палеоантропами*, чаще их называют неандертальцами.

Первый череп человека этого вида был найден в 1848 г. в Гибралтаре. Находка, однако, осталась в музее незамеченной. Свое название неандертальцы получили благодаря находке ископаемых останков этих людей в 1856 г. в долине р. Неандерталь, вблизи Дюссельдорфа (Германия). Сначала палеоантропов не признавали предками человека. Но находки множились, их нашли по всей Европе (на север они, по-видимому, доходили до бассейна р. Печоры), в Африке (от Алжира до Кейптауна), в Передней и Средней Азии, в Китае и на о-ве Ява. Не проникли они, как и архантропы, лишь в Америку и Австралию.

Это были люди невысокого роста, с мощными костями, атлетического строения и, видимо, невероятно сильные. Черепа их имели еще черты, свойственные черепам обезьян: у них не было подбородочного выступа, имелся мощный надглазничный валик и покатый лоб (рис. 214, А). Но мозг неандертальцев не уступал

по размерам мозгу современного человека, в среднем был даже больше (1418 см³), хотя лобные и височные его доли были обычно менее развиты.

Палеоантропы (неандертальцы) создали так называемую *культуру скребел и наконечников*, широко пользовались огнем, были искусными и смелыми охотниками на самых крупных зверей (см. рис. 213). По-видимому, тогда были изобретены копье с каменным наконечником и меховая одежда. Ведь жили они в эпоху самого сурового оледенения, когда даже в Крыму и на юге Франции обитали песцы и северные олени.

Палеоантропы хоронили своих близких, украшая могилы рогами горного козла (пещера Тешик-Таш вблизи Самарканда) и даже цветами (Палестина). Было у них что-то вроде культа пещерного медведя: во многих пещерах Европы нашли сотни медвежьих черепов и длинных костей, аккуратно сложенных в ниши и «ящички» из каменных плит.

Об искусстве неандертальцев известно крайне мало. Найдены костный амулет, испещренная царапинами галька, куски красного оксида железа, растертые в порошок цветные минералы, возможно применявшиеся для раскрашивания тела.

Таким образом, физические данные и передовые по тем временам технические приемы сделали возможным выживание неандертальцев в условиях ледникового периода. Захоронения,

ритуалы, зачатки искусства говорят о достижении неандертальцами более высокого уровня развития самосознания, эмоций, абстрактного мышления по сравнению с их предшественниками.

Место неандертальцев в эволюции человека. Неандертальцы были тупиковой ветвью в эволюции человека. В Европе, Африке, Восточной Азии и Индонезии обнаружены черепа, большой объем (1300 см³), округлый затылок, выпрямленная лицевая часть, мелкие ровные зубы которых позволяют считать их принадлежащими к древнейшим формам человека разумного. Возраст найденных черепов 100—300 тыс. лет, что говорит о существовании человека разумного задолго до появления классических неандертальцев.

По-видимому, человек прямоходящий, живший около 500 тыс. лет назад в Северной Африке, дал начало древнейшей форме *Homo sapiens*, который в результате нескольких волн миграций заселил сначала Юго-Западную Азию, затем Европу. В Европе потомками первых миграционных волн человека разумного явились классические неандертальцы. Ученые рассматривают их как высокоспециализированный, адаптированный к холодному климату подвид человека разумного — *Homo sapiens neanderthalensis*. Классические неандертальцы достигли вершины своего развития во время последнего оледенения и исчезли около 30 тыс. лет назад.

Из некоторых окаменелостей неандертальцев удалось выделить и расшифровать несколько фрагментов митохондриальной ДНК. Сравнение нуклеотидной последовательности митохондриальной ДНК неандертальцев и современных людей подтвердило предположение, что неандертальцы — генетически отдельная, хотя и близкородственная современному человеку ветвь. По этим данным, время существования последнего общего предка современного человека и неандертальца оценивается в 500 тыс. лет назад. Примерно 30 тыс. лет назад морфологические изменения человека в основном завершились, и мир населили люди современного типа (подвид *H. sapiens sapiens*).

Кроманьонцы. Впервые окаменелости человека современного физического типа, жившего в доисторическую эпоху, были найдены в 1868 г. на юго-западе Франции близ города Лез-Эзи. Во время строительных работ в гроте Кро-Маньон были обнаружены четыре человеческих скелета, кремневые орудия, множество морских раковин и зубов животных с просверленными отверстиями. Людей, которым принадлежали окаменелости, называли кроманьонцами.

Кроманьонцы были несколько ниже среднего нынешнего европейца. Рост мужчины составлял в среднем 170 см, масса — около 70 кг. Для черепов кроманьонцев характерны высокий лоб, прямая (не выступающая вперед) лицевая часть, отсутствующие или



Рис. 214. Реконструкция внешнего облика древних людей: А — неандерталец; Б — кроманьонка

слабо развитые надглазничные валики, небольшие челюсти с мелкими ровными зубами, хорошо развитый подбородочный выступ. Объем мозга кроманьонца в среднем был равен 1400 см^3 . По мнению лингвистов и анатомов, расположение полостей носа и рта, удлиненная глотка позволяли кроманьонцам издавать звуки, гораздо более четкие и разнообразные, чем звуки, доступные их предшественникам. В

целом по своему физическому строению кроманьонцы не отличались от современных людей (рис. 214, Б).

Кроманьонцы жили во время последнего ледникового периода. Как и неандертальцы, они поселялись в пещерах либо сооружали шатры из шкур животных. На стоянках кроманьонцев обнаружены разнообразные, тщательно изготовленные из камня и костей животных орудия труда (см. рис. 213). Были найдены иглы с ушками, крючки для ловли рыб, гарпуны, луки.

Кроманьонский человек был музыкантом (найлены костяные дудочки) и, самое главное, художником. В пещерах обнаружены наскальные рисунки, на которых изображены отдельные животные и целые охотничьи сцены (рис. 215). Найлены костяные статуэтки людей и животных, разнообразные украшения. В кроманьонские времена была достигнута важнейшая ступень интеллектуального развития человека — способность оперировать символами. Вместе с изображениями животных кроманьонцы оставили на стенах пещер непонятные узоры. Самыми древними из этих загадочных знаков являются контуры человеческих ладоней. Кроманьонскому человеку принадлежит древнейшая карта, вырезанная на бивне мамонта, а также загадочные костяные пластинки, украшенные точками (рис. 216). Исследования под микроскопом показали, что тот, кто вырезал метки, мно-

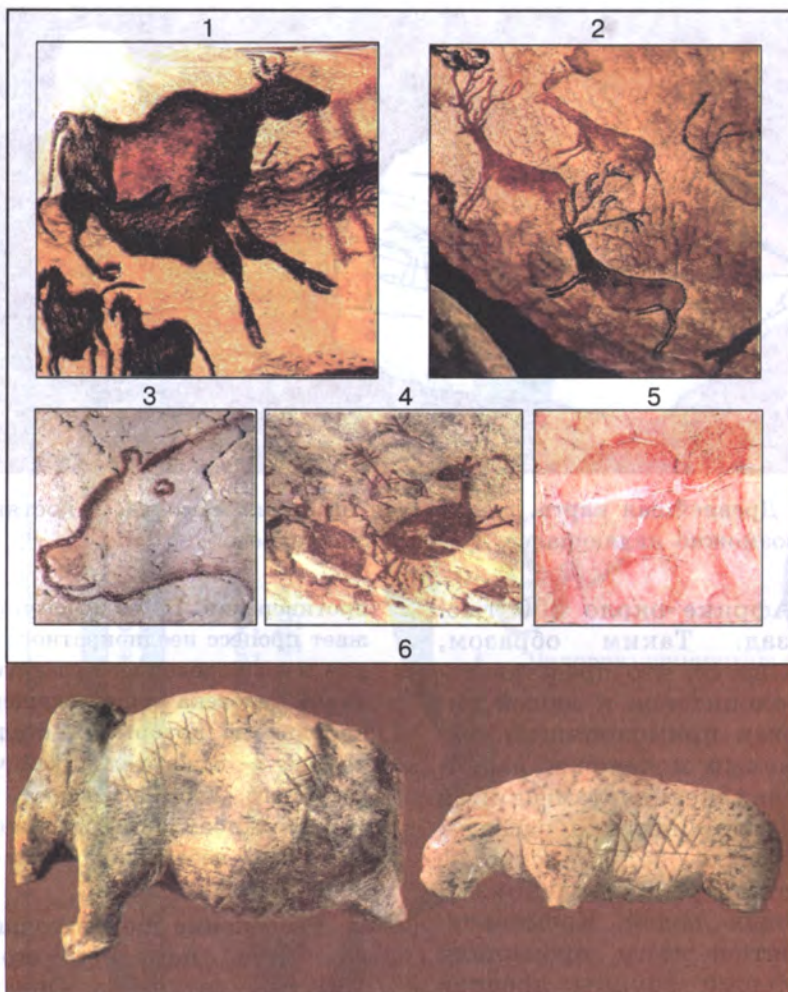


Рис. 215. Кроманьонское искусство: пещерные росписи во Франции (1—3), Южной Америке (4), на Южном Урале (5), скульптурные изображения животных (6)

гкократно менял орудия, силу и угол нажима. Ученые считают, что эти пластинки могут представлять собой лунный календарь.

Сравнение митохондриальных ДНК, полученных от представителей различных современных

популяций человека, показало, что все они восходят к одной предковой последовательности нуклеотидов. По разнообразию митохондриальных ДНК современных людей было установлено, что предковая последовательность существовала где-то в Вос-



Рис. 216. Древнейшая карта, вырезанная на бивне мамонта, и костяная пластинка, возможно являющаяся лунным календарем

точной Африке около 200 тыс. лет назад. Таким образом, несмотря на то, что представители австралопитеков и людей видов человек прямоходящий, человек умелый и человек разумный подвид неандертальский к этому времени широко расселились по Земле, большинство из них не стало родоначальниками современных людей. Кроманьонцы, вероятнее всего, произошли от небольшой группы древней формы человека разумного, жившего в Африке около 200 тыс. лет назад.

Исследование разнообразия так называемых микросателлитов, одного из типов некодирующих (а значит, и не подверженных действию естественного отбора) участков ДНК, указывает на возникновение человека 150—70 тыс. лет назад. Между этими данными и данными по митохондриальной ДНК (200 тыс. лет назад) нет

противоречия. По-видимому, это отражает процесс неоднократного разделения и изолированного развития популяций человека прямоходящего, только одна из которых и стала популяцией — основательницей человека разумного. Ученые считают, что размер этой популяции-основательницы был очень небольшим — всего около 2000 человек.

Расселение людей современного типа началось примерно 100 тыс. лет назад. Оно шло из Африки через Суэцкий перешеек в двух направлениях. Одна ветвь расселения была направлена в Юго-Восточную, Восточную и Северо-Восточную Азию, другая — в Западную Азию и Европу. Было несколько волн миграций доисторических людей из Северо-Восточной Азии через Берингов перешеек в Северную и далее в Южную Америку (40 тыс., 14—12 тыс., 9 тыс. лет назад).

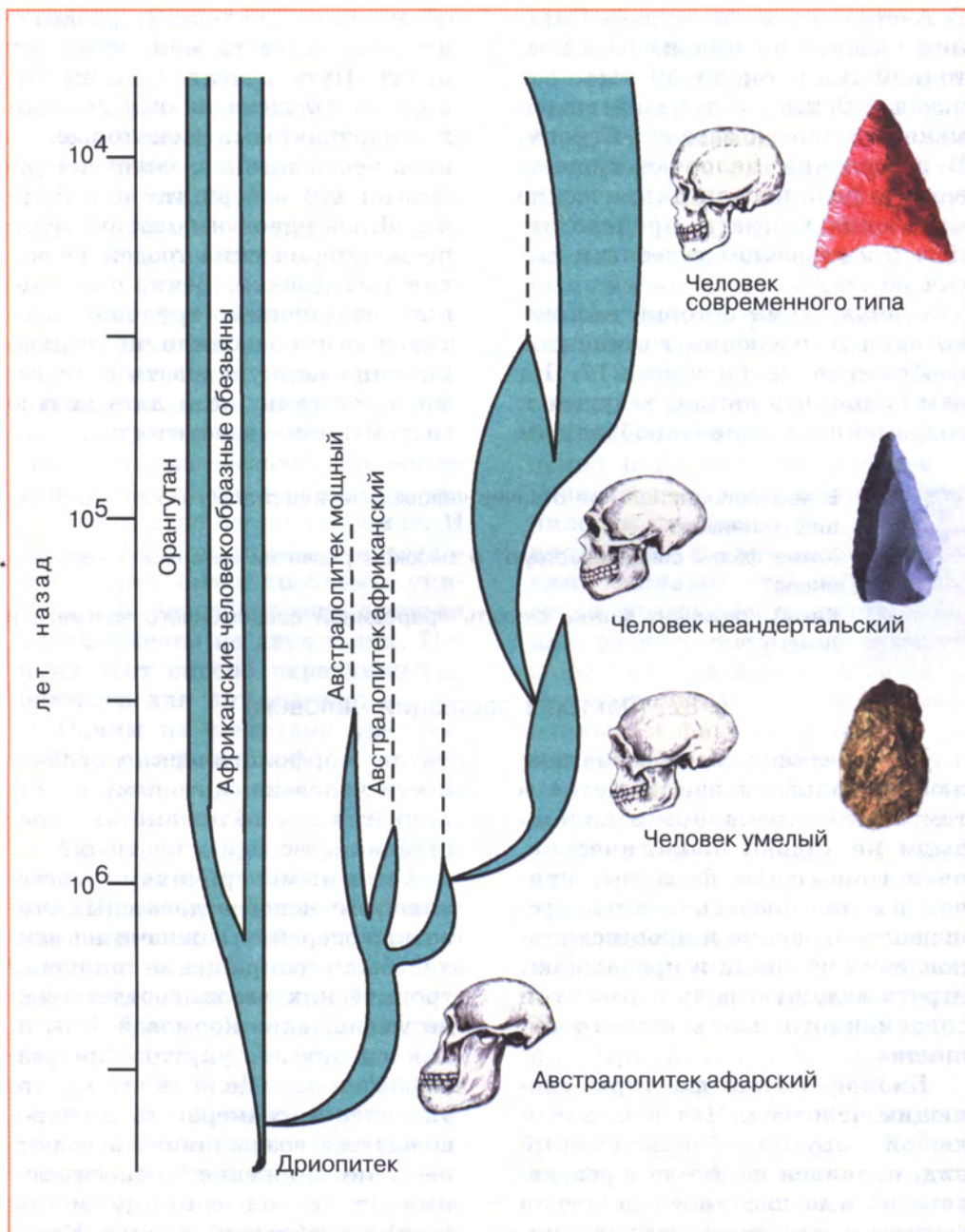


Рис. 217. Схема эволюции гоминид

В Австралию и на острова Океании человек проник из Юго-Восточной Азии около 50 тыс. лет назад. 40 тыс. лет назад современный человек заселил Европу. В расселении человека существенную роль играли циклические изменения климата, происходившие с интервалом в десятки тысяч лет.

Общая схема истории возникновения и эволюции гоминидов изображена на рисунке 217. На нем видно, что линии, ведущие к современным человекообразным

обезьянам и человеку, разделились более шести миллионов лет назад. Путь развития от животного до человека не был прямым и однозначным. Некоторые из предшественников человека не смогли его завершить и вымерли. Лишь одной небольшой группе доисторических людей развитие интеллекта, речи, социальных отношений, трудовой деятельности позволило не только успешно конкурировать с другими приматами, но и дать начало современному человечеству.



1. В чем принципиальное отличие человека неандертальского от его предшественников?
2. Какие факты свидетельствуют о высоком развитии интеллекта кроманьонцев?
3. Какой континент можно считать прародиной современного человека и почему?

§ 87. Факторы эволюции человека

Качественное своеобразие эволюции человека заключается в том, что ее движущими силами были не только биологические, но и социальные факторы, причем именно последние имели решающее значение в процессе становления человека и продолжают играть ведущую роль в развитии современного человеческого общества.

Биологические факторы эволюции человека. Человек, как и любой другой биологический вид, появился на Земле в результате взаимосвязанного действия факторов эволюции живого мира. Каким же образом в результате естественного отбора возник-

ли те морфологические особенности человека, которыми он отличается от ближайших родственников среди животных?

Основными причинами, заставившими некогда древесных животных перейти к жизни на земле, были сокращение площади тропических лесов, соответственно уменьшение кормовой базы и, как следствие, укрупнение размеров тела. Дело в том, что увеличение размеров тела сопровождается возрастанием абсолютных (т. е. на единицу массы тела) потребностей в пище. Крупные животные могут позволить себе питание менее калорийной

пищей. Сокращение площади тропических лесов усилило конкуренцию между обезьянами. Разные виды по-разному подошли к решению вставших перед ними проблем. Некоторые научились быстро бегать на четырех конечностях и освоили открытую местность (саванну). Примером служат павианы. Гориллам их огромная физическая мощь позволила остаться в лесу, находясь при этом вне конкуренции. Шимпанзе оказались менее специализированными из всех человекообразных обезьян. Они могут ловко лазить по деревьям и довольно быстро бегать по земле. И только гоминиды решили вставшие перед ними проблемы уникальным способом: они освоили передвижение на двух ногах. Почему этот способ передвижения оказался для них выгодным?

Одним из следствий увеличения размеров тела является удлинение продолжительности жизни, что сопровождается удлинением периода беременности и замедлением темпов размножения. У человекообразных обезьян один детеныш рождается раз в 5—6 лет и нуждается в заботе матери до достижения 3—4-летнего возраста. Его гибель вследствие несчастного случая оказывается очень дорогой потерей для популяции. Двуногим человекообразным обезьянам удалось избежать подобной критической ситуации. Гоминиды научились совместно заботиться одновременно о двух, трех, четырех разновозрастных детенышах. Но это

потребовало больше времени, силы, внимания, которые самка должна была уделять своему потомству. Следует также иметь в виду, что гоминиды — кочующие животные, не имеющие постоянных жилищ. Поэтому самка должна была еще и постоянно носить детеныша с собой. Она вынуждена была отказаться от многих других форм деятельности, в том числе и от активной добычи пищи. Этим занимались самцы и бездетные самки («бабушки» и «тетушки»). Освобождение передних конечностей от участия в передвижении позволило им приносить больше пищи для самок с детенышами. Другим важным преимуществом стала возможность использования разных предметов (камней, палок) для нападения и защиты. Это позволило относительно некрупным и физически слабым гоминидам выдерживать конкуренцию с хорошо приспособленными к жизни в саванне копытными и хищниками. Однако следует иметь в виду, что рассматривать прямохождение вне связи с другими неотеническими чертами не вполне правильно. Дело в том, что само по себе прямохождение имеет свои отрицательные стороны. При изменении положения тела центр тяжести переместился в верхнюю часть тела, уменьшилось число точек опоры. Это значительно уменьшило устойчивость, снизило скорость передвижения. Увеличение нагрузки на кости таза привело к затруднению процесса родов. Но следует

помнить, что, по всей видимости, одновременно с прямохождением возникло и «продленное детство», сделавшее возможным в дальнейшем беспрецедентное развитие мозга и высшей нервной деятельности, сохранение способности к обучению в течение всей жизни. Реализация этих новых возможностей и позволила предкам человека не только преодолеть негативные последствия прямохождения, но и эффективно использовать его преимущества, самым ценным из которых оказалась (спустя 2 млн лет) возможность изготовления орудий труда. Те из прямоходящих обезьян, которые не смогли этого сделать, оказались тупиковой ветвью эволюции и вымерли.

Социальные факторы эволюции человека. *Создание и использование орудий труда* повысило приспособленность древнего человека. С этого момента любые наследственные изменения в его организме, оказывавшиеся полезными в орудийной деятельности, закреплялись естественным отбором. Эволюционным преобразованиям подвергались передние конечности. Судя по окаменелостям и орудиям труда, постепенно менялись рабочая позиция руки, способ захвата, положение пальцев, силовое напряжение. В технологии изготовления орудий сокращалось число сильных ударов, увеличивалось количество мелких и точных движений кисти и пальцев, фактор силы стал уступать фактору точности и ловкости. Следствием использования

орудий при разделке туш и приготовлении пищи на огне стало уменьшение нагрузки на жевательный аппарат. На черепе человека постепенно исчезли те костные выступы, к которым у обезьян крепятся мощные жевательные мышцы. Череп стал более округлым, челюсти — менее массивными, лицевой отдел — выпрямленным (рис. 218).

Орудие труда может быть сделано только в том случае, если в воображении его создателя формируется мысленный образ и осознанная цель труда. Трудовая деятельность человека помогала развитию *способности к абстрактному мышлению*, воспроизведению в уме связных представлений о предметах и манипуляциях с ними.

Предпосылкой к *развитию речи* должен был служить достаточно развитый мозг, позволивший человеку ассоциировать в уме разнообразные звуки и представления. Речь обязана своим происхождением подражанию и видоизменению различных естественных звуков (голосов животных, инстинктивных криков самого человека). Преимущества сплочения сообщества с помощью речевых сигналов становились очевидными. Тренировка и подражание делали речь все более членораздельной и совершенной.

Таким образом, отличительные особенности человека — *мышление, речь, способность к орудийной деятельности* — не только возникли в ходе и на основе его биологического разви-

тия, но и стали оказывать влияние на его эволюционные морфофункциональные изменения. Благодаря этим особенностям человек научился противостоять неблагоприятным воздействиям среды в такой мере, что его дальнейшее развитие стало определяться не столько биологическими факторами, сколько умением создавать совершенные орудия труда, устраивать жилища, добывать пищу, разводить скот и съедобные растения. Формирование этих навыков происходит путем обучения и возможно только в условиях человеческого общества, т. е. в социальной среде. Поэтому их называют социальными факторами эволюции человека. Дети, выросшие изолированно от людей, не умеют говорить, не способны к умственной деятельности, к общению с другими людьми. Их поведение больше напоминает поведение животных, среди которых они оказались вскоре после рождения.

Формирование человека неразрывно связано с формированием человеческого общества. Другими словами, антропогенез неотделим от социогенеза. Вместе они составляют единый процесс становления человечества — антропосоциогенез.

Соотношение биологических и социальных факторов в эволюции человека. Биологические факторы играли решающую роль на ранних этапах эволюции гоминид. Почти все они продолжают действовать в настоящее время. Мутационная и комбинатив-



Рис. 218. Изменение пропорций черепа в ходе эволюции гоминоидов

ная изменчивость поддерживают генетическую разнокачественность человечества. Колебания численности людей во время эпидемий, войн случайным образом

меняют частоты генов в популяциях человека. Перечисленные факторы поставляют материал для естественного отбора, который действует на всех стадиях развития человека (выбраковка гамет с хромосомными перестройками, мертворождения, бесплодные браки и др.).

Единственным биологическим фактором, утратившим свое значение в эволюции современного человека, является изоляция. Постоянная миграция людей привела к тому, что почти не осталось генетически изолированных групп населения.

За последние 40 тыс. лет физический облик людей почти не изменился. Но это не означает прекращения эволюции человека как биологического вида. Следует заметить, что 40 тыс. лет — это лишь 2% от времени существования человеческого рода. Уловить морфологические изменения человека за столь короткий в геологическом масштабе отрезок времени крайне сложно.

По мере становления человеческого общества возникла особая форма связи между поколениями в виде преемственности материальной и духовной культуры. По аналогии с системой наследования генетической информации можно говорить о системе наследования культурной информации. Их различия заключаются в следующем. Генетическая информация передается от родителей к потомкам. Культурная информация доступна любому человеку. Смерть человека

приводит к безвозвратному исчезновению уникальной комбинации его генов. Напротив, опыт, накопленный человеком, влияет в общечеловеческую культуру. Наконец, скорость распространения культурной информации гораздо больше скорости передачи генетической информации. Следствием указанных различий является то, что современный человек как социальное существо развивается гораздо быстрее, чем как существо биологическое.

В ходе эволюции человек приобрел величайшее преимущество. В силу своих умственных дарований он научился поддерживать гармонию между неизменяющимся телом и изменяющейся природой. В этом заключается качественное своеобразие эволюции человека.

Человеческие расы. В современном человеке выделяют три основные расы: *европеоидную, монголоидную и экваториальную (негроавстралоидную)*. Иногда австралоидную и южноамериканскую (индейскую) группы считают отдельными расами. Расы — это большие группы людей, отличающиеся некоторыми внешними признаками, такими, как цвет кожи, глаз и волос, форма волос, черты лица.

У животных также иногда зоологи называют расами географические варианты одного вида. Предполагают, что расы человека начали формироваться около 30—40 тыс. лет назад. Особенностью вида *Homo sapiens* явля-

ется его малое генетическое разнообразие по сравнению с другими животными. Было подсчитано, что степень генетического разнообразия в одном стаде шимпанзе больше, чем среди всех людей на Земле. При этом оказалось, что в среднем разные расы генетически отличаются друг от друга меньше, чем люди (разумеется, не родственники), просто живущие в одном доме. Это связано с тем, что, как считают ученые, первоначальная популяция, положившая начало виду *Homo sapiens*, была очень невелика — всего около 2000 индивидуумов. Это значит, что от предков людям «досталась» только небольшая часть аллелей, что привело к повышению уровня гомозиготности. Расселение человека по Земле 100—10 тыс. лет назад также проходило немногочисленными группами (возможно, состоявшими всего из нескольких десятков человек), составлявшими небольшую часть исходной популяции.

Все это привело к тому, что в результате дрейфа генов вновь образовавшиеся изолированные популяции значительно отличались друг от друга концентрациями тех или иных генов. При этом некоторые (не все) расовые признаки оказались приспособительными и закрепились естественным отбором. Например, на севере, где меньше солнца, а значительная часть тела закрыта

одеждой, таким признаком оказалась светлая кожа, не препятствующая проникновению ультрафиолета, необходимого для синтеза витамина D. Вблизи экватора этот признак, скорее, вреден, так как темная кожа защищает от лишнего ультрафиолета. Другие признаки, например толстые губы представителей экваториальной расы или круглое лицо и слабо выраженные борода и усы у монголоидов, скорее всего, не являются приспособительными, а представляют собой результат дрейфа генов. Все это не привело к образованию разных видов, и представители всех рас относятся к одному биологическому виду — человек разумный. По способности к познанию, трудовой деятельности, творческим способностям все расы одинаковы.

В настоящее время расовые признаки не являются приспособительными. Увеличение народонаселения, резкое снижение уровня изоляции популяций, постепенное исчезновение расовых, этнических и религиозных предрассудков, препятствующих межрасовым бракам, приводит к размыванию межрасовых различий. Уже сейчас среди живущих на Земле людей можно найти все переходные ступени между расами и построить непрерывные ряды изменчивости по любому из расовых признаков. А в будущем эти различия, по-видимому, должны вообще исчезнуть.



1. Что подразумевают под биологическими и социальными факторами эволюции человека?
2. Антропогенез неотделим от социогенеза. Обоснуйте это утверждение.
3. На конкретных примерах покажите, что уникальные биологические формы (какой, бесспорно, является человек) могут формироваться в результате действия обычных биологических факторов.
4. Подводя итоги обсуждению возможных способов развития человека из некоторой низшей формы, Ч. Дарвин в своей книге «Происхождение человека и половой отбор» сделал вывод о том, что «имеющиеся у человека физические признаки приобретены в результате действия естественного отбора, а некоторые — полового отбора». Герцог Аргайль заметил, что в целом «организация человека отклонилась от организации животных в сторону большей физической беспомощности и слабости — уклонение, которое из всех других всего меньше можно приписать естественному отбору». Дарвин блестяще вышел из этой ситуации. А как ответили бы вы с позиций современных знаний об эволюции человека?
5. Продолжается ли эволюция человека как биологического вида? Как вы считаете, останется ли человек разумный единым видом?
6. Приведите примеры, доказывающие, что культурное развитие человечества идет гораздо быстрее, чем биологическое. Почему?

Глава XIV

СЕЛЕКЦИЯ И БИОТЕХНОЛОГИЯ

Основные продовольственные ресурсы создаются посредством культивирования сельскохозяйственных растений, полезных штаммов микроорганизмов, разведения домашних животных.

Начало сельскохозяйственной деятельности было положено примерно 10 тыс. лет назад, когда человек перешел к оседлому образу жизни, начал осваивать новые территории, приступил к культивированию ряда растений

и содержанию животных. Переход от охоты на диких животных и собирательства растений к заселению удобных для земледелия территорий имел огромное значение в истории человечества, в истории формирования государств. Этот период можно считать и началом селекции, выражающейся в отборе лучших экземпляров животных и растений для их воспроизводства под контролем человека.

§ 88. Селекция как процесс и как наука

С переходом к оседлому образу жизни человек поставил свое благополучие в полную зависи-

мость от ограниченного набора видов растений и животных. В результате возникла необходи-

мость постоянно улучшать культивируемые растения и повышать продуктивность домашних животных, т. е. необходимость заниматься селекцией растений и животных, а позднее и микроорганизмов.

Что такое селекция? Термин «селекция» происходит от латинского слова *selectio* — отбор. Говоря о селекции, имеют в виду два значения: 1) процесс создания сортов растений, пород животных, штаммов полезных микроорганизмов; 2) науку, разрабатывающую теорию и методы создания сортов растений, пород животных и штаммов полезных микроорганизмов. Теоретическая база селекции — генетика. Итогом селекционного процесса являются сорт, порода, штамм. Сорт растений, порода животных, штамм микроорганизмов — это совокупность организмов, созданных человеком в процессе селекции и имеющих определенные наследственные свойства. Все организмы, составляющие эту совокупность, имеют сходные, наследственно закрепленные особенности, однотипную реакцию на условия среды. Приведем два примера. Породы собак такса и борзая относятся к одному виду, но в результате селекции приобрели очень характерные особенности (рис. 219). Сорта пшеницы делятся на яровые и озимые. Первые высеваются весной, вторые — осенью. Если мы сделаем наоборот, то не получим урожая. Внешне яровые и озимые сорта пшеницы могут быть



Рис. 219. Резкие отличия в экстерьере собак борзой (вверху) и таксы (внизу) — результат селекции

очень сходными, но главное их различие — в реакции на температурные и фотопериодические условия среды.

Как наука селекция окончательно оформилась благодаря трудам Ч. Дарвина. Он проанализировал огромный материал по одомашниванию животных и введению в культуру растений и на этой основе создал учение об искусственном отборе.

Селекция как процесс представляет собой специфическую форму эволюции, подчиняющую

ся общим закономерностям. Главная отличительная особенность селекции как процесса состоит в том, что естественный отбор заменен на искусственный, проводимый человеком. По общему определению Н. И. Вавилова, селекция представляет собой «эволюцию, направляемую волей человека». Следовательно, селекция есть важнейший род практической деятельности человека, итогом которой и стали все имеющиеся сегодня сорта культурных растений, породы домашних животных и штаммы полезных микроорганизмов.

Основными разделами селекции как науки являются: 1) учение об исходном материале; 2) учение о типах и источниках наследственной изменчивости; 3) учение о роли среды в развитии признаков и свойств; 4) теория искусственного отбора.

Одомашнивание как первый этап селекции. Культурные растения и домашние животные произошли от диких предков. Этот процесс называют *одомашниванием* или *доместикацией*. Важнейшей движущей и направляющей силой одомашнивания служит искусственный отбор. На самых ранних этапах одомашнивания, уходящих на тысячелетия в глубь истории, искусственный отбор был бессознательным. Первые попытки одомашнивания начинались, вероятно, со случайного выращивания диких животных. Только те из них, которые оказались способными контактировать с человеком, существовать

и размножаться в условиях неволи, выживали. Следовательно, на первых этапах одомашнивания особую роль могла сыграть селекция животных по поведению.

Отечественный генетик и эволюционист Д. К. Беляев предположил, а затем со своими коллегами экспериментально показал, что отбор по поведению был одним из важнейших факторов резкого повышения изменчивости на начальных этапах одомашнивания животных. Выяснилось, что селекция по поведению не ограничивается изменением самого поведения. Параллельно изменяются многие жизненно важные функции. Происходит перестройка такой строго стабилизированной системы организма, как репродуктивная. Например, у селекционируемых по поведению лисиц наблюдается переход от однократного размножения в году к двукратному, изменяется характер линьки, меняется фотопериодическая реакция, появляется большое количество морфологических признаков, характерных для других одомашненных животных (окраска тела, форма ушей, хвоста и т. д.). Громадное разнообразие, закономерно возникающее на первом этапе одомашнивания животных, послужило основой для создания пород животных, резко отличающихся как от диких предков, так и друг от друга.

На первых этапах введения в культуру растений основным направлением селекции также

был отбор на способность размножаться в условиях искусственного содержания, т. е. под контролем человека. Так, среди злаковых растений человек отбирал только те, которые были способны сохранить семена в колосе, а не осыпались, как это характерно для «дикарей».

Таким образом, на первых этапах бессознательного отбора в процессе одомашнивания животных и растений не ставилась цель улучшить отдельные показатели продуктивности. Наиболее полный анализ этого этапа селекции дан в классических трудах Ч. Дарвина «Происхождение видов» и «Изменение животных и растений в домашнем состоянии».

Из громадного числа видов лишь очень ограниченное их число введено в культуру и одомашнено. Из 250 тыс. видов высших растений человек использует для своих целей порядка 3 тыс. видов и только 150 видов введены в культуру, причем некоторые из них совсем недавно. Так, сахарную свеклу и подсолнечник стали возделывать только в XIX в., а мяту — в XX в. Из многих тысяч видов позвоночных животных человек одомашнил только около 20 видов.

Из растений первыми были введены в культуру хлебные злаки: ячмень, просо, сорго, рожь, рис и пшеница.

Давно подверглись одомашниванию собака, овца, коза, затем тур, лошадь, свинья, лама, индейка, тутовый шелкопряд и сов-

сем недавно — лисицы, норки, соболи и другие животные.

Центры происхождения культурных растений. Важнейший раздел селекции как науки — учение об исходном материале, разработанное выдающимся отечественным генетиком и селекционером Н. И. Вавиловым и подробно изложенное в его работе «Центры происхождения культурных растений».

Любая селекционная программа начинается с подбора исходного материала. Решая проблему исходного материала, Н. И. Вавилов обследовал земной шар и выявил территории с наибольшим разнообразием культивируемых растений и их диких сородичей. Вместе с сотрудниками Вавилов осуществил в 20—30-е годы XX в. более 60 экспедиций по всем обитаемым континентам, кроме Австралии. Участники этих экспедиций — ботаники, генетики, селекционеры — были настоящими охотниками за растениями. В результате огромной и самоотверженной работы они установили отдельные районы мира, обладающие наибольшим разнообразием форм растений. Таких районов Вавилов выделил восемь (рис. 220). Он считал, что районы, где обнаружено наибольшее разнообразие по тому или иному виду растений, являются центрами их происхождения.

Так, например, у картофеля максимум генетического разнообразия связан с Южной Америкой, у кукурузы — с Мексикой, у риса — с Китаем и Японией, у хлеб-

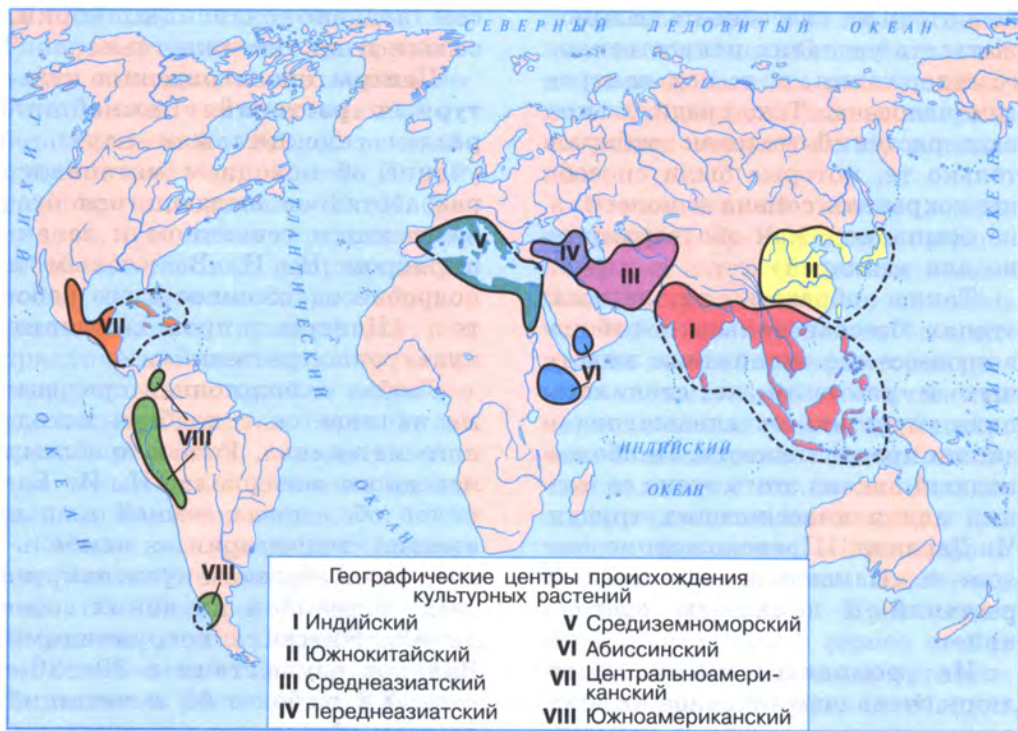


Рис. 220. Карта основных географических центров происхождения культурных растений

ных злаков пшеницы, ржи — со Средней Азией и Закавказьем, у ячменя — с Африкой. Эти районы и были отмечены как центры происхождения перечисленных видов. То же самое было сделано и по многим другим видам.

Наряду с открытием мировых центров происхождения культурных растений Н. И. Вавилов и его сотрудники собрали самую крупную в мире коллекцию растений, которая была сосредоточена во вновь созданном в С.-Петербурге Всесоюзном институте

растениеводства, ныне носящем имя Н. И. Вавилова. Эта коллекция в виде семенных образцов постоянно пополняется, воспроизводится на полях опытных станций института и насчитывает в настоящее время более 300 тыс. экземпляров. Она-то и является тем кладезем исходного материала, которым пользуются все генетики и селекционеры страны, работающие с растениями.

Прежде чем начать создание нового сорта растений, селекционер подбирает из мировой кол-

лекции все необходимые для работы образцы, обладающие интересующими его признаками. Например, селекционер задумал создать для Сибири холодостойкий сорт пшеницы или ржи. Сначала он изучит в мировой коллекции все холодостойкие сорта, собранные в северных районах Азии, Европы, Америки. После этого он сможет выбрать сорт, наиболее соответствующий его селекционной программе.

Мировая коллекция растений — наше крупнейшее национальное достояние, требующее к себе бережного отношения и постоянного пополнения.

Происхождение домашних животных и центры их одомашнивания. Как свидетельствуют современные данные, центры происхождения животных и районы их одомашнивания связаны: это места древних цивилизаций. В индонезийско-индоки-

тайском районе впервые, по-видимому, были одомашнены собака, свинья, куры, гуси, утки. Причем собака, все породы которой происходят от волка, — одно из наиболее древних домашних животных

В Передней Азии, как полагают, были одомашнены овцы. Их предки — дикие бараны муфлоны. В Малой Азии одомашнены козы. Одомашнивание тура, ныне исчезнувшего вида, произошло, вероятно, в нескольких областях Евразии. В результате возникли многочисленные породы крупного рогатого скота. Предки домашней лошади — тарпаны, также исчезнувшие, были одомашнены в степях Причерноморья. Таким образом, для большинства видов домашних животных и культурных растений, несмотря на их огромное разнообразие, обычно удается указать на исходного дикого предка.



1. Почему селекцию сравнивают с эволюцией? Какие сходства и отличия вы можете указать?
2. Когда селекция стала не только родом практической деятельности человека, но и наукой?
3. Как можно доказать, что на первых этапах одомашнивания отбор животных по поведению играл центральную роль?
4. Назовите основные центры происхождения культурных растений. Какие растения были введены в культуру в этих центрах?
5. Какое значение имеет коллекция семян и плодов, собранная Н. И. Вавиловым?

§ 89. Искусственный отбор

Следующим за одомашниванием животных и введением в культуру растений этапом селекции было применение соз-

нательного отбора с целью улучшения растений и животных по продуктивности и воспроизводительным функциям, устойчивос-

ти к экстремальным факторам среды и болезням, по качеству получаемой продукции. В селекции выделяют два основных типа отбора — *массовый* и *индивидуальный*.

Массовый отбор. Массовый отбор проводится по внешним, фенотипическим признакам в популяциях растений и животных. Например, перед нами поле люцерны, на котором произрастает 1000 растений. Внимательно обследовав каждое растение, учтя их продуктивность по семенам и зеленой массе при уборке, мы отобрали 50 лучших по всем показателям растений. Объединив семена этих отобранных 50 растений, на следующий год засеваем новое поле, на котором ожидаем получить улучшенную по продуктивности и другим признакам популяцию люцерны — замечательного кормового растения, богатого белком. Если мы добились улучшения, то можем считать, что массовый отбор по внешним признакам был эффективен. Однако этот тип отбора имеет существенные недостатки, так как мы не всегда по внешним признакам можем определить лучший генотип.

Индивидуальный отбор. Понастоящему революционным этапом в развитии селекции было открытие и введение в процесс создания сортов растений и пород животных индивидуального отбора. Это произошло в середине XIX в., когда знаменитый французский селекционер Ж. Вильморен изложил ос-

новные принципы этого типа отбора, главным из которых была оценка отбираемых растений или животных по потомству.

Вернемся к тому же примеру с полем люцерны. Отобрав из тысячи 50 лучших по внешним признакам растений, в случае индивидуального отбора мы не станем объединять их семена, а посеём в следующем году семена каждого из 50 растений отдельно и тем самым оценим по всем признакам каждое из отобранных растений по потомству. Таким образом оценивают генотип отобранного растения, а не только его фенотипические показатели. Если каждое отобранное из популяции по выдающимся показателям растение или животное сохраняет свои показатели и в потомстве, индивидуальный отбор продолжается и в последующих поколениях.

Преимущество индивидуального отбора над массовым заключается в точности оценки генотипа при анализе конкретных потомков. Массовый отбор может быть эффективен, когда особи выделяются по качественным, просто наследуемым признакам (белый или красный цветок, рогатое или безрогое животное). Но при отборе особей по количественным признакам, сложно наследуемым (число зерен в колосе пшеницы, жирность молока коровы), где нужна предельно точная оценка генотипа, как показала практика, наиболее эффективен индивидуальный отбор.

Комбинационная селекция. Использование индивидуального отбора открыло эру *комбинационной селекции*, где основным элементом является скрещивание форм, отличающихся по отдельным признакам или по их комплексам. Вслед за этим в расщепляющейся гибридной популяции в течение ряда поколений идет индивидуальный отбор рекомбинантных гомозигот с новыми сочетаниями генов.

Осознание и определение целей комбинационной селекции стало возможным только после переоткрытия законов Г. Менделя и разработки хромосомной теории наследственности Т. Моргана.

Рассмотрим этапы комбинационной селекции для самоопыляющихся растений, например для пшеницы.

Первый этап — подбор и скрещивание между собой двух форм и получение гибридов первого поколения.

Второй этап — оценка потомства от гибридов первого поколения, повторяющаяся до восьмого поколения.

Третий этап — отбор лучших потомков, их оценка и испытания на урожайность и другие признаки.

Заключительный этап — лучшее потомство становится новым сортом.

Почему ведется отбор до восьмого поколения? На этот вопрос отвечает схема, отражающая повышение уровня гомозиготности при близкородственных скрещиваниях (рис. 221). При самоопы-

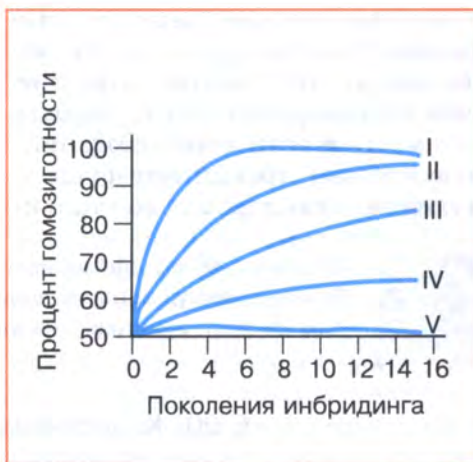


Рис. 221. Процент гомозиготных потомков при систематических скрещиваниях с разной степенью родства:

I — самооплодотворение; II — скрещивание между сибсами; III — скрещивание между двойными (и по матери, и по отцу) двоюродными сибсами; IV — скрещивание между двоюродными сибсами; V — скрещивание между троюродными сибсами

лении к 7—8-му поколениям достигается почти 100%-ный уровень гомозиготности. Конечная цель отбора во многих селекционных программах — получение максимально гомозиготных форм. Все этапы селекционного процесса, вплоть до создания сорта, занимают более 10 лет. Это длительная и трудоемкая работа, далеко не всегда заканчивающаяся успехом.

Для того чтобы новый сорт, порода или штамм стали достоянием практической деятельности человека, они должны пройти

серьезные государственные испытания. Для сравнения в эти испытания отбираются лучшие, уже используемые сорта, породы, штаммы, и если вновь созданные значительно превышают существующие стандарты, то только

после этого принимается решение об их внедрении в практику. Они получают названия или номера, селекционерам выдаются авторские свидетельства. На этом селекционный процесс заканчивается.



1. В каких случаях эффективен именно массовый отбор?
2. В чем преимущества индивидуального отбора над массовым?
3. Какова роль генетических знаний в практике селекции?

§ 90. Классические методы селекции

Явление гетерозиса, его использование в селекции. Еще в середине XVIII в. академик Российской Академии, знаменитый ботаник И. Кельрейтер обратил внимание на тот факт, что в отдельных случаях при скрещивании растений гибриды первого поколения значительно мощнее своих родительских форм. Затем Ч. Дарвин сделал заключение, что скрещивание растений во многих случаях сопровождается более мощным развитием гибридных организмов. Более высокая жизнеспособность, продуктивность гибридов первого поколения по сравнению со скрещиваемыми формами и выражает смысл явления *гетерозиса*. Гетерозис может возникать при скрещивании пород у животных, сортов и чистых линий у растений в пределах одного вида, т. е. при *внутривидовой гибридизации*. Известны случаи гетерозиса и при скрещиваниях отдаленных видов и родов растений и животных (так называемая *отда-*

ленная гибридизация). Классическим примером гетерозиса при неродственном скрещивании является мул, возникший в результате гибридизации осла и лошади. Это — сильное, выносливое животное, широко используемое в экстремальных условиях. Таким образом, явление гетерозиса как наследственное выражение эффектов гибридизации известно давно. Однако его использование в селекционном процессе началось сравнительно недавно — в 30-е гг. XX в.

Выше мы говорили, что результатом использования отбора, как массового, так и индивидуального, результатом комбинационной селекции являются сорта растений, породы животных. Открытие и понимание явления гетерозиса позволило определить новую категорию селекционного процесса — создание высокопродуктивных гибридов растений и животных.

Новый период в изучении явления гетерозиса начинается в

20-е гг. XX в. с работ американских генетиков Дж. Шелла, Е. Иста, Р. Хелла, Д. Джонса. В результате проведенных ими работ у кукурузы путем самоопыления были получены линии, отличающиеся от исходных растений популяции пониженной продуктивностью и жизнеспособностью, т. е. сильной депрессией. Но когда Шелл скрестил между собой депрессированные линии, то неожиданно получил очень мощные гибриды первого поколения, значительно превосходящие по всем параметрам продуктивности как исходные линии, так и сорта, из которых путем самоопыления были получены эти линии. С работ Шелла и началось широкое использование явления гетерозиса в селекционном процессе.

Чем объясняется явление гетерозиса, т. е. мощность гибридов, с генетической точки зрения? Генетики предложили для его объяснения несколько гипотез. Наиболее распространенными являются две.

Гипотеза доминирования разработана американским генетиком Джонсом. В ее основе лежит признание благоприятно действующих доминантных генов:

$P \ AAbbCCdd \times aaBBccDD$

$F_1 \quad AaBbCcDd$

Если у скрещиваемых форм имеется всего по два доминантных благоприятно действующих гена, то у гибрида их четыре, независимо от того, в гомозиготном

или гетерозиготном состоянии они находятся. Это, по мнению сторонников этой гипотезы, и определяет гетерозис гибрида, т. е. его преимущества перед исходными формами.

Гипотеза сверхдоминирования предложена американскими генетиками Шеллом и Истом. В ее основе лежит признание того, что гетерозиготное состояние по одному или многим генам дает преимущество перед гомозиготами по одному или многим генам. Схема, иллюстрирующая гипотезу сверхдоминирования по одному гену, довольно проста. Она свидетельствует о том, что гетерозиготное состояние по гену *Aa* имеет преимущества в синтезе контролируемого геном продукта перед гомозиготами по аллелям этого гена (*AA* и *aa*).

Имеется и целый ряд других гипотез гетерозиса. Наиболее интересную из них — *гипотезу компенсационного комплекса генов* предложил отечественный генетик В. А. Струнников.

Ее суть сводится к тому, что, если возникают мутации, сильно понижающие жизнеспособность и продуктивность организма, при отборе у гомозигот формируется компенсационный комплекс генов, в значительной степени нейтрализующий вредное действие мутаций. Если затем такую мутантную форму скрестить с нормальной без мутаций и тем самым перевести мутацию в гетерозиготное состояние, т. е. нейтрализовать ее действие нормальным аллелем, то сложившийся по от-



Рис. 222. Типы гибридов у кукурузы

ношению к мутации компенсационный комплекс в гибридном организме будет «работать» на гетерозис.

Вернемся к селекционному процессу создания высокопродуктивных гетерозисных гибридов. Он состоит из ряда этапов. Кратко рассмотрим их на примере кукурузы.

На первом этапе проводится многократное самоопыление многих растений того или иного сорта и получение в результате *инбредных линий*, т. е. линий, гомозиготных по подавляющему числу генов.

На втором этапе идет оценка полученных в результате самоопыления линий по их *комбинационной способности*, которая выражает способность линии давать при скрещивании с другой линией гетерозисных гибридов. При этом выделяют общую и специфическую комбинационную способность линий. Под *общей комбинационной способностью* линий понимают средний уровень гетерозиса, который показывает линия при скрещивании со многими другими линиями. Под *специфической комбинационной способностью* понимают тот уровень гетерозиса, который дает линия при скрещивании с другой конкретной линией.

После получения инбредных линий, их оценки на общую и специфическую комбинационную способность можно приступать к следующему этапу — получению гибридов.

У растений, где использование гетерозиса поставлено на технологическую основу, различают следующие типы гибридов (рис. 222). Названия *простой*,

тройной, двойной являются условными, взятыми из практики семеноводства, и отражают лишь число входящих компонент при скрещивании на этапе получения гибридных семян, которые идут на производственные посевы. Тройные и двойные гибриды получают в два этапа: 1) получение простого гибрида; 2) использование простого гибрида в качестве материнской формы для тройного или двойного, в качестве отцовских форм которых выступают линия и простой гибрид соответственно.

В производственных посевах используют только гибридные семена первого поколения, полученные на материнских формах простого, тройного или двойного гибридов.

Применение цитоплазматической мужской стерильности. Возникает вопрос, как получить гибридные семена у обоеполых и самоопыляемых растений, таких, например, как кукуруза, сахарная свекла, рис, томат и др. В этих случаях избежать самоопыления возможно только двумя путями: на материнских формах удалить ручную мужские элементы цветка, продуцирующие пыльцу, либо сделать мужские соцветия стерильными. Первый путь очень трудоемок, поэтому генетики начали поиск систем, определяющих мужскую стерильность растений.

В 1922 г. ученик Н. И. Вавилова, отечественный селекционер и генетик М. И. Хаджинов нашел в посевах кукурузы расте-



Михаил Иванович Хаджинов (1899—1989) — отечественный генетик, растениевод, селекционер. Основные труды посвящены разработке теоретических основ селекции и генетике кукурузы. Одним из первых открыл явление цитоплазматической мужской стерильности и использовал его в практике

ния с мужской стерильностью. Это явление затем было детально изучено генетически, выявлены разные типы мужской стерильности. Один из них — цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) — был предложен и широко использован для получения гибридных семян у кукурузы, а затем и у многих других видов (см. § 39).

Схема использования ЦМС в селекции разработана в 30-х годах XX в. М. Родсом. Этот тип мужской стерильности характеризуется тем, что только взаимодействие особого типа цитоплазмы (*S*) и рецессивных генов ядра (*rf*) обуславливает мужскую стерильность (рис. 223, 224).

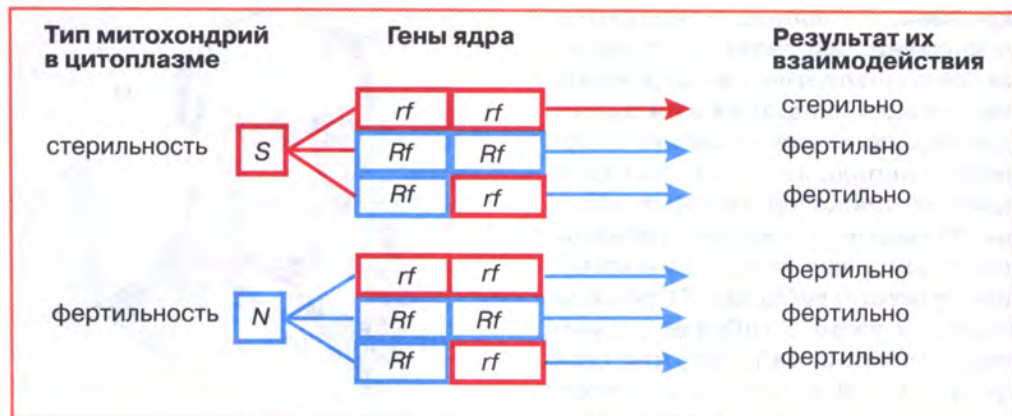


Рис. 223. Наследование цитоплазматической мужской стерильности.

ЦМС определяется взаимодействием цитоплазмы и ядерных генов. Различают стерильную (S) и фертильную (N) цитоплазмы. Рецессивный аллель *rf* в гомозиготе на фоне стерильной цитоплазмы вызывает мужскую стерильность. Все остальные комбинации ядерных генов и типов цитоплазмы приводят к появлению фертильных растений, т. е. растений, способных продуцировать пыльцу

В практике используют лишь гибридные семена первого поколения от скрещивания двух линий, простого гибрида и линии или двух простых гибридов. Второе и последующие поколения в производственных посевах не используют, так как гибриды расщепляются на исходные формы и эффект гетерозиса исчезает. В связи с этим при использовании гетерозиса у растений организованы специальные семеноводческие хозяйства, где получают только семена первого поколения и продают их производителям сельскохозяйственной продукции. Так как урожайность гетерозисных гибридов значительно (на 20—30%) выше урожайности сортов, то затраты на семеноводство гибридных семян с лихвой

окупаются. Внедрение гетерозисных гибридов кукурузы, по оценке американских специалистов, принесло чистый доход, исчисляемый сотнями миллиардов долларов. В растениеводстве гетерозис широко используют у кукурузы, сорго, сахарной свеклы, риса, томатов и других видов.

В животноводстве гетерозис с большим экономическим эффектом используют в птицеводстве, свиноводстве, мясном скотоводстве, шелководстве (тутовый шелкопряд).

Открытие явления гетерозиса было крупнейшим событием в генетике и селекционной практике.

Полиплоидия и отдаленная гибридизация в селекции растений. Как вы знаете, виды, у ко-

торых число хромосом кратно основному числу (n), называют *полиплоидами*. Многие виды растений, введенные в культуру, — полиплоиды. Среди покрытосеменных растений доля полиплоидов составляет 30—35%, причем у злаковых трав она равна почти 70%. Из культурных злаков к полиплоидам относятся пшеница и овес. Основное число хромосом n для пшеницы, овса, ржи равно 7.

Твердая пшеница имеет 28 хромосом, т. е. является тетраплоидом. Мягкая пшеница, наша основная продовольственная культура, имеет 42 хромосомы, т. е. является гексаплоидом. К полиплоидам относят и многие другие виды культурных растений: хлопчатник, люцерну, табак и др.

Полиплоидные формы растений делят на два типа. Виды, у которых кратно умножен один и тот же геном, называют автополиплоидами. Например, у диплоидной ржи набор хромосом равен 14 (RR). Разработаны методы умножения числа хромосом. Довольно легко можно получить

формы ржи с 28 ($RRRR$) хромосомами, они и представляют собой типичные автополиплоиды (см. § 38).

Если в результате отдаленной межвидовой или межродовой гибридизации в одном организме объединяются разные геномы, а потом кратно умножаются, то такие полиплоиды называют аллополиплоидами. Твердая и мягкая пшеницы являются естественными аллополиплоидами: твердая пшеница содержит геномы $AABB$ ($2n = 28$), мягкая — $AABBDD$ ($2n = 42$). Ниже приведена схема получения межродового аллополиплоида злаковых растений (рис. 225).

Причина стерильности отдаленных гибридов — *отсутствие парности гомологичных хромосом*. Необходимо вспомнить процесс мейоза: при нормальном протекании конъюгации гомологичных хромосом в профазе их последующее расхождение и образование гаплоидных мужских и женских гамет осуществляются, как правило, без отклонений. Поскольку у межродовых гибридов из пары гомологичных хро-

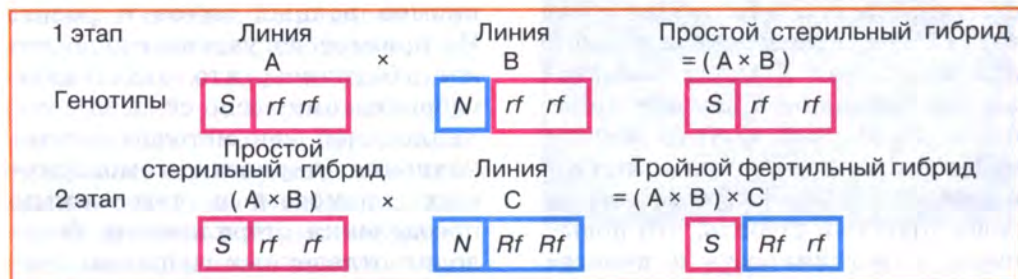


Рис. 224. Схема получения тройных гибридов с использованием ЦМС

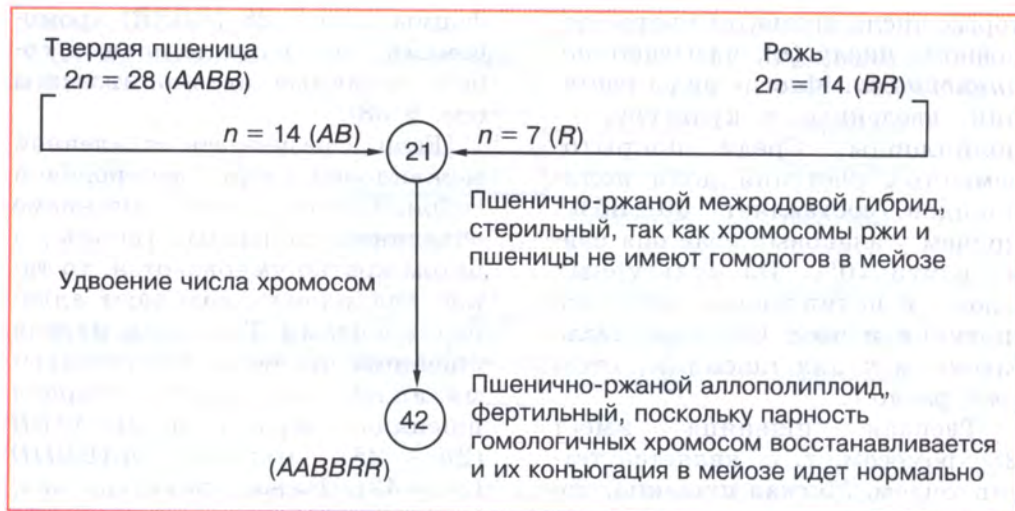


Рис. 225. Схема получения межвидового аллополиплоида злаковых растений

мосом присутствует только одна, то процесс конъюгации и все последующие этапы нарушаются, что приводит к образованию нежизнеспособных мужских и женских гамет, а тем самым и к стерильности отдаленных гибридов.

Выше мы привели схему экспериментального получения 42-хромосомного тритикале — нового, созданного человеком вида злаковых растений, сочетающего в названии родовые названия пшеницы и ржи (тритикум и секале). Чем полезна полиплоидия для селекции? У многих полиплоидов изменяются важные признаки. Например, у тетраплоидной ржи по сравнению с диплоидной более крупные семена и более прочный стебель, что повышает ее устойчивость к полеганию. У полиплоидов декоративных и плодовых растений увели-

чиваются размеры цветков и плодов, меняется их окраска и т. д.

Сегодня широко возделывают полиплоидные сорта ржи. На рисунке 226 показаны семена полиплоидной и диплоидной ржи. Видно, что у первой они значительно крупнее. Вследствие этого масса 1000 семян выше на 15—20%, что влечет за собой значительное повышение урожайности.

Отдаленная гибридизация, или скрещивание между собой организмов разных видов и родов. На примере получения тритикале мы убедились, что отдаленная гибридизация тесно связана с полиплоидией как методом восстановления парности гомологичных хромосом и тем самым преодоления стерильности, бесплодия отдаленных гибридов. Этому предшествовал классический эксперимент ближайшего учени-



Георгий Дмитриевич Карпеченко (1899—1942) — известный цитогенетик. Основные научные исследования посвящены проблемам межродовой гибридизации. Разработал способ получения плодовых отдаленных гибридов методом амфилоидии. Создатель знаменитых редечно-капустных гибридов, явившихся экспериментальной моделью возникновения в природе новых полиплоидных видов. Выяснил причины бесплодия отдаленных гибридов и определил механизмы восстановления их плодovitости

ка Н. И. Вавилова — Г. Д. Карпеченко. Он получил гибрид между капустой и редькой и, убедившись в его стерильности, выделил форму этого гибрида с удвоенным числом хромосом, которая оказалась плодовой и была названа *рафанобрассикой* (рис. 227). Г. Д. Карпеченко удалось впервые четко продемонстрировать применение полиплоидии в отдаленной гибридизации для получения плодовых форм. Это имеет огромное значение как для селекции, так и для понимания эволюции.

Получение в процессе отдаленной гибридизации новых форм значительно расширяет возможности селекции. Отечественные ученые внесли большой вклад в разработку проблем полиплоидии и отдаленной гибридизации. Среди них Н. И. Вавилов, Г. Д. Карпеченко, В. Е. Писарев, Г. К. Мейстер, А. И. Державин, Н. В. Цицин и многие другие.

Полиплоидия и отдаленная гибридизация у животных, по причине их раздельнополости, встречаются значительно реже, чем у растений.

Экспериментальный мутагенез и его значение для селекции. Впервые (1925) возможность экспериментального получения мутаций была показана в работах отечественных микробиологов Г. А. Надсона и Г. С. Филиппова, которые отметили, что после воздействия «лучей радия» на низшие грибы повышается частота и спектр наследственной изменчивости.

Американские генетики Г. Мёллер и Л. Стадлер неза-



Рис. 226. Размеры зерна у диплоидной ржи $2n$ (слева) и тетраплоидной — $4n$ (справа)

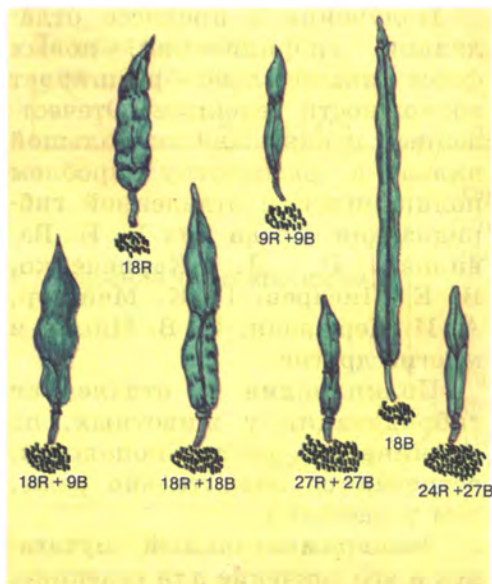


Рис. 227. Получение межродового плодового гибрида (RB) при скрещивании редьки (R) с капустой (B)

висимо друг от друга в 1927 г. показали эффективность воздействия рентгеновских лучей для получения мутаций у дрозофилы и ячменя.

В начале 30-х годов XX в. советские генетики В. В. Сахаров, М. Е. Лобашев, С. М. Гершензон, И. А. Рапопорт открыли химический мутагенез. В 40-х годах появились такие мощные химические мутагены, как этиленимин, открытый И. А. Рапопортом в нашей стране, и азотистый иприт, открытый Ш. Ауэрбах и Дж. Робсоном в Англии. В дальнейшем арсенал средств как радиационного, так и химического мутагенеза быстро попол-

нялся, и селекционеры получили эффективную возможность получать новые наследственные изменения — мутации.

Полученные при экспериментальном воздействии мутации могут представлять собой ценный материал для селекции микроорганизмов, растений, в ряде случаев и животных, так как по отдельным показателям мутанты значительно превосходят исходные формы. Так, под руководством известного генетика С. И. Алиханяна в нашей стране в результате обработки плесневых грибов мутагенами физической и химической природы были получены новые продуценты антибиотиков, в 1000 раз более эффективные, чем исходные формы.

В Институте цитологии и генетики (г. Новосибирск) методом химического мутагенеза



Рис. 228. Противовирусные препараты рибонуклеаза, иммозимаза, эндонуклеаза

Р. И. Салганик и З. И. Панфилова получили мутантный штамм бактерий — суперпродукцент эндонуклеазы, важного фермента с противовирусными свойствами (рис. 228). Продукция эндонуклеазы мутантным штаммом была в 100 раз больше, чем исходным штаммом.

Успешно методы мутагенеза используют и в селекции растений. Сейчас в мире создано более тысячи сортов, ведущих родословную от отдельных мутантных растений, полученных после воздействия ионизирующих излучений или химических веществ (рис. 229). Известный сорт яровой пшеницы «Новосибирская 67» (рис. 230) был получен в Институте цитологии и генетики совместно с селекционерами Сибирского отделения Российской академии сельскохозяйственных наук после обработки семян исходного сорта «Новосибирская 7» рентгеновскими лучами. Методом мутагенеза получен и известный на Украине сорт озимой пшеницы «Киянка». Оба названных сорта обладают короткой и прочной соломиной, что предохраняет растения от полегания в период уборки.



Рис. 229. Новый крупноплодный сорт облепихи

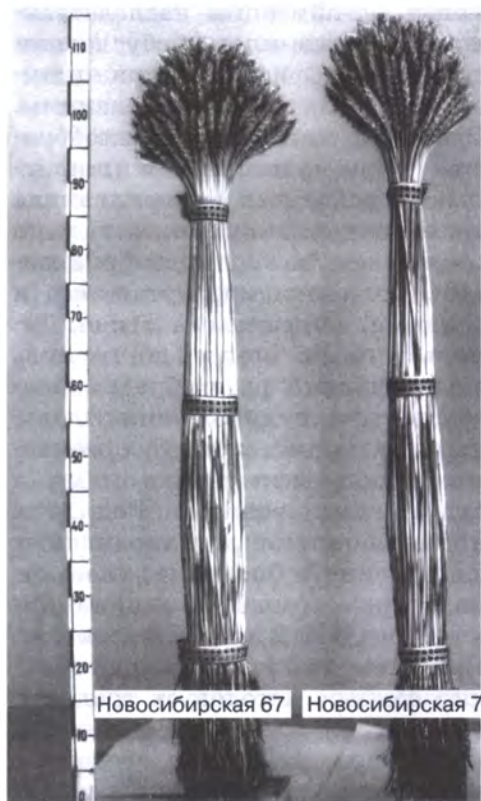


Рис. 230. Мутантный сорт яровой пшеницы «Новосибирская 67» превосходит исходный сорт «Новосибирская 7» по устойчивости к полеганию, урожайности и хлебопекарным свойствам зерна



1. Дайте определение гетерозиса. В каких случаях он возникает?
2. Как генетики объясняют явление гетерозиса?
3. Что такое инбредные линии? Каков механизм их получения?
4. Как на практике используют явление цитоплазматической мужской стерильности?
5. Как используют полиплоидию в селекции?
6. Приведите примеры отдаленной гибридизации. Что она дает практике сельского хозяйства?

§ 91. Использование новейших методов биологии в селекции

Бурное развитие новых методов исследований в генетике, расширение и углубление наших представлений о структуре и законах организации наследственного аппарата клетки обусловили создание и разработку принципиально новых методов селекции. Раньше генетическое разнообразие форм растений и животных — исходного материала для селекции — экспериментально создавалось методами гибридизации, полиплоидии, мутагенеза и другими, описанными выше. Теперь ученые могут достигнуть еще большего разнообразия благодаря манипулированию отдельными клетками живого организма, отдельными хромосомами и отдельными генами. Родились новые понятия и направления современной биологии: клеточная, хромосомная и генная инженерии, клеточная селекция. При этом принципиальное отличие данных методов от традиционно используемых в селекции, например мутагенеза, состоит в целенаправленном, а не случай-

ном расширении границ изменчивости генотипа, в планируемом разнообразии исходного материала для селекции. Наибольшее применение эти современные методы получили в селекции растений.

Клеточная инженерия и клеточная селекция основаны на применении методов культивирования изолированных тканей и клеток в условиях *in vitro* (в стерильных условиях, в пробирке). Показано, что фрагменты тканей и отдельные клетки растений могут расти на искусственных питательных средах, содержащих минеральные соли, витамины, фитогормоны и другие компоненты. Это означает, что можно создавать такие экспериментальные (искусственные) условия, когда в изолированных от организмов тканях и клетках поддерживается деление и рост клеток. Более того, отдельные растительные клетки в таких условиях тотипотентны, т. е. способны к регенерации (восстановлению) полноценных растений. Эту способ-

ность используют во многих современных биотехнологических процессах, в том числе позволяющих получать новый исходный материал для селекции и ускорять создание сортов растений.

Клеточная инженерия связана с получением гибридных растений в результате слияния соматических клеток, т. е. с созданием гибридов в обход полового процесса. С этой целью у соматических клеток с помощью ферментов удаляют клеточную стенку, в результате чего образуются *протопласты*, окруженные только плазмалеммой. При определенных условиях протопласты, полученные от разных растений, легко сливаются между собой, образуя гибридные протопласты. У таких гибридных протопластов вновь синтезируется клеточная стенка. Таким образом возникает гибридная клетка, способная делиться и регенерировать в целое растение. Такой метод получения гибридных растений применяют в случаях, когда разные виды не скрещиваются между собой. Например, с помощью слияния протопластов были получены соматические гибриды картофеля, объединяющие геномы культурного томата и дикорастущих видов картофеля.

С помощью клеточной селекции можно проводить отбор клеток определенного типа с использованием для их культивирования *селективных сред*.

Если необходимо, например, получить солеустойчивые растения, то составляется специаль-

ная питательная среда для культивирования клеток растений с повышенным содержанием солей (например, NaCl) и на эти среды в чашках Петри высеваются тысячи растительных клеток. Большинство таких клеток, не выдерживая высокие концентрации солей, гибнет, но отдельные выживают, и из них, как наиболее солеустойчивых, могут регенерировать целые растения. Это один из примеров селекции на клеточном уровне, когда отбору подвергаются не растения, а клетки, из которых потом воспроизводятся растения. Преимущества клеточной селекции очевидны, так как в объеме одной чашки Петри можно поместить тысячи клеток. Это во много раз повышает возможности отбора.

Новейшим методом клеточной селекции у растений, уже давшим огромный эффект, является *метод гаплоидов*. Напомним, что гаплоидами называют организмы с уменьшенным вдвое числом хромосом, у которых в ядрах клеток из каждой пары гомологичных хромосом, характерных для диплоидов, присутствует только одна хромосома. Например, если у кукурузы диплоидные растения имеют 20 хромосом, то гаплоидные — всего 10 хромосом. Гаметы, в том числе и мужские (пыльцевые зерна), имеют гаплоидный набор хромосом. Этот факт и был использован для получения гаплоидных растений.

Сейчас разработан метод проращивания пыльцевых зерен на

искусственных питательных средах в пробирках и технология получения из них полноценных гаплоидных растений. Какое это имеет отношение к селекции? Чтобы ответить на этот вопрос, придется вспомнить метод комбинационной селекции. В его основе лежит гибридизация, в результате которой получают гетерозиготные организмы, а затем длительная гомозиготизация до восьмого поколения, т. е. получение стабильных нерасщепляющихся форм. На создание сорта таким методом уходит более 10 лет. С помощью гаплоидов этот срок можно сократить в 2 раза. Для этого получают гибриды, берут из них пыльцу, на питательных средах в пробирках регенерируют из нее гаплоидные растения, а затем удваивают у них число хромосом и получают полностью гомозиготные диплоидные растения.

Так как мы берем пыльцу из гибридных растений и получаем через гаплоидные растения сразу гомозиготные диплоидные, то остается только оценить их и затем размножить лучшие.

Хромосомная инженерия. В настоящее время, используя методы хромосомной инженерии, возможно заместить отдельные хромосомы или добавить новые. Известно, что в клетках каждого диплоидного организма имеются пары гомологичных хромосом. Такой организм называют *дисомиком*. Если в какой-либо паре хромосом оставить одну гомологичную хромосому, то получа-

ется *моносомик*. При добавлении третьей гомологичной хромосомы возникает *трисомик*, а если убрать из генома одну пару гомологичных хромосом, возникает *нуллисомик*.

Такие манипуляции с хромосомами дают возможность заменять одну или обе гомологичные хромосомы, допустим, одного сорта пшеницы на ту же пару хромосом, но из другого сорта. Что это дает селекционеру? Тем самым он может один признак, который ему кажется слабым у данного сорта (например, качество зерна или устойчивость сорта к болезням), заменить на этот же, но более сильный признак из другого сорта. Таким образом, он приближается к созданию «идеального» сорта, у которого все полезные признаки (качества) будут выражены в максимальной степени.

Эту же цель преследует и метод замены отдельных хромосом одного вида (например, пшеницы) на хромосомы другого вида, близкого по своему происхождению (например, ржи). В научной литературе принято вместо слов «замена хромосом» употреблять выражение «замещение хромосом». Поэтому полученные таким путем формы называют *замещенными линиями*.

Другой методический прием состоит во введении (внедрении) в геном определенного вида или сорта какой-либо дополнительной пары хромосом другого вида растений, которые определяют развитие признака, отсутствующ-

щего у первого вида. Если такое введение пары дополнительных хромосом удастся осуществить, то полученные формы называют *дополненными линиями*.

Генная инженерия. Методами генной инженерии (см. § 19) можно осуществить искусственный перенос нужных генов от одного вида живых организмов (бактерий, животных, растений) к другому виду, часто очень далекому по своему происхождению. Чтобы осуществить перенос генов (*трансгенез*), необходимо выполнить следующие сложные операции:

- выделение из клеток бактерий, животных или растений тех генов, которые намечены для переноса. Иногда эту операцию заменяют искусственным синтезом нужных генов, если таковой оказывается возможным;

- создание специальных генетических конструкций (векторов), в составе которых намеченные гены будут внедряться в геном другого вида. Такие конструкции, кроме самого гена, должны содержать все необходимое для управления его работой (промоторы, терминаторы) и гены-«репортеры», которые будут сообщать, что перенос успешно осуществлен;

- внедрение генетических векторов сначала в клетку, а затем в геном другого вида и выращивание измененных клеток в целые организмы (регенерация).

Растения и животные, геном которых изменен в результате таких генно-инженерных опера-

ций, получили название трансгенных растений или животных (см. § 45).

Для более наглядного представления рассмотрим пример, в котором ученым из разных стран, в том числе и нашей, удалось с помощью генно-инженерных методов создать ценные для селекции новые формы растений.

В природе существует бактерия *Bacillus thuringiensis*, которая вырабатывает белок, называемый δ -эндотоксином. Свое название он получил потому, что при попадании этой бактерии в желудок насекомых — вредителей сельскохозяйственных растений этот белок вызывает лизис (разрушение) стенки желудка и гибель насекомого-вредителя. Это свойство белка генные инженеры решили использовать для создания форм полезных сельскохозяйственных растений, устойчивых к насекомым-вредителям. Они выделили из бактериальной ДНК ген, кодирующий белок δ -эндотоксин (рис. 231). Далее ген был встроен в состав природных генетических векторов — Ti-плазмид, присутствующих в клетках почвенной бактерии *Agrobacterium tumefaciens*. Этой бактерией были заражены кусочки растительной ткани, выращиваемой на питательной среде. Через некоторое время плазмиды, несущие ген белка-токсина, внедрились в растительные клетки, а затем ген вошел в ДНК растений. О том, что этот процесс прошел успешно, сообщил специальный ген-«репор-

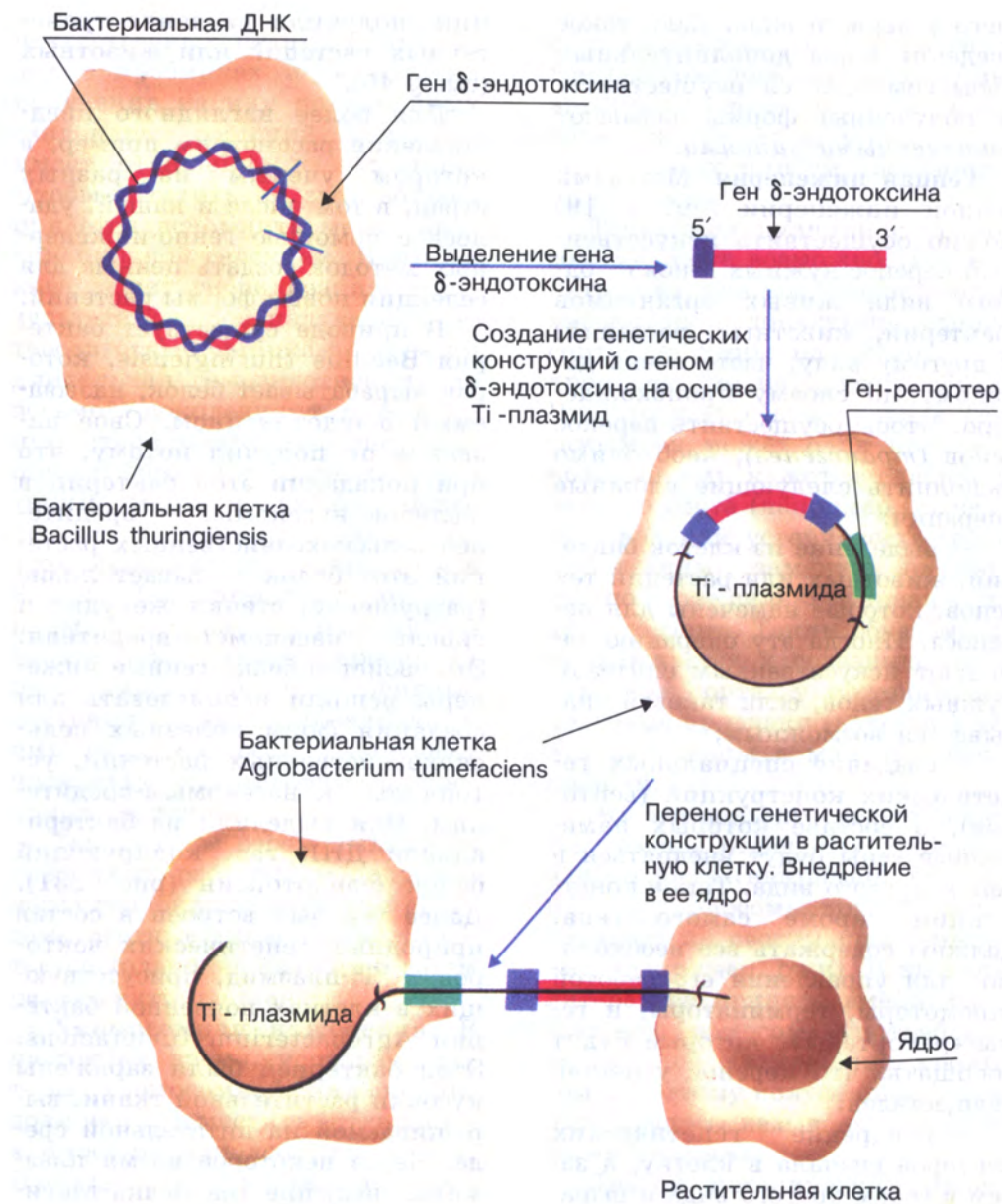


Рис. 231. Схема создания трансгенных растений

тер», также искусственным путем введенный в состав Ti-плазмид. Затем кусочки растительной ткани перенесли на питательную среду другого состава, которая обеспечивает рост и развитие полноценных растений. В конце концов такие растения были выращены, и оказалось, что если на их листья попадают личинки насекомых-вредителей, то, попробовав растительной ткани с белком-токсином, личинки погибают (рис. 232). Важно, что белок-токсин оказался губительным только для насекомых и совершенно безвреден для человека и сельскохозяйственных животных. Описанным выше путем к настоящему моменту удалось получить формы картофеля, томатов, табака, устойчивые к разнообразным сельскохозяйственным вредителям. Это одно из первых достижений генной инженерии растений в практической селекции.

Методы селекции животных. Мощное развитие селекции животных за последние десятилетия привело к появлению замечательных пород. Продуктивность молочного скота у некоторых пород достигла более 10 тыс. кг на корову. Новый сибирский тип российской мясо-шерстной породы овец отличается высокой мясной и шерстной продуктивностью. Средняя масса племенных баранов составляет 110—130 кг, средний настриг шерсти в чистом волокне — 6—8 кг. Лучшие породы кур дают по 400 яиц в год на несушку, а бройлерные цыплята достигают массы 2,5—3,0 кг



Рис. 232. Биологическая проба: *вверху* — гибель личинок вредителя, питающихся листьями трансгенного растения; *внизу* — листья обычных растений съедены личинками полностью

за семь недель. Примеры достижений селекции можно перечислять очень долго. Однако нас больше интересует вопрос, какие новые методы селекции используют для совершенствования животных. Таких методов много; остановимся на некоторых из них.

Селекция животных — это сложный и длительный процесс, включающий такие элементы, как отбор производителей и маточного поголовья сначала по их родословной, развитию, здоровью, экстерьеру и продуктивности. Такой отбор получил назва-

ние отбора по фенотипу. Особое внимание уделяется отбору производителей, так как известно, что улучшение породы на 75% зависит от качества производителей и только на 25% — от качества маточного поголовья. От отобранных по фенотипу производителей создаются большие запасы замороженной спермы, которая сначала используется на относительно небольшом поголовье маток. Эта процедура называется испытанием производителя. После получения первых данных о продуктивности потомков производитель оценивается «по качеству потомства», или по генотипу.

Только после оценки производителя по генотипу и присвоения его генотипу категории «улучшатель» принимается решение о дальнейшем широком использовании банка замороженной спермы. Таким образом, только приблизительно 2% производителей оставляется для племенного использования. Методы гормональной суперовуляции и трансплантации позволяют получать от лучших коров десятки зигот в год и выращивать их в коровах, имеющих более низкую племенную ценность. Вся система увеличения числа породистых коров управляется из единого информационного центра. Такая широкомасштабная селекция позволяет повышать продуктивность породы на 1—2% в год. Это очень высокий показатель для таких медленно размножающихся животных, как крупный рогатый скот.

Успехи селекции. Наше благополучие напрямую связано с уровнем развития и эффективностью селекции, что и определяет ее особую значимость для человечества.

Хотя человек и освоил под сельское хозяйство всего 10% суши нашей планеты, но увеличить значительно долю пахотных земель в настоящее время невозможно, так как все доступные на сегодня резервы пригодных для сельского хозяйства земель фактически исчерпаны.

Остается одно — значительно увеличить отдачу используемых земель, резко повысить продуктивность растений и животных. И в этом деле селекция приобретает особое значение, так как именно она создает потенциал продуктивности растений и животных.

За предшествующие 100 лет в деле улучшения растений и животных селекция сделала поразительные успехи. Например, урожайность зерновых культур за это время повысилась почти на порядок. Сегодня во многих развитых странах получают рекордные урожаи (100 ц/га) пшеницы, риса, кукурузы.

Считается, что конечный результат в растениеводстве на 50% зависит от уровня урожайности сорта, на такую же величину — от совершенства технологии земледелия и возделывания растений.

Столь же внушительные результаты получены и в животноводстве. Естественно, что и в

животноводстве, кроме свойств породы, большую роль играет технология содержания и кормления животных. Однако как у растений, так и у животных определяющей компонентой конечной продуктивности является биологический потенциал сортов и пород, созданный в процессе селекции.

В качестве иллюстрации рассмотрим очень распространенную культуру — картофель. Сегодня созданы и возделываются многочисленные его сорта. Урожайность картофеля очень колеблется по зонам, странам, но в среднем составляет 250 ц/га. Однако селекционеры постоянно выпускают в производство все новые сорта. По новым сортам картофеля зарегистрирован рекордный урожай почти в 1000 ц/га, т. е. в 4 раза выше среднего по возделываемым сортам.

Сходная картина наблюдается и по другим культурам. Сравнение средних и рекордных урожаев свидетельствует лишь о тех резервах, которые заложены в новых сортах и которые могут быть реализованы при совершенствовании технологий возделывания растений. Это свидетельствует и о том, что селекция имеет огромные перспективы в деле наращивания продовольственного потенциала.

Успехи биотехнологии впечатляют: ученые могут, например, разделить эмбрион коровы в стадии 16—32 клеток на несколько частей. И из каждой такой части эмбриона у приемной матери мо-



Алексей Павлович Шехурдин (1886—1951). Основные научные исследования посвящены селекции зерновых культур. Первым в нашей стране применил межвидовую и межродовую гибридизацию

жет развиваться полноценный теленок (рис. 233).

Селекционер — это прежде всего ученый, в совершенстве владеющий знаниями генетики, систематики, физиологии и многих других наук. Кроме того,



Рис. 233. Корова-донор и шесть телят, полученных из одного разделенного эмбриона



Павел Пантелеймонович Лукьяненко (1901—1973) — отечественный селекционер и растениевод. Разрабатывал теоретические основы и методы селекции зерновых культур. Вывел и передал в Госсортиспытание 48 сортов пшеницы. Международную известность получили его сорта «Безостая I», «Аврора» и др.



Михаил Федорович Иванов (1871—1935). Основные научные работы посвящены племенному делу, селекции и акклиматизации животных. В частности, разработал научно обоснованную методику по выведению асканийской породы тонкорунных овец и украинской степной белой породы свиней

это, образно говоря, художник, создающий вначале абстрактный образ будущего сорта растений или породы животных и только после этого приступающий к его реальному воплощению. Сочетание таких двух качеств в одном человеке является довольно редким явлением, поэтому выдающихся селекционеров, создавших лучшие сорта растений или породы животных, знают повсеместно. Наиболее известные совет-

ские селекционеры-растениеводы: А. П. Шехурдин и В. Н. Мамонтова — по яровой пшенице, П. П. Лукьяненко и В. Н. Ремесло — по озимой пшенице, М. И. Хаджинов и Г. С. Галеев — по кукурузе, В. С. Пустовойт — по подсолнечнику и др. Известны советские селекционеры-животноводы: М. Ф. Иванов, Н. С. Батулин, В. А. Струнников и многие другие.



1. Какие перспективы открываются в селекции в связи с применением методов клеточной и хромосомной инженерии?
2. Расскажите о методах клеточной инженерии. Какие результаты были получены при их применении?
3. Перечислите основные операции, проводимые с клетками микроорганизмов, растений и животных, осуществляемые в генной инженерии. К каким результатам приводит такая работа?

ОРГАНИЗМЫ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

Глава XV

ОРГАНИЗМЫ И ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА.
ОДНОВИДОВЫЕ СИСТЕМЫ

§ 92. Взаимоотношения организма и среды

Организм (особь, индивидуум) как функциональное целое контактирует с другими организмами и тем или иным способом откликается на внешний мир и воздействует на него. Можно говорить, что у каждой особи есть *окружающая среда* — совокупность разнообразных внешних элементов (других индивидуумов, света, почвы, осадков и т. п.), которые воздействуют на отдельные организмы или на их сообщества.

Взаимоотношения особей с окружающей их средой изучает *экология*, которая также исследует закономерности организации, функционирования и развития разнообразных *экологических систем*, включающих в себя как живые организмы, так и другие компоненты. Название этой науке в 1866 г. дал знаменитый немецкий биолог Эрнст Геккель, который определил ее как «общую науку об отношениях организмов с окружающей средой». Развитие экологии (особенно в XX в.) привело не только к накоплению огромных и разнообразных массивов данных, но и к ее выходу за пределы биологии.

Экологические факторы и закон толерантности. Все факторы среды, которые тем или иным образом определяют возможности существования и размножения каких-либо особей или их групп, называют *экологическими*. Ясно, что для различных живых существ и в разных условиях значимость тех или иных факторов меняется. К числу основных экологических факторов принадлежат солнечная радиация, температура, количество выпадающих осадков и влажность воздуха, давление, состав вод, почв и горных пород. Все эти факторы, прямо не связанные с жизнедеятельностью других живых существ, называют *абиотическими*. Но для многих важно взаимодействие с какими-то иными живыми организмами, т. е. с *биотическими факторами*. Сегодня можно смело выделить в качестве самостоятельной группы *антропогенные факторы*, т. е. те воздействия со стороны человека, которые приводят к изменению образа жизни, численности, жизнеспособности других организмов.

Каждая особь приспособлена к существованию в каких-то пре-

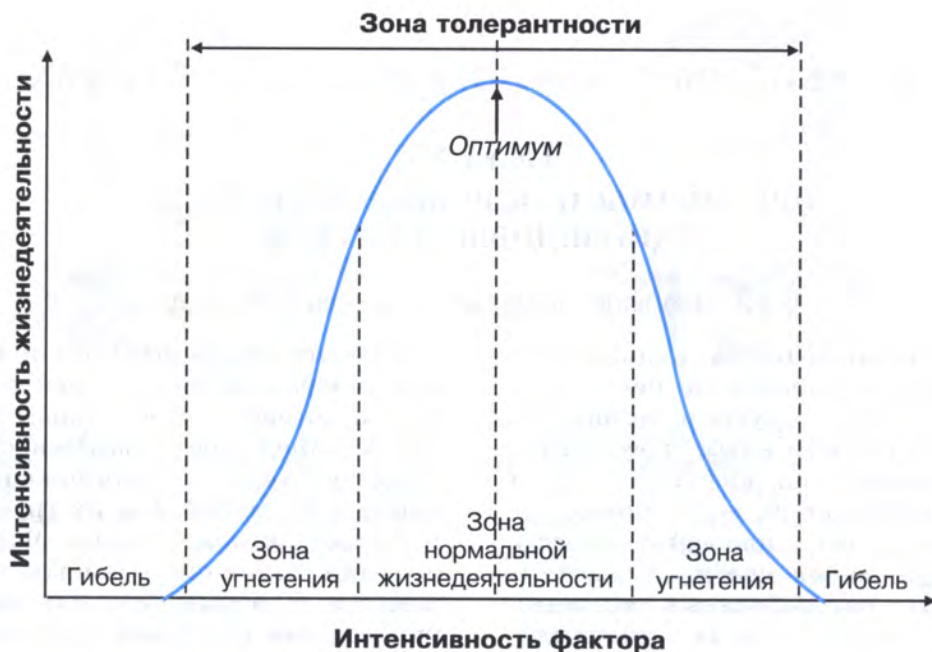


Рис. 234. Зона толерантности и положение оптимума

делах изменений того или иного фактора. Эту зависимость часто можно изобразить в виде графика (рис. 234), на котором на оси абсцисс показано изменение фактора (например, температуры), а по оси ординат охарактеризовано «самочувствие» особи. Когда сочетание этих факторов удачно, то говорят, что условия *оптимальны*. Если же особь (или особи) живет у самого предела возможного, то такие условия называют *пессимальными*. Способность организмов переживать отклонения факторов от оптимальных обозначают как *толерантность*. Если значение хотя бы одного фактора резко отличается от допустимого, то это приводит либо к

гибели особи, либо к резкому снижению ее жизнеспособности. Такие факторы называют *лимитирующими*.

В экологии этот эффект известен как *закон толерантности*: даже единственный фактор за пределами области своего оптимума приводит к снижению жизнеспособности особи и к ее возможной гибели. Первый вариант этого заключения принадлежит немецкому химику Юстусу Либиху, показавшему, что урожай зависит от недостающего вещества (*правило минимума*). Современная же трактовка закона дана американским экологом Виктором Шелфордом, подчеркнувшим лимитиру-

ющее влияние не только минимальных, но и максимальных значений.

Вы, конечно, понимаете, что действительные взаимоотношения организма и среды крайне сложны и определяются взаимодействием огромного количества факторов. Кроме того, их роль может меняться не только на протяжении онтогенеза, но даже и в течение суток. Однако можно выделить несколько ведущих факторов и исследовать их.

Солнечная радиация — один из главнейших факторов. Он связан с общим количеством солнечной энергии, поступающей на какой-то участок поверхности Земли. Наиболее важно это для фотосинтезирующих растений. Кроме того, этот фактор значительно влияет на характер распределения некоторых других факторов (температуры, осадков). До живых существ доходит только часть солнечного излучения с длинами волн от 0,29 до 3 мкм. Ультрафиолетовые лучи с длиной волны короче 0,29 мкм губительны для большинства живых организмов, но, к счастью, они поглощаются озоновым слоем стратосферы.

Температура принадлежит к числу основных и наиболее известных (и понятных каждому) экологических факторов. Кто из нас, жителей России, не мерз зимой, не жаловался на жару в знойный летний день? Но люди могут одеться, затопить печку, спрятаться у себя дома. Для многих животных, а тем более расте-

ний и грибов такие пути выживания недоступны. Не случайно общая плотность организмов гораздо выше в тропических широтах. Для наземных животных и растений пределы существования (в том числе в состоянии покоя) располагаются между -70°C и $+55^{\circ}\text{C}$, а для жителей морей и океанов — от $-3,3$ до 36°C . Чаще всего тот или иной организм способен существовать в более узких границах.

Количество осадков и влажность также существенны для всего живого, ведь каждый организм состоит в основном из воды. Поэтому наземные растения, грибы и животные часто предпочитают жить в местах, где выпадает достаточно много осадков и велика влажность воздуха или почв. **Давление воздуха и воды** также принадлежит к числу ведущих экологических факторов. Однако их роль далеко не так очевидна, как значимость теплообеспеченности или влажности. **Состав почв и горных пород** заметно влияет на различные растения и грибы, в меньшей степени это относится к животным. Распространение многих растений четко отражает распределение некоторых химических элементов или соединений. Хорошо известна приуроченность к известнякам и к засоленным почвам. **Соленость воды** определяет жизненные возможности многих обитателей водоемов. Часто прослеживается приспособление к узкому диапазону солености, например солоноватым водам в устьях

рек (береговые крабы, некоторые двусторчатые моллюски). В последние годы прослежена экологическая роль естественного электромагнитного поля и ионизирующей радиации.

Биотические факторы часто являются господствующими, но и они весьма различны. Объединяет их влияние одних живых организмов на другие (более подробно эти вопросы разбираются в § 100—101). Обычно вспоминают трофические (пищевые) воздействия (хищничество и др.), т. е. взаимоотношения, когда одна особь поедает другую (либо ее часть) и тем самым либо уничтожает ее, либо снижает жизнеспособность и возможность к самовоспроизведению.

Антропогенные факторы связаны с воздействием человека на другие живые организмы (более подробная характеристика дана в § 107). Это влияние очень часто носит косвенный характер (например, глобальное потепление, возможно связанное с выбросами углекислого газа (см. § 106). Фактически по своему характеру почти все типы воздействия человека можно уподобить естественным абиотическим и биотическим факторам. Но в отличие от природных факторов влияние человека может быть гораздо более быстрым и мощным, а кроме того, необычным для данного места.



1. Что такое экологические факторы? В чем состоят различия между абиотическими и биотическими факторами?
2. Что такое толерантность, оптимум и пессимум?
3. Что такое лимитирующие факторы?
4. Какова роль солнечной радиации в жизни растений и животных?
5. В чем состоит значение температурного фактора?
6. Каково значение биотических факторов?
7. Приведите примеры антропогенных факторов.
8. Попробуйте выделить экологические факторы, существенные для разных комнатных растений и домашних животных.

§ 93. Приспособленность. Переживание неблагоприятных условий и размножение

Общая *приспособленность* особи или группы родственных организмов оценивается по числу потомков, которое сохранилось в следующем поколении, и в целом определяется совокупностью конкретных *приспособлений* (адаптаций) к выживанию в разнообраз-

ных условиях. Многие из приспособлений являются морфолого-анатомическими. Другие — это физиологические адаптации. Третьи носят поведенческий характер (например, ухаживание за потомством). Есть и специальные онтогенетические адаптации, та-

кие, как разделение индивидуального развития на несколько стадий: на одной из них может происходить расселение, т. е. миграция, на другой — размножение. Жизненные циклы многих организмов включают покоящиеся стадии. Каждая особь должна не только выжить в изменяющемся (или неизменном) мире, но и оставить после себя потомство. Поэтому многие приспособления связаны с размножением.

Морфолого-анатомические и физиологические адаптации. Из курсов ботаники, зоологии и физиологии вам известны разнообразные примеры морфолого-анатомических и физиологических адаптаций. К числу первых, например, относят длинные пищеварительные тракты растительноядных животных, маскирующие окраски и формы и т. п. Не менее многообразны физиологические приспособления. В качестве примера можно привести способы удержания влаги у пустынных растений и животных или терморегуляторные механизмы.

Поведенческие приспособления. Среди различных поведенческих адаптаций наиболее интересны приспособления к переживанию периодов, когда условия для организма явно неблагоприятны и даже могут привести к гибели. Один из наиболее простых способов избежать ее — это миграции, т. е. закономерные перемещения особей и их групп в пространстве, свойственные многим животным и некоторым рас-

тениям. Такие переселения могут быть как очень короткими, так и дальними (на тысячи и даже десятки тысяч километров). Вы хорошо знаете примеры миграций перелетных птиц. Во многих случаях необходимость перелетов связана не с сезонными изменениями температуры (вспомним, что птицы способны регулировать свою температуру в значительных пределах), а с недостатком корма. Поэтому большие перелеты совершают в основном виды, питающиеся насекомыми и зелеными частями растений, а также водные или околоводные. Дальние миграции известны и для насекомых. Пример — регулярные перелеты бабочки-монарха (рис. 235) с юга Северной Америки в ее центр и обратно.

Адаптации к неблагоприятным сезонам. Многие живые существа (даже хорошо летающие) не перемещаются на большие расстояния и вынуждены тем или иным способом приспосабливаться к реалиям окружающей их среды. В природе к числу ведущих факторов, создающих неблагоприятные условия для существования, можно отнести два: это снижение температуры (особенно зимой) и засуху (преимущественно летом). Многие растения, а также некоторые животные характеризуются тем, что в неблагоприятные периоды их жизнь как бы замедляется. Скорость всех процессов, протекающих в их организме, падает. Часто это находит отражение в существовании *периода покоя* (для



Рис. 235. Пути регулярных перелетов, районы размножения и зимовок бабочки-монарха

многих млекопитающих — это спячка), во время которого затраты энергии сравнительно невелики. Многие живые существа имеют еще более эффективные способы переживания неблаго-

приятных условий, часто приходящиеся на определенные стадии развития. У большинства одноклеточных прокариот и эукариот, а также водорослей, спорных растений и грибов — это

споры. Устроены они по-разному, но имеют плотные и надежные оболочки, защищающие содержимое от перепадов температур, влажности, воздействия различных химических веществ. Для некоторых живых существ (например, очень мелких и своеобразных представителей типа членистоногих — тихоходок) характерен анабиоз, во время которого все процессы в живом организме фактически останавливаются.

Диапауза. Период покоя часто выражен в форме *диапаузы* (греч. *diapausis* — перерыв, остановка) — особого и нередко обязательного промежутка в развитии особи, во время которого все процессы в организме значительно замедляются, а многие фактически останавливаются (питание, пищеварение, передача информации от органов чувств), другие изменяются (нервная и эндокринная системы). Начало и конец диапаузы не всегда прямо связаны с установлением или исчезновением благоприятных условий. Например, это может

определяться изменением длины светового дня, а не просто похолоданием или потеплением. Такой механизм обеспечивает своеобразную защиту от случайных резких погодных изменений.

Сложные жизненные циклы. Размножение — половое и (или) бесполое — это необходимая составляющая жизненного цикла любого живого существа. У грибов, растений и животных, родственники которых в норме размножаются половым путем, в явно неблагоприятных условиях могут существовать видоизмененные формы получения потомства. Это особенно типично для паразитов либо обитателей экстремальных типов экосистем — временных водоемов, высокогорий и т. п. Многие из них являются гермафродитами, т. е. обоеполыми, и даже способны к самооплодотворению. Таковы различные паразитические черви. Другие могут размножаться партеногенетическим путем, фактически без участия самца (см. § 27).

- ?**
1. Что называют приспособлениями? Какие типы приспособлений вы знаете?
 2. Что такое миграции? В чем состоит их значение? Какие факторы определяют характер миграции птиц?
 3. Каковы возможные способы усложнения жизненных циклов, связанные с переживанием неблагоприятных условий?
 4. Какие типы покоящихся стадий вам известны?
 5. Что такое диапауза и анабиоз?
 6. При каких условиях и почему эффективно чередование полового и бесполого размножения? А полового (с участием двух полов) и партеногенетического?

§ 94. Популяция как природная система

Особи каждого вида расселены по поверхности Земли неравномерно. Это отражает как их различные экологические предпочтения, так и эволюцию, в том числе историю расселения. Можно найти какие-то их более или менее плотные группы (рис. 236), в промежутках же они либо встречаются редко, либо не попадают вообще. Вероятность контакта особей внутри подобной группы много выше, чем организмов из разных, пусть и соседних групп. Более вероятен и обмен генетической информацией. Именно такие, более или менее изолированные группы особей одного вида и называют популяциями (см. § 58). Кроме того, популяция должна существовать на занимаемой ею территории достаточно долго. Для обозначения любой пространственной группировки особей одного вида можно использовать иной термин — *поселение*. Вопросы, связанные с взаимоотношениями особей одного вида, их пространственным и временным распределением относительно друг друга и по отношению к внешним условиям, изучаются особым разделом биологии — *популяционной биологией*. Соответствующий раздел экологии — *популяционная экология*.

Популяция как целостная система. Целостность каждой популяции в большинстве случаев невелика, тем не менее она, как природная система, обладает

определенными свойствами. Это, во-первых, способность реагировать на изменения окружающей среды, а во-вторых, возможность длительного возобновления за счет особей новых поколений. Если вы представите себе встречающихся вокруг нас животных, а также растения и грибы, то без труда поймете, что в большинстве случаев каждый организм способен существовать некоторое время сам по себе, без других особей, но не способен размножаться так, чтобы ряд потомков был длительным, в принципе бесконечным. Если число особей ниже какого-либо определенного предела (разного для различных групп) либо численность относительно велика, но расселены они на обширной территории, то вероятность их встречи и последующего удачного размножения падает и возрастает вероятность вымирания (см. § 108).

Свойства популяции как системы. Каждая популяция — это относительно устойчивая система, способная противостоять факторам внешней среды, контролировать эти факторы благодаря изменению своей плотности (так называемый *принцип Николсона*) и обладающая определенными свойствами:

- 1) целостностью;
- 2) относительной изолированностью, связанной в первую очередь с возможностью расселения особей (либо гамет!) и наличием препятствий;

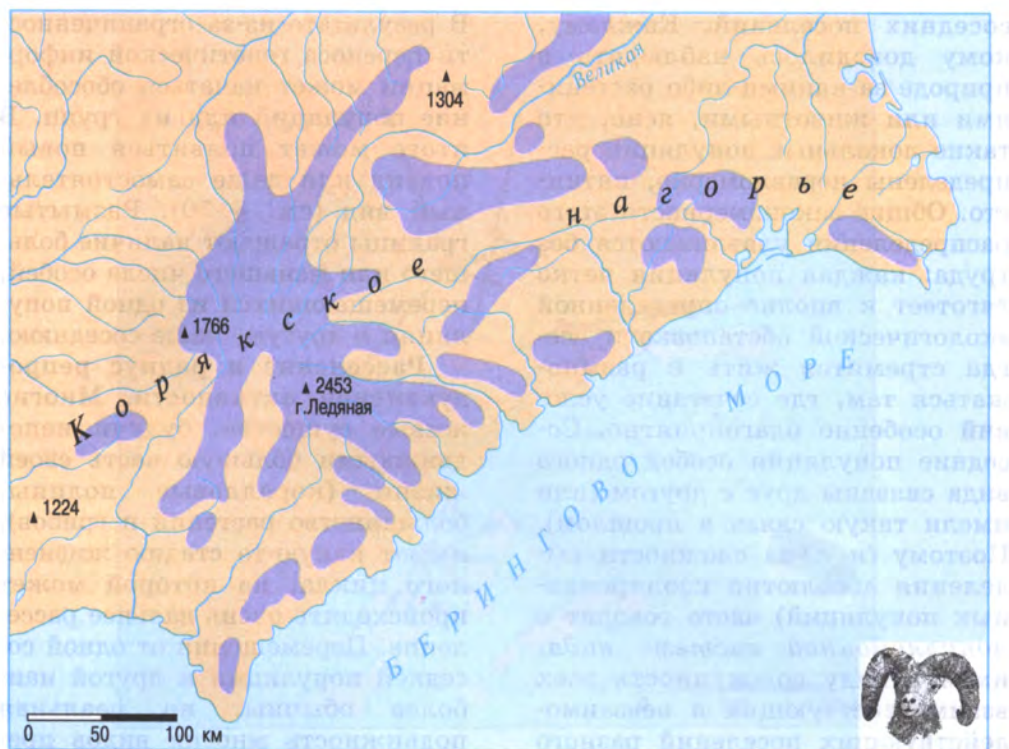


Рис. 236. Распределение поселений снежного барана в горах северо-востока Азии

3) довольно большим числом особей (обычно от нескольких сотен до нескольких десятков тысяч);

4) наличием связанных друг с другом, но различающихся групп особей (самок, самцов, личинок и т. п.);

5) временной изменчивостью;

6) непрерывной передачей генетической информации в длительном ряду поколений;

7) уникальностью.

В такой системе наличие в определенных соотношениях групп особей разного возраста,

пола, размера, с различными генотипами и т. п. называют *популяционной структурой*.

Местные популяции и популяционная система вида. Чаще всего говорят о *локальных* (местных) популяциях, или *демах*, т. е. о более или менее плотных и относительно многочисленных (по числу особей) поселениях вида, приуроченных к какому-то конкретному, сравнительно небольшому местообитанию (что во многом определяется размерами особей) и относительно изолированных от других аналогичных

соседних поселений. Каждому, кому доводилось наблюдать в природе за какими-либо растениями или животными, ясно, что такие локальные популяции распределены неравномерно, пятнисто. Общие закономерности этого распределения улавливаются без труда: каждая популяция четко тяготеет к вполне определенной экологической обстановке и всегда стремится жить и размножаться там, где сочетание условий особенно благоприятно. Соседние популяции особей одного вида связаны друг с другом (или имели такую связь в прошлом). Поэтому (и из-за сложности выделения абсолютно изолированных популяций) часто говорят о *популяционной системе вида*, имея в виду совокупность всех взаимодействующих и не взаимодействующих поселений разного ранга, находящихся внутри области его распространения.

Границы между соседними популяциями часто размыты, так как входящие в них особи могут расселяться. Именно поэтому нередко межпопуляционные границы сравнивают с полупроницаемыми мембранами. Естественно, есть популяции с хорошо очерченными границами. Для наземных животных и растений — это островные и высокогорные поселения. Для обитателей вод — популяции бессточных озер и глубоководных впадин. Четко очерченные границы популяций (в первую очередь островного типа) соответствуют значительной степени изоляции.

В результате из-за ограниченности переноса генетической информации может начаться обособление популяций или их групп. В итоге может появиться новый подвид или даже самостоятельный вид (см. § 70). Размытые границы отражают наличие большего или меньшего числа особей, перемещающихся из одной популяции в другую, чаще соседнюю.

Расселение и радиус репродуктивной активности. Многие живые существа, будучи неподвижными большую часть своей жизни (коралловые полипы, большинство растений и грибов), имеют какую-то стадию жизненного цикла, на которой может происходить очень дальнейшее расселение. Перемещения от одной соседней популяции к другой наиболее обычны, но реальная подвижность многих видов преувеличена: нередко они действительно способны к дальним перемещениям, но предпочитают оставаться всю свою жизнь на каком-то ограниченном участке. Поэтому важно учитывать *радиус репродуктивной активности* — расстояние между местом появления (рождения) и местом размножения 95% особей данного поколения. Этот показатель различен у разных живых существ. У некоторых групп он измеряется в тысячах километров (рыжая цапля — 1500 км), у других — на порядок меньше (соболь — 200 км). А многие виды имеют совсем небольшой радиус репродуктивной активности (пашенная полевка — около

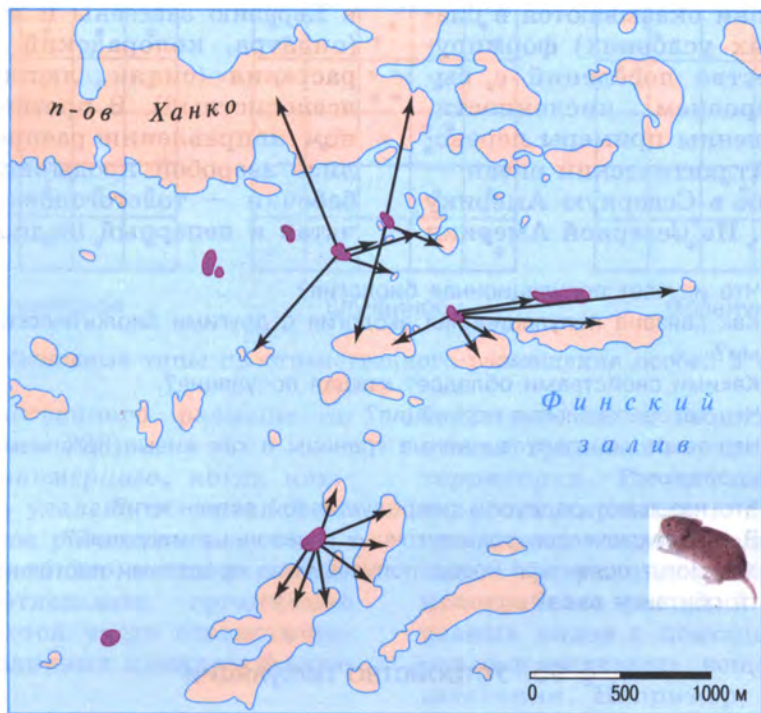


Рис. 237. Расселение пашенных полевых, помеченных на разных островах в Финском заливе

500 м (рис. 237), кукуруза — 5—20 м).

У многих животных, особенно обитающих в районах с резкими колебаниями условий, в первую очередь сезонными, прослеживаются четкие миграции с одного участка на другой или из одного района в другой. Они могут быть связаны с наличием пищи. Это типично для самок, перемещающихся от участков с наличием богатых пищевых ресурсов в места, благоприятные для откладки яиц. Популяции некоторых видов перемещаются еще чаще. Например, для обитателей водной

толщи (водоросли, рачки) описаны суточные миграции: ночью они погружаются в воду, а днем всплывают к поверхности воды. Перемещения других видов не носят столь обязательного и упорядоченного характера (см. § 93).

В ряде случаев расселение приводит к появлению новых популяций, в том числе за пределами свойственной виду области распространения. Сейчас этот процесс часто связан с деятельностью человека, который вольно или невольно способствует распространению многих растений и животных. Часть из них (особен-

но когда они оказываются в благоприятных условиях) формирует множество поселений с высоким уровнем численности. Многочисленны примеры переноса через Атлантический океан — из Евразии в Северную Америку и обратно. Из Северной Америки

в Евразию завезены и животные (ондатра, колорадский жук), и растения (синяк, люпин, клен ясенелистный). В противоположном направлении распространились зверобой продырявленный, бабочки — толстоголовка линейчатая и непарный шелкопряд.



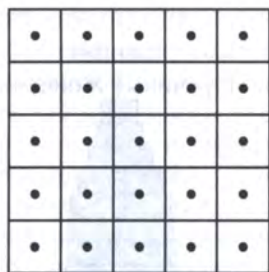
1. Что изучает популяционная биология?
2. Как связана популяционная экология с другими биологическими науками?
3. Какими свойствами обладает каждая популяция?
4. Что такое локальная популяция?
5. Что такое межпопуляционные границы и как живые организмы их преодолевают?
6. Что называют радиусом репродуктивной активности?
7. В чем заключается роль суточных и сезонных миграций?
8. Как могут появиться новые популяции за пределами постоянной области обитания вида?

§ 95. Устройство популяции

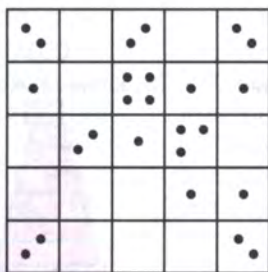
Пространственная и временная структура. Каждая особь, входящая в состав локальной популяции, может свободно перемещаться (хотя бы на одной стадии индивидуального развития) внутри ее границ. Однако чаще всего конкретные организмы (и даже их потомки) в течение всей своей жизни не выходят за пределы какой-то ее части. Это означает, что на самом деле возможности контактов одной особи с другой (в том числе самцов и самок) всегда ограничены. Поэтому говорят, что каждая популяция имеет *пространственную структуру*, свойственную только ей. С течением времени эта структура меняется. Кроме того, год от года меняются и численность, и

другие параметры каждой популяции. Поэтому говорят о *временной структуре* популяции.

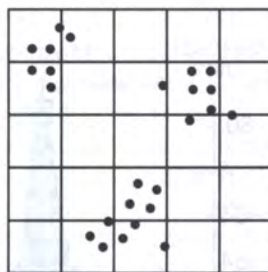
Существование пространственной структуры внутри популяции определяется в первую очередь тем, что даже самый маленький участок поверхности Земли неоднороден. Для мелких почвенных насекомых и клещей (меньше нескольких миллиметров в длину) существенными могут быть различия в микрорельефе высотой и шириной несколько сантиметров. Лось или слон на такие неровности не обратят внимания. Так, площадь, занимаемая популяцией лосей, оценивается в сотни и тысячи квадратных километров. Возможно выделение трех основных типов



равномерное



случайное



мозаичное

Рис. 238. Основные типы пространственного размещения особей в популяции

пространственного размещения особей (рис. 238):

а) *равномерного*, когда каждая особь удалена от соседней на одинаковое расстояние;

б) *случайного*, когда распределение отдельных организмов определяется чисто статистически, без влияния каких-то факторов;

в) *мозаичного*, когда особи скапливаются на определенных участках. Однако это — в теории. В природе большинство живых существ распределено мозаично.

У многих животных выражена *территориальность*, связанная с защитой определенного участка от других особей того же вида. Особенно типично это для самцов разных групп животных, например некоторых насекомых, многих птиц и млекопитающих. Занимая определенный участок, самец бабочки червонца огненного защищает его от возможных соперников — самцов своего вида и старается привлечь на него самок. Самцы млекопитающих (вспомните со-

бак) часто метят своими выделениями границы контролируемой территории. Иногда территориальность характерна для целой семьи или стада. Сходное явление — регуляция размещения в пространстве растений одного и разных видов с помощью биологически активных веществ либо затенения. Например, выделяемые шалфеем химические соединения так сильно воздействуют на другие растения, что вокруг его куртин образуются голые участки.

Временная расчлененность поселения часто приводит к сосуществованию на одной территории фактически разных популяций одного и того же вида. Это характерно, например, для некоторых рыб и насекомых с длительными жизненными циклами, большая часть которых приходится на личиночную стадию. Так, развитие представителя тихоокеанских лососей — горбуши продолжается два года. В конце концов взрослые рыбы возвращаются в реки, где размножаются и гибнут. Поэтому горбуши,

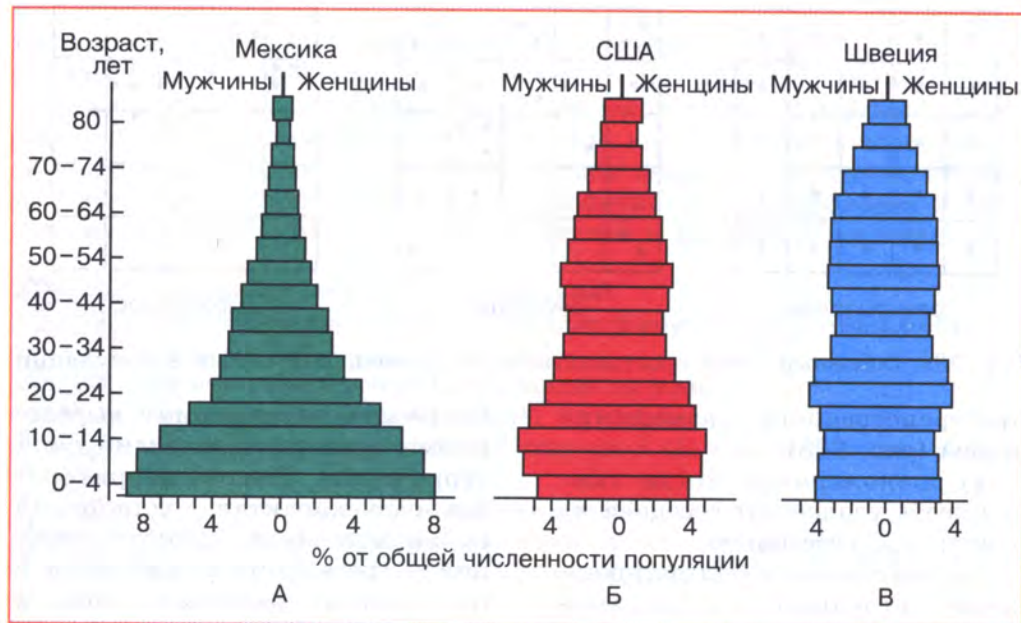


Рис. 239. Половозрастная структура различных популяций человека

приплывающие в реки по четным и нечетным годам, не скрещиваются и формируют самостоятельные популяции.

Половая и возрастная структура. В состав любой популяции входят особи, принадлежащие к разным полам (у раздельнополых организмов) и к разным возрастам либо поколениям жизненного цикла. Для успешного и длительного существования поселения соотношение полов и возрастов, часто описываемое в целом как *половозрастная структура*, должно быть оптимальным. Иногда даже говорят о правиле ее стабильности. Половозрастная структура популяции характеризует в первую очередь такое важное ее свойство, как са-

мовоспроизведение. Более просто устроены популяции организмов с единственным размножением в течение жизни и отсутствием перекрывания поколений (например, многие беспозвоночные животные). Наиболее сложна она у долгоживущих и многократно размножающихся форм, таких, как крупные млекопитающие и деревья.

Для большинства живых существ нормальной и не вызывающей беспокойства считается ситуация, когда молодых особей несколько больше, чем старых (рис. 239, А, Б). Очень низкая доля или полное отсутствие молодых особей должны вызвать тревогу, так как это означает, что естественное возобновление популяции

приостановилось (рис. 239, В). Подобная ситуация типична для сильно нарушенных условий. Соотношение полов также является показателем нормального состояния популяции. Обычно самцов несколько больше (особенно среди более молодых особей). У многих живых существ половозрастная структура включает покоящиеся стадии. Фактически это резерв популяции, своего рода долговременные вложения, позволяющие ее восстановить после тех или иных катастроф.

Функциональная структура часто тесно связана с половозрастной. В любой популяции (естественно, не находящейся в критическом состоянии) есть явное «разделение труда» между особями. В самом простом виде это определяется ее половозрастной структурой, так как молодые особи в основном накапливают энергию (за счет фотосинтеза или питания), а взрослые ее расходуют, в первую очередь при размножении. Это особенно типично для животных. Таковы, например, насекомые с полным превращением (жуки, мухи и др.), взрослые особи которых часто вообще не питаются. Довольно обычно выполнение одной из стадий расселительных функций. У многих морских животных такой стадией является личинка, у других — специальное поколение (у ряда кишечнорастных — медузы), а у наземных форм (насекомые) расселительной может быть взрослая стадия. У наземных растений пространство часто ос-

ваивается с помощью семян, нередко снабженных разнообразными приспособлениями в виде крылаток, зацепок и т. п.

Более четкое функциональное разделение прослеживается у животных со сложным поведением и образующих какие-либо группировки (стаи, стада, семьи) внутри популяции. Но особенно ярко это прослеживается у колониальных форм. В стаях и стадах четкого функционального деления особей нет. *Стая* — это временное объединение животных для достижения какой-либо цели. Группировки такого типа очень характерны для рыб, птиц и некоторых насекомых. *Стадо* же объединяет особей на протяжении длительного промежутка времени или даже постоянно (дикие северные олени, павианы). Входящие в стадо животные выполняют все основные функции вида: питание, размножение, воспитание молодняка и т. п., но обычно есть какая-то особь (или их группа), которая определяет общее поведение группы: направление ее перемещения, выбор места для пастбы и т. п. Чаще всего это наиболее опытная (либо самая сильная) особь. В *семьях* функциональное разделение более четкое. Так, семьи человекообразной обезьяны — белорукого гиббона включают самца, самку и воспитываемых детенышей (вплоть до их полового созревания).

Еще более жесткое функциональное разделение характерно для семей общественных насеко-

мых, напоминающих в этом отношении колониальных животных. Такие семьи включают самок, самцов и рабочих. У перепончатокрылых (муравьи, некоторые пчелы, осы) рабочие — особая группа неразмножающихся самок. Среди рабочих также могут быть представлены разные функциональные группы, во многих случаях различающиеся

по строению (например, солдаты или своеобразные муравьи-бочки, используемые остальными членами семьи для хранения сладких выделений). В колонии же кишечнополостных функциональная специализация особей может быть настолько большой, что такую колонию можно рассматривать как единый сверхорганизм.



1. С чем связана пространственная и временная неоднородность каждой популяции?
2. Какие типы пространственного распределения особей вы знаете?
3. Что такое территориальность?
4. При каких условиях возможно сосуществование на одном и том же участке разных популяций одного вида?
5. Что такое половая и возрастная структура популяции?
6. О чем свидетельствуют различные внутривидовые соотношения самцов и самок, особей разного возраста?
7. Какие факторы определяют половую структуру популяции?
8. Какую роль в популяции играют различные функциональные группы?
9. Что такое стая, стадо, семья?

§ 96. Динамика популяции, ее типы и регуляция. Жизненные стратегии

Каждая популяция изменяется во времени. Часто наблюдаются колебания общей численности, соотношения самцов и самок, личинок и взрослых, активных и покоящихся стадий. У многих видов эти колебания могут быть очень большими. Всю совокупность таких изменений называют *динамикой* популяции.

Типы динамики популяций. На динамику любой популяции влияют многообразные факторы, в том числе и известные вам абиотические и биотические, включая внутривидовые.

Можно выделить два противоположных ее типа: *стабильный* и *нестабильный*, но в действительности между ними есть все возможные переходы. Стабильный тип характерен в первую очередь для видов со значительной продолжительностью жизни, низкой средней плодовитостью и выживанием большей части потомков. Резких колебаний численности и других популяционных параметров не наблюдается. Нестабильные популяции характеризуются очень резкими перепадами в численности (в десятки и даже сот-

ни, а иногда и тысячи раз). Нередко они сопровождаются существенными изменениями других параметров.

Динамика популяций и жизненные стратегии. Этим двум типам популяционной динамики соответствуют две противоположные *жизненные стратегии*. Основы современных представлений о них были заложены американскими биологами Робертом Мак-Артуром и Эдвардом Уилсоном. Стабильные популяции свойственны *K-стратегам*, а нестабильные — *r-стратегам*. Традиционно используемые для их обозначения буквенные символы по происхождению свя-

заны с уравнением Ферхюльста (см. ниже). *K* — это так называемая *поддерживающая емкость среды*. Фактически это максимальная численность популяции, которая в данных условиях может поддерживаться равновесно на протяжении ряда поколений. Символ *r* обозначает *врожденную скорость роста* популяции, т. е. изменение численности за единицу времени в пересчете на одну особь. Нередко *r* называют еще и *мальтузианским параметром* (поскольку он входит в так называемую модель Мальтуса — см. ниже). Основные различия между этими жизненными стратегиями сводятся к следующему:

Признак	<i>r</i> -стратег	<i>K</i> -стратег
Численность популяции	Очень изменчива, временно может быть больше <i>K</i>	Близка к <i>K</i>
Оптимальный тип климата и местообитаний	Изменчивый и(или) непредсказуемый	Более или менее постоянный, предсказуемый
Смертность	Катастрофическая	Небольшая
Размер популяции	Изменчивый во времени, неравновесный	Относительно постоянный, равновесный
Конкуренция	Часто слабая	Острая
Онтогенетические особенности	Небольшие размеры, быстрое развитие, раннее размножение, единственное размножение, много потомков, короткая жизнь (менее 1 года)	Крупные размеры, относительно медленное развитие, позднее размножение, многократное размножение, мало потомков, долгая жизнь (более 1 года)
Способность к расселению	Быстрое и широкое расселение	Медленное расселение

Примеры видов со стабильными поселениями — разнообразные древесные породы, крупные млекопитающие — слоны, тигры и др. Нестабильные популяции характерны для различных насекомых и грызунов, а также многих травянистых растений.

Динамика численности популяции. Общую оценку численности вида в каком-то определенном местообитании в некое время n можно получить, используя формулу

$$N_n = N_{n-1} + B - D + C - E,$$

где N_n — количество особей в момент n , N_{n-1} — количество особей в предыдущий момент времени $(n-1)$, B — число особей, родившихся в этот промежуток (*рождаемость*), D — число погибших за это же время (*смертность*), C — количество *иммигрантов* (особей, вселяющихся из других мест обитания) и E — количество *эмигрантов* (особей, покидающих популяцию) за этот

же временной промежуток. Важнее всего установить значения рождаемости и смертности. Очевидно, что полученные оценки будут приблизительными, в том числе потому, что такой упрощенный метод расчета подразумевает тождественность особей. Явный отпечаток на динамику популяции накладывает средняя продолжительность жизни и характер размножения особей, например когда и сколько раз они способны давать потомство.

Кривые выживания. Общая картина динамики численности популяции того или иного вида может быть представлена в виде *кривых выживания*. Известны три основных их типа (рис. 240). Кривая I типа (сильно выпуклая) характеризует популяцию, смертность особей в которой очень мала вплоть до достижения ими какого-то критического возраста. Такой тип распределения свойствен многим насекомым и млекопитающим — как правило, *K*-стратегам. Кривая II типа (диагональ) соответствует постоянной (независимой от возраста) смертности. Это типично для многих рыб, пресмыкающихся, птиц, многолетних трав. Динамика такого типа также обычна у *K*-стратегов. Кривая III типа (сильно вогнутая) отражает массовую гибель особей в начальный период их жизни и относительно низкую смертность зрелых особей. Такой тип в целом характерен для морских организмов с очень мелкими личинками, а также для ряда насекомых. Это

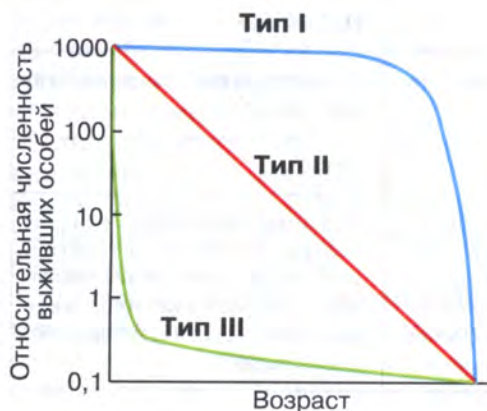


Рис. 240. Кривые выживания

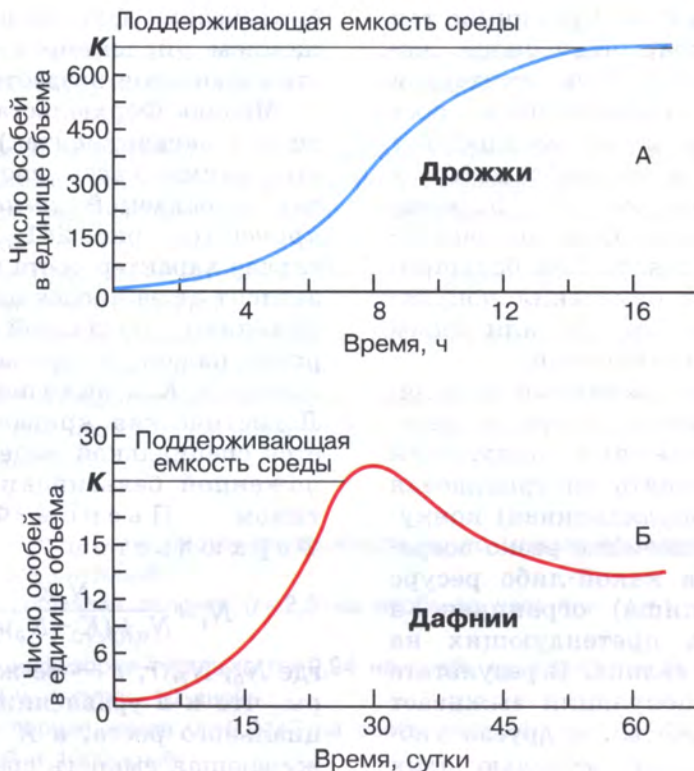


Рис. 241. Динамика роста популяции.

А — логистическая кривая, Б — J-образная кривая

преимущественно *r*-стратегии. В природе мы сталкиваемся со сложными комбинациями всех этих кривых.

Модель Мальтуса. Если мы используем очень простую модель (она получила название в честь английского экономиста Роберта Мальтуса) роста численности популяции и примем, что через некоторые промежутки времени количество особей удваивается (например, обычное деление у простейших), а темпы размножения не меняются, то получим несколько шо-

кирующий результат. Численность популяции будет возрастать резко, даже катастрофически. Это так называемый экспоненциальный рост (рис. 241):

$$N_t = N_0 e^{rt},$$

где N_0 — исходная численность, N_t — численность во время t , e — основание натуральных логарифмов, r — врожденная скорость роста. Например, если бактерия будет делиться каждые 20 мин, то при сохранении этих темпов через 36 ч ее потомки покроют весь земной шар слоем толщиной 30 см, а еще через

2 ч — слоем 2 м! В принципе так может нарастать численность любой популяции. При отсутствии каких-либо ограничений на рост численности и неизменности r это изредка может наблюдаться и в природе (см. рис. 241, Б, левая часть графика). Однако, очевидно, что в подавляющем большинстве случаев изменения популяции во времени тем или иным способом регулируются.

Регуляция динамики популяций. В качестве одного из регуляторов динамики популяции может выступать внутривидовая (и внутривидовая) конкуренция. Ее значение резко возрастает, когда какой-либо ресурс (особенно пища) ограничен, а численность претендующих на него особей велика. В результате одна часть популяции выживает и дает потомство, а другая гибнет. Наглядной моделью этих процессов являются уже обсуждавшиеся кривые выживания (см. рис. 240). При этом, естественно, меняется и генетическое разнообразие поселения. В регуляции динамики участвуют и сложные физиолого-поведенческие механизмы. Например, в периоды наибольшей численности у полевок-экономок половозрелость может наступать на 9—11-й месяцы, а в период нарастания численности — уже на 20—25-й день! Динамика популяций каждого вида во многом определяется и случайными процессами, такими, как непредсказуемые перемены погоды, колебания других абиотических и

биотических факторов. С сокращением численности роль всех этих факторов возрастает.

Модель Ферхюльста. В природе (и в экспериментах) динамика популяции часто соответствует так называемой *логистической кривой* (см. рис. 241, А). В этом случае характер роста популяции зависит от ее численности. С увеличением последней скорость роста падает, а кривая приближается к K и выходит на плато. Логистическая кривая описывается специальной моделью, предложенной бельгийским математиком Пьером-Франсуа Ферхюльстом:

$$N_t = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0)e^{-(rt)}},$$

где N_0 , N_t , r , t — те же параметры, что и в уравнении экспоненциального роста, а K — поддерживающая емкость среды.

Для r -стратегов используют экспоненциальную модель, в которой изменение численности не зависит от плотности (см. рис. 241, Б), но врожденная скорость роста может меняться. В этом случае кривая состоит как бы из двух экспоненциальных участков. Один из них отражает нарастание численности, врожденная скорость роста здесь больше нуля. Когда популяция в своем росте достигнет некоторой предельной величины (она может быть намного больше K), значение r меняется на отрицательное (смертность превышает рождаемость!) и начинается резкое падение численности популяции. У

таких видов периоды нарастания и падения численности чередуются. В результате можно наблю-

дать очень характерные циклические изменения численности популяции.

- ?**
1. Какие явления могут воздействовать на динамику популяции? Какие возможные механизмы регуляции популяционной динамики вам известны?
 2. Чем различаются стабильный и нестабильный типы динамики популяций?
 3. Что такое *K*- и *r*-стратегии? По каким параметрам различаются популяции *K*- и *r*-стратегов?
 4. От каких динамических показателей зависит численность популяции?
 5. Что такое кривые выживания?
 6. Чем определяется экспоненциальный рост популяции?
 7. В чем заключаются принципиальные различия моделей Ферхюльста и Мальтуса?

Задачи

1. Рассчитайте численность популяции по модели Мальтуса для следующих ситуаций:

- а) кишечная палочка ($r=2,5$ на особь за час) при $N_0=1$ — через 1 ч, 10 ч, 1 сутки;
- б) инфузория-туфелька ($r=0,94$ на особь за сутки) при $N_0=10$ — через 12 ч, 1 сутки, 10 дней;
- в) черная крыса ($r=0,0147$ на особь за сутки) при $N_0=10$ — через 10, 100 и 1000 дней.

Сравните полученные значения и попытайтесь их объяснить.

2. Основываясь на параметрах предыдущей задачи, оцените время удвоения численности в соответствии с моделью Мальтуса для тех же видов. Сравните полученные значения и попытайтесь их объяснить.

§ 97. Вид как система популяций

Каждая популяция того или иного вида не только существует на одном и том же участке поверхности Земли на протяжении многих поколений, но и отличается от других генетически и экологически. Ее положение в пространстве, в том числе и по отношению к другим поселениям того же вида, уникально. Но популяции связаны отношениями родства и могут, например, про-

исходить от одной исходной группировки особей. Немаловажно, что поселения одного вида (особенно соседние) обычно связаны (или, по крайней мере, были связаны) процессом обмена генетической информацией. Все это позволяет говорить о популяционной системе вида (§ 94).

Ареал и зона выселения. По крайним внешним поселениям можно провести границы попу-

ляционной системы. Область внутри этих границ, в пределах которой вид существует постоянно, называют ареалом (лат. *area* — площадь) (см. § 58). Вне этих границ может располагаться *зона выселения*, куда особи вида могут периодически проникать, изредка там размножаться, но не закрепляются надолго. Обычно их потомство обречено на гибель. Пример — разлет олеандрового бражника по Европе.

Экологические различия внутри популяционной системы каждого вида связаны в первую очередь с тем, что ареал занимает определенную площадь, часто большую — десятки и даже сотни тысяч квадратных километров. На этой территории (или акватории) вид существует при различных сочетаниях экологических факторов и заселяет разнообразные участки. Говорят, что вид заселяет разные *местообитания*. Чем больше ареал, тем больше их многообразие. Там, где условия наиболее благоприятны, популяции вида занимают все или почти все пригодные участки, а ближе к краям ареала они разрежены и часто отстоят друг от друга на большие расстояния. Именно здесь наблюдается исчезновение и появление популяций, что приводит к смещениям границ ареала. Но иногда поселения вида могут отсутствовать и в местообитаниях с оптимальным сочетанием факторов. Наблюдаемую картину можно описать, по образному выражению Николая

Федоровича Реймерса, как «кружево ареала» (см. рис. 236).

Это означает, что, во-первых, условия в разных частях ареала благоприятствуют выживанию наиболее приспособленных к ним особей (и благоприятствуют или благоприятствовали первоначальному расселению сюда подобных форм), во-вторых, что приспособленность каждой популяции имеет свои особенности, а в-третьих, что есть соответствующие различия генофондов. Однако так как каждый вид обладает некоторыми общими свойствами, ограничивающими возможности его существования, то в разных частях ареала его популяции могут быть приурочены к внешне непохожим местообитаниям.

Правило смены местообитания внутри ареала. Для растений общая картина распределения поселений внутри ареала была впервые описана русским ботаником Василием Васильевичем Алехиным. Несколько позже другой наш соотечественник — энтомолог Григорий Яковлевич Бей-Биев установил *правило зональной смены местообитаний*. Возьмем какой-нибудь широко распространенный вид, например небольшое саранчовое — короткокрылого конька. В северной части ареала его поселения приурочены к сухим и возвышенным, хорошо прогреваемым местообитаниям (рис. 242). Они занимают небольшие участки и удалены друг от друга. В центре

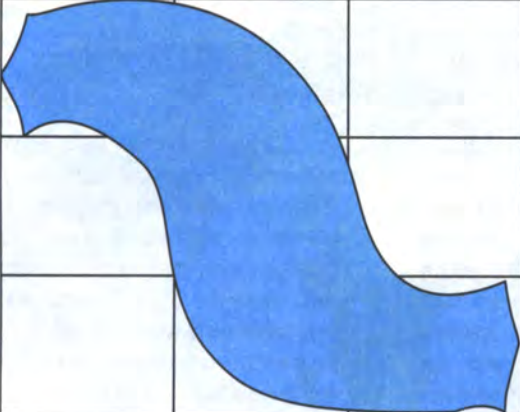
Часть ареала			Место- обитания
Северная	Центральная	Южная	
			Сухие и прогреваемые
			Типичные для вида
			Влажные и прохладные

Рис. 242. Схема зональной смены местообитаний

области распространения популяции встречаются на всех пригодных участках. Численность особей здесь наиболее велика, а соседние поселения часто смыкаются. На юге же его поселения смещаются во влажные и относительно прохладные местообитания, например в речные долины. Распределение популяций вида внутри ареала позволяет выявить районы, наиболее благоприятные (оптимальные) для его существования. Оптимум ареала соответствует, во-первых, области наиболее широкого расселения вида по местообитаниям, а во-вторых, наивысшему уровню его численности.

Разнообразие ареалов. Есть довольно большая группа широко расселенных видов, ареалы которых занимают сотни и даже миллионы тысяч квадратных ки-

лометров. Очевидно, что видов, расселенных по всей поверхности Земли, нет, но есть формы, встречающиеся на всех континентах (кроме Антарктиды) либо во всех океанах. Именно их и называют *космополитами* (греч. *kosmopolites* — гражданин мира). Таких видов немного. Среди сухопутных видов это, например, папоротник орляк (рис. 243), среди водных — кашалот и др. Большинство же форм ограничено в своем распространении каким-либо участком поверхности Земли. Есть, например, тундровые, степные и пустынные животные и растения. Если весь ареал вида располагается внутри какого-то сравнительно небольшого района, то такой вид называют *эндемичным* (греч. *endemos* — местный). Подобных форм особенно много в горах.



Рис. 243. Распространение папоротника-космополита орляка обыкновенного

Хорошо известны многочисленные эндемики озера Байкал. Это в первую очередь разнообразные губки, плоские черви и рыбы.

Когда вид заселяет участки, удаленные друг от друга на такое большое расстояние, что связь между ними явно невозможна, говорят о *разорванном ареале*. Чаще всего это связано с историческим разделением первоначальной единой области распространения.

Особенно интересны виды, одна часть ареала которых приурочена к лесным районам Европы, а другая — к Восточной Азии. Можно думать, что причины возникновения такого разрыва связаны с бывшими наступлениями ледников и разрушением когда-то единой широколиственной-лесной зоны.



1. Что такое популяционная система?
2. Что такое ареал и зона выселения? Что называют оптимумом ареала?
3. Каково возможное эволюционное и экологическое значение краевых популяций?

4. Как по форме ареала можно охарактеризовать экологические свойства вида?
5. Приведите примеры широко распространенных и эндемичных видов (в том числе обитающих в вашем регионе).

§ 98. Вид и его экологическая ниша.

Жизненные формы

Несмотря на сложность устройства популяционной системы и значительную изменчивость, любой вид (как и любая популяция) может быть охарактеризован с экологической точки зрения как некое целое. Именно для этого было введено представление об *экологической нише*. Фактически экологическая ниша описывает положение (в том числе функциональное), которое тот или иной вид занимает по отношению к другим видам и абиотическим факторам. Этот термин был предложен американским экологом Джозефом Гриннеллом в 1917 г. для описания пространственного и поведенческого распределения особей разных видов по отношению друг к другу. Позже английский ученый Чарлз Элтон подчеркнул целесообразность использования термина «экологическая ниша» для характеристики положения вида в сообществе, особенно в трофических сетях. В этом случае, по образному выражению еще одного американского исследователя — Юджина Одума, экологическая ниша описывает «профессию» вида, а местообитание — его «адрес». Это характеристика возможностей организма при освоении окружающей среды.

Конечно, попытки описания экологических особенностей видов предпринимались и до Гриннелла. Так, уже давно хорошо известно, что одни виды способны существовать только в очень узких пределах условий, т. е. зона их толерантности узка. Это *стенобионты*. Другие, наоборот, заселяют крайне разнообразные местообитания. Последних часто называют *эврибионтами*, хотя понятно, что настоящих эврибионтов в природе фактически нет.

***N*-мерное представление об экологической нише.** Каждая ниша может быть охарактеризована по предельным значениям параметров, определяющих возможности существования вида (температура, влажность, кислотность и т. п.). Если для ее описания использовать много (*n*) факторов, то можно представить себе нишу как некий *n*-мерный объем, где по каждой оси отложены параметры соответствующей зоны толерантности и оптимума (рис. 244). Это представление было развито американским экологом Джорджем Хатчинсоном, который считал, что нишу следует определять с учетом всего диапазона абиотических и биотических переменных

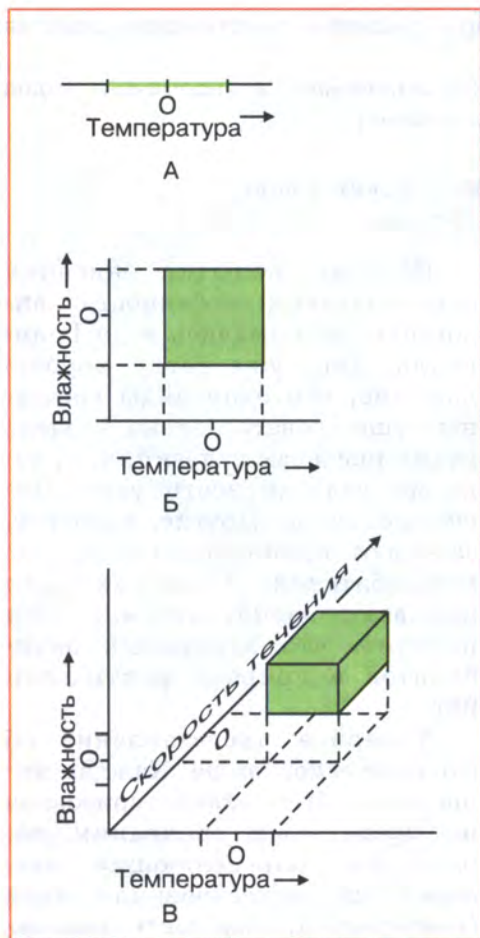


Рис. 244. Схематическое изображение экологической ниши. А — в одном измерении, Б — в двух измерениях, В — в трех измерениях; О — оптимум

среды, к которым вид должен быть приспособлен и под действием которых его популяции могут существовать бесконечно долгое время. Модель Хатчинсона идеализирует действительность, но именно она позволяет про-

демонстрировать уникальность каждого вида.

В этой модели ниша по каждой отдельной оси может быть охарактеризована двумя основными параметрами: положением центра ниши и ее шириной. Конечно, при обсуждении n -мерных объемов необходимо учитывать то, что многие экологические факторы взаимодействуют друг с другом и в итоге должны рассматриваться взаимосвязанно.

Реализованная и потенциальная экологические ниши. Концепция Хатчинсона дает возможность сравнить экологические ниши разных (в том числе очень близких) видов и выделить для каждого из них *реализованную* и *потенциальную* (фундаментальную) ниши (рис. 245). Первая характеризует «пространство», в котором вид существует сейчас. Потенциальная ниша — это «пространство», в котором вид мог бы существовать, если бы на его пути не было каких-нибудь непреодолимых в данное время препятствий, важных врагов или мощных конкурентов. Это особенно существенно для прогноза возможного расселения того или иного вида.

Викарирование, конкурентное исключение и экологические эквиваленты. Если мы сравним расселение близкородственных видов, то сможем увидеть, что их ареалы не перекрываются, а дополняют друг друга в пространстве. Такие формы называют *викарирующими* (лат. *vicarius* — замещающий). Типичный случай

викарирования — распределение разных видов лиственниц в Северном полушарии: сибирской — в Западной Сибири, даурской — в Восточной Сибири и на северо-востоке Евразии, американской — в Северной Америке. В тех же случаях, когда области распространения близких форм накладываются, чаще всего можно наблюдать значительное расхождение их экологических ниш.

Перекрытие экологических ниш (особенно при использова-

нии ограниченного ресурса — например, пищи) может привести к конкуренции. Поэтому если два вида сосуществуют, то их экологические ниши должны как-то различаться. Именно об этом говорит закон конкурентного исключения, основанный на работах русского эколога Георгия Францевича Гаузе: *два вида не могут занимать одну и ту же экологическую нишу*. В результате экологические ниши видов, пусть даже близкород-

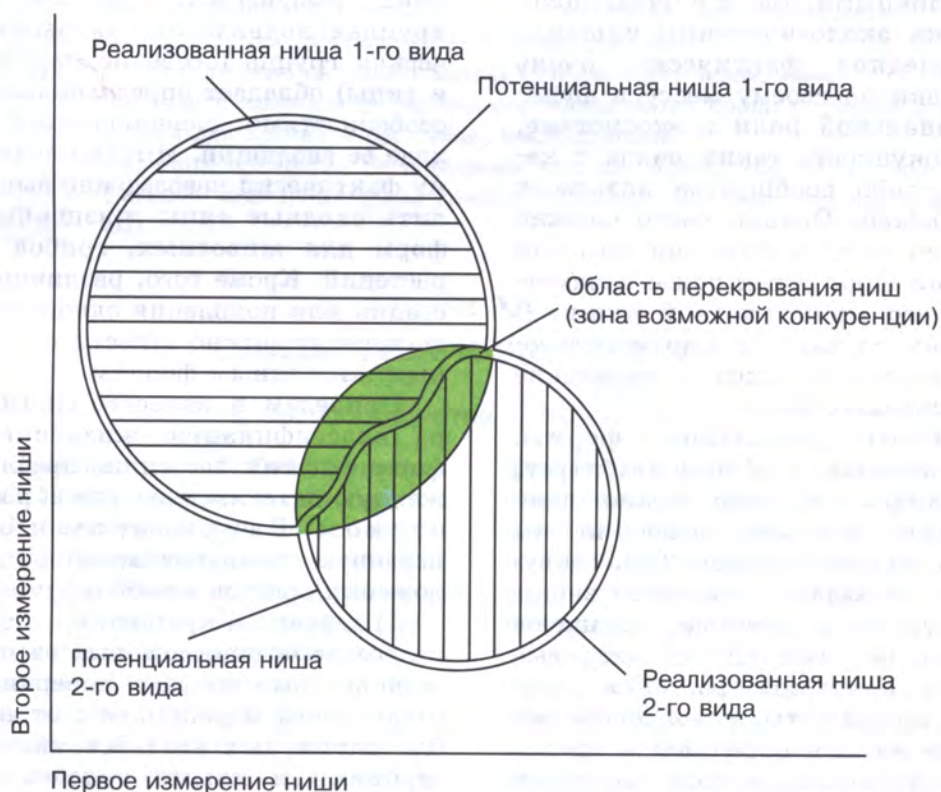


Рис. 245. Соотношение потенциальных и реализованных ниш и область возможной конкуренции двух экологически близких видов

ственных, но входящих в одно сообщество, различаются. Концепция экологической ниши позволяет выявить *экологические эквиваленты*, т. е. виды, занимающие очень похожие ниши, но в разных районах. Такие формы часто неродственны друг другу. Так, нишу крупных травоядных в прериях Северной Америки занимают и занимали бизоны и вилороги, а в степях Евразии — сайгаки и дикие лошади.

Ясно, что каждое сообщество включает виды как с совершенно различными, так и с очень похожими экологическими нишами. Последние фактически очень близки по своему месту и функциональной роли в экосистеме. Совокупность таких видов в каком-либо сообществе называют *гильдией*. Однако часто сложно точно оценить функции того или иного вида, а тем более параметры его экологической ниши. В таких случаях можно использовать другой подход — выделение жизненных форм.

Виды и жизненные формы. По внешнему облику (габитусу) организма нередко можно определить характер освоения им окружающей среды. Так, живущие на злаках организмы нередко узкие, вытянутые, окрашены в соломенные или зеленоватые тона. Цветковые растения тундры приземисты, а их почки возобновления спрятаны в почву. Сложившийся в ходе эволюции той или иной группы внешний облик, возникающий в ходе индивидуального развития и отра-

жающий приспособление к определенным условиям, называют *жизненной формой*. Этот термин был предложен датским ботаником Йоханнесом Эугениусом Вармингом в 1884 г., хотя сходные идеи обсуждались задолго до него. Часто разные виды (в том числе не родственные, но заселяющие сходные местообитания) очень близки по жизненной форме. Многие типы жизненных форм имеют хорошо знакомые всем народные названия, например деревья, кустарники, грызуны и т. д. Но каждая крупная надвидовая таксономическая группа (особенно царства и типы) обладает определенными особенностями, сложившимися в ходе ее эволюции. Именно поэтому фактически невозможно выделить сходные типы жизненных форм для животных, грибов и растений. Кроме того, различные стадии или поколения одного вида нередко можно отнести к разным жизненным формам.

Приведем в качестве примера классификацию жизненных форм высших растений, предложенную датским экологом Кристиеном Раункиером и основанную преимущественно на положении органов возобновления:

1) деревья и кустарники, почки возобновления которых расположены высоко над поверхностью почвы и защищены от неблагоприятных воздействий чешуйками и иными подобными образованиями;

2) невысокие растения — кустарнички и полукустарнички;

почки их возобновления размещаются близко к почве, зимой они покрываются снегом; примеры — брусника и черника;

3) травянистые многолетники; их надземные части отмирают, прикрывая почки возобновления, находящиеся на уровне почвы; таковы крапива двудомная и одуванчик лекарственный;

4) растения с почками возобновления или верхушками видоизмененных побегов, скрытыми под землей или в другом субстрате. Это различные луковичные, клубненосные и корневищные виды;

5) однолетние растения, переживающие неблагоприятные условия на стадии семян или спор.

- ?**
1. Что такое экологическая ниша? Охарактеризуйте различия между потенциальной и реализованной нишей.
 2. Чем различаются эврибионты и стенобионты? Попробуйте выделить такие виды для вашего региона.
 3. Какова сущность представлений о n -мерной экологической нише?
 4. В каких случаях прослеживается викаривание?
 5. В чем заключается смысл закона конкурентного исключения?
 6. Приведите примеры экологических эквивалентов среди растений и животных для лесных и пустынных местообитаний.
 7. Выделите принципы, на основании которых можно разработать классификации жизненных форм грибов, наземных животных, водных животных.

Глава XVI

СООБЩЕСТВА И ЭКОСИСТЕМЫ

§ 99. Сообщества и экосистемы

Сообщество. Любой природный, нарушенный или созданный человеком кусочек поверхности Земли заселен какой-то совокупностью разнообразных живых существ. Ее называют *сообществом*, подчеркивая то, что в нее входят представители разных видов, во-первых, нередко не похожих друг на друга ни морфологически, ни экологически, а во-вторых, связанных друг с другом определенным образом (местом и временем обитания,

функционально и т. п.). Представления Хатчинсона о многомерной экологической нише (см. § 98) позволяют описать сообщество как совокупность реализованных экологических ниш.

Каждое сообщество — это не столько совокупность видов, сколько совокупность многочисленных особей, к ним принадлежащих. А так как число (или масса) особей одного вида может быть очень большим, а других видов — очень маленьким, то

понятно, что их роли в сообществе будут неодинаковыми. Те группы, которые в сообществе преобладают, называют *доминирующими* или *доминантами*. Нередко ими являются наиболее заметные организмы (например, в лесу — деревья), но есть доминанты, которых рассмотреть невооруженным глазом сложно; таковы цианобактерии и очень мелкие круглые черви, обитающие в почве, — нематоды. Считается, что доминанты наиболее важны и определяют характер функционирования сообществ. Среди них часто можно выделить *эдификаторы* (лат. *aedificator* — строитель) — виды, создающие своей жизнедеятельностью среду, предопределяющую развитие других организмов.

Биоценоз и биотоп. В экологии термин «сообщество» используется в очень широком смысле. Его можно применять и для совокупности особей, принадлежащих к какому-либо таксону (бабочкам, птицам, злакам и т. п.). Но этот термин часто употребляют для всей совокупности живых существ, обитающих на каком-то небольшом участке. Тогда сообщество соответствует *биоценозу*. Это понятие было введено в 1877 г. немецким биологом Карлом Мёбиусом, который подчеркивал взаимосвязь входящих в биоценоз видов и их зависимость от одних и тех же абиотических факторов. Исследователи экологии растений также говорят о *растительности*, имея в виду совокупность расте-

ний на том или ином участке, а в экологии животных используют аналогичный термин — *население* (животное население). В любом случае сообщество — это нечто большее, чем его отдельные части!

Естественно, ни одно сообщество не может длительно существовать без своеобразного сопровождения из неживых образований, таких, как опад, почва, верхние слои горных пород, вода, воздух. Обратите внимание на то, что все они всегда в той или иной степени сопряжены с деятельностью живых организмов. Таковы, например, почвы. Подобные тела (образовавшиеся в результате взаимодействия живого и неживого) называют *биокосными*. Традиционно для обозначения совокупности неживых компонентов и биокосных тел, обеспечивающих возможность существования и развития биоценоза, используют термин *биотоп* (греч. *bios* — жизнь и *topos* — место).

Экосистема и биогеоценоз. Для обозначения любой определенной во времени и в пространстве совокупности совместно обитающих организмов и ее среды обитания, объединенных в единое функциональное целое (в частности, потоком веществ и энергии), используют предложенный английским экологом Артуром Тенсли в 1935 г. термин *экосистема* (рис. 246). Совокупность биоценоза и соответствующего ему биотопа русский эколог и ботаник Владимир Никола-

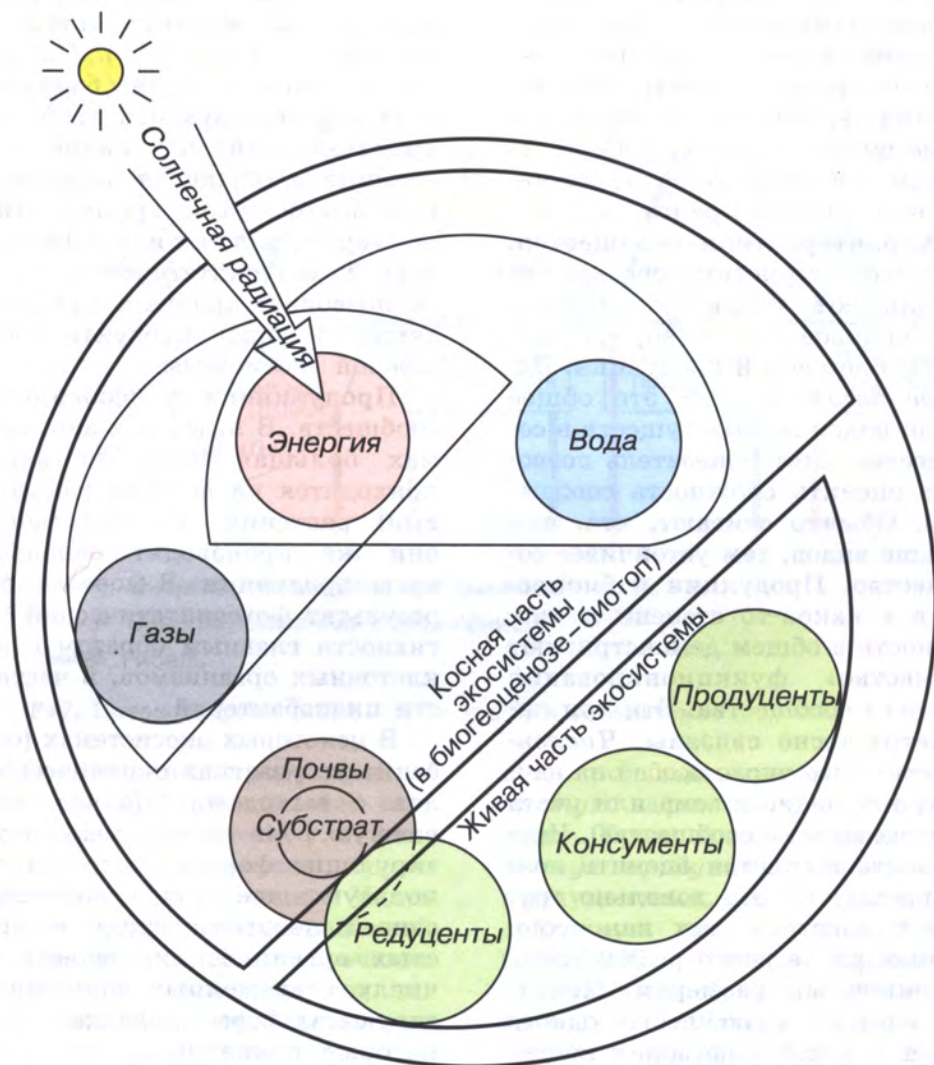


Рис. 246. Основные блоки экосистемы

евич Сукачев предложил называть *биогеоценозом*. Это сформировавшаяся в ходе эволюции элементарная экосистема, состоящая из функционально взаимосвязанных живых орга-

низмов и окружающей их абиотической среды, характеризующаяся определенным энергетическим состоянием, типом и скоростью обмена веществ и энергией. Этот термин используют, если

речь идет о небольшом, относительно замкнутом в функциональном плане и однородном участке поверхности Земли. Как вы понимаете, термин «экосистема» более широк по смыслу. Соответственно биогеоценоз — экосистема очень низкого ранга.

Характеристики сообщества. При характеристике сообщества используют такие показатели, как видовое богатство, численность, биомасса и продукция. *Видовое богатство* — это общее число видов живых существ в сообществе. Этот показатель позволяет оценить сложность сообщества. Обычно считают, что, чем больше видов, тем устойчивее сообщество. Продукция и биомасса, а в какой-то степени и численность в общем демонстрируют «качество» функционирования каждого сообщества. Эти три параметра тесно связаны. *Численность* — это число особей на единицу площади, объема или учета (иногда во всем сообществе). Численность пытаются оценить почти всегда, но это довольно грубый показатель, так как особи разных видов резко различаются по линейным размерам. Понятно, что роль в сообществе одного слона и одной инфузории неодинакова. Поэтому численность чаще всего используют для расчета биомассы и продукции.

Биомасса — это масса живых существ (или соответствующий энергетический показатель) в какой-то момент времени на конкретном участке земной поверхности. Измеряется она обычно в

единицах веса (тонна, килограмм и т. п.) на единицу площади (гектар, кв. км и т. д.). *Продукция* — это количество биомассы (или соответствующей энергии), произведенной на какой-либо единице площади за определенный промежуток времени (например, т/га в год или кДж/га в год). Такая синтетическая оценка позволяет получить представление об общей продуктивности каждой экосистемы.

Продукционные особенности сообществ. В наземных экосистемах большая часть биомассы приходится на высшие (сосудистые) растения. Соответственно они же производят основную часть продукции. В море же она результат фотосинтетической активности главным образом одноклеточных организмов, в частности цианобактерий.

В некоторых экосистемах (особенно на участках океанического дна с выходами горячих вод) важную роль играют хемосинтезирующие формы, которые используют энергию химических связей неорганических и простых органических веществ. К числу современных хемосинтезирующих форм принадлежат некоторые прокариоты, например серо- и железобактерии. Жизнедеятельность хемосинтетиков характеризуется малым выходом энергии, поэтому они перерабатывают большое количество первичной «пищи». Например, железобактерии при образовании 1 г сырой биомассы окисляют 500 г сульфата железа(II).

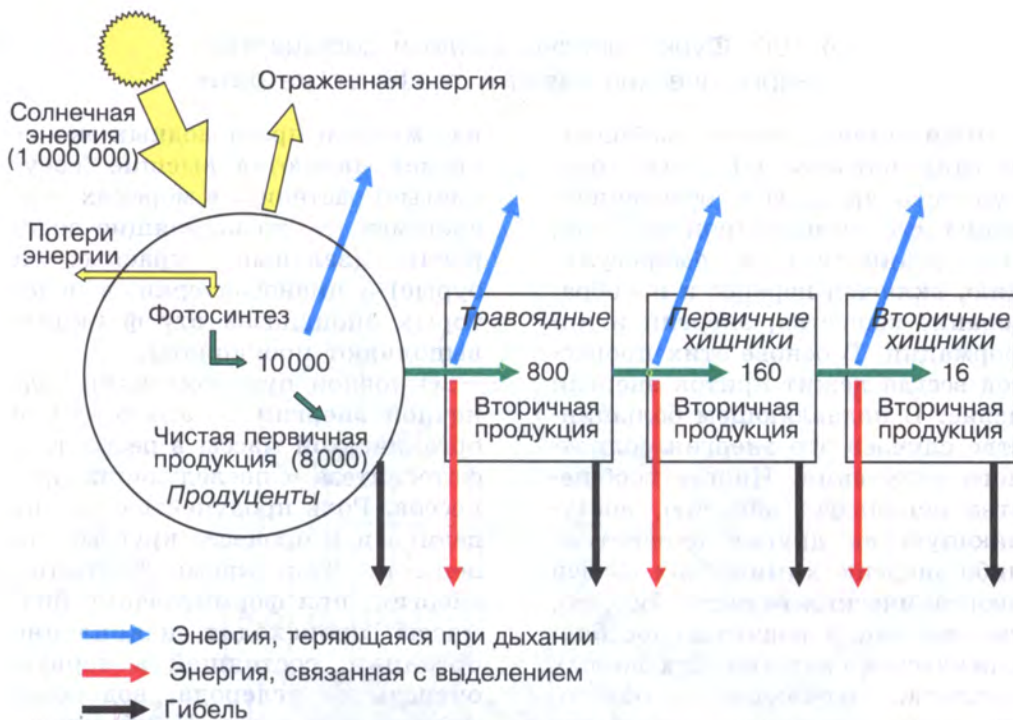


Рис. 247. Поток энергии ($\text{кДж} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) в экосистеме

Соотношение продукции и биомассы (П/Б) показывает скорость оборота биомассы, т. е. фактически интенсивность *круговорота* в экосистеме. Часть первоначально зафиксированной энергии тратится на обеспечение жизненно важных процессов, таких, как дыхание, выделение и т. д. Поэтому различают *валовую продукцию*, учитывающую

всю произведенную энергию, и *чистую*, зафиксированную в биомассе. Кроме того, выделяют *первичную продукцию*, образуемую продуцентами, и *вторичную*, созданную при ее переработке (рис. 247). Чистая первичная продукция всей суши оценивается в 110—120 млрд т сухого вещества в год, а морских экосистем — в 50—60 млрд т.

- ?
1. Что такое сообщество? Какие основные параметры можно использовать для характеристики сообщества?
 2. Каково значение в сообществах доминантов и эдификаторов?
 3. Что такое биоценоз, растительность, животное население?
 4. В чем смысловые различия терминов «биогеоценоз», «биоценоз», «биотоп», «экосистема»?
 5. Какие основные типы продукции вы знаете?

§ 100. Функциональные блоки сообщества. Энергетические связи и трофические сети

Функционирование сообщества (или экосистемы) — это совокупность процессов, обеспечивающих его самовоспроизведение, самоорганизацию и саморегуляцию, включая перенос и преобразование вещества, энергии и информации. В основе этих процессов всегда лежит приток энергии извне. В подавляющем большинстве случаев это энергия солнечного излучения. Иногда сообщество использует энергию, поступающую из других экосистем, либо энергию химических связей неорганических веществ. Все это, так же как и значительное биохимическое сходство всех живых существ, отражено в общности функционального устройства всех сообществ и экосистем. Каждое из них включает постоянный набор определенных функциональных блоков. Без какого-либо блока (когда он уничтожен, например, стихией или человеком) функциональное единство экосистемы нарушится и дальнейшее ее существование может оказаться под угрозой.

Продуценты. В основе каждого сообщества лежит блок продуцентов (рис. 248), включающий преобразователей солнечной энергии или энергии химических связей неорганических веществ в энергию органических связей. Естественно, его роль в экосистемах настоящего и прошлого крайне велика. Сейчас господствующей группой продуцентов в

наземных и пресноводных экосистемах являются высшие (сосудистые) растения, в морских экосистемах — это настоящие водоросли (зеленые, красные и бурые) и цианобактерии, в некоторых биоценозах эту функцию выполняют прокариоты.

Основной путь фиксации солнечной энергии — это создание органической массы в результате фотосинтеза и последующих процессов. Роль продуцентов крайне велика и в процессе круговорота веществ. Так, кроме фиксации энергии, при формировании биомассы происходит накопление органики, состоящей в первую очередь из углерода, водорода, кислорода и азота. Часть кислорода при наиболее широко распространенном типе фотосинтеза выделяется в атмосферу. Почти весь кислород в современной атмосфере является биогенным, т. е. связанным по происхождению с живыми существами. Растения также накапливают и фиксируют в той или иной форме и другие химические элементы: почти во всех случаях — натрий, калий, кальций, магний, железо, медь, часто и в меньших количествах — стронций, литий, бор и другие элементы.

Консументы. Экологическая роль консументов состоит в переработке биомассы, накопленной продуцентами, и создании новой, дополнительной биомассы. За счет продуцентов они уве-

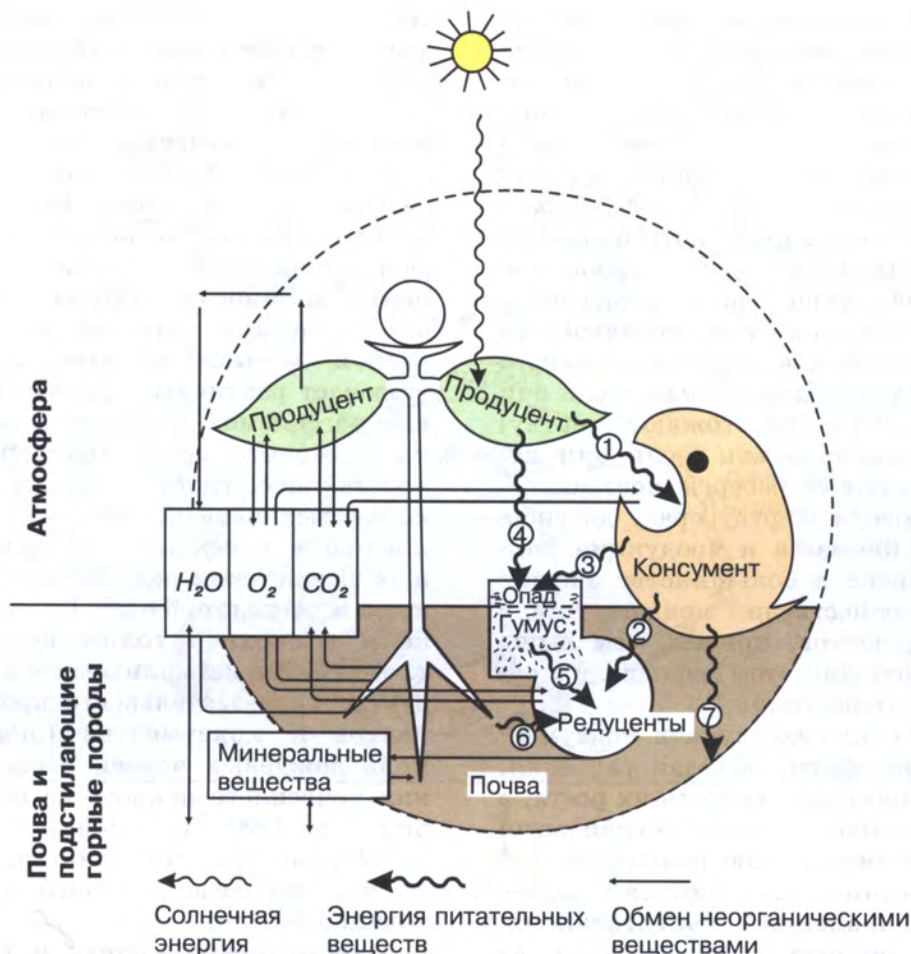


Рис. 248. Основные связи между функциональными блоками экосистемы.

1 — поедание животными и паразитизм; 2 — органические выделения животных и микроорганизмов; 3 — трупы животных и отмершие организмы; 4 — опад продуцентов; 5 — разложение органических веществ; 6 — органические выделения растений; 7 — потеря органического вещества экосистемой

личивают свою биомассу, тратя, естественно, часть энергии на обеспечение своей жизнедеятельности, в частности выделяя энергию в той или иной форме в окружающую среду (см. рис. 248). Фактически они перераспределя-

ют вещество и энергию во времени и в пространстве. Консументы не только используют биомассу предшественников для увеличения своей биомассы, но нередко просто разрушают ее, облегчая жизнь редуцентам.

К консументам принадлежит большинство животных, а также некоторые грибы, растения и прокариоты. Среди них обычно выделяют *консументов первого порядка*, использующих в пищу продуцентов, и *консументов второго порядка*, потребляющих первых. Консументов первого порядка чаще всего называют *фитофагами*, т. е. поедающими растения, а консументов второго порядка — *хищниками* (если они полностью уничтожают жертву) или *паразитами* (если они используют ее ресурсы постепенно, не доводя жертву сразу до гибели). Биомасса и продукция консументов в большинстве экосистем существенно меньше, чем у продуцентов, причем, чем выше их порядок, тем меньше их общая продукция.

Во многих случаях консументы-фитофаги, объедая растения, увеличивают скорость их роста, в том числе за счет активизации фотосинтеза либо благодаря стимуляции покоящихся почек возобновления. Растительоядные животные уничтожают до 2—10% чистой продукции лесных экосистем. В травянистых экосистемах эта доля может быть значительно выше. Иногда явно проявляется и косвенное воздействие фитофагов на блок продуцентов. Яркий пример — вытаптывание травостоя при перевыпасе копытных.

Редуценты — еще один важнейший функциональный блок биогеоценоза (см. рис. 248). Его роль заключается в переработке

той массы тел погибших организмов, а также отходов их жизнедеятельности, которая постоянно накапливается в экосистеме. Деятельность редуцентов тесно связана с такими блоками экосистемы, как опад и почвы. Без них ни одно сообщество не могло бы функционировать. Именно редуценты во многом поддерживают биологический круговорот. В разной обстановке этот блок включает различные группы живых организмов. Особенно типичны редуценты среди прокариот, простейших, грибов, круглых и кольчатых червей, многоножек, клещей и насекомых. В наземных экосистемах редуценты в основном сосредоточены в подстилке и в верхней толще почвы, т. е. там, где накапливаются продукты жизнедеятельности продуцентов и консументов (опад). Роль дождевых червей в создании почвенного покрова на пастбище в 1888 г. оценил еще Ч. Дарвин: по его данным, за 30 лет они создали новый слой толщиной 18 см.

Энергетические связи и трофические сети. В результате жизнедеятельности продуцентов, консументов и редуцентов (см. рис. 248) формируется *опад*, который последние перерабатывают. Опад включает все накапливающееся и разрушающееся мертвое органическое вещество. Реально это означает, что потоки энергии в сообществах разделены на *пастбищную* и *детритную* (лат. *detritus* — истертый) части (рис. 249). В первом

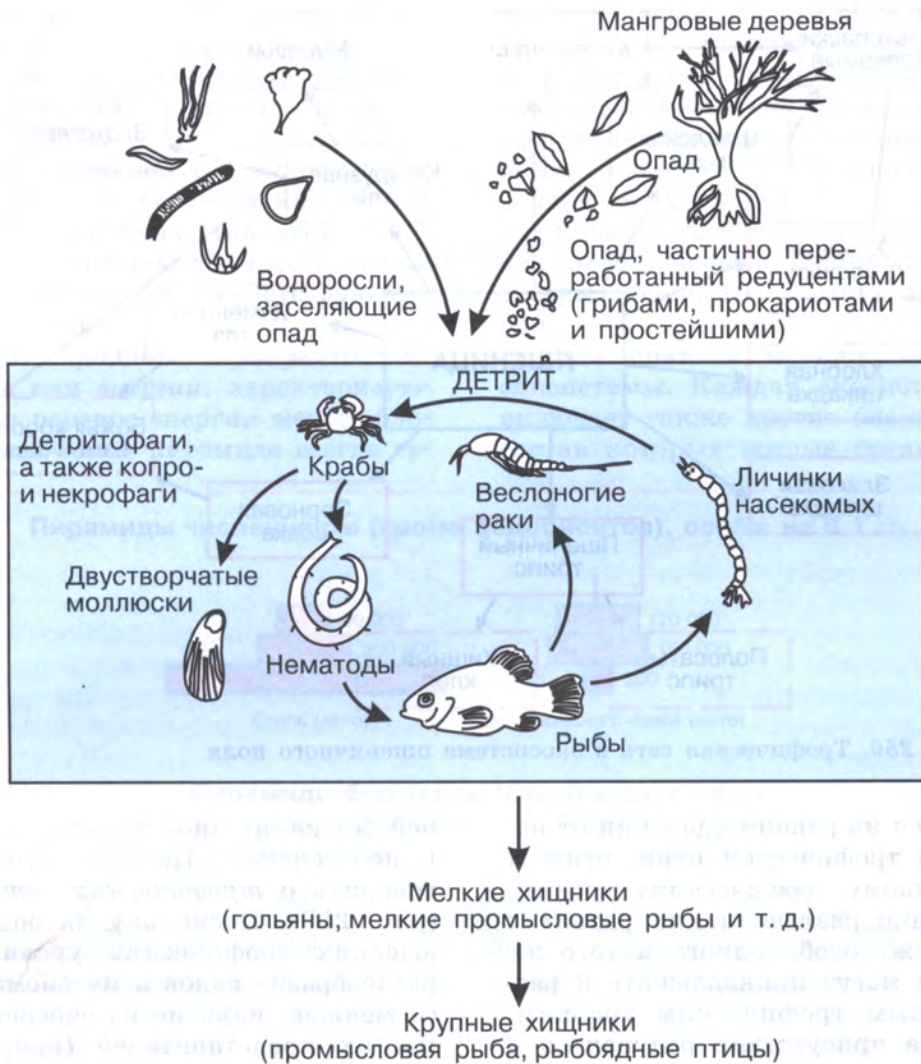


Рис. 249. Детритная цепь в мангровой экосистеме

случае происходит прямое потребление живых растений, во втором — цепь переработки начинается с накопленного мертвого вещества (опада).

Наличие четырех взаимосвязанных блоков (продуцент —

консумент первого порядка — консумент второго порядка — редуцент) прослеживается всегда. Именно эту функциональную цепочку имеют в виду, говоря о *пищевых (трофических) цепях* в экосистеме. Организмы, находя-



Рис. 250. Трофическая сеть в экосистеме пшеничного поля

щиеся на равном удалении от начала трофической цепи, относят к одному трофическому уровню. Однако разные стадии развития и даже особи одного и того же вида могут принадлежать к различным трофическим уровням. Из-за присутствия редуцентов и рядов консументов трофические цепи включают более трех звеньев, обычно не менее пяти. Дополнительную сложность в их устройстве вносит обязательное присутствие паразитов.

Реальные связи между отдельными видами очень сложны и редко когда могут быть представлены в виде упорядоченных це-

пей без каких-либо разветвлений и пересечений. Поэтому лучше говорить о *трофических сетях* (рис. 250). Поскольку на более высоких трофических уровнях разнообразие видов и их биомасса меньше, изъятие из экосистемы их представителей (например, консументов второго или более высоких порядков, в первую очередь хищников) может привести к существенным изменениям сообщества, в том числе к резким перестройкам в соотношении разных групп продуцентов и консументов первого порядка.

Взаимоотношения между разными блоками экосистемы могут

быть представлены в виде *экологических* (или *трофических*) *пирамид*. Существует несколько основных типов таких моделей (рис. 251):

1) *пирамида численности*, отражающая соотношение числа особей в блоках этой цепи;

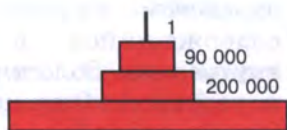
2) *пирамида биомассы*, также показывающая соответствующие отношения;

3) *пирамида продуктивности*, или *энергии*, характеризующая перенос энергии между блоками. Такая пирамида всегда су-

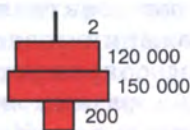
жена к верхним трофическим уровням. Это определяется *законом пирамиды энергий* (или *законом экологической пирамиды*), сформулированным американским экологом Рэймондом Линдеманом в 1942 г.: с более низкого трофического уровня на более высокий переходит в среднем около 10% потока энергии.

Биокосная и косная части экосистемы. Каждая экосистема включает также другие блоки, в состав которых живые организ-

Пирамиды численности (кроме педобионтов), особи на 0,1 га

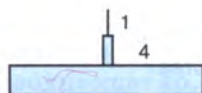


Степь (лето)



Лес умеренного пояса (лето)

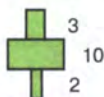
Пирамиды биомассы (сухой вес), г/кв. м



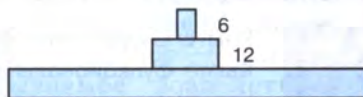
Тропический лес



Морской пролив

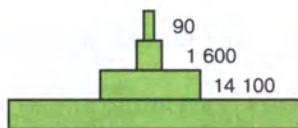


Озеро (зима)



Озеро (весна)

Пирамиды продукции, кДж/кв. м · год



Ручей

Рис. 251. Пирамиды численности, биомассы и продукции для различных экосистем

мы не включены, но их влияние может быть весьма существенным. К числу таковых относят *биокосные тела*. Это почвы наземных экосистем и *илы* водоемов. В почвах (в их верхних горизонтах — особенно в так называемом горизонте А) накапливаются органические вещества, ниже — продукты их дальнейшего разложения до неорганических составляющих (горизонт В). Почвы, во-первых, являются средой обитания многообразных живых существ — от одноклеточных до довольно крупных многоклеточных (например, кротов), многие из которых принимают активное участие в разложении опада; во-вторых, в них сохраняются покоящиеся стадии разных живых существ (семена растений, яйца животных, споры простейших и т. д.), а в-третьих, через почвы идет поток необходимых для жизнедеятельности растений веществ. Биокосные те-

ла обычно относительно устойчивы и поэтому выполняют функции памяти экосистем.

Подстилающие горные породы — это та геологическая основа, тот фундамент, на котором держится экосистема. В состав экосистем включают только самый верхний (до нескольких метров) слой горных пород. *Вода* является не менее важным компонентом каждой экосистемы. Для водоемов эта роль не требует пояснений. Но значение воды велико и на суше. Здесь она обеспечивает значительную часть переноса веществ и энергии. Еще один важнейший блок наземных экосистем — *воздух*, в том числе содержащийся в каких-либо внутренних полостях (например, почвенных). Основная его функция — постоянный приток и обмен газов, с которыми связана жизнедеятельность живых существ (в первую очередь кислорода).



1. Чем определяются функциональные особенности сообщества?
2. Какие функциональные блоки входят в состав сообщества?
3. Что такое пищевая цепь? Чем различаются пастбищная и детритная цепи?
4. Что такое экологическая пирамида? Почему разные типы пирамид для одного сообщества могут значительно различаться?
5. Предложите модель трофической сети для какой-либо экосистемы вашего региона.
6. Что такое биокосные тела? Какова роль почв в наземных экосистемах?

§ 101. Межвидовые и межпопуляционные связи в сообществах

Суть каждого сообщества как системы заключается в наличии разнообразных связей между видами, а точнее — между пред-

ставляющими их в экосистеме особями. Мы можем наблюдать все разнообразие подобных связей: от нестрогих до очень стро-

гих, жестких. Часть связей, несомненно, носит функциональный характер (см. § 100), непосредственно отражает потоки вещества и энергии и во многом определяет принципиальные особенности устройства любой экосистемы. Но разнообразие связей этим не исчерпывается. Весьма многообразны отношения между видами, относящимися к одному и тому же трофическому уровню. Есть и своеобразные связи между организмами различных трофических уровней, не имеющие прямого отношения к переносу веществ и энергии. Наличие этих связей влияет на жизнеспособность как отдельных особей, так и популяций.

Конкуренция. Среди связей между видами одного трофического уровня наиболее обычна *конкуренция* — тип взаимоотношений, когда разные особи, популяции или виды используют один и тот же (обычно ограниченный) ресурс сходным образом. В лабораторных исследованиях конкуренция воспроизводилась неоднократно. В классических экспериментах Г. Ф. Гаузе исследовал взаимодействие трех видов инфузорий-туфелек в разных парных сочетаниях. Каждый из видов очень хорошо развивался в отсутствие других. Но когда в одной пробирке объединяли два вида (в двух вариантах), то оказывалось, что в первом варианте всегда господствует один вид, а второй со временем полностью исчезает (рис. 252). Победа первого вида определялась гораздо

более высокой скоростью роста его популяции. Во втором варианте, с другой парой видов, они сосуществовали, но на невысоком уровне численности. Оказалось, что первый вид держится в центральной части пробирки и поедает бактерии, а третий предпочитает жить у дна и использует в питании дрожжи, т. е. их экологические ниши расходятся, по крайней мере, в одном измерении. Вспомним уже известный вам закон конкурентного исключения (см. § 98). В природе явные последствия конкуренции редки, так как чаще всего прямые «столкновения» между видами не происходят благодаря разделению экологических ниш, в первую очередь во времени и в пространстве.

Конкурентные отношения могут проявляться разным образом, начиная от непосредственного выедания и кончая сложными химическими воздействиями. К числу последних принадлежит *аллелопатия* (греч. *allelon* — взаимно и *pathos* — страдание, испытываемое воздействие) — влияние одних растений на другие с помощью выделяемых ими химических соединений. Так, содержащиеся фенольные соединения листьев культивируемых человеком эвкалиптов препятствуют разрастанию трав под их кронами. Как крайняя форма межвидовой конкуренции описан *взаимный антагонизм*. Например, эксперименты с двумя видами небольших жуков — мучных хрущаков показали, что при сов-

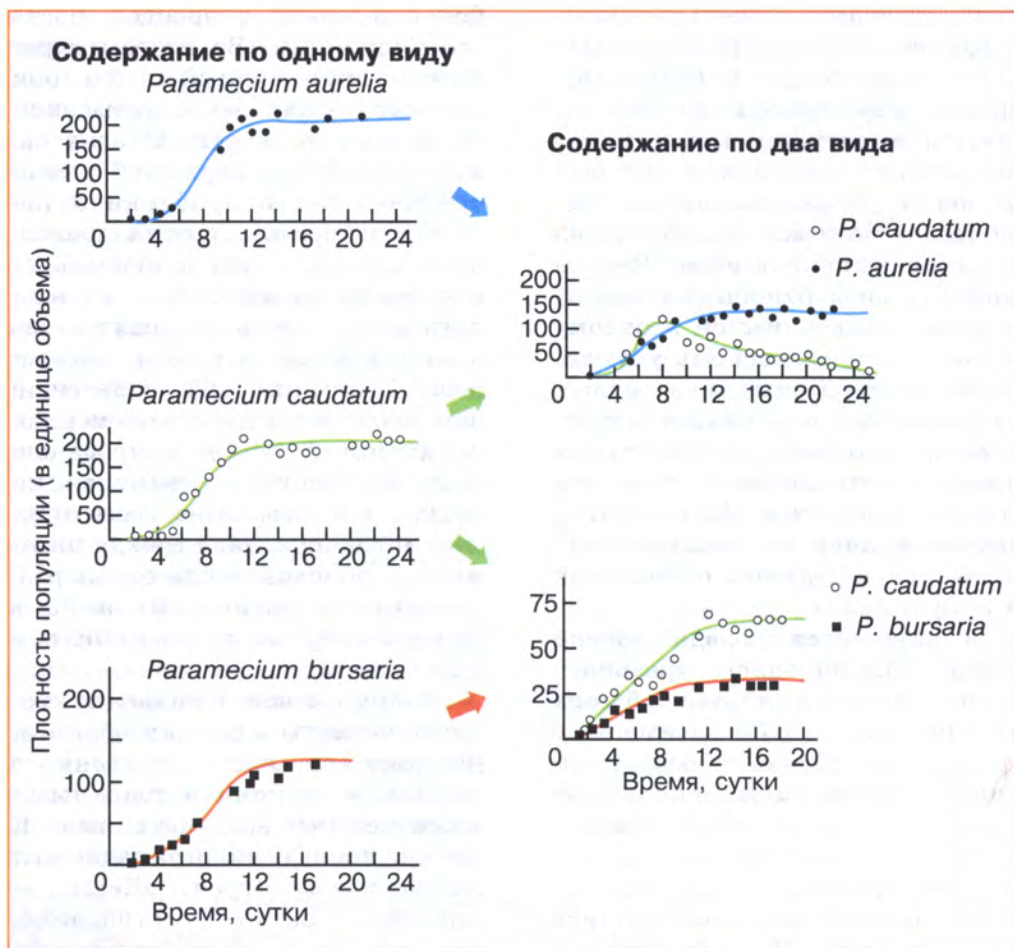


Рис. 252. Результаты экспериментов по конкурентным взаимоотношениям инфузорий-туфелек

местном обитании они поедают друг друга, причем предпочитают представителей другого вида.

Альтруизм. В отличие от конкуренции *альтруизм* — это взаимодействие особей, которое приводит к увеличению приспособленности всей популяции или

какого-то сообщества за счет снижения собственной жизнеспособности или даже гибели особи или их группы. Представления об альтруизме и взаимопомощи развивались нашими соотечественниками Карлом Федоровичем Кесслером и Петром Алексеевичем Кропот-

киным, в какой-то степени противопоставлявшими их естественному отбору. Эта форма отношений особенно характерна для групп близкородственных особей. Родительская забота — это одна из обычных форм альтруизма, так как родители снижают свою собственную приспособленность, затрачивая время и энергию на выращивание потомства. Пример альтруизма на межвидовом уровне — крики птиц, предупреждающие других животных о приближении хищника; при этом, естественно, кричащая особь подвергается опасности.

Формы симбиоза. Довольно обычен в сообществах *симбиоз* (греч. symbiosis — совместная жизнь) — совместное обитание особей различных (симбиотических) видов. Подобные отношения могут существовать между организмами, непосредственно связанными в трофической сети. Известны его разные формы. В первую очередь это *мутуализм* (лат. mutuus — взаимный), при котором сосуществующие особи получают взаимную выгоду. Кроме того, часто встречается *комменсализм* (лат. com — вместе и mensa — трапеза) — сожительство, выгодное только для одной стороны и нейтральное для другой (первая часть использует вторую как субстрат обитания). Как одну из форм симбиоза можно рассматривать и хорошо известный вам *паразитизм* — случай, когда один из сожителей исполь-

зует второго в качестве источника пищи, причиняя ему по меньшей мере неудобства (многочисленные паразитические черви).

Для мутуалистических отношений типично, что один из партнеров использует другого в качестве источника пищи, а другой за счет сожителя живет в более благоприятных (например, безопасных) условиях. Так, можно вспомнить коралловых полипов с их симбиотическими водорослями. Первые пользуются продуктами фотосинтеза, а вторые получают убежище. Достаточно разнообразны и примеры комменсализма. Многие растения имеют семена с различными зацепками и крючками. Когда мимо плодоносящего растения пробегает какой-то зверь (например, овца), эти семена остаются в его шерсти. Таким образом подобные виды расселяются. Очевидны выгоды этого приспособления для растений, животным же все равно. Для паразитов характерны, во-первых, тесные связи с хозяевами, а во-вторых, использование хозяина как среды обитания. Из одноклеточных паразитов один из самых известных — малярийный плазмодий со сложным жизненным циклом, включающим смену хозяев (малярийного комара и человека) и неоднократные бесполое размножения, когда численность особей паразита резко возрастает.



1. Какова роль в сообществах межвидовых и межпопуляционных связей внутри одного трофического уровня?
2. Что такое конкуренция? Какие экспериментальные доказательства конкуренции вы знаете?
3. Что такое аллелопатия?
4. Для каких видов животных характерен альтруизм?
5. Какие формы симбиоза вы знаете?
6. Приведите примеры мутуалистических отношений.
7. Какими особенностями обладают паразиты? Приведите примеры.

§ 102. Пространственное устройство сообществ

Каждое сообщество пространственно неоднородно. На занимаемом им участке неравномерно распределены и особи разных популяций, и абиотические факторы. Более того, некоторые организмы (особенно крупные) могут существенно изменять окружающую их среду. Например, деревья и кустарники, а в меньшей степени травы перераспределяют влагу, которая стекает по их ветвям и стволам. Их кроны препятствуют проникновению прямого солнечного света. Поэтому под кронами заметно влажнее, да и суточные колебания температур здесь меньше, чем на соседних открытых участках.

Потоки переноса вещества и энергии. Пространственная неоднородность любого сообщества в значительной степени обусловлена наличием разнообразных потоков переноса веществ и энергии, обеспечивающих связи как внутри его, так и с соседними экосистемами. Эти потоки могут быть *вертикальными* (например, опадение листвы деревьев), *горизонтальными* (движение воздуха) и *склоновыми* (обвалы, осы-

пи, водный сток и т. п.). Вертикальные и склоновые потоки в первую очередь определяются силой тяжести. Поэтому они направлены в основном сверху вниз. С перемещениями животных и растений связаны потоки и в противоположном направлении. Склоновые же перемещения могут четко проявляться даже при очень небольшом уклоне, особенно в тех случаях, когда выпадает довольно много осадков, а почвенно-растительный покров нарушен.

Ярусная структура. Каждое сообщество обладает более или менее ярко выраженной *ярусной (вертикальной) структурой*. В ней могут быть выделены *ярусы* — отдельные (иногда сравнительно хорошо обособленные) высотные слои, часто различающиеся функционально. В каждой наземной экосистеме можно выделить четыре главных слоя, в какой-то степени соответствующие основным функциональным блокам: растительный покров, подстилку, почву и подстилающие горные породы. Каждый из них также может быть расчленен

Деревья первой величины

Деревья второй величины

Подлесок

Высокие травы и кустарники



Рис. 253. Ярусы в смешанном лесу

на отдельные высотные слои. Особенно типично разделение на ярусы растительного покрова лесных экосистем (рис. 253), хотя они могут быть прослежены и в степях, и на лугах. Так, в широколиственных лесах выделяют 5—6 ярусов: 1) деревья первой величины (дуб, липа, береза); 2) деревья второй величины (рябина, яблоня); 3) подлесок (шиповник, лещина); 4) высокие травы и кустарники (чистец лесной, багульник); 5) низкие травы (сныть) и приземные растения (мхи, копытень).

Консорции и мозаичность. Многие виды-эдификаторы (особенно деревья) являются функциональными ядрами, объединяющими вокруг себя разные виды как по трофическим сетям, так и по месту обитания (рис. 254). Такие функционально-пространственные узлы в экосистеме называют *консорциями*. Подобные центры образуют своеобразный каркас сообщества. При изъятии



Рис. 254. Основные участники консорции липы

ядра консорции (например, вырубке дерева) исчезают и многие связанные с ним виды. Если посмотреть на сообщество сверху, то его можно представить себе как мозаику из отдельных консорций. Независимо от развития последних в большинстве случаев прослеживается горизонтальная *мозаичность* сообщества. Часто она поддерживается деятельностью животных. Например, роющие грызуны (суслики, луговые собачки и др.) при сооружении нор выбрасывают на поверхность огромное количество грунта, который в первую очередь зарастает бурьяном.

Границы между сообществами. Неоднородность и различия в экологических нишах отдельных видов должны были бы приводить к полному стиранию границ

между соседними сообществами. Но часто провести их довольно просто. Они могут идти по хорошо выраженным перепадам рельефа (например, по стыку горного склона и равнины) либо соответствовать резкой смене типа растительности (лесное и луговое сообщества). Четкие границы нередко связаны с пожарами либо иными серьезными физическими воздействиями (в том числе со стороны человека). Но любые границы между сообществами имеют какую-то ширину. Тогда они могут быть прослежены в виде своеобразных полос — *экто-*

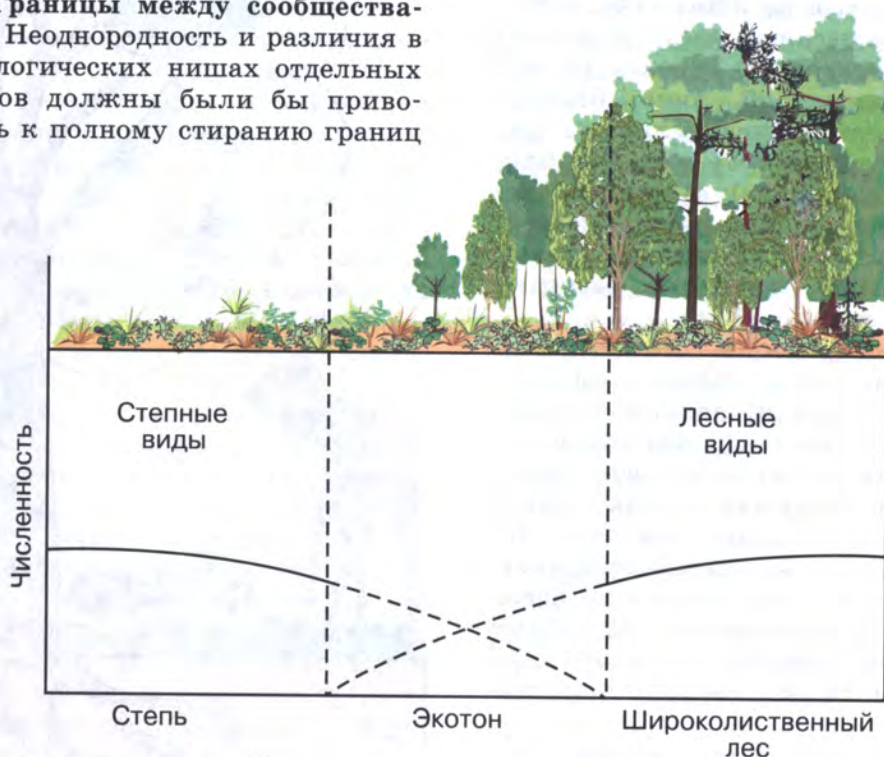


Рис. 255. Распределение степных и лесных видов в экотоне

нов, которые заселяются набором видов, часть которого связана с одним сообществом, часть — с другим (рис. 255). Есть и организмы, свойственные только этой пограничной полосе. Пример — заросли кустарников и высокотравья на границе между лесными и лугово-степными сообществами лесостепной зоны.

Вместе с тем потоки, обеспечивающие поддержание связей между различными частями сообщества, обычно выходят за его пределы, пересекая его внешние границы. Это приводит к тому, что между соседними сообществами также устанавливаются связи. Очень часто они осуществляются за счет стока вдоль скло-

на воды и растворенных в ней веществ.

Стоковые серии экосистем. Подобные взаимодействия приводят к формированию *стоковых серий*, включающих ряды соседних экосистем (рис. 256). Те из них, которые лежат выше, получают воду только за счет атмосферных осадков. Но поверхностный и грунтовый сток выносит часть химических веществ (в том числе и энергетически богатых) вниз. Поэтому лежащие ниже сообщества получают как бы дополнительные порции веществ и энергии. Особенно характерно это для экосистем, лежащих в самой нижней части стоковой серии. Вместе с тем для них воздействие такого рода оказывается часто определяющим и приводящим к кризисам. Например, при внесении избыточного коли-



Рис. 256. Стоковая серия экосистем в лесу

чества минеральных удобрений на поля, расположенные на равнине или на верхних речных террасах, их избыток смывается. В результате в местном водоеме (озере или пруду) может ока-

заться большое количество удобрений, благоприятствующих цветению воды (массовому размножению цианобактерий и некоторых одноклеточных эукариот).



1. Что определяет пространственную неоднородность сообщества?
2. Какие типы пространственных потоков внутри сообщества и между сообществами вы знаете?
3. Какие ярусы могут быть прослежены в лесной экосистеме?
4. Какие консорции можно выделить в экосистемах вашего региона?
5. Проследите, насколько хорошо выражены границы между экосистемами в вашем регионе. Попытайтесь объяснить их характер.
6. Какие химические соединения могут переноситься по стоковой серии в вашем регионе? Могут ли они влиять на функционирование экосистем?

§ 103. Динамика сообществ

Каждое сообщество со временем изменяется. Говорят, что оно динамично. Устройство и внешний облик сообщества в какой-то момент времени называют его *состоянием*. Соответственно с течением времени одно состояние сменяет другое.

Флуктуации. Почти для всех сообществ типичны *флуктуации* — изменения, носящие колебательный характер, когда через какой-то промежуток времени сообщество возвращается к ранее пройденному состоянию. Особенно хорошо флуктуации выражены во внетропических широтах, в частности на всей территории России. Вам хорошо известны разнообразные примеры суточных и сезонных смен. Часто такие смены называют *ритмами*. Последние связаны не только с характером вращения Земли во-

круг своей оси и Солнца, но и с наличием у многих организмов так называемых *биологических часов* — своеобразного физиологического механизма измерения времени.

В сообществах суточные и сезонные флуктуации в первую очередь проявляются в сходной активности разных видов и функциональных групп. Например, сезонные перелеты птиц совпадают с появлением доступной в большом количестве пищи. Не так четко проявляются многолетние флуктуации. Однако во внетропических широтах, например в России, они выражены очень хорошо и вызваны климатическими изменениями. Например, в Барабинской лесостепи на юге Западной Сибири крайне засушливыми были 1841—1844, 1865—1867, 1900—1902 и

1950—1955 гг. Засухи оказывали значительное влияние на состояние местных сообществ — менялись доминанты в растительном покрове, неоднократно отмечались вспышки саранчовых. Раз в несколько лет серьезные экологические перестройки происходят в Тихом океане. Изменяется циркуляция океанических течений. Нормой считается подъем холодных вод у тихоокеанского побережья Южной Америки. Но время от времени поверхностные слои теплеют на несколько градусов, косяки рыбы уходят в другие районы, а на прилегающие части суши обрушиваются дожди. В то же время западные берега Тихого океана и Южная Азия, наоборот, страдают от засухи. Это явление называют Эль-Ниньо. Фактически его приход прослеживается в масштабе всей Земли.

Сукцессии (лат. *successio* — преемственность) проявляются в закономерной и направленной (в отличие от флуктуаций) смене одного состояния сообщества другим. Сукцессия часто начинается после полного или частичного разрушения экосистемы, когда-то существовавшей на данном участке. Начальные и конечные состояния сообщества не похожи друг на друга. Нередко характеристики сообщества от начала сукцессии к ее концу меняются настолько сильно, что соответствующие сообщества рассматривают как самостоятельные. Фактически с сукцессиями связано формирование сообщества. Это

обуславливает их высокую значимость для всех экосистем.

Первичные сукцессии начинаются, когда все компоненты существовавших ранее экосистем разрушены либо на этом участке земной поверхности экосистем вообще не было. Таковы, например, лавовые участки после извержения вулкана. Первичная сукцессия включает длинный ряд состояний, начинающийся с самых ранних стадий, на которых происходит заселение голых участков горных пород живыми существами (главным образом одноклеточными) и формируются примитивные почвы. Затем появляются более крупные животные и растения, почвы постепенно развиваются. По представлениям американского эколога Фредерика Клементса, заканчивается первичная сукцессия состоянием *климакса* (греч. *klimax* — лестница), соответствующим относительно устойчивой и типичной для данного района экосистеме (или экосистемам). Климаксные состояния могут поддерживаться наиболее долго. Длительность первичной сукцессии зависит от типа климаксного сообщества (см. § 105).

Очевидно, что в современных условиях первичные сукцессии относительно редки. Чаще приходится сталкиваться со *вторичными сукцессиями*, которые начинаются после изъятия из экосистемы какого-то блока либо его значительного нарушения (рис. 257). Большая часть других блоков сохраняется, либо измене-



Рис. 257. Восстановление ельника после вырубki

ния в них не столь велики. Так, в лесах и в степях вторичные сукцессии очень часто начинаются после пожаров. Сейчас особенно широко распространены различные типы *антропогенных вторичных сукцессий*, связанных с деятельностью человека. Многие из них являются *восстановительными*. Таковы, например, *залежные сукцессии*, начинающиеся после того, как поле перестают обрабатывать. При таком восстановлении, например, в лесной зоне наблюдается очень характерная последовательность стадий: однолетние сорняки (бурьян) → многолетние травы → кустарники → быстрорастущие деревья → деревья, характерные для данной зоны. В результате восстановительная сукцессия через ряд последовательных стадий завершается климаксом. Нередко воздействия (особенно внешние, например перевыпас) могут возвращать сообщество на более раннюю сукцессионную стадию.

Нарушения и устойчивость экосистем. Естественно, в природе очень трудно вычленить «чистые» сукцессии и «чистые» флуктуации, так как они накладываются друг на друга. Именно поэтому динамика природного сообщества крайне сложна. Кроме того, широко распространены скачкообразные изменения экосистем, обычно связанные с внешними воздействиями, — *нарушения*, или *катастрофы*. Подобные события (а также и некоторые внешние воздействия, та-

кие, как перевыпас) могут резко изменить ход сукцессии и вернуть экосистему на более раннюю сукцессионную стадию, в том числе в исходное состояние. В природе катастрофические изменения могут быть связаны с оползнями, лавинами, извержениями лавы, экстремально высокими паводками, пожарами и т. п. В последние века катастрофы часто являются результатом деятельности человека.

Разнообразие сукцессий и флуктуаций во многом определяет то, что с динамической точки зрения природные экосистемы обладают той или иной степенью устойчивости. Под *устойчивостью* мы будем понимать способность системы противостоять внешним и внутренним возмущениям с сохранением равновесного состояния, характера функционирования и динамики в течение относительно продолжительного времени (порядка десятков и сотен лет). На поддержа-

ние устойчивости расходуется ранее накопленная энергия. В целом устойчивость каждой экосистемы обеспечивается в первую очередь несколькими факторами:

1) общей совокупностью генофондов живых организмов. Именно генофонды определяют характер наследования признаков, и именно от них во многом зависит будущее популяций входящих в экосистему видов;

2) консервативными биотическими компонентами экосистемы — главным образом почвой и опадом, а также особенностями микроклимата;

3) исходными особенностями среды — коренными горными породами, направленностью и характером стока и т. п.;

4) наличием каких-либо источников восстановления генофондов (как в пределах самой экосистемы, так и за ее пределами);

5) наличием источника энергии.

- ?**
1. Что такое динамика сообщества? Какие основные типы динамических изменений экосистем вы знаете?
 2. Чем различаются флуктуации и сукцессии?
 3. Как проявляются флуктуации? Приведите примеры.
 4. Какими могут быть последствия Эль-Ниньо?
 5. В чем состоит роль сукцессий? Что такое климакс?
 6. Чем различаются первичные и вторичные сукцессии?
 7. Приведите примеры антропогенных сукцессий.
 8. Как проявляются и чем могут быть вызваны катастрофические изменения экосистем?
 9. Что определяет устойчивость экосистемы?

Источники формирования сообществ. Однозначный ответ на вопрос, как формируются сообщества, дать нельзя. Очевидна значительная роль организмов, живущих рядом. Если сохранилась почва, то сохраняются также семена, споры, куколки, яйца и другие покоящиеся стадии. Но источники появления живых существ могут располагаться и далеко — в десятках, сотнях и даже тысячах километров. В таких случаях, как правило, видовое богатство невелико и сообщество может быть очень своеобразным за счет отсутствия каких-то организмов, имеющих в нормальных условиях. Например, на океанических островах, никогда не имевших связи с континентами, отсутствуют наземные млекопитающие, земноводные, многие группы насекомых. Поэтому нет или почти нет привычных хищников, т. е. консументов второго и третьего порядков. Но в сообществе должны быть представлены все функциональные блоки. Поэтому развитие каждого сообщества направлено на их заполнение и максимальную упаковку экологических ниш. В результате, например, за время существования подобных островов появились хищники в группах, в которых нет хищников на континентах. Таковы хищные гусеницы бабочек-пядениц на Гавайских островах.

В общем формирование любого сообщества определяется, во-

первых, емкостью среды, в первую очередь поступающей извне энергией, во-вторых, взаимоотношениями входящих в состав сообщества видов (конкуренция, взаимная приспособленность и т. п.), в-третьих, пространственно-временной неоднородностью. Конечно, этот процесс требует времени.

Пути формирования сообществ. Формирование сообщества может идти двумя резко различными путями. Первый — это случайный подбор всех видов. Альтернативой является формирование из каких-то уже существующих «готовых» групп видов, взаимоприспособленных друг к другу. Очевидно, что случайность более характерна для ситуаций, когда сообщества появляются при отсутствии уже сложившихся экосистем по соседству (например, на островах). Появление уже сложившихся групп видов типично для участков, окруженных развитыми сообществами. Ясно, что в чистом виде оба этих пути реализуются редко.

Модель равновесия для островных биот. В самом простом виде процесс формирования сообщества описывается *моделью равновесия* Роберта Мак-Артура и Эдварда Уилсона (рис. 258). В соответствии с ней островное сообщество находится в состоянии динамического равновесия, которое обеспечивается иммиграцией из районов, служащих источником заселения (например, близ-

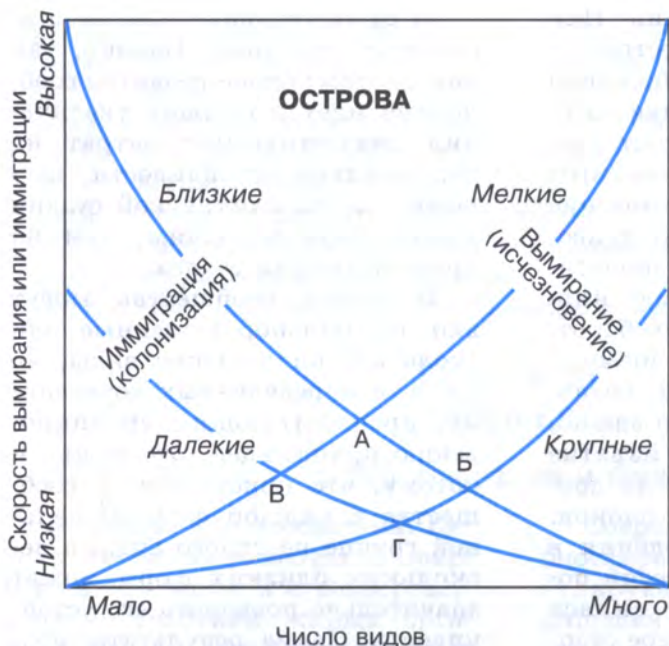


Рис. 258. Изменение скоростей иммиграции (заселения) и вымирания (исчезновения) на мелких и крупных островах согласно модели Мак-Артура и Уилсона:

А — Г — точки равновесия (А — мелкие, близко расположенные острова; Б — крупные, близко расположенные; В — мелкие, удаленные друг от друга; Г — крупные, удаленные друг от друга острова)

лежащего континента), и вымиранием колонистов. На рисунке вы видите, что при увеличении числа видов на острове скорость успешного внедрения новых видов падает, а вероятность вымирания возрастает. Принципиально, что на пересечении кривых есть точки, соответствующие *равновесному числу* видов. Естественно, виды могут обновляться. На реальном острове на формирование сообществ отпечаток накладывают его размеры (это, в частности, отражено разными кривыми), близость источника заселения и неоднородность среды. Однако модель Мак-Артура и Уилсона, несмотря на существенные ограничения, применима и к обширным просторам, где как острова могут рассматриваться не-

которые участки — оазисы в пустыне, глубоководные впадины и даже отдельные крупные растения. Это позволяет предположить, что существует какой-то равновесный уровень разнообразия для каждого участка поверхности Земли.

Принцип плотной упаковки. Видовое разнообразие сообщества в значительной степени определяется соотношением реализованных экологических ниш. Об этом говорит *принцип плотной упаковки* Мак-Артура — виды, объединенные в сообщества, используют все возможности для существования, предоставленные средой, с минимальной конкуренцией между собой и максимальной биологической продуктивностью в условиях данного

конкретного местообитания. При этом «экологическое пространство» заполняется с наибольшей плотностью. Формирование сообщества достигается за счет расхождения ниш по различным осям (см. § 98). Проникновение нового вида в сообщество приводит к выработке новой экологической ниши и сужению ниш других организмов. И наоборот, изъятие вида означает возможность расширения ниш оставшихся форм. Но особенно важно, что такое вторжение или изъятие часто влияет и на виды из других функциональных блоков. Так, длительные наблюдения в целинных степях юга России показали, что отсутствие выпаса копытных приводит к утере степными сообществами многих характерных свойств, в частности к исчезновению видов, принадлежащих к красиво цветущему разнотравью.

Видовое разнообразие и устойчивость сообществ. В целом можно говорить о том, что более богаты видами сообщества:

1) находящиеся на более поздних стадиях сукцессии и относящиеся к давно сложившимся типам;

2) существующие в местообитаниях с хорошо выраженной пространственно-временной неоднородностью;

3) сформировавшиеся в условиях с большим притоком энергии;

4) существующие в более стабильных условиях. Однако, так как сукцессионное развитие сообщества идет в сторону увеличения энергетических затрат на поддержание устойчивости, разнообразие на климаксовой стадии может быть меньшим, чем на промежуточных этапах.

В состав сообщества могут входить близкородственные или экологически похожие виды, но лишь в определенных сочетаниях, препятствующих проникновению пришельцев. Это важно и потому, что присутствие в сообществе в каждой функциональной группе не одного вида, а нескольких близких форм может значительно повышать его устойчивость. Такие результаты подкрепляют традиционную точку зрения, суть которой заключается в том, что, чем выше видовое разнообразие сообщества, тем оно устойчивее. Но устойчивость связана также с жесткостью связей между элементами сообщества. В экваториальных лесах при очень высоком разнообразии обилие именно жестких связей (когда, например, какой-то вид насекомого питается исключительно молодыми листьями лишь одного вида деревьев) является причиной того, что резкое воздействие приводит к катастрофическим результатам. Именно поэтому для поддержания устойчивости важна и определенная гибкость взаимоотношений.



1. За счет каких источников может формироваться сообщество?
2. Чем отличаются сообщества, складывающиеся на океанических островах?
3. Какие показатели определяют создание сообщества?
4. Что описывает и в каких случаях может использоваться модель Мак-Артура—Уилсона?
5. Что такое принцип плотной упаковки?
6. Оцените возможные последствия появления либо исчезновения какого-нибудь вида в вашем регионе.
7. Какие сообщества отличаются высоким видовым разнообразием?

Глава XVII

БИОСФЕРА

§ 105. Биосфера и биомы

Биосфера как экосистема. Потоки переноса вещества и энергии (в том числе и с непосредственным участием живых организмов) не только связывают соседние биогеоценозы, но и охватывают всю поверхность Земли. Поэтому можно говорить о единой, сложной и взаимосвязанной экосистеме высшего ранга — *биосфере*. Это грандиозная эколого-географическая система, включающая в себя многочисленные подчиненные системы: биогеоценозы, популяции, организмы. Все они тем или иным образом взаимодействуют друг с другом и обеспечивают, с одной стороны, определенную устойчивость биосферы, а с другой — ее развитие, эволюцию. Во многом и то и другое определяется *биологическим разнообразием*, т. е. тем многообразием форм жизни и биологических систем, какое мы можем реально наблюдать ныне и реконструируем для прошлых эпох.

Современное представление о биосфере как уникальной саморегулирующейся, самовоспроизводящейся и самоорганизующейся системе восходит к работам французского философа и палеонтолога начала XX в. Пьера Тейяра де Шардена и русского ученого Владимира Ивановича Вернадского. Английский исследователь Джеймс Лавлок, развивая их взгляды, образно описывает биосферу как своеобразный сверхорганизм — Гею. Биосфера в современном понимании — это оболочка Земли, охваченная деятельностью живого, и в том числе те части планеты, которые непосредственно зависят или зависели от него в прошлом.

Границы биосферы. Верхняя граница биосферы соответствует озоновому слою стратосферы, т. е. располагается на высоте около 22—25 км над поверхностью Земли. Нижняя проходит в основном по нижним горизонтам



Владимир Иванович Вернадский (1863—1945) — отечественный естествоиспытатель, философ, минералог, основоположник биогеохимии и учения о биосфере

отложений осадочных пород, т. е. на глубине 5—7 км под поверхностью планеты (рис. 259). Ту часть биосферы, где сейчас живые существа встречаются постоянно, называют *эубиосферой*. Ее мощность существенно меньше — 5—6 км над поверхностью и, вероятно, до нескольких километров под поверхностью Земли.

Биомасса биосферы. Общая биомасса биосферы (в сухом виде) оценивается в $2,5 \cdot 10^{12}$ т. Большая ее часть приходится на сушу (в основном на наземную растительность), а в водных экосистемах биомасса составляет всего около $0,003 \cdot 10^{12}$ т. Новейшие данные позволяют увеличить эти оценки. Недавно в верхних слоях земной коры выявлены богатейшие сообщества анаэробных бактерий, заселяющих микроскопические трещины в осадочных и других горных породах. Они обнаружены даже

на больших глубинах — глубже 3000 м. По самым скромным оценкам, возможная живая масса таких бактериальных сообществ достигает $2 \cdot 10^{14}$ г.

Если попытаться оценить общую массу самой биосферы, т. е. сложить биомассу, все органическое вещество биогенного происхождения и присутствующие в биосфере косные вещества, то эта величина может быть оценена в $2,5—3 \cdot 10^{18}$ т. Это означает, что весовая доля живого вещества в биосфере относительно невелика. Однако не следует забывать, что значительная (если не большая) часть биосферы создавалась миллионы лет в ходе деятельности живых существ, да и современное функционирование биосферы во многом определяется их активностью. По некоторым оценкам, биомасса, произведенная за последний 1 млрд лет, может составлять около $2 \cdot 10^{20}$ т (при неизменном среднем уровне суммарной годовой продукции $2,3 \cdot 10^{11}$ т). Эта величина в 10 раз больше массы всей земной коры.

Пространственная дифференциация биосферы. Биосфера неоднородна. Меняется ее мощность, насыщенность живыми организмами и косным веществом. Это определяется многими причинами. Самые главные из них хорошо знакомы вам из физической географии. Во-первых, это зонально-поясная дифференциация, связанная в первую очередь с шарообразной формой планеты, во-вторых, секторность, отражающая неравномерное распределе-

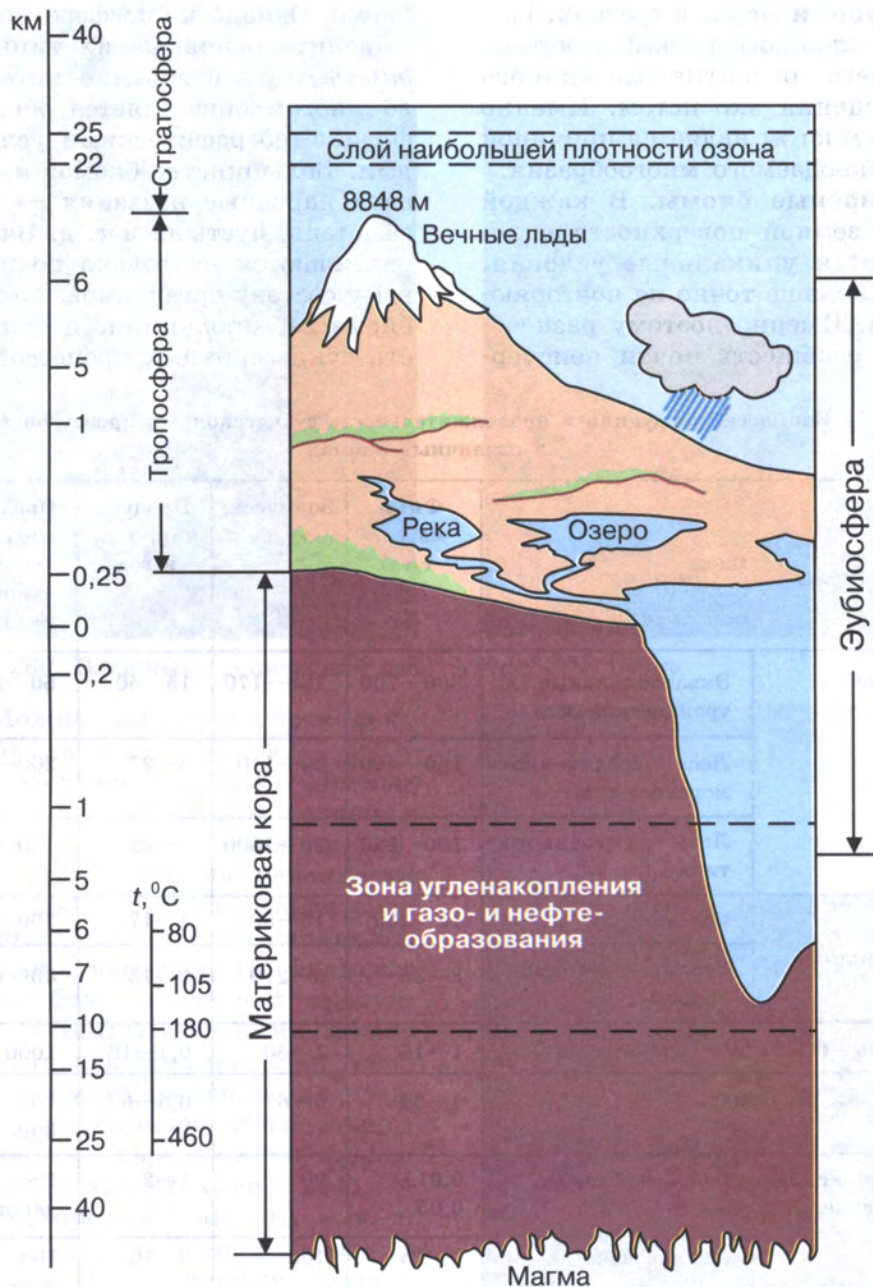


Рис. 259. Вертикальный разрез через биосферу

ние суши и моря, в-третьих, развитие сложного рельефа, определяющего развитие мозаичного размещения экосистем. Именно это во многом является причиной их наблюдаемого многообразия.

Основные биомы. В каждой точке земной поверхности складываются уникальные условия, нигде больше точно не повторяющиеся. Именно поэтому разнообразие сообществ почти неисчер-

паемо. Однако в биосфере можно выделить основные их типы — *биомы*, существование которых во многом определяется общими физико-географическими условиями. Большинство биомов имеют свои народные названия — тайга, степь, пустыня и т. д. Биомы различаются не только по видовому составу организмов, но и по биомассе, продукции, по скорости сукцессионных процессов.

Биомасса, продукция и продолжительность сукцессионных процессов в различных биомах

Биом		Фитомасса, т/га	Зоомасса, кг/га	Продукция, т/га в год	Продолжительность сукцессии, годы
Лесные	Экваториальные и тропические леса	300—700	100—170	15—50	50—200
	Леса средиземноморского типа	150—400	40—110	6—27	200—700
	Леса умеренного типа	100—540	20—1500	2—23	150—500
Травянистые	Саванны	15—250	15—50	4—17	100—200
	Степи, лесостепи, прерии	2—35	5—210	2—15	40—150
Аридные (пустыни и полупустыни)		1—15	1—30	0,1—10	1000
Тундры и лесотундры		1—60	5—67	0,6—6	1000—3000
Океанические и морские	Открытый океан	0,01—0,05	90	1—2	Нет данных
	Мелководья	0—15	700	3—10	Нет данных
	Коралловые рифы	20	1500	25	7—10



Рис. 260. Влажный тропический лес

Можно выделить несколько основных групп биомов.

Наземные биомы. Лесные биомы существуют в условиях хорошего увлажнения и достаточной теплообеспеченности (рис. 260). Для них характерно господство деревьев и связанных с ними животных. Их биомасса много больше годовой продукции, а темпы сукцессий можно оценить как средние. При недостаточном увлажнении, но сравнительно хорошей обеспеченности теплом формируются *травянистые биомы* (рис. 261) — степи, прерии, саванны и т. п. Здесь господствуют травы, а деревья и кустарники относительно редки или отсутствуют вовсе. Много травоядных живот-



Рис. 261. Степь



Рис. 262. Полынная пустыня

ных — копытных, грызунов, саранчовых. *Аридные биомы* — пустыни и полупустыни — типичны для районов с острым дефицитом влаги (рис. 262). Местные растения разрежены, а основная часть фитомассы находится под землей. Однако нередко хорошо представлены как различные фитофаги (в том числе и крупные копытные), так и редуценты. В условиях недостатка тепла и постоянной подземной мерзлоты развиваются *биомы приполярных районов*. Обычны мхи и лишайники, а также низкие кустарники и кустарнички. В Северном полушарии к числу типичных фитофагов относятся северные олени, лемминги, гуси.

Водные биомы отличаются от наземных меньшим разнообразием, так как влияние основных географических факторов сглажено благодаря выравнивающим свойствам водной среды. Поэтому водные биомы не похожи на наземные. В водоемах часто хорошо проявляются не только и не столько зональные особенности, сколько расчленение по глубине, связанное как с разделением слоев воды, так и с ограниченным проникновением света. Для этих биомов типичны замедленные изменения во времени. Водные экосистемы находятся в самом нижнем положении на стоковой серии. Следовательно, они могут

меняться из-за нарушения или изменения стока. Именно с суши сюда поступает значительная часть зафиксированной энергии. Продуктивность таких экосистем может быть очень большой, особенно на хорошо прогреваемых и освещаемых мелководьях. В отличие от суши основная часть продукции в этом случае создается фотосинтезирующими одноклеточными (цианобактерии, диатомеи, кокколитофорида и др.). На больших глубинах, куда не проникает солнечный свет, экосистемы зависят от притока вещества сверху, но могут существовать и за счет веществ и энергии, поступающих из горячих источников.

Связи между биомами. Все биомы неразрывно связаны друг с другом. Наиболее важные связи осуществляются благодаря перемещениям воздушных и водных масс. Нередко обмены веществ и энергией между отдельными экосистемами обеспечиваются миграциями животных. Количество перемещаемой биомассы в этих случаях может превышать миллионы тонн. Миграционные потоки характерны также для экосистем, расположенных вдоль берегов морей и океанов. Здесь многие животные находят пропитание в океане, а большую часть жизни проводят на суше.



1. Проанализируйте соотношение возможного прироста биомассы за последние 1, 2, 3 млрд лет и массы земной коры. Что характеризует это соотношение? Что могло влиять на суммарный прирост биомассы в давние эпохи?

2. Чем водные биомы отличаются от наземных?
3. Чем определяются различия в распределении биомов на суше и в океанах?
4. Как вы думаете, каковы причины различной длительности сукцессий в разных биомов?
5. Какие биомы представлены в вашем регионе? Что для них характерно?

§ 106. Живое вещество и биогеохимические круговороты в биосфере

Функции живого вещества.
По представлениям В. И. Вернадского и его последователей, *живое вещество*, т. е. вся совокупность живых организмов в биосфере, выполняет важнейшие функции:

- энергетическую (именно живые организмы обеспечивают фиксацию энергии солнечного излучения и химических связей);
- концентрационную (живые существа избирательно накапли-



Рис. 263. Общая схема разномасштабных круговоротов химических элементов и соединений

вают в своих организмах различные химические элементы и соединения);

— деструктивную (специализированные группы организмов осуществляют минерализацию органики и даже разрушение некоторых неорганических соединений);

— средообразующую (живые существа изменяют физико-химические свойства окружающей среды);

— транспортную (во время миграций живые организмы перемещают в пространстве значительные количества вещества и энергии).

Биогеохимический круговорот. Создание органического вещества и его разложение (в общем виде — биогенная аккумуляция и минерализация) обеспечивают постоянный, относительно повторяющийся и частично замкнутый обмен веществ и энергии между живыми организмами и средой их обитания. Эти перемещения называют *биогеохимическим (биологическим) круговоротом* или *биогеохимическими циклами* (рис. 263). Они хорошо выражены в масштабе всей биосферы, но прослеживаются даже в биогеоценозах. Благодаря их разомкнутости происходило и происходит биогенное накопление вещества, в том числе органического. Биологический круго-

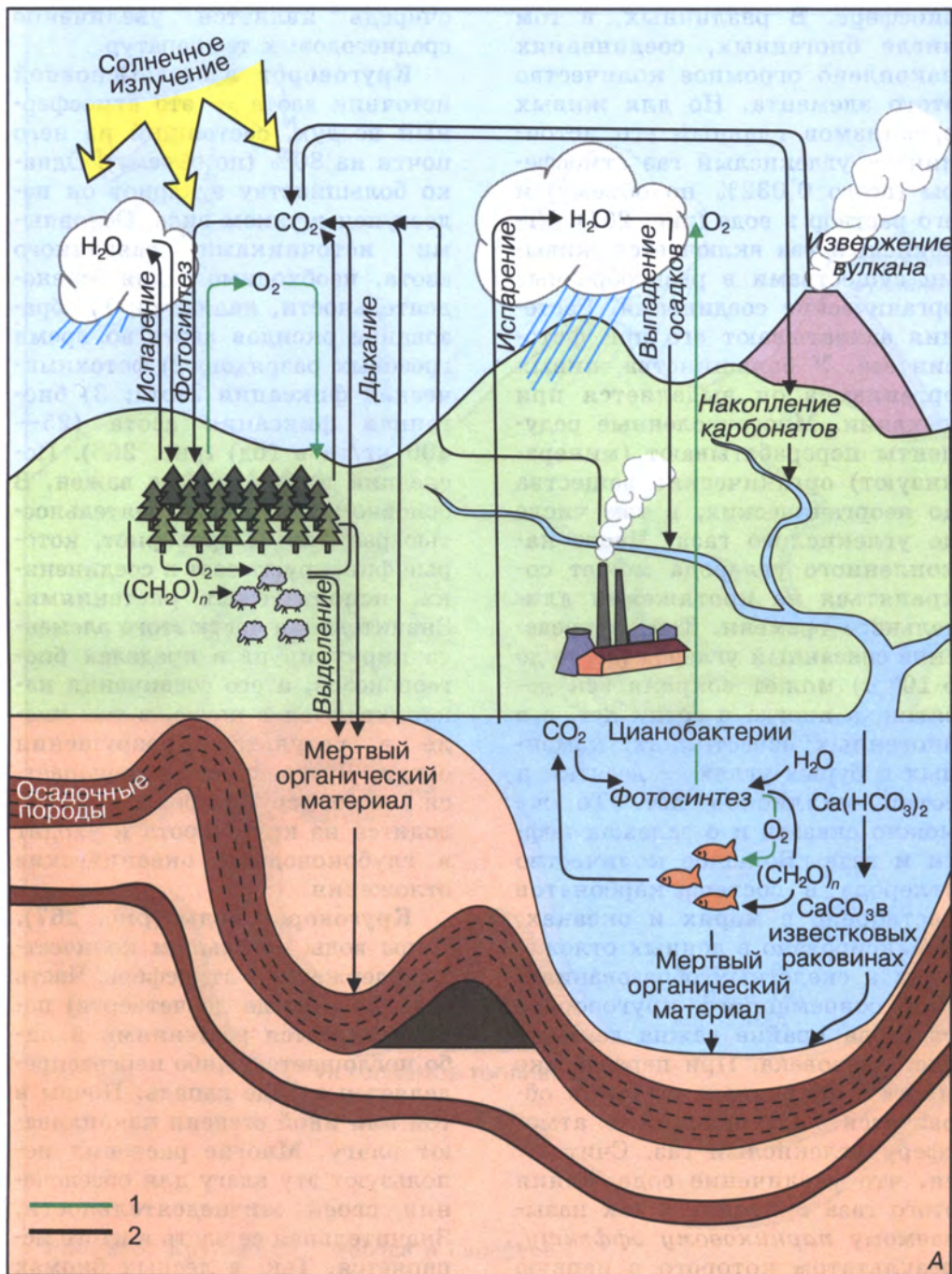
ворот определяет судьбу многих жизненно важных химических элементов. Это в первую очередь относится к кислороду, углероду и азоту, а также к таким элементам, как водород (особенно в составе воды), фосфор, натрий, калий и кальций и др. Часто хорошо проявляется *биогенная аккумуляция*, т. е. накопление каким-либо организмом того или иного химического элемента либо его соединения. Это приводит к их избирательному накоплению в определенных блоках экосистем. Без живых организмов невозможно было бы образование почв и запасов органоминерального топлива. По выражению В. И. Вернадского, живое вещество биосферы является огромной геологической силой.

Круговорот кислорода. Основной источник газообразного кислорода в атмосфере — это деятельность фотосинтезирующих организмов (см. § 11). Свободный кислород используется большинством живых существ при дыхании, а в неживом мире — в процессах окисления (рис. 264). Он включается в состав как органических, так и неорганических соединений, в том числе воды. Часть кислорода накапливается при захоронении карбонатов, в том числе биогенных.

Круговорот углерода. Разнообразны пути движения углерода в

Рис. 264. Круговорот кислорода в биосфере:

1 — миграция свободного кислорода; 2 — миграция кислорода в составе различных соединений



биосфере. В различных, в том числе биогенных, соединениях накоплено огромное количество этого элемента. Но для живых организмов главный его источник — углекислый газ атмосферы (всего 0,032% по объему) и его раствор в воде (рис. 265). Углекислый газ включается живыми существами в разнообразные органические соединения. Растения захватывают его при фотосинтезе. У большинства живых организмов он выделяется при дыхании. Многочисленные редуценты перерабатывают (минерализуют) органические вещества до неорганических, в том числе до углекислого газа. Часть накопленного углерода может сохраняться на протяжении длительного времени. Так, в древесине связанный углерод (всего до $5 \cdot 10^8$ т) может сохраняться десятки, а иногда и сотни лет, а в биогенных известняках, каменных и бурых углях — десятки и сотни миллионов лет. То же можно сказать и о залежах нефти и газа. Большое количество углерода в составе карбонатов растворено в морях и океанах, зафиксировано в донных отложениях и скелетных образованиях. Для современного круговорота углерода крайне важна деятельность человека. При переработке многих природных ресурсов образуется поступающий в атмосферу углекислый газ. Считается, что увеличение содержания этого газа приводит к так называемому *парниковому эффекту*, результатом которого в первую

очередь является увеличение среднегодовых температур.

Круговорот азота. Основным источником азота — это атмосферный воздух, состоящий из него почти на 80% (по объему). Однако большинству эукариот он недоступен в таком виде. Основными источниками связанного азота, необходимого для жизнедеятельности, являются: 1) образование оксидов азота во время грозových разрядов; 2) фотохимическая фиксация азота; 3) биогенная фиксация азота (25—400 кг/га в год) (рис. 266). Последний путь наиболее важен. В основном он связан с деятельностью различных прокариот, которые фиксируют азот в соединениях, используемых растениями. Значительная часть этого элемента циркулирует в пределах биогеоценозов, а его соединения накапливаются в почве, в том числе в результате разрушения опада. Другая часть возвращается в атмосферу, а кроме того, выводится из круговорота и уходит в глубоководные океанические отложения.

Круговорот воды (рис. 267). Пары воды в большом количестве содержатся в атмосфере. Часть осадков (иногда до четверти) перехватывается растениями и либо поглощается, либо перераспределяется в виде капель. Почвы в той или иной степени накапливают влагу. Многие растения используют эту влагу для обеспечения своей жизнедеятельности. Значительная ее часть в итоге испаряется. Так, в лесных биомех

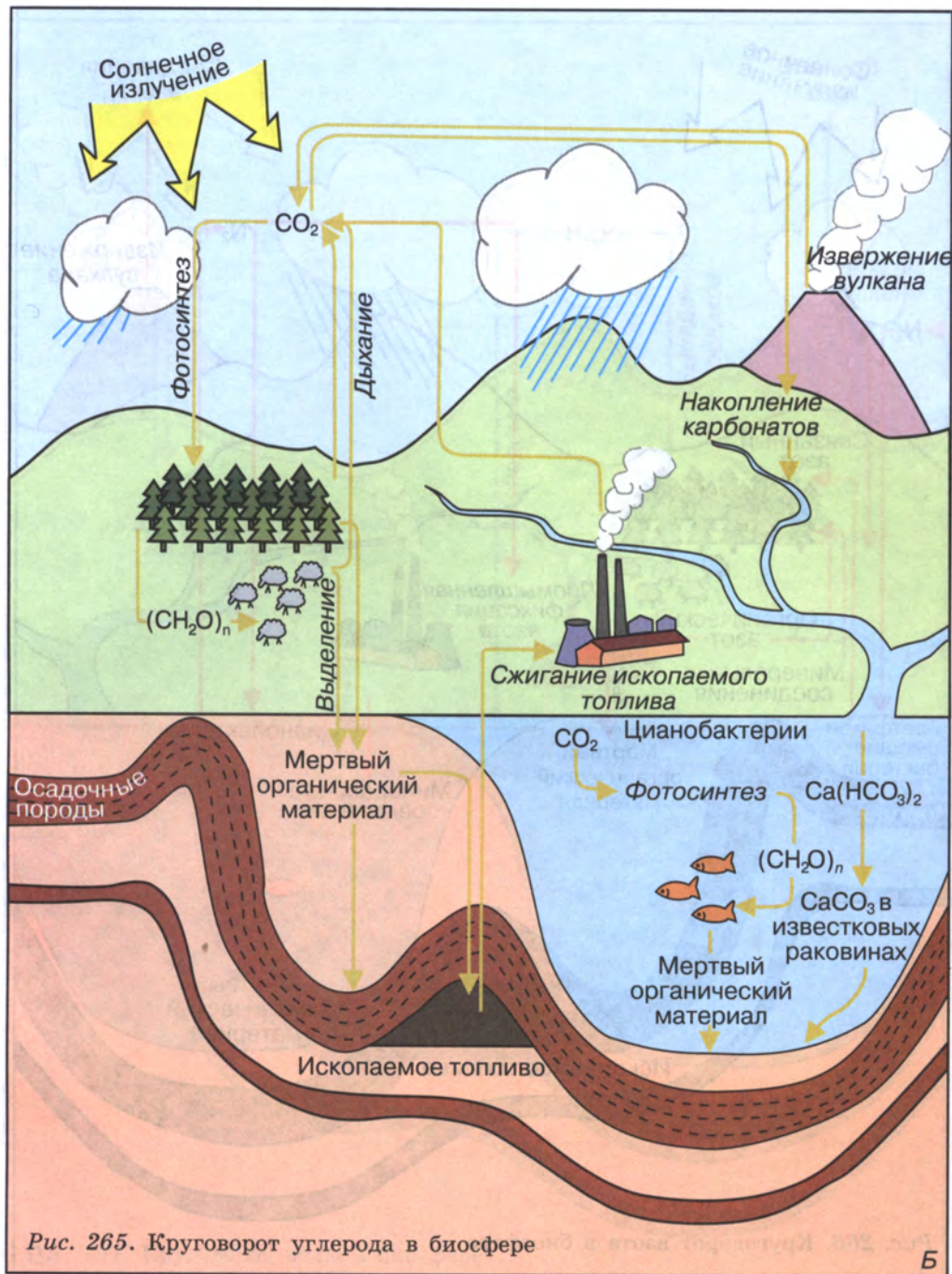


Рис. 265. Круговорот углерода в биосфере

Б

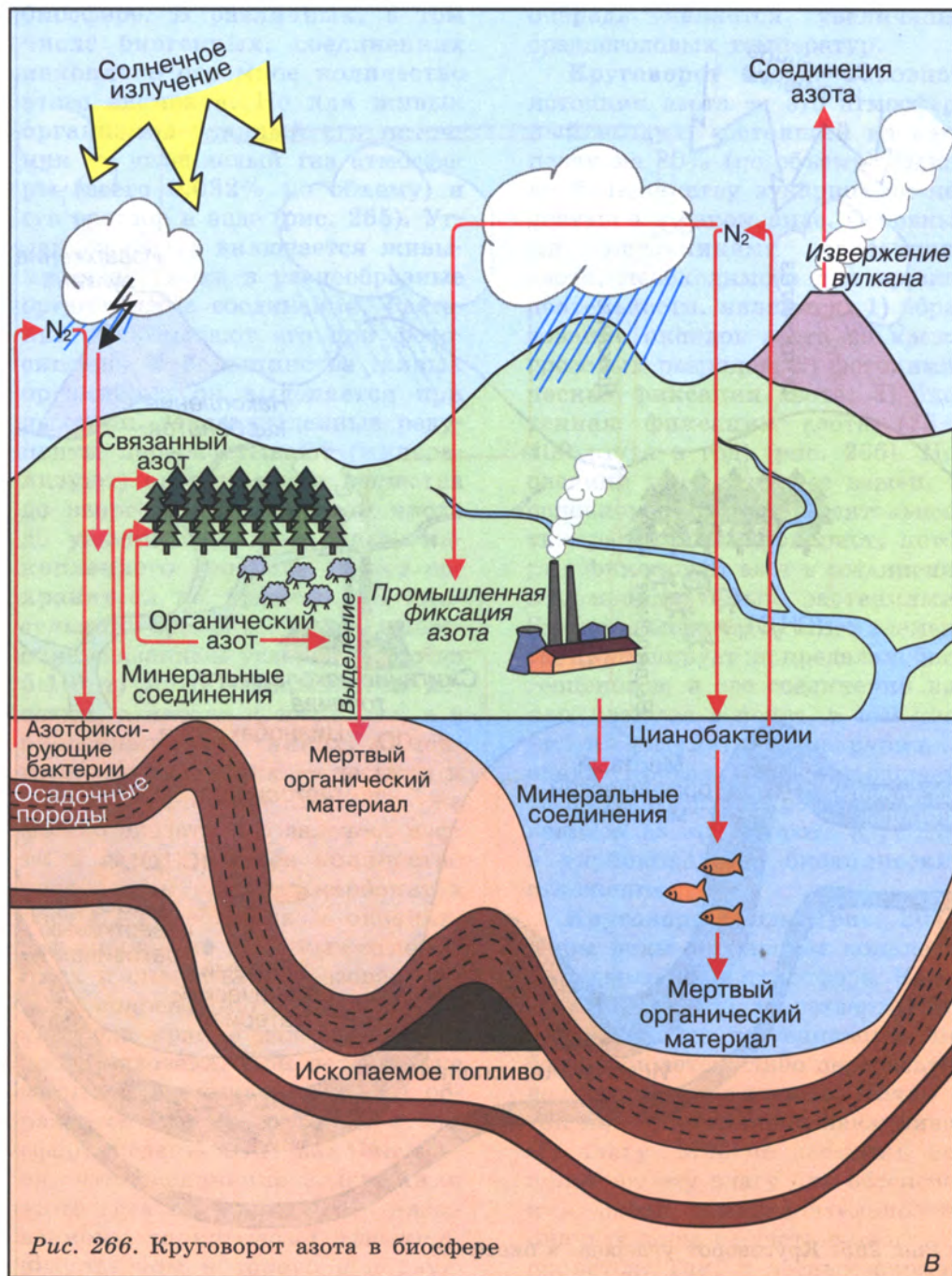


Рис. 266. Круговорот азота в биосфере

B

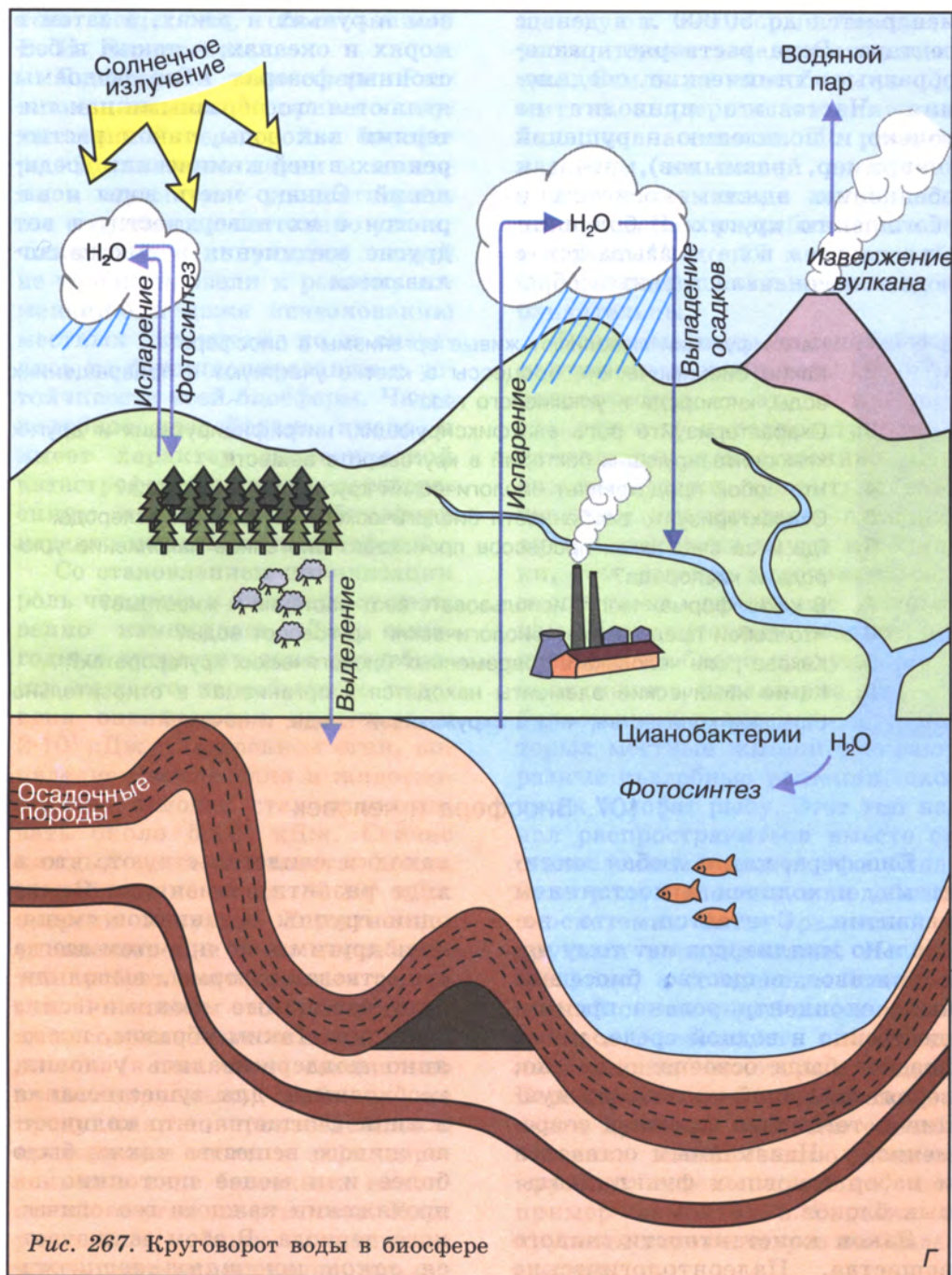


Рис. 267. Круговорот воды в биосфере

испаряется до 50 000 л в день с гектара. Вода растворяет разнообразные химические соединения. Часто это приводит не только к появлению нарушений (например, размывов), но и к обеднению одних экосистем и обогащению других. В большинстве случаев вода оказывается в водоемах, сначала главным обра-

зом в ручьях и реках, а затем в морях и океанах, а также в бессточных озерах. Все водоемы являются своеобразными накопителями как воды, так и растворенных в ней химических соединений. Однако часть воды испаряется с их поверхности, а вот другие соединения в них накапливаются.



1. Какие функции выполняют живые организмы в биосфере?
2. Какие биохимические процессы в клетке участвуют в превращениях воды, кислорода и углекислого газа?
3. Охарактеризуйте роль азотфиксирующих, нитрифицирующих и других хемосинтезирующих бактерий в круговороте веществ.
4. Что собой представляет биологический круговорот кислорода?
5. Охарактеризуйте особенности биологического круговорота углерода.
6. Где и за счет каких процессов происходит биогенное накопление углерода и кислорода?
7. В каких формах могут использовать азот растения и животные?
8. Что собой представляет биологический круговорот воды?
9. Какова роль человека в современных биологических круговоротах?
10. Какие химические элементы находятся в организмах в относительно большем количестве, чем в окружающей среде, и почему?

§ 107. Биосфера и человек

Биосфера, как и любая экосистема, находится в постоянном развитии. Считается, что несколько миллиардов лет тому назад живое вещество биосферы было сконцентрировано преимущественно в водной среде, много позднее была освоена суша, но, вероятно, общий уровень продукции и тогда был близок к современному. Неизменным оставался и набор основных функциональных блоков.

Закон константности живого вещества. Палеонтологические

находки свидетельствуют, что в ходе развития жизни на Земле одни группы организмов сменялись другими, но при этом всегда существовали формы, выполнявшие различные геохимические функции. Таким образом, постоянно поддерживались условия, необходимые для существования жизни. Считается, что количество живого вещества также было более или менее постоянно на протяжении каждого геологического периода. В этом заключается *закон константности жи-*

вого вещества, обоснованный В. И. Вернадским.

Биосфера и техносфера. Развитие цивилизации привело к существенной перестройке биосферы. Достижения науки и техники и стремление удовлетворить все потребности постоянно увеличивающейся популяции людей не только привели к резкому изменению и даже исчезновению местных экосистем, но и сказались на функционировании и устойчивости всей биосферы. Часто подобное воздействие имело и имеет характер экологической катастрофы. Такую — перестроенную человеком — биосферу нередко называют *техносферой*.

Со становлением цивилизации роль человека в биосфере существенно изменилась. Так, ежегодные энергетические потребности каждого первобытного человека оцениваются примерно в $2 \cdot 10^4$ кДж. С освоением огня, появлением земледелия и животноводства человек стал использовать около $5 \cdot 10^4$ кДж. Сейчас каждый житель планеты Земля потребляет не менее $30 \cdot 10^4$ кДж энергии в сутки! Естественно, удовлетворение этих потребностей требует значительных ресурсов. В основном это либо продукция современных живых организмов (в том числе специально культивируемых), либо та же продукция, но произведенная в предыдущие эпохи и зафиксированная в виде биогенных накоплений — угля, нефти, газа. Если учитывать общую ограниченность ресурсов, очевидно, что су-

ществуют некоторые пределы роста и существования цивилизации. Земля не способна прокормить и поддерживать слишком большое население. По разным расчетам, на нашей планете с учетом современных научно-технологических разработок может жить от 10 до 17 млрд людей. Однако эти оценки весьма приблизительны.

Основные типы измененных и нарушенных экосистем. История человечества — это и история становления и распространения измененных и нарушенных экосистем. Можно говорить о том, что, чем значительнее становились достижения науки и техники, тем сильнее видоизменялись экосистемы, освоенные человеком. Незначительное воздействие человека на блоки продуцентов и консументов характерно для *собираТЕЛЬСКИХ экосистем*, в которых местные жители собирают разные съедобные растения, охотятся и ловят рыбу. Этот тип начал распространяться вместе со становлением человечества. Вначале роль человека в подобных экосистемах была сравнимой с другими консументами. Но постепенно, с совершенствованием орудий охоты и рыболовства, появилась возможность влиять на численность некоторых видов. Вероятно, именно интенсивная охота древнего человека способствовала исчезновению многих крупных млекопитающих, например мамонтов в Евразии и крупных видов лемуринов на Мадагаскаре.



Рис. 268. Пастбище (справа) и более богатый растительный покров целинной прерии (слева)

Более мощное воздействие человека проявляется в *лесокультурных экосистемах* — обычно это вырубка деревьев. Но при этом страдают и верхние слои почвы, подстилка, травянистый покров и животное население. Такие экосистемы занимают большие площади, а во многих районах естественные леса не сохранились. Очень значительна роль человека в *земледельческих*

экосистемах. Резко изменяется блок продуцентов, безвозвратно изымается часть биомассы и разрушаются верхние горизонты почвы. Не сохраняются многие функциональные связи. Резко обедняется и меняется животное население. *Пастбищные экосистемы* связаны с изменением состава видов, входящих в блок первичных консументов. Фактически одомашненные животные заменяют диких копытных, однако при этом изымается часть созданной ими продукции. В результате интенсивного выпаса может нарушаться растительный и почвенный покров (рис. 268). Наиболее резкие изменения характерны для *техногенных экосистем*. Их появление связано с развитием промышленности. В этом случае происходят серьезные нарушения всех основных блоков. Для *урбанизированных территорий* (т. е. городов и иных поселений) типично сочетание участков не только техногенных, но и пастбищных, земледельческих, лесопользовательских и даже собирательских экосистем. Урбанизация связана со значительным преобразованием естественных экосистем, при этом нарушается характер как горных пород, так и водного стока.

Восстановление и деградация экосистем. Антропогенный субклимакс. Степень изменения экосистемы зависит не только от характера, но и от продолжительности воздействия. Последнее может быть сильным, но крат-

современным. Когда воздействие прекращается, начинается восстановительная сукцессия (см. § 103). При длительном непрерывном воздействии, особенно интенсивном, может идти *деградация* экосистемы. В результате ее структура упрощается, а продуктивность падает. Это, например, прослеживается при постоянном выпасе на протяжении многих лет. В случае, когда воздействие регулярно, но не столь интенсивно, экосистема может сохранять свои важнейшие свойства. Фактически человек здесь становится одним из ключевых элементов. Подобное устойчивое состояние называют *антропогенным субклимаксом*. Это своеобразный аналог климакса, существование и устройство которого определяется как естественными свойствами, так и регулярным воздействием человека. Таковы, например, многие современные леса Западной Европы, а также суходольные луга и т. п. Деятельность человека не всегда приводит к снижению продукции экосистемы. Иногда она значительно возрастает. В водоемах такое изменение называют *эвтрофикацией* (от греч. *eutrophia* — хорошее питание; увеличение продукции в результате внесения большого количества легкоусвояемых веществ). Чаще всего последствия подобного повышения продукции отрицательны и проявляются, например, в снижении видового разнообразия. Поэтому к оценке результатов воздействия человека на экосистемы

нужно подходить крайне осторожно.

Законы Коммонера. В целом воздействие человека на биосферу и местные экосистемы вышло за рамки его биологических возможностей. Сейчас это влияние охватывает практически всю биосферу. Человек существенно изменяет строение многих экосистем, изымает или привносит разнообразные компоненты и элементы, воздействует на характер связей между различными биологическими системами, все активнее нарушает генофонды. Очень лаконично все проблемы, существенные для понимания взаимоотношений человека и природы, охарактеризованы американским биологом и общественным деятелем Барри Коммонером (так называемые *законы Коммонера*):

- 1) все связано со всем;
- 2) все должно куда-то деваться;
- 3) природа «знает» лучше;
- 4) ничто не дается даром.

Фактически в небольшом пояснении нуждается лишь последний из этих законов. Его суть состоит в том, что любое вмешательство человека в природу, даже с лучшими намерениями, в конце концов приводит к негативным последствиям.

Концепция устойчивого развития. Очевидные нарушения биосферы и утрата ею (так же как и местными экосистемами) способности к самовоспроизводству, саморегуляции и самоорганизации подтолкнули челове-

ство к обсуждению и разработке различных путей сохранения природы, в первую очередь экосистем и биологического разнообразия. В результате была сформирована концепция устойчивого развития, т. е. улучшения качества жизни людей при их существовании в устойчиво развивающихся экосистемах — от местных до биосферы. Эта концепция призвана переориентировать человека на бережное отношение к природе, ее разумное использование, совершенствование технологий и выработку более затратных, но безотходных способов производства, на поддержание устойчивости экосистем и сохранение биологического разнообразия. Она во многом соответствует теоретическим представлениям В. И. Вернадского и П. Тейяра де Шардена о перерастании биосферы в *ноосферу* — сферу разума.

Устойчивое развитие должно быть основано на следующих

принципах (принципы 1—4 непосредственно связаны с биологией и экологией, а принципы 5—9 — с необходимостью политических и экономических изменений):

- 1) уважение всех живых существ Земли и забота о них;
- 2) сохранение жизнеспособности биосферы и ее разнообразия;
- 3) замедление процесса истощения невозобновимых ресурсов;
- 4) существование в пределах реальных возможностей биосферы и местных экосистем;
- 5) улучшение качества жизни людей;
- 6) изменение этических норм и поведения людей;
- 7) использование возможностей местного населения по поддержанию окружающей их природной среды;
- 8) создание национальных программ для интеграции развития и охраны природы;
- 9) объединение усилий на мировом уровне.



1. Как можно охарактеризовать историческое изменение роли человека в биосфере?
2. В чем выражается влияние человека на экосистемы?
3. Обоснуйте законы Коммонера известными вам примерами.
4. На каких принципах основана концепция устойчивого развития?
5. Какие экосистемы труднее и дольше восстанавливаются?
6. Предложите модель организации жизни на Земле в эпоху ноосферы (где располагать города, как организовывать промышленное производство и производство продуктов питания и т. д.).

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОХРАНЫ ПРИРОДЫ

§ 108. Сохранение и поддержание биологического разнообразия

на популяционно-видовом и генетическом уровнях

Охрана природы — одно из основных приложений знаний о живом. Ее главная цель — поддержание уровня биологического разнообразия, начиная с генетического и кончая экосистемным. Это разнообразие должно обеспечивать устойчивость экосистем разного ранга — от биогеоценозов до биосферы, а также популяций. При сокращении разнообразия возможно замедление или даже остановка эволюции. Многообразие живых существ — это до конца не познанный источник для введения новых видов в культуру, для их использования в селекционном процессе и для получения новых важных субстратов, в том числе лекарственных.

Для **сохранения биологического разнообразия** необходим представительный набор охраняемых территорий, совершенствование охраны отдельных видов живых существ и экосистем, их всестороннее исследование, а также использование различных методов сохранения видов и генотипов как в природе, так и в культуре и даже в лабораторных условиях. Сохранение биологического разнообразия является составной и неотъемлемой частью стратегии устойчивого развития (см. § 107).

Вымирание многих видов и исчезновение отдельных популяций в течение последних нескольких тысячелетий явно связаны с деятельностью человека. Нередко это сознательное истребление вида. Считается, что скорость вымирания видов в современную эпоху выше естественной в 1000—10 000 раз. Всего за последние 400 лет в результате воздействия (в том числе непрямого) человека исчезло не менее 600 видов животных и почти 400 видов растений.

Красные книги. Виды, нуждающиеся в охране, вносятся в специальные списки, снабженные биологическими комментариями. Такие перечни называют Красными книгами, так как в первом подобном официальном международном издании виды, которым угрожала опасность, были помещены на красных листах. Каждый такой список включает виды с разным статусом, начиная от полностью исчезнувших и кончая видами, которые будут нуждаться в охране в ближайшие десятилетия. Завершено новое издание Красной книги России (том «Животные» вышел в 2000 г., «Растения» — в 2008 г.). Видовой состав животных и растений в этом издании существенно уточнен. В России вклю-

чение вида в Красную книгу традиционно означает введение полного запрета на его изъятие из природы.

Можно привести довольно длинные перечни видов, внесенных в разнообразные Красные книги. Так, в международный Красный список, составлением которого занимается Международный союз охраны природы, внесены такие млекопитающие, как снежный барс (ирбис), амурский тигр (рис. 269, А), большинство крупных видов китов, птицы — красноногий ибис, стерх (рис. 269, Б), насекомые — бабочка аполлон. В России строгой охране подлежат также русская выхухоль, уссурийский леопард

(млекопитающие), сухонос, рыбный филин (птицы), реликтовый усач (рис. 269, В), серецин монтела (насекомые), а также другие виды. Довольно велик список «краснокнижных» растений, среди них — кирказон маньчжурский, лотос, многие орхидеи, в том числе башмачки (рис. 270). В 1994 г. Международный союз охраны природы предложил новый подход к классификации видов и популяций для составления международных Красных списков.

Возможные причины вымирания видов и популяций. Непосредственная причина вымирания — это превышение смертности над пополнением популяции

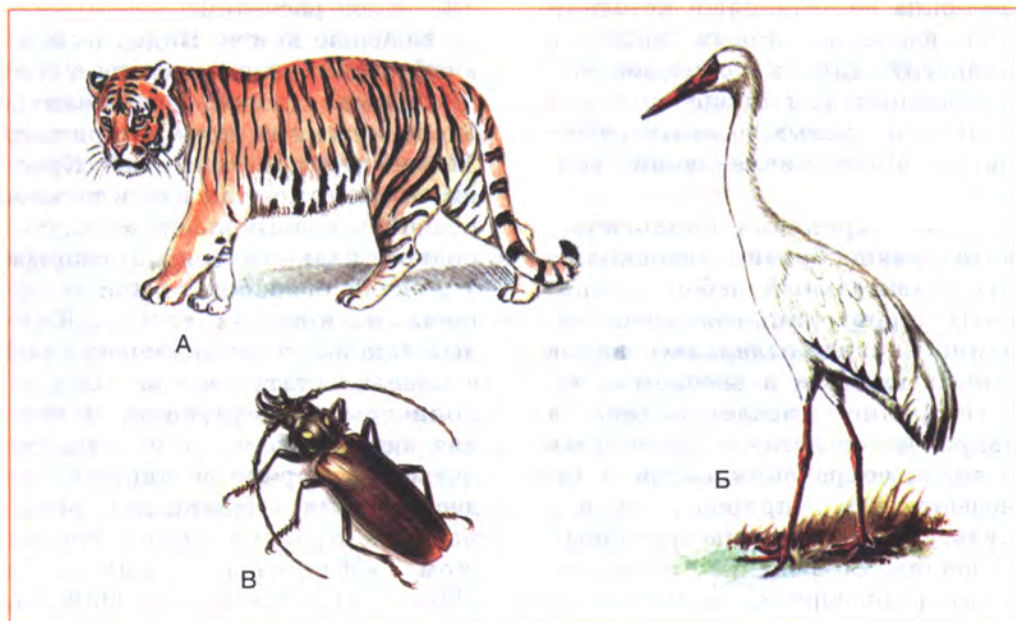


Рис. 269. Редкие животные:

А — амурский тигр; Б — стерх; В — реликтовый усач



Рис. 270. Редкие растения:

А — кирказон маньчжурский; Б — лотос; В — башмачок крупноцветковый

(см. § 96). Отсутствие каких-либо ограничений на отлов, отстрел и сбор приводит к резкому сокращению численности многих промысловых видов, например рыб. Деятельность человека может привести и к существенному изменению популяционной структуры, например к изъятию размножающихся или молодых особей. Часто исчезновение того или иного вида может быть связано с уничтожением или изменением определенного типа экосистем. Последнее нередко приводит к *фрагментации*, т. е. расчленению единой популяции на более мелкие. Это значительно увеличивает вероятность исчезновения последних вследствие случайных факторов, а также близкородственного скрещивания. Иногда человек завозит более сильных конкурентов, что приводит к исчезновению местных, локально распространенных форм. Сокращение численности многих видов связано также с распространением возбудителей болезней.

Один из наиболее ярких примеров — роль, сыгранная интен-

сивным воздействием человека в исчезновении странствующего голубя. Его численность в Северной Америке еще в начале XIX в. была просто колоссальной, а в конце того же века в природе видели последних его представителей. В зоопарке последний экземпляр странствующего голубя погиб в 1914 г.

Минимально жизнеспособные популяции. Можно ли как-то оценить предельную численность популяции, достаточную для ее сохранения? Удовлетворительное решение этой проблемы до сих пор не найдено. Но созданы некоторые математические модели, позволяющие оценить численность *минимально жизнеспособной популяции*, т. е. такой популяции, в которой убывание генетического разнообразия за одно поколение крайне мало и которая может существовать долго. Вспомните, что для этого важно не только общее число особей в популяции, но и то, какие это особи и каков их реальный вклад в будущие поколения. Для оценки числа размножающихся осо-

бей используют такой показатель, как *генетически эффективный размер* популяции (или ее *эффективная численность*). Чем ближе реальный и генетически эффективный размер популяции, тем больше вероятность ее выживания (если не принимать во внимание необходимость наличия неполовозрелых особей). Естественно, еще лучше, если реальная численность намного выше этой величины.

Есть несколько простых моделей оценки эффективной численности. Первая из них позволяет учесть соотношение разных полов:

$$N_e = 4N_1N_2/(N_1 + N_2),$$

где N_e — генетически эффективный размер популяции, N_1 и N_2 соответственно число самок и самцов. Если известна эффективная численность и задано соотношение числа самцов и самок, то по этой формуле можно приблизительно оценить реальную численность минимально жизнеспособной популяции ($N_1 + N_2$), которую можно использовать при природоохранных мероприятиях. Причем речь идет только об особях, способных размножаться!

Другая модель предназначена для оценки эффективной численности в тех случаях, когда наблюдают резкие флуктуации размера реальной популяции:

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{t} \left(\frac{1}{N_1} + \dots + \frac{1}{N_i} \right),$$

где t — число поколений, N_i — число особей в i -м поколении.

Сохранение генофонда и реинтродукция. Сохранение генофонда может осуществляться за счет искусственного разведения вида. Например, некоторые виды копытных (олень милу, или Давида, антилопа аравийский орикс) сохранились только в зоопарках. Общее число особей каждого из этих видов не превышает нескольких сотен голов. Семена растений можно длительное время сохранять в специальных коллекциях, т. е. в банках генофонда. Уникальная коллекция такого типа (как культурных, так и близких к ним дикорастущих растений) была собрана Н. И. Вавиловым и его учениками во Всероссийском институте растениеводства в Петербурге. В последнее время предпринимаются попытки создать подобные коллекции и для животных. Однако половые продукты животных сохранить труднее. Их приходится подвергать глубокому замораживанию. Есть опыт *реинтродукции* видов в те экосистемы, где они ранее были, но потом по тем или иным причинам исчезли. Так, численность и ареал европейского зубра были частично восстановлены после Второй мировой войны в некоторых европейских заповедниках, в частности в знаменитой Беловежской Пуще.



1. Какие виды, обитающие в вашем регионе, занесены в Красные книги? А какие виды следовало бы еще включить?
2. Какими способами можно охранять отдельные виды и популяции?
3. Предложите методы сохранения генофонда какого-то редкого вида.
4. Предположим, что в одном из зоопарков удалось сохранить несколько пар странствующих голубей. Как вы думаете, с какими последствиями столкнулись бы жители США при реинтродукции этого вида?

Задачи

1. Оцените генетически эффективный размер популяции (эффективную численность) для следующих случаев:

50 самцов и 50 самок;

10 самцов и 990 самок;

10 самцов и 90 самок.

О чем свидетельствуют полученные результаты?

2. Для известной эффективной численности (100 особей) оцените численность минимально жизнеспособной популяции при следующих соотношениях самцов и самок: 1:1, 2:1, 1:4, 1:10, 99:1. О чем свидетельствуют ваши вычисления?

3. Оцените эффективную численность для следующих случаев:

	Поколение (число особей)				
	1	2	3	4	5
Вариант 1	100	1000	10	1000	100
Вариант 2	100	200	100	200	100
Вариант 3	1000	1000	10	1000	1000

Объясните полученные результаты.

§ 109. Сохранение и поддержание биологического разнообразия на экосистемном уровне

Основной и очевидный способ сохранения и поддержания биоразнообразия на экосистемном уровне — выделение участков (территорий и акваторий) с различным природоохранным режимом. Некоторые из таких участков охранялись на протяжении столетий. Но подавляющее их большинство было создано в XX в., когда вмешательство человека во многих районах Земли стало просто катастрофическим.

Распределение охраняемых территорий. Любые *особо охраняемые природные территории (резерваты)* расположены на поверхности Земли неравномерно. Большие их площади характерны для слабо заселенных районов, а для стран и регионов, где плотность населения велика, типичны небольшие участки с охраняемым режимом. Сейчас во многих странах охраняемые территории занимают 10% и более

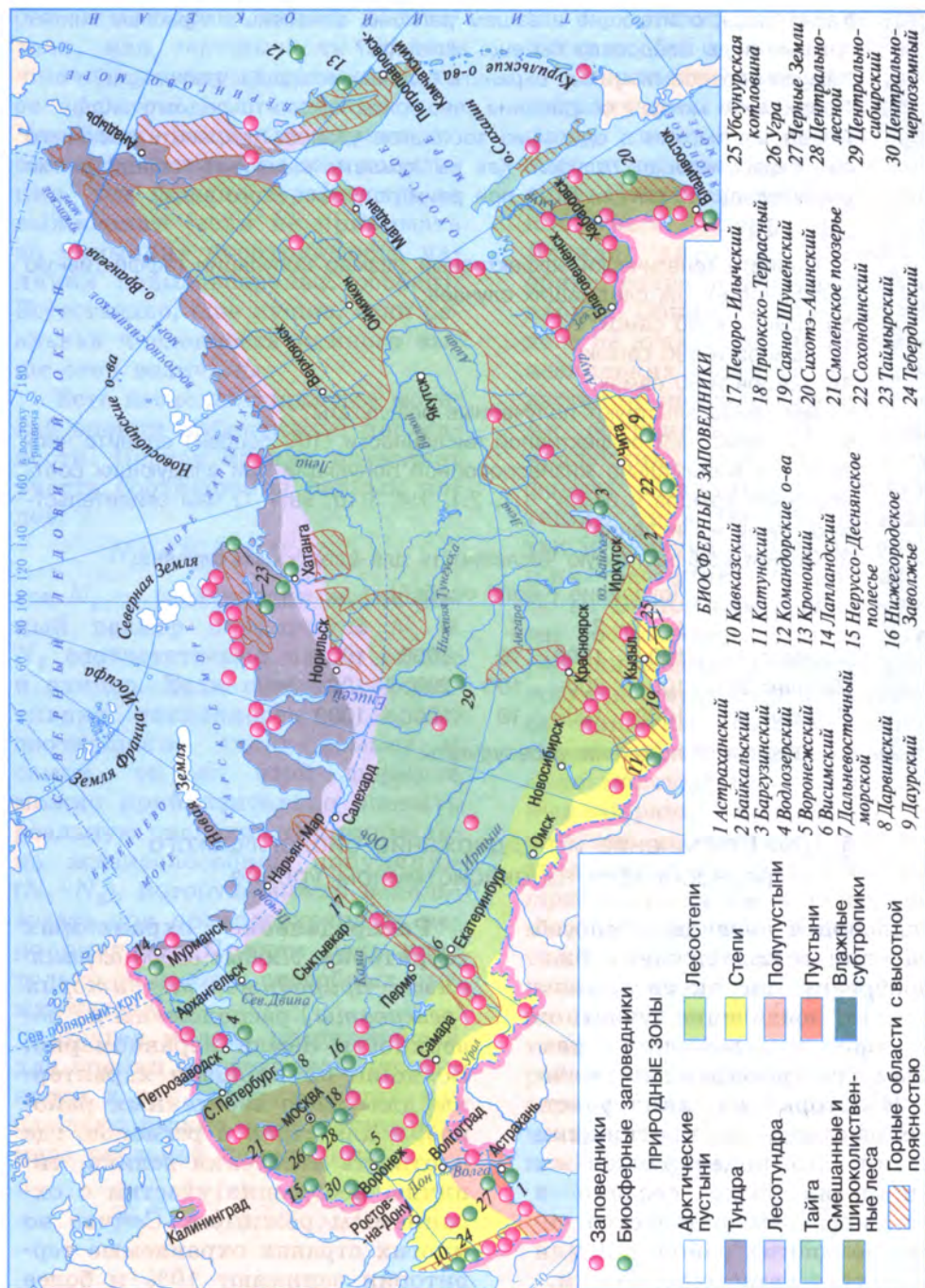


Рис. 271. Заповедники России.

от всей площади страны. В первую очередь это относится к развивающимся странам Африки, Центральной и Южной Америки, а также к США и Канаде. В России и других странах СНГ площадь охраняемых территорий далеко не достаточна. Многие из них расположены в центральной части России и в горах (рис. 271). Самые большие российские заповедники расположены в Сибири и на Дальнем Востоке. На юге Европейской России и в степях юга Сибири площадь охраняемых участков невелика.

Основные типы охраняемых территорий в России существенно различаются по природоохранному режиму. *Заповедники* — территории с наиболее жесткими ограничениями на деятельность человека. Их территории включают ненарушенные или слабо нарушенные экосистемы. Здесь запрещена любая хозяйственная деятельность. Меньшие ограничения типичны для национальных парков, заказников и памятников природы. На 2011 г. в России было 103 заповедника. Их общая площадь превышает 33,5 млн га. Среди заповедников есть *биосферные*, обладающие международным статусом (в частности, их размещение должно достаточно полно отражать все биомы Земли). В России таких охраняемых территорий 39 (на конец 2009 г.). К их числу принадлежат Лапландский, Саяно-Шушенский и Сихотэ-Алинский заповедники. Биосферные заповедники включают уча-

стки (*буферные зоны*), в пределах которых местное население ведет традиционное хозяйство, например занимается отгонным скотоводством или подсечным земледелием.

В *национальных парках* обычно разрешен туризм. Для этого отводятся специальные участки и размечаются тропы. Отдельные участки подобных парков могут строго охраняться. Очень часто в национальных парках сохраняется разреженное местное население, которое ведет хозяйство традиционными способами. *Заказники* предназначены для охраны какой-то группы биологических объектов, например водоплавающих птиц. Разного рода резерваты и памятники природы учреждаются местными властями. Их площадь невелика. Часто эти участки важны для функционирования местных экосистем либо для сохранения популяций разных видов.

Инсуляризация и сохранение сукцессионных систем. Каждый охраняемый участок ограничен по площади, поэтому в его пределах разнообразие может поддерживаться на более низком уровне, чем на исходной большей территории (см. § 101). По расчетам, средний заповедник (около 4000 кв. км) через полвека должен потерять 11% видов крупных млекопитающих, а через 500 лет — почти половину (44%). Это проявление так называемого эффекта *инсуляризации*, связанного с ограничением площади и появлением преград, раз-

рушающих естественные популяции видов. Наиболее известный пример инсуляризации — это остров Барро-Колорадо, образовавшийся в 1914 г. при затоплении Панамского канала и уже в 1923 г. получивший статус заповедного. За 75 лет из 209 ранее гнездившихся здесь видов птиц исчезло почти 100, причем утрата 50—60 из них связана именно с инсуляризацией.

Любая охраняемая территория или экосистема не может существовать без соседей. Как вы знаете (см. § 102), нередко основные особенности экосистемы определяются потоками вещества и энергии из соседних экосистем. Именно поэтому при создании охраняемых природных объектов необходимо учитывать их взаимосвязь с окружением. Другая важная черта всех экосистем — их динамичность. Невозможно без вмешательства человека законсервировать экосистему на какой-то одной стадии развития, даже климаксной. Развитие будет обязательно продолжаться. Но для его нормального хода необходимо появление видов, определяющих характер экосистемы на том или ином этапе. Часто такие формы, находясь в стадии покоя, переживают неблагоприятные для них условия в других экосистемах. Особенно это относится к видам, поселяющимся на нарушенных участках, — так называемым видам-пионерам. Именно их деятельность закладывает основу для будущего восстановления экосистемы. Все это

означает, что охраняемая территория должна включать в себя достаточно большой набор различных экосистем, находящихся на разных сукцессионных стадиях.

Особенно существенны технологии *восстановления* естественных экосистем. При этом нередко необходимо проведение специальных мероприятий, так как естественное возобновление не всегда возможно. Так, разработанные технологии восстановления деградированных пустынных экосистем включают их предварительную подготовку, например закрепление песков с помощью щитов. Затем высевают специально подобранные семена (в основном кустарников и полукустарников) и высаживают уже подрощенные сеянцы. Конечно, любое восстановление занимает какое-то время, определяемое особенностями местных сукцессий.

Поддержание биоразнообразия на экосистемном уровне частично достигается за счет традиционных природоохранных методов, направленных на регулирование либо изменение отдельных экологических факторов или форм антропогенных воздействий. Например, среди предлагаемых мероприятий — сокращение загрязнения, эрозии, соблюдение культуры земледелия и скотоводства. Подобные подходы лежат в основном уже вне общей биологии и более подробно характеризуются в курсах экологии.



1. Какие категории охраняемых территорий вы знаете? Чем они различаются?
2. Какие охраняемые территории есть в вашем регионе? Сравните их по природоохранному режиму. Какие еще охраняемые территории следовало бы организовать в вашем регионе? Обоснуйте необходимость их выделения и требуемые формы охраны.

§ 110. Биологический мониторинг и биоиндикация

Знание биологических (особенно экологических) особенностей видов, закономерностей функционирования экосистем позволяет использовать их для оценки тенденций изменения как отдельных экосистем, так и всей биосферы. Эти знания лежат в основе *биологического мониторинга*, т. е. системы слежения и контроля за состоянием сообществ и популяций живых организмов. Задача биологического мониторинга — выяснение тенденций и закономерностей изменения сообществ и популяций, оценка перспектив их развития и разработка предложений по управлению экосистемами и популяциями. При наличии достаточных данных (в первую очередь о толерантности отдельных видов, особенно эдификаторов, о строении и динамических особенностях экосистемы) возможно *прогнозирование долгосрочных изменений*. Наблюдения за отдельными видами живых существ и состоянием некоторых сообществ часто самый простой путь оценки изменений в экосистеме в целом, поскольку за всеми ее элементами и связями в ней следить одновременно невозможно. Изменения морфологии,

численности, распределения четко отражают перестройки на экосистемном уровне, в том числе в результате деятельности человека. Это так называемая *биоиндикация*. Биологический мониторинг и индикация могут осуществляться на разных уровнях. Одним из них является глобальный, охватывающий всю Землю и все типы экосистем.

Биологический мониторинг. В рамках Программы ООН по окружающей среде существует Глобальная система природоохранного мониторинга, в которой в компьютеризованном виде собираются различные данные, характеризующие состояние природы. Есть национальные и региональные системы биологического мониторинга, собирающие данные для какого-то конкретного участка земной поверхности. Современные методы анализа информации позволяют оценить состояние экосистем и характер изменения загрязненности в различных районах.

Сейчас очень широкое применение находит *дистанционное зондирование Земли* с использованием спутниковых съемок. На хорошем снимке (т. е. снятом с высоким разрешением и в раз-

ных частях спектра) можно не только увидеть небольшие участки с различным почвенно-растительным покровом, но и определить их состояние. Если же у нас есть данные наземных наблюдений, можно дать подробную расшифровку снимка, т. е. выяснить точное соответствие того, что видно на снимке, и того, что есть на земной поверхности. Такой подход позволяет создавать компьютерные базы данных и цифровые карты. А их анализ дает возможность быстрого выявления тенденций перестройки экосистем на обширных пространствах.

Биоиндикация является важной частью биологического мониторинга. Дело в том, что многие физические и химические методы достаточно трудоемки. Но если наблюдать за изменениями состояния многих животных и растений, а также их популяций и сообществ, можно установить, как меняется окружающая их среда, и даже прогнозировать эти изменения. Основой биоиндикации является то, что каждый вид имеет определенные пределы существования — зону толерантности (см. § 92). Многие живые организмы способны существовать в пределах очень небольших колебаний какого-либо фактора, например солености. Именно они наиболее удобны для биоиндикации. Если брать популяционный уровень, то и здесь можно выявить индикационные признаки. Например, для ряда видов хорошо известна связь между опреде-

ленным фенотипом и состоянием окружающей среды. Нарастание доли темных (часто черных) особей свидетельствует о повышении загрязнения местности. Нередко чувствительным индикатором является и структура сообщества. Господство тех же эврибионтов или видов, связанных с ранними стадиями сукцессий, часто свидетельствует о значительных нарушениях в экосистеме.

Среди конкретных методов биоиндикации есть *инструментальные*, когда отобранные образцы приходится анализировать теми или иными физическими либо химическими методами, и есть *визуальные*, когда воздействие определяется по изменению морфологических, рисуночно-окрасочных и других явных признаков объекта-индикатора. Например, хлороз, бледная окраска листьев между жилками, — результат наличия тяжелых металлов либо слабого воздействия промышленных выбросов газов. Очень четко на загрязнение воздуха реагируют лишайники. Сейчас есть специально отселектированные для биоиндикации формы живых существ. Так, сорт табака Bel W3 очень восприимчив к содержанию озона. Даже при слабом его воздействии по всему листу образуются густые некротические коричневатые пятна (рис. 272).

Многие растения и животные избирательно накапливают редкие химические элементы. В результате такой аккумуляции

можно выявить интенсивность загрязнения экосистем, например, тяжелыми металлами (в первую очередь свинцом). Биоиндикация в разных формах может быть использована, во-первых, для оценки характера загрязнения воздуха. Так, некрозы у некоторых сортов гладиолусов, петрушки свидетельствуют о повышенной концентрации фтористого водорода, межжилковые некрозы и хлорозы у люцерны, большого подорожника — о присутствии диоксида серы, деформация хлоропластов у фасоли и салата — о присутствии хлора, отмирание цветочных почек петунии и закручивание листьев салата — о присутствии этилена. Возможно широкое использование этого подхода для оценки загрязнения почвы. В этом случае особенно ценны виды, реагирующие на небольшие изменения химического и механического состава почвы, например на засоле-



Рис. 272. Некроз — коричневатые пятна — развитых (слева) и молодых (справа) листьев табака сорта Bel W3 при воздействии озона

ние или вытаптывание. Так, на лугах появление пырея обыкновенного отражает разрушение дернины. Появление на распаханных участках хвощей свидетельствует о повышенной увлажненности и кислотности почв.



1. Используя материалы учебника, разработайте схему биологического мониторинга на местном, региональном и глобальном уровнях: какие параметры, где, какими способами и как часто нужно отслеживать?
2. Какие растения и животные, обитающие в вашем регионе, можно использовать для биоиндикации?

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абиогенез II, 110
 Австралопитеки II, 148
 Автополиплоиды I, 230, II, 181
 Автотрофы I, 72, 75, 85
 Адаптации II, 70, 198
 Аденилатциклаза I, 56
 Аденин I, 43
 Адrenaлин I, 160
 Азотистые основания I, 43
 Акросома I, 180
 Аллели I, 188
 Аллелопатия II, 235
 Аллополиплоиды I, 230, II, 181
 Альтруизм II, 236
 Амилаза I, 29
 Амилоза I, 36
 Амилопектин I, 37
 Амнитоз I, 142
 Амниоцентез I, 298
 Анабиоз I, 18, II, 201
 Анаболизм I, 72
 Аналогичные органы II, 100
 Анаэробные условия I, 73
 Андрогенез I, 183
 Анеуплоидия I, 230
 Антигены I, 32, 163
 Антикодон I, 102
 Антипараллельная ориентация цепей I, 47, 111
 Антитела I, 32
 Антропоген II, 135
 Антропогенез II, 139
 Аппарат (комплекс) Гольджи I, 60
 Апоптоз I, 155, II, 93
 Ареал II, 29, 86, 216
 Ароморфоз II, 102
 Археи (архебактерии) II, 115, 126
 Архей II, 122
 Археоцитаты II, 131
 АТФ I, 49
 АТФ-синтетаза I, 79
 Ауксины I, 161
 Аутоиммунная реакция I, 167
 Ацетилкофермент А I, 88
 Аэробные организмы I, 86
 Базальные тельца I, 68
 Бактериофаги I, 133
 Баланс генов I, 220
 Белки I, 21
 Бесполое размножение I, 174
 Бивалент I, 168
 Биогенез II, 109
 Биогенная аккумуляция II, 256
 Биогенные элементы I, 17
 Биогеохимический круговорот II, 256
 Биогеоценоз II, 225
 Биокосные тела II, 224
 Биологическая эволюция II, 3
 Биологический мониторинг II, 275
 Биологическое разнообразие II, 249
 Биом II, 252
 Биомасса II, 226
 Биополимеры I, 20
 Биопоз II, 111
 Биосфера II, 249
 Биотоп II, 224
 Биоценоз II, 224
 Бластомеры I, 146
 Бластоцель I, 146
 Бластула I, 146
 Близнецы I, 280
 Борьба за существование II, 9, 54
 — внутривидовая II, 56
 — конституционная II, 54
 — межвидовая II, 55

- Вакуоли I, 62
- Вакуолярная система клетки I, 62
- Вегетативное размножение I, 175
- Венд II, 129
- Веретено деления (митотическое веретено) I, 140
- Вид II, 79
- Видообразование II, 83
- Виды-двойники II, 80
- Викарирующие виды II, 220
- Вирионы I, 131
- Вирусы I, 130
- Водородная связь I, 19
- Водородные бактерии I, 84
- Воски I, 41
- Врожденная скорость роста II, 211
- Врожденные заболевания I, 277
- Галактоза I, 35
- Гаметогенез I, 183
- Гаметы I, 168
- Гастрюляция I, 147
- Гексозы I, 34
- Гемизиготы I, 216
- Гемоглобин I, 32
- Генеалогический метод I, 277
- Генеалогическое древо II, 25
- Генеративные органы I, 174
- Генетическая карта I, 210, 291
- Генетические маркеры I, 291
- Генетический вектор I, 297
- Генетический код I, 100
- Генная инженерия I, 124
- Геном I, 120
- Геномный импринтинг I, 253
- Генотерапия I, 296
- Генотип I, 189
- Генофонд II, 28
- Гены I, 97, 118
 - главные I, 244
 - «домашнего хозяйства» I, 120, 157
 - «роскоши» I, 120
 - супрессоры I, 201
 - полимерные I, 202
 - внеядерные I, 236
 - модификаторы I, 244
 - структурные I, 107
- Гепарин I, 38
- Гетерозиготы I, 192
- Гетерозис II, 176
- Гетероплоидия (анеуплоидия) I, 231
- Гетерополисахариды I, 38
- Гетеротрофы I, 85
- Гетерохрония II, 94
- Гибберелины I, 161
- Гибридизация I, 187
 - внутривидовая II, 176
 - отдаленная II, 176
- Гибридологический метод I, 187
- Гибриды I, 187
- Гистогенез I, 148
- Гистоны I, 58
- Гликоген I, 37
- Гликолиз I, 86
- Гликолипиды I, 41
- Гликопротеиды I, 36
- Глобулярные белки I, 27
- Глюкагон I, 31
- Глюкоза I, 35
- Голоцен II, 135
- Гомеостаз I, 52
- Гомозиготы I, 191
- Гомологичные органы II, 98
- Гомологичные хромосомы I, 168
- Гомополисахариды I, 38
- Гормоны I, 30, 160
- Граны I, 64
- Группы крови у человека I, 199
- Группы сцепления I, 207
- Гуанин I, 43
- Двойное оплодотворение I, 185
- Движущий отбор II, 61
- Девон II, 132
- Дезоксирибоза I, 34
- Дезоксирибонуклеиновая кислота I, 42
- Дезоксирибонуклеотиды I, 43
- Делеция I, 232
- Денатурация I, 27
- Детерминация клеток I, 250
- Диапауза II, 201
- Дивергенция признаков II, 9, 98
- Дизруптивный отбор II, 66
- Динамика популяций II, 210

- Дискордантность I, 282
- Дискретность I, 5
 - генетического материала I, 197
- Дисомик II, 188
- Дифференциальная активность генов I, 156, 252
- Дифференциальное окрашивание хромосом I, 284
- Дифференцировка клеток I, 146, 149
- ДНК-полимеразы I, 111
- Доминантные признаки I, 189
- Доминирование I, 189
- Доминирующие виды II, 224
- Дрейф генов II, 47
- Дриопитек II, 147
- Дробление I, 146
- Дупликация I, 231

- Естественный отбор II, 9, 58

- Жгутики I, 67
- Жизненная форма II, 222
- Жизненные стратегии II, 211
- Жирные кислоты I, 40
- Жиры I, 40

- Закон
 - единообразия гибридов первого поколения (первый закон Менделя) I, 190
 - гомологических рядов наследственной изменчивости I, 229
 - Коммонера II, 265
 - конкурентного исключения II, 221
 - константности живого вещества II, 262
 - независимого комбинирования признаков (третий закон Менделя) I, 194
 - расщепления (второй закон Менделя) I, 191
 - толерантности II, 196
 - экологической пирамиды II, 233
- Зародышевый мешок I, 184
- Зигота I, 146
- Зона выселения II, 216
- Идиоадаптации II, 104

- Изменчивость
 - внутривидовая II, 30
 - комбинативная I, 224
 - модификационная I, 223
 - наследственная I, 223
 - цитоплазматических органелл I, 223
- Изоляция II, 83—84
- Иммунизация I, 165
- Иммунитет I, 162
- Иммунная система I, 32
- Иммуноглобулины I, 32
- Инбредные линии II, 178
- Инверсия I, 232
- Инсулин I, 31
- Инсуляризация II, 273
- Интеграция клеток I, 156
- Интерфероны I, 33
- Интроны I, 119, II, 115
- Инфекция I, 131
- Информационная (матричная) РНК I, 49
- Искусственный отбор II, 173

- Кайнозой II, 122
- Капсид I, 132
- Карбон II, 132
- Кариокинез I, 138
- Кариотип I, 122
- Катаболизм I, 72
- Кембрий II, 130
- Кефирование I, 119
- Кистеперые рыбы II, 132
- Клетки I, 9
 - антиподы I, 184
 - гаплоидные I, 168
 - диплоидные I, 168
 - мишени I, 32, 160
 - «памяти» I, 165
 - прокариотические I, 9
 - синергиды I, 184
 - эукариотические I, 9
- Клеточная инженерия II, 186
- Клеточная теория I, 11
- Клеточные включения I, 71
- Клеточные контакты I, 159
- Клеточный центр I, 68
- Клеточный цикл I, 138

- Клон I, 126, 225
 Клонально-селекционная теория образования антител I, 164
 Клонирование I, 126
 Кодаза I, 102
 Кодоминирование I, 199
 Кодон I, 100
 Комменсализм II, 237
 Комплементарные гены I, 200
 Комплементарные цепи I, 47
 Конвергенция признаков II, 99
 Конденсация хромосом I, 140
 Конкордантность I, 282
 Конкуренция II, 235
 Консорции II, 239
 Консументы II, 228
 Концепция устойчивого развития II, 266
 Космополиты II, 217
 Кофермент A I, 88
 Крахмал I, 36
 Кривые выживания II, 212
 Криптозой II, 122
 Кресты I, 62
 Критерии вида II, 80—82
 Кроманьонцы II, 157
 Кроссинговер I, 170

 Лактоза I, 36
 Лейкопласты I, 64
 Летальное действие гена I, 263
 Лизосомы I, 62
 Лимфоциты I, 163
 Липаза I, 29
 Липиды I, 39
 Липопротеиды I, 41
 Логистическая кривая II, 214

 Макрогаметогенез I, 184
 Макромолекулы I, 6, 20
 Макроспора I, 184
 Макроспорогенез (мегаспорогенез) I, 183
 Макроэволюция II, 92
 Макроэнергетические связи I, 50
 Мальтоза I, 36
 Мальтузианский параметр II, 211
 Матрикс I, 64

 Медиаторы I, 162
 Мезодерма I, 148
 Мезозой II, 122
 Мейоз I, 168
 Мейотическая рекомбинация I, 225
 Меловой период II, 134
 Мембранный транспорт I, 52
 Меристема I, 157
 Местообитание II, 216
 Метаболизм I, 72
 Метастазирование I, 166
 Метод гаплоидов II, 187
 Методы изучения клетки
 — дифференциальное центрифугирование I, 12
 — клеточная гибридизация I, 213
 — метод меченых атомов I, 13
 — рентгеноструктурный анализ I, 24
 — флуоресцентная гибридизация I, 214
 — флуоресцентная микроскопия I, 14
 Миграции II, 29, 77
 Микроворсинки I, 66
 Микрогаметогенез I, 184
 Микроспорогенез I, 184
 Микроспоры I, 184
 Микротрубочки I, 67
 Микрофиламенты I, 66
 Микроэволюция II, 92
 Мимикрия II, 72
 Митоз I, 139
 Митотическое веретено (веретено деления) I, 69, 140
 Митохондриальный геном I, 123
 Митохондрии I, 62
 Множественное (плейотропное) действие генов I, 262
 Множественный аллелизм I, 188
 Мобильные генетические элементы I, 258
 Модель равновесия Мак-Артура — Уилсона II, 246
 Молекулярная гибридизация I, 128
 Мономеры I, 20
 Моносахариды I, 34
 Моносомик II, 188

Моносомия I, 231
 Морула I, 147
 Морфозы I, 247
 Мутагенез I, 240
 Мутагены I, 239
 Мутации I, 226
 — генеративные I, 228
 — генные I, 226
 — геномные I, 230
 — миссенс-мутации I, 227
 — нейтральные II, 40
 — нонсенс-мутации I, 227
 — сдвиг рамки считывания I, 227
 — синонимические II, 40
 — соматические I, 228
 — точковые I, 226
 — хромосомные I, 231
 Мутуализм II, 237

НАД⁺ I, 87
 НАДФ⁺ I, 74
 Население II, 224
 Наследственность I, 186
 Неандертальцы II, 156
 Нейрула I, 148
 Неоген II, 135
 Неотения II, 147
 Неполное доминирование I, 198
 Неспецифическая устойчивость I, 162
 Нитрифицирующие бактерии I, 84
 Нитрогеназа I, 73
 Ноосфера II, 266
 Норма реакции I, 246
 Нуклеазы I, 119
 Нуклеиновые кислоты I, 42
 Нуклеозиды I, 44
 Нуклеосомы I, 121
 Нуклеотиды I, 44
 Нуллисомик II, 188
 Обратная транскриптаза I, 115, 135
 Общая дегенерация II, 105
 Одомашнивание (доместикация) II, 170
 Окислительное фосфорилирование I, 91
 Окружающая среда II, 195

Оксидоредуктазы I, 30
 Олигогенные признаки I, 273
 Олигосахариды I, 34
 Онтогенез I, 145
 Оогенез I, 180
 Оператор I, 107
 Оперон I, 99
 Оптимальные условия II, 196
 Органеллы I, 14
 Организм I, 145
 Органогенез I, 148
 Ордовик II, 131
 Осморегуляция I, 35
 Открытая система I, 5
 Охрана природы II, 267

Палеоантропы II, 156
 Палеоген II, 135
 Палеозой II, 122
 Панцирные бесчелюстные II, 131
 Паразитизм II, 230, 237
 Параллелизм II, 101
 Парниковый эффект II, 258
 Партеогенез I, 176
 Пенетрантность I, 261
 Пентозы I, 34
 Пептидная связь I, 21
 Периферические мембранные белки I, 51
 Пермеазы I, 53
 Пермский период II, 133
 Пессимальные условия II, 196
 Пиноцитоз I, 54
 Пиримидиновые основания I, 43
 Питекантроп II, 152
 Пищевые (трофические) цепи II, 231
 Плазматическая мембрана (плазмалемма) I, 14, 51
 Плазмиды I, 125
 Плазмодесмы I, 160
 Пластиды I, 64
 Плейстоцен II, 135
 Поведение I, 273
 Погруженные белки I, 51
 Поддерживающая емкость среды II, 211
 Покровительственная окраска II, 71
 Полиаденилирование I, 119

- Полигенные признаки I, 203
 Полимеры I, 20
 Полипептид I, 21
 Полиплоидия I, 230, II, 181
 Полисахариды I, 34
 Полисома I, 105
 Половая валентность I, 174
 Половой отбор II, 68
 Половые органы I, 174
 Полюсы деления I, 140
 Полярные (редукционные) тельца I, 181
 Популяционная система вида II, 204
 Популяционная структура II, 203
 Популяционная экология II, 202
 Популяция II, 28, 202
 — равновесная II, 37
 Постэмбриональное развитие I, 146, 152
 Правило
 — зональной смены местообитаний II, 216
 — минимума II, 196
 — Чаргаффа I, 44
 Праймаза I, 114
 Предостерегающая окраска II, 72
 Пренатальная диагностика I, 297
 Признаки, ограниченные полом I, 221
 Принципы
 — дополнения (комплементарности) I, 47
 — Николсона II, 202
 — плотной упаковки II, 247
 — Черной Королевы II, 55
 Приспособленность II, 198
 Пробанд I, 278
 Пробионты II, 118
 Провирус I, 136
 Продукция II, 227
 Продукенты II, 228
 Прокариоты I, 9
 Промежуточное проявление признака I, 199
 Промотор I, 99
 Пронизывающие белки I, 51
 Проросток I, 153
 Простогландины I, 42
 Протеины I, 21
 Протерозой II, 122
 Протоплазма I, 10
 Протопласт II, 187
 Пуриновые основания I, 43
 Пыльцевое зерно I, 184
 Радиус репродуктивной активности II, 204
 Размножение I, 174
 Расщепление признаков I, 191
 Регенерация I, 158
 Регуляция
 — нервная I, 161
 — эндокринная I, 160
 Редукция числа хромосом I, 168
 Редуценты II, 230
 Резерваты II, 271
 Резус-конфликт I, 295
 Резус-фактор I, 295
 Реинтродукция видов II, 270
 Рекомбинантные плазмиды I, 125
 Рекомбинация хромосом I, 168
 Репарация I, 122, 239
 Репликация ДНК I, 110
 Репликон I, 113
 Репрессия генов I, 252
 Репрессор I, 108
 Репродуктивные органы I, 174
 Реснички I, 66
 Рестриктазы I, 126
 Ретровирусы I, 137
 Ретротранспозоны I, 259
 Рецепторы I, 32
 Рецессивные признаки I, 189
 Решетка Пеннета I, 194
 Рибосомная РНК I, 49
 Рибосомы I, 70
 Рибоза I, 34
 Рибонуклеиновая кислота I, 42, 49
 Рибонуклеотиды I, 49
 РНК-зависимая РНК-полимераза I, 134
 РНК-полимераза I, 98
 Сайты узнавания I, 126
 Сахароза I, 35
 Сбалансированный полиморфизм II, 64

- Селекция II, 168
 - клеточная II, 187
- Серобактерии I, 84
- Сестринские хроматиды I, 142
- Силур II, 131
- Симбиоз II, 237
- Симптоматическая терапия I, 294
- Синапсис I, 168
- Синдром
 - Дауна I, 287
 - Кляйнфельтера I, 288
 - приобретенного иммунодефицита I, 167
- Система I, 4
- Скращивание
 - анализирующее I, 196
 - дигибридное I, 193
 - моногибридное I, 187
 - полигибридное I, 196
- Соматотропин I, 30, 125
- Сообщество II, 223
- Сперматогенез I, 179
- Сперматозоиды I, 179
- Спермии I, 184
- Сплэйсинг I, 119
- Спорогенез I, 183
- Сравнительная геномика I, 214
- Стабилизирующий отбор II, 64
- Статистический характер расщепления I, 205
- Стволовые клетки I, 157
- Стенобионты II, 219
- Стоковые серии II, 241
- Строма I, 64
- Строматолиты II, 123
- Структура белка I, 24
- Структура сообщества II, 238
- Субстрат I, 29, 107
- Сукцессии II, 243
- Сцепленное наследование I, 207
- Теломера I, 122
- Теломераза I, 115
- Территориальность II, 207
- Тестостерон I, 42
- Тетрозы I, 34
- Техносфера II, 263
- Тилакоиды I, 64
- Тимин I, 43
- Толерантность II, 196
- Тотипотентная клетка I, 151, II, 187
- Трансгенные организмы I, 270, II, 189
- Транскрипция I, 98
- Транслокация I, 232
- Трансляция I, 102
- Транспортная РНК I, 49, 102
- Трансферазы I, 30
- Трансферрин I, 32
- Трансформизм II, 6
- Триас II, 134
- Триозы I, 34
- Трисомик II, 188
- Трисомия I, 231
- Трофические сети II, 232
- Углеводы I, 34
- Уравнение Харди—Вайнберга II, 36
- Урацил I, 43
- Уровни организации
 - белковой молекулы I, 24
 - живой материи I, 6
- ФАД I, 88
- Фаги I, 48, 133
- Фагосома I, 62
- Фагоцитоз I, 54
- Фагоциты I, 162
- Фанерозой I, 122
- Фенотип I, 189
- Ферменты I, 28
- Фибриллярные белки I, 27
- Филаменты I, 65
- Фитогормоны I, 161
- Фитонциды I, 162
- Флуктуации II, 242
- Фосфолипиды I, 40
- Фотолиз воды I, 76
- Фотосинтез I, 72
- Фотосинтетика I, 72
- Фотосистема I I, 76
- Фотосистема II I, 78
- Фотохимический центр P700 I, 76
- Фотохимический центр P680 I, 78
- Фрагменты Оказаки I, 114
- Фрагмопласт I, 142
- Фруктоза I, 35

Харди — Вайнберга закон II, 37

Хемосинтез I, 84

Хемосинтетики I, 72

Химерные организмы I, 267

Хитин I, 38

Хлоропласты I, 64, 74

Хлорофилл I, 75

Хроматиды I, 122

Хроматин I, 122

Хроматофоры I, 74

Хромопласты I, 64

Хромосомные болезни I, 284

Хромосомные расы II, 32

Хромосомы I, 14, 58, 120

— аутосомы I, 172

— политенные I, 211

— половые I, 172

— типа ламповых щеток I, 170

цАМФ I, 56

Целлюлоза (клетчатка) I, 38

Центриоли I, 68

Центромера I, 122

Центры происхождения культурных растений II, 170

Цикл Кальвина I, 81

Цикл Кребса (цикл трикарбоновых кислот) I, 88

Цитогенетика I, 284

Цитозин I, 43

Цитозоль (гиалоплазма) I, 51

Цитокинез I, 138

Цитокинины I, 161

Цитологические карты I, 212

Цитоплазма I, 14, 51

Цитоплазматическая мужская стерильность I, 237, II, 179

Цитоскелет I, 65

Цитохромы I, 76

Человек прямоходящий II, 152

Человек умелый II, 151

Человеческие расы II, 166

Чередование поколений I, 175

Чистые линии II, 60

Эврибионты II, 219

Эдиакарская фауна II, 129

Эдификаторы II, 224

Экзоны I, 119, II, 115

Экзоцитоз I, 54

Экологическая ниша II, 219

Экологические пирамиды II, 233

Экологические системы II, 195

Экологические факторы II, 195

Экологические эквиваленты II, 222

Экосистема II, 224

Экотон II, 241

Экспрессивность I, 261

Экстремофилы II, 127

Эктодерма I, 148

Эмбриональная индукция I, 150

Эмбриональное (зародышное) развитие I, 146

Эндемичные виды II, 18, 217

Эндоплазматическая сеть I, 60

Эндосперм I, 185

Эндоцитоз I, 54

Энтодерма I, 148

Эоны II, 122

Эпистаз I, 201

Эритроциты I, 34

Эры II, 122

Эстрадиол I, 42

Эубактерии II, 115

Эубиосфера II, 250

Эукариоты I, 9

Эффект бутылочного горлышка II, 51

Эффект основателя II, 53

Эффективная численность популяции II, 270

Юрский период II, 134

Ядерная оболочка I, 14, 46, 58

Ядерные поры I, 60

Ядерный геном I, 123

Ядерный сок (кариоплазма) I, 60

Ядро I, 10, 14, 46, 58

Ядрышко I, 60

Ядрышковый организатор I, 287

Яйцеклетка I, 180

ОГЛАВЛЕНИЕ

Раздел III. ЭВОЛЮЦИЯ 3

Глава X. Возникновение и развитие эволюционной биологии. Свидетельства эволюции —

§ 52. Возникновение и развитие эволюционной биологии 4

§ 53. Чарлз Дарвин и его теория эволюции. 6

§ 54. Палеонтологические свидетельства эволюции 11

§ 55. Биogeографические свидетельства эволюции 15

§ 56. Сравнительно-анатомические и эмбриологические свидетельства эволюции 20

§ 57. Молекулярные свидетельства эволюции 24

Глава XI. Механизмы эволюции 28

§ 58. Изменчивость природных популяций. —

§ 59. Генетическая структура популяций. 34

§ 60. Мутации — источник генетической изменчивости популяций. 39

§ 61. Случайные изменения частот аллелей в популяциях. Дрейф генов. 45

§ 62. Дрейф генов как фактор эволюции 50

§ 63. Борьба за существование 54

§ 64. Естественный отбор — направляющий фактор эволюции 58

§ 65. Формы естественного отбора 61

§ 66. Половой отбор 67

§ 67. Возникновение адаптаций в результате естественного отбора 70

§ 68. Миграции как фактор эволюции 77

§ 69. Биологические виды. 79

§ 70. Изоляция и видообразование 83

§ 71. Аллопатрическое и симпатрическое видообразование 84

§ 72. Механизмы макроэволюции 92

§ 73. Направления макроэволюции: дивергенция, конвергенция и параллелизм 98

§ 74. Биологический прогресс. Ароморфозы и идиоадаптации 102

§ 75. Единое древо жизни. 106

Глава XII. Возникновение и развитие жизни на Земле 107

§ 76. Сущность жизни. Представления о возникновении жизни на Земле —

§ 77. Образование биологических мономеров и полимеров 112

§ 78. Формирование и эволюция пробионтов 115

§ 79. Изучение истории Земли. Палеонтология 119

§ 80. Развитие жизни в криптозое 123

§ 81. Развитие жизни на Земле в фанерозое	130
---	-----

Глава XIII. Возникновение и развитие человека — антропогенез	139
---	------------

§ 82. Место человека в системе живого мира — морфологические и физиологические данные	—
---	---

§ 83. Место человека в системе живого мира — данные молекулярной биологии и биологии развития	143
---	-----

§ 84. Происхождение человека. Палеонтологические данные	147
---	-----

§ 85. Первые представители рода Homo	151
--	-----

§ 86. Появление человека разумного	155
--	-----

§ 87. Факторы эволюции человека	162
---	-----

Глава XIV. Селекция и биотехнология.	168
---	------------

§ 88. Селекция как процесс и как наука	—
--	---

§ 89. Искусственный отбор	173
-------------------------------------	-----

§ 90. Классические методы селекции	176
--	-----

§ 91. Использование новейших методов биологии в селекции	186
--	-----

Раздел IV. ОРГАНИЗМЫ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ	195
--	------------

Глава XV. Организмы и окружающая среда. Одновидовые системы	—
--	----------

§ 92. Взаимоотношения организма и среды	—
---	---

§ 93. Приспособленность. Переживание неблагоприятных условий и размножение	198
--	-----

§ 94. Популяция как природная система	202
---	-----

§ 95. Устройство популяции	206
--------------------------------------	-----

§ 96. Динамика популяции, ее типы и регуляция. Жизненные стратегии	210
--	-----

§ 97. Вид как система популяций	215
---	-----

§ 98. Вид и его экологическая ниша. Жизненные формы	219
---	-----

Глава XVI. Сообщества и экосистемы	223
---	------------

§ 99. Сообщества и экосистемы	—
---	---

§ 100. Функциональные блоки сообщества. Энергетические связи и трофические сети	228
---	-----

§ 101. Межвидовые и межпопуляционные связи в сообществах	234
--	-----

§ 102. Пространственное устройство сообществ	238
--	-----

§ 103. Динамика сообществ	242
-------------------------------------	-----

§ 104. Как формируются сообщества	246
---	-----

Глава XVII. Биосфера	249
---------------------------------------	------------

§ 105. Биосфера и биомы	—
-----------------------------------	---

§ 106. Живое вещество и биогеохимические круговороты в биосфере	255
---	-----

§ 107. Биосфера и человек	262
-------------------------------------	-----

Глава XVIII. Биологические основы охраны природы	267
---	------------

§ 108. Сохранение и поддержание биологического разнообразия на популяционно-видовом и генетическом уровнях	—
--	---

§ 109. Сохранение и поддержание биологического разнообразия на экосистемном уровне	271
--	-----

§ 110. Биологический мониторинг и биоиндикация	275
--	-----

Предметный указатель	278
---------------------------------------	------------

Учебное издание

Серия «Академический школьный учебник»

Бородин Павел Михайлович
Высоцкая Людмила Васильевна
Дымшиц Григорий Моисеевич и др.

БИОЛОГИЯ

Общая биология

10—11 классы

Учебник

для общеобразовательных учреждений

Профильный уровень

В двух частях

Часть 2

ЦЕНТР ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ

Руководитель Центра **В. И. Егудин**

Редактор **Л. Н. Кузнецова**

Оператор **Е. В. Коркина**

Художники **Д. В. Валенцова, Н. А. Парцевская, В. А. Сайчук**

Художественный редактор **Е. А. Михайлова**

Технические редакторы **Е. Н. Зелянина, Н. Т. Рудникова, Г. В. Субочева**

Корректоры **Н. В. Бурдина, Л. С. Вайтман**

Налоговая льгота — Общероссийский классификатор продукции ОК 005-93—953000.
Изд. лиц. Серия ИД № 05824 от 12.09.01. Подписано в печать 22.06.12. Формат
70×90^{1/16}. Бумага офсетная. Гарнитура Школьная. Печать офсетная. Уч.-изд. л. 18,79+
+0,53 форз. Тираж 7000 экз. Заказ № 32371 (II-Sm).

Открытое акционерное общество «Издательство «Просвещение». 127521, Москва,
3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Отпечатано в полном соответствии с качеством предоставленных материалов в ОАО «Смо-
ленский полиграфический комбинат». 214020, г. Смоленск, ул. Смольянинова, д. 1.

A

Российская академия наук
Российская академия образования
Издательство «Просвещение»

Академический школьный учебник



ПРОФИЛЬНЫЙ
УРОВЕНЬ

ISBN 978-5-09-029332-7



9 785090 293327



ПРОСВЕЩЕНИЕ
ИЗДАТЕЛЬСТВО