

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное агентство по образованию
Государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования
Ульяновский государственный университет

В. Ф. Сыч

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

ЧАСТЬ 2

*Учебник для студентов
высших учебных заведений*

**Ульяновск
2006**

ББК 28.0
УДК 574/578
С 95

Печатается по решению Учёного совета ИМЭиФК УлГУ

Рецензенты: *доктор биологических наук, профессор В.П. Балашов,
доктор биологических наук, профессор Р.Л. Потапов*

Сыч В.Ф.

С 95 **Общая биология: Учебник для студентов высших учебных заведений: В 2 ч. Ч. 2.** - Ульяновск: УлГУ, 2006. - 195 с: 113 ил.

Учебник отражает современное состояние науки об общих закономерностях происхождения и развития жизни на Земле. Во II часть учебника включены разделы: «Индивидуальное развитие организмов», «Закономерности и механизмы онтогенеза», «Постнатальный онтогенез и проблема гомеостаза», «История становления эволюционного учения», «Популяция - элементарная единица эволюции. Факторы эволюции», «Органический мир как результат процесса эволюции», «Антропогенез», «Введение в экологию. Биографические и антропогенные характеристики окружающей среды», «Человек и биосфера».

Учебник предназначен для студентов вузов, обучающихся по биологическим, медицинским и аграрным специальностям.

ББК 28.0

© Сыч Виталий Федорович, 2006

© Ульяновский государственный университет, 2006

Учебное издание

СЫЧ ВИТАЛИИ ФЕДОРОВИЧ
*доктор биологических наук, профессор,
действительный член РАЕН*

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ
Часть 2

Учебник для студентов высших учебных заведений

Компьютерная верстка *Э.И. Мавлютов*
Технический редактор *Э.И. Мавлютов*
Редактор *Г.И. Петрова*
Художник *Н.В. Пенькова*

Подписано в печать 05.10.2006.
Формат 70х100/16. Гарнитура Times New Roman.
Усл. печ. л. 22,6. Тираж 1000 экз. Заказ № 1 4 5 / ^ /

Отпечатано с оригинал-макета в типографии
Ульяновского государственного университета
432970, г. Ульяновск, ул. Л. Толстого, 42

ГЛАВА 7. ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

Из трёх предыдущих глав мы убедились в том, что материальным носителем наследственной информации является ДНК, в которой закодирована генетическая программа развития всей совокупности признаков будущего организма. Эта программа, находящаяся в синкарионе зиготы, реализуется в ходе становления (индивидуального развития) организма. Стадии, механизмы и закономерности индивидуального развития организмов составят основное содержание настоящей главы.

7.1. Жизненные циклы организмов как отражение их эволюции. Понятие об онтогенезе. Периодизация онтогенеза

Жизненный цикл (цикл развития) - это совокупность всех фаз развития, начиная от оплодотворённой яйцеклетки (зиготы) и заканчивая той фазой, на которой организм способен дать начало следующему поколению.



Рис. 90. Развитие с полным превращением (с полным метаморфозом) майского жука

У животных различают простой жизненный цикл (прямое развитие) и сложный жизненный цикл (непрямое развитие). При прямом развитии зародышевый период заканчивается рождением молодой формы, которая общим, планом строения сходна со зрелой формой, а различия между ними заключаются лишь в размерах, а также в структурно-функциональной незрелости систем органов. Этот тип присущ преимущественно животным, откладывающим яйца с большим содержанием желтка (паукообразные, позвоночные животные). Млекопитающим и человеку свойственен прямой тип развития, но с той отличительной особенностью, что после рождения молодой организм не способен к самостоятельному образу жизни и нуждается в секрете молочных желез материнского организма.

Непрямое развитие, или развитие с метаморфозом, свойственно видам, откладывающим яйца с небольшим количеством желтка. *Непрямое развитие характеризуется присутствием хотя бы одной личиночной стадии (рис.90), на которой организм существенно отличается от взрослого животного, При развитии с метаморфозом жизненный цикл про-*

слеживается в течение развития одной особи (у майского жука, например: яйцо-личинка-куколка-имаго; у лягушки: яйцо-головастик-взрослая особь).

Совокупность процессов, обуславливающих превращение личиночной формы во взрослую, называется метаморфозом. Личинки могут иметь органы захвата и переработки пищи (многие насекомые), тогда как другие обладают лишь способностью к расселению (мирацидий и церкарий сосальщиков).

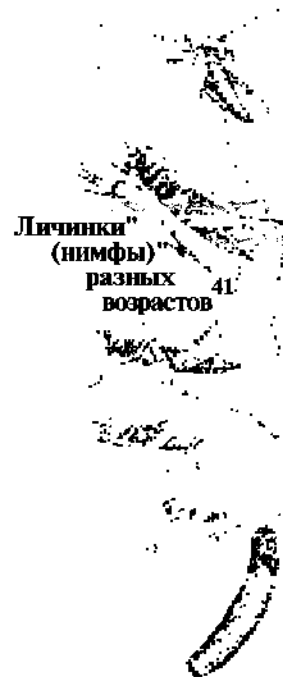
Развитие с метаморфозом встречается не только у беспозвоночных животных (кишечнополостные, плоские и круглые черви, моллюски, членистоногие), но и у хордовых (оболочники, земноводные). Развитие с превращением появилось в ходе эволюции как приспособление к условиям обитания, повышающее выживаемость особей вида. Нередко оно связано с переходом личиночных стадий в иную среду обитания.

У насекомых **метаморфоз подразделяют на полный и неполный.** В последнем случае (развитие с неполным метаморфозом) из яйцевых оболочек выходит нимфа – маленькое насекомое, напоминающее строением взрослый организм и отличающееся от последнего размерами, отсутствием крыльев и неразвитостью органов половой системы (рис. 91). По мере сопровождающегося несколькими линьками роста, созревания желёз, а также появления крыльев и наружных половых придатков нимфа превращается во взрослое насекомое.

При развитии с полным метаморфозом освобождающаяся из яйцевых оболочек личинка (например, гусеница у бабочек) резко отличается от взрослой особи. Личинка в процессе роста несколько раз линяет и вступает в стадию куколки (рис. 90). На этой стадии личиночные органы расщепляются (подвергаются гистолизу), а из особых зачатков – имгинальных дисков формируются органы взрослого насекомого. Взрослая особь (*имаго*) покидает покровы куколки, при этом остававшиеся долгое время в свёрнутом состоянии органы после поступления в них крови расправляются.

Метаморфизм может осложняться чередованием поколений, размножающихся бесполом или половым путём (например, у трематод).

Взрослая саранча



Яйца в кубышке

Рис. 91. Развитие с неполным превращением (с неполным метаморфозом) саранчи

Индивидуальное развитие особи, начиная с зиготы и заканчивая смертью (или делением), получило название онтогенеза. Термин «онто-

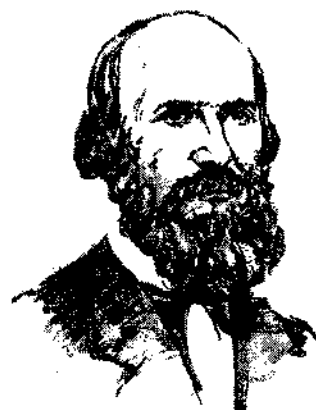


Эрнст Геккель
(1834-1919)

генез» введён в 1866 году Э. Геккелем (1834-1919). Процессы развития, составляющие жизненный цикл, а также онтогенез в целом являются закономерным результатом длительного исторического развития вида - филогенеза. Все морфологические, физиологические, биохимические, этологические и другие признаки, которые развиваются на определённых стадиях онтогенеза и обеспечивают приспособление организма к соответствующим условиям среды на различных стадиях развития, сформировались у вида в ходе его эволюционного становления и находятся в закодированном виде в его геноме.

Обобщения в области взаимоотношений онтогенеза и филогенеза (индивидуального и исторического развития), установленные в 1864 году немецким зоологом Ф. Мюллером (1821-1897), сформулированные в 1866 году немецким биологом Э. Геккелем, получили название *биогенетического закона: онтогенез всякого организма есть краткое и сжатое повторение (рекапитуляция) филогенеза данного вида.* Филогенез, по Э. Геккелю, осуществляется главным образом путём появления («наращивания») новых стадий в конце онтогенеза, поэтому он является механической причиной онтогенеза. Однако онтогенез и число повторяемых в ходе него филогенетических стадий постепенно сокращаются. Кроме того, на всех стадиях онтогенеза возникают новые признаки, связанные с развитием приспособлений организмов к условиям их существования на соответствующих стадиях. Эти признаки, нарушающие *рекапитуляцию*, Э. Геккель назвал *ценогенезами* (рис. 92), в отличие от консервативных признаков и процессов - *палингенезов*. Биогенетический закон позволяет использовать данные эмбриологии для воссоздания хода филогенеза.

Последующие исследования онтогенеза многих организмов показали, что рекапитулируют лишь отдельные признаки и процессы. Рекапитуляция целых филогенетических стадий, как полагал Э. Геккель, не происходит из-за обилия в любом конкретном онтогенезе ценогенезов.



Фриц Мюллер
(1821-1897)

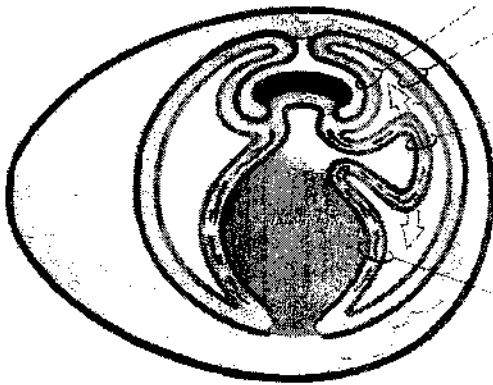


Рис. 92. Ценогенезы по Э. Геккелю:

1 - амнион; 2 - хорион; 3 - аллантоис; 4 - желточный мешок

Алексей Николаевич Северцов
(1866-1936)

В 1910 году А.Н. Северцов (1866-1936) разработал *теорию филэмбриогенезов*, сущность которой заключается в следующем: *эволюция организмов происходит на основе наследственных изменений, происходящих на любых стадиях онтогенеза (архаллаксис, девиация, анаболия)*. Основное положение теории филэмбриогенезов - первичность онтогенетических изменений по отношению к филогенетическим. Путём филэмбриогенеза происходят изменения как взрослого организма (анаболия), так и организма, находящегося на промежуточных (девиация) и начальных (архаллаксис) стадиях его развития (рис. 93). Биогенетический закон применим только в случаях эволюции онтогенеза данного вида путём надставки его последних стадий - анаболии.

В ходе онтогенеза в конкретных условиях среды реализуется наследственная программа, закодированная в ДНК синкариона зиготы.

В онтогенезе выделяют следующие основные периоды:

а) *предзародышевый (проэмбриональный, предэмбриональный)*, включающий развитие половых клеток (гаметогенез) и оплодотворение;

б) *зародышевый (эмбриональный)*, начинающийся с образования зиготы и заканчивающийся выходом организма из яйцевых или зародышевых оболочек;

в) *послезародышевый (постэмбриональный)*, включающий развитие с момента выхода из яйцевых (зародышевых) оболочек до смерти организма.

У плацентарных млекопитающих и человека выделяют *дородовой (антенатальный)* и *послеродовой (постнатальный)* периоды, соответ-

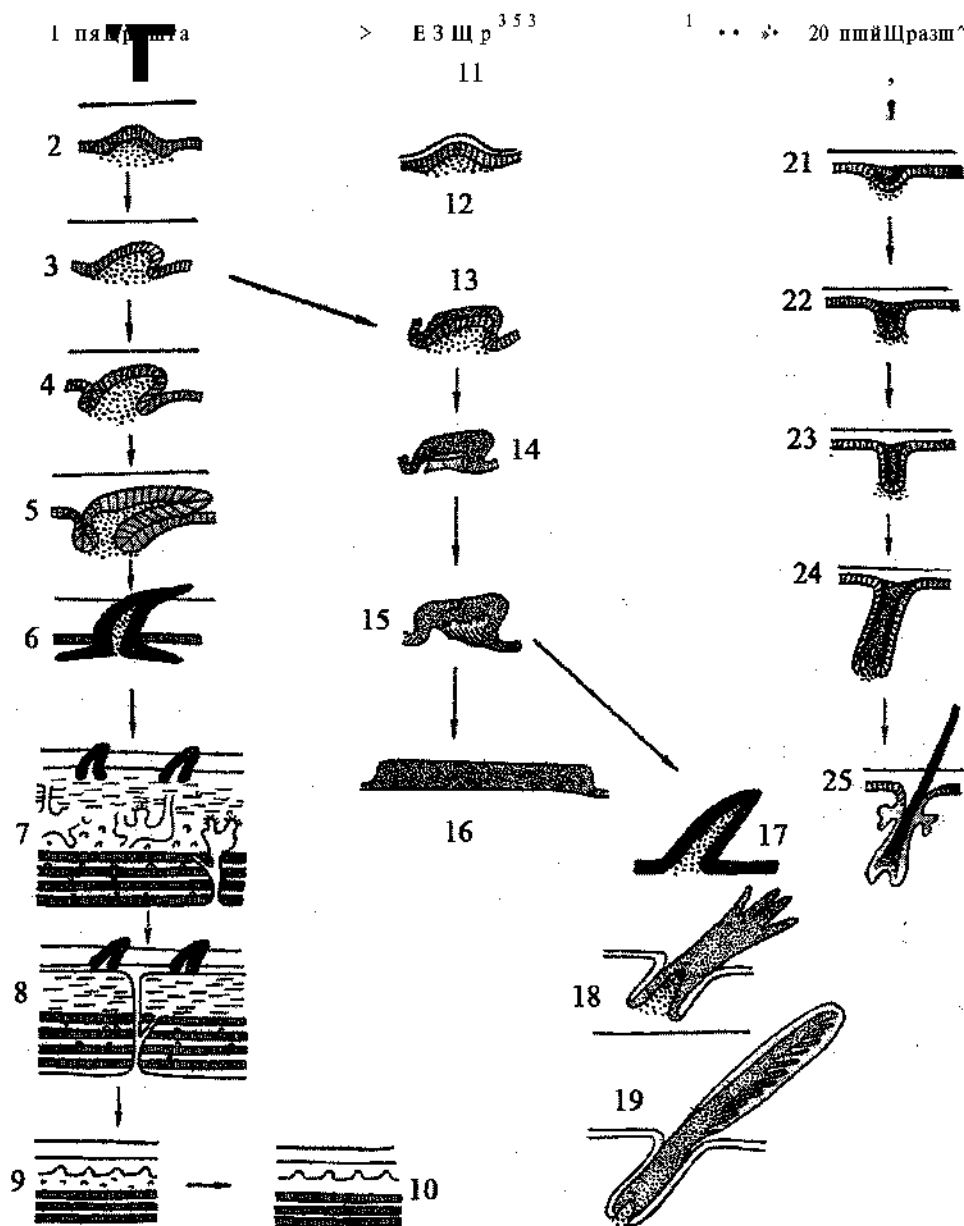


Рис. 93. Физэмбриогенезы. Развитие чешуи, пера и волоса позвоночных (по А.Н. Северцову).

1-6 - развитие плакоидной чешуи акулы Heptodondus; 7 - чешуя Polypterus; 8 - чешуя Lepidosteus; 9 - чешуя Amia; 10 - чешуя костистой рыбы; 11-15 - эмбриональное развитие роговой чешуи ящерицы (девиация); 16 - превращение роговой чешуи в роговой шиток змей; 17-19 - эмбриональное развитие пера птицы (анаболия); 20-25 - эмбриональное развитие волоса (архаллакис)

ствующие эмбриональному и постэмбриональному периодам. Первый период развития происходит под покровом яйцевых оболочек (у плацентарных - в утробе материнского организма) и характеризуется ограниченным опосредованным действием факторов окружающей среды на развивающийся организм.

Эмбриональный и постэмбриональный периоды разделяют на стадии. Эмбриональный период включает следующие стадии: *зигота*, *дробление* (образование однослойного зародыша - бластулы), *гастроуляция* (образование двух- или трехслойного зародыща), *гистогенез* (образование тканей), *первичный органогенез* (образование первичных органов), *окончательный (дефинитивный) органогенез* (образование органов зрелого организма).

В постэмбриональном периоде выделяют *стадию раннего постнатального онтогенеза* (до приобретения структурно-функциональной и репродуктивной зрелости) и *стадию позднего постнатального онтогенеза* (зрелое состояние и старение организма).

Применительно к человеку разработана отдельная периодизация онтогенеза. Антенатальный (дородовой) период включает зародышевую стадию (первые 8 недель развития), на которой организм называется зародышем, и плодную стадию (с 9-ой недели развития), на которой организм (плод) приобретает характерные наружные черты строения.

В постнатальном периоде на основании результатов исследования возрастной физиологии и медицины выделяют: 1) возраст новорождённого; 2) грудной возраст; 3) дошкольный возраст; 4) школьный возраст; 5) половое созревание (пубертатный период). На основе общебиологических закономерностей в постнатальном периоде онтогенеза человека выделяют: до-репродуктивную, зрелую (активную репродуктивную) и пострепродуктивную стадии. Другие авторы подразделяют постнатальный онтогенез человека на стадию развития дефинитивного фенотипа, стадию стабильного функционирования органов и систем, стадию старения организма.

7.2. Борьба материализма и идеализма в решении проблемы развития. Преформизм и эпигенез

Сложность процессов, лежащих в основе онтогенеза, трудный и продолжительный путь их изучения стали одной из причин появления, развития и существования идеалистических течений в эмбриологии, а затем и в биологии развития. Так, *витализм* допускал наличие в организмах особой нематериальной жизненной силы. В VII веке Я. ван Гельмонт создал учение об «археях» - духовных началах, управляющих деятельностью и развитием органов тела. В XVIII веке Г. Шталь полагал, что целесообразное устройство организма обеспечивает душа.

Первые микроскописты XVII века (Я. Сваммердам, М. Мальпиги, А. Левенгук) полагали, что зародыш находится в уже сформированном состоянии в яйцеклетке (*овизм*) или сперматозоиде (*анималькулизм*), а в процессе развития происходит лишь увеличение в размерах и уплотнение прозрачных ранее невидимых тканей. Так возник **преформизм**, основатели которого исходили из того, что структура будущего организма во всех деталях представлена в половых клетках. Преформизм основывался на креационизме (догме изначального творения всех живых существ) и заложенных в них зачатках всех будущих поколений («вложение зародышей»). В дальнейшем преформизм развивали Ш. Бонне, Л. Спалланцани и др.



Каспар Фридрих Вольф
(1734-1794)

Во второй половине XVIII века сформировалось учение о **постепенном развитии и новообразовании**, в ходе которого строение организма усложняется. Это учение, получившее название **эпигенеза**, развивалось



Карл Фон Бэр
(1792-1876)

П.Л. Мопертюи, Ж.Л. Бюффоном и особенно К.Ф. Вольфом (1734-1794), описавшим развитие зародыша курицы. В опубликованной в 1759 году знаменитой работе «Теория зарождения» К.Ф. Вольф продемонстрировал развитие зародышевых органов (кишечника, нервной системы) из примитивных пластов. Значительный вклад в теорию эпигенеза внёс К.М. Бэр (1792-1876), который в работе «История развития животных» (1828) показал преемственность последовательных стадий развития и усложнения строения зародыша, обнаружил сходство плана строения зародышей (рис. 94), оказавшегося тем большим, чем на более ранних этапах развития они рассматриваются (закон «зародышевого сходства»

К.М. Бэра). Утверждающаяся концепция эпигенеза способствовала успешному развитию эмбриологии.

Однако в конце XIX века в связи с успехами цитологии оживились преформистские взгляды, которые обобщили В. Ру (1850-1924) и другие основатели **неопреформизма**. Они утверждали, что *каждый участок яйцеклетки представляет будущую определённую часть организма* (орган, систему органов).

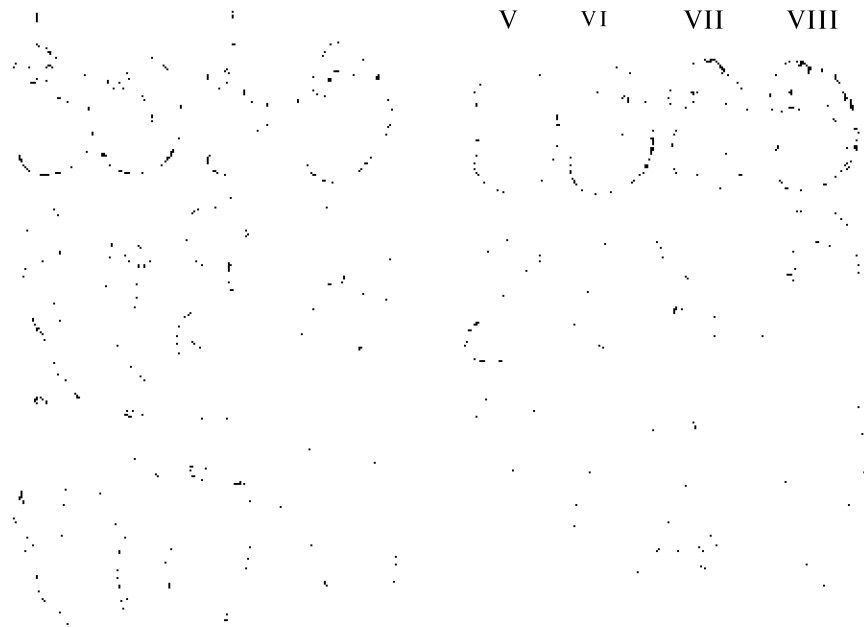


Рис. 94. Последовательные стадии развития эмбрионов позвоночных животных (иллюстрация закона «зародышевого сходства» КМ. Бэра):

I - рыбы; II - тритона; III - черепахи; IV - птицы; V - свиньи; VI - коровы; VII - кролика; VIII - человека

Возрождение в конце XIX века эпигенетического учения в форме **неоэпигенеза**, к сожалению, в ряде случаев сопровождалось откатом на идеалистические позиции витализма. Так, Х. Дриш (1867-1945), изучивший развитие морских ежей из бластомеров, пришёл к заключению, что *пространственное упорядочение в развивающемся организме проходит под действием нематериального фактора - энтелихи*. И только с развитием генетики в XX веке в эмбриологии получили распространение материалистические толкования закономерностей онтогенеза, основанные на признании ключевой роли генетической информации и факторов внешней среды в развитии живого организма.



Вильгельм Ру
(1850-1924)

Изменения в процессе онтогенеза включают изменения на разных уровнях организации особи: молекулярном, клеточном, тканевом, орган-

ном, системном. Являясь достаточно сложными, они исследуются учёными из различных областей биологии - генетиками, биохимиками, морфологами, эмбриологами и др. На стыке этих и других биологических дисциплин возникла самостоятельная биологическая наука - *биология развития*, которая стала преемницей механики развития и эмбриологии в середине XX века. Биология развития изучает наследственные, молекулярные и структурно-функциональные основы развития организмов, механизмы клеточных взаимодействий и регуляции онтогенеза, обеспечивающие дифференцировку клеток, тканей и органов, а также целостность онтогенеза. Достижения биологии развития открывают большие перспективы для практики. Успешно разрабатываются, в частности, научные основы управления развитием животных и растений, регуляции пола и численности животных, опухолевого роста и др.



Ханс Дриш
(1867-1945)

7.3. Общая характеристика стадий эмбрионального развития

Начало новому организму даёт оплодотворённая яйцеклетка (исключение составляют случаи партеногенеза и вегетативного размножения). *Оплодотворение представляет собой процесс слияния двух половых клеток (гамет) друг с другом, в ходе которого осуществляются две разные функции: половая (комбинирование генов двух родительских особей) и репродуктивная (возникновение нового организма)*. Первая из этих функций включает передачу генов от родителей потомкам, вторая - инициацию в цитоплазме яйцеклетки тех реакций и перемещений, которые позволяют продолжить развитие. В результате оплодотворения в яйцеклетке *восстанавливается двойной ($2n$) набор хромосом*. Центросома, внесённая спермием, после удвоения образует веретено деления, и зигота вступает в 1-ю стадию эмбриогенеза - стадию дробления. В результате митоза из зиготы образуются 2 дочерние клетки - бластомеры.

7.3.1. Дробление

Дроблением называют ряд последовательных митотических делений зиготы, в результате которых она разделяется на всё более мелкие клетки - бластомеры. При этом рост новообразующихся клеток (бластомеров) крайне ограничен. Образуются 2, 4, 8, 16, 32 и т.д. бласто-

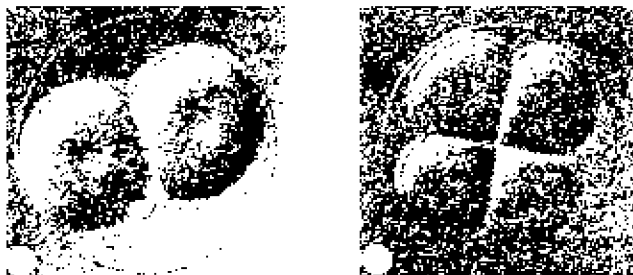


Рис. 95. Микрофотографии живых зародышей морского ежа *Lytechinus pictus* (вид со стороны анимального полюса).

А - 2-клеточная и Б - 4-клеточная стадия развития морского ежа; В - 32-клеточная стадия, представлена без оболочки оплодотворения

Рис. 96. Ранние стадии развития зародыша морского ежа.

Дробление зиготы (А-Д). Поперечный разрез бластулы, образовавшейся в результате дробления (Е)

меров (рис. 95), а в конце концов возникает зародыш, состоящий из многих тысяч бластомеров, называемый бластулой. **Бластула** - **пузырчатое образование, построенное из одного или нескольких слоев клеток (бластодермы), окружающих полость - бластоцель** (рис. 96). Яйцеклетка характеризуется анимально-вегетативным градиентом. Различают **аномальный полюс**, у которого происходило выделение редуцированных телец, и **вегетативный полюс**, у которого скапливается желток при неравномерном распределении в цитоплазме (рис. 97). Ось, проходящая от анимального полю-

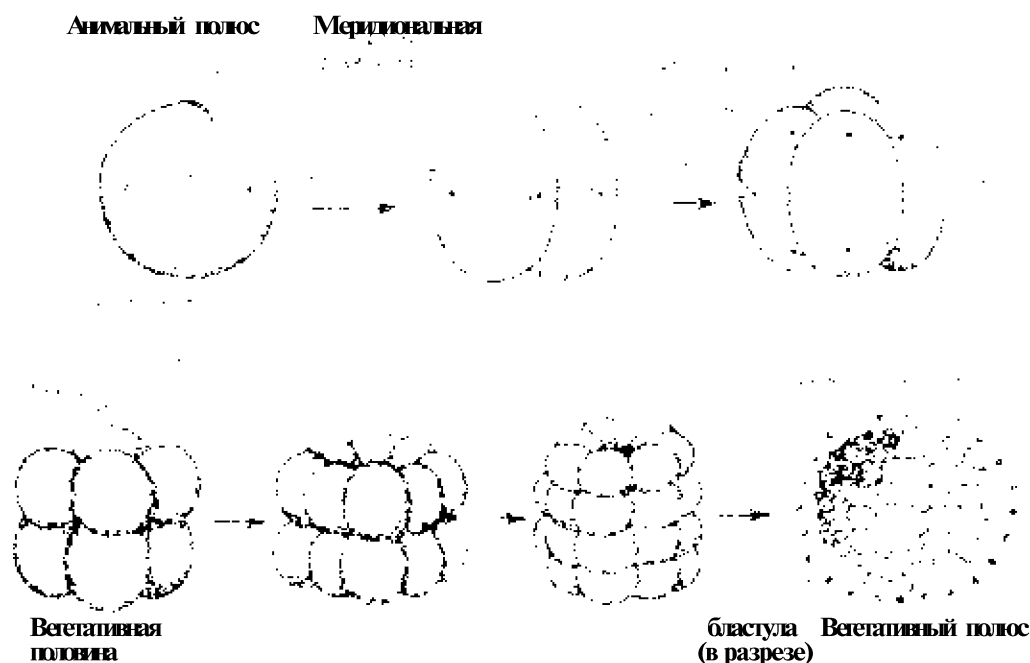


Рис. 97. Голобластическое дробление иглокожего *Synapta digita*, приводящее к образованию полых бластулы; АВО - анимально-вегетативная ось

са к вегетативному, называется **анимально-вегетативной осью**. Количество желтка в олиголецитальных и мезолецитальных яйцеклетках возрастает по направлению от анимального к вегетативному полюсу.

Особенности дробления зиготы зависят от количества желтка и характера его распределения в цитоплазме зиготы (яйцеклетки). Различают два типа дробления, зависящие от количества желтка в яйце: 1) **полное**, или **голобластическое дробление**, свойственное зиготам, образующимся из гомолецитальных и мезолецитальных яиц; 2) **неполное**, или **меробластическое дробление**, характерное для зигот, образующихся из яиц, содержащих большое количество желтка (полилецитальные и мезолецитальные яйца), который при дроблении не делится. Полное (голобластическое) дробление (рис. 98) бывает равномерным (ланцетник) и неравномерным (амфибии). У последних образуются малые и большие бластомеры, называемые соответственно **микромерами** и **макромерами** (рис. 99).

В зависимости от количества содержащегося желтка яйцеклетки (яйца) подразделяются следующим образом.

Яйцеклетки (яйца)

олиголецитальные (содержащие малое количество желтка, ланцетник, млекопитающие)	мезолецитальные (содержащие среднее количество желтка, амфибии)	полилецитальные (содержащие большое количество желтка, костистые рыбы, рептилии, птицы)
---	---	---

По расположению желтка в цитоплазме выделяют следующие типы ^{желток} ~~яйцеклеток~~:

Яйцеклетки (яйца)

гомолецитальные , или изолецитальные (ланцетник)	умеренно телолецитальные (амфибии)	резко телолецитальные (костистые рыбы, рептилии, птицы)	центролецитальные (насекомые)
желток распределён равномерно	желток частично смещён к вегетативному полюсу	желток переполняет всё вегетативное и частично анимальное полушария	желток локализован в центре яйцеклетки

голобластическое (полное) дробление

меробластическое (неполное) дробление

Расположение образующихся из зиготы бластомеров в пространстве друг относительно друга послужило основанием для определения типов дробления, исходя из расположения бластомеров. Выделяют *радиальное* (ланцетник), *спиральное* (моллюски), *билатеральное*, или *двустороннесимметричное* (круглые черви), *бисимметричное*, или *двусимметричное* (гребневики) и *анархичное* (плоские черви) дробления.

При *радиальном дроблении* борозды деления (митотические веретена) ориентированы параллельно или перпендикулярно анимально-вегетативной оси яйцеклетки (рис. 98). Через такую бластулу проходит несколько плоскостей (осей) симметрии.

Спиральное дробление отличается нарушением такого соответствия (борозды деления располагаются наклонно к анимально-вегетативной



Рис. 98 (слева). Полное (голобластическое) равномерное дробление у ланцетника: 1 - зигота; 2-4 - образование blastомеров; 5 - blastула; 6 - разрез blastулы (а - крыша, б - дно blastулы)

Рис. 99 (справа). Полное (голобластическое) неравномерное дробление яйцеклетки амфибии (лягушки):

А - двухклеточная стадия; Б - четырёхклеточная стадия; В - восьмиклеточная стадия: клетки вегетативной половины зародыша (макромеры) крупнее, чем клетки (микромеры) анимальной половины; Г - переход от восьми- к 16-клеточной стадии (более крупные и более богатые желтком анимальные клетки уже поделились, вегетативные клетки начинают делиться); Д - более поздняя стадия дробления; Е-Ж - blastула (Ж - в сагиттальном разрезе): 1 - краевая зона между будущими ectодермой и entодермой (инвагинирует во время gastrуляции, давая материал мезодермы); 2 - дорсальная краевая зона

оси), и дочерние blastомеры располагаются как бы по спирали. Образующаяся при спиральном дроблении blastула (стерробlastула) не имеет ни полости, ни даже одной плоскости симметрии (рис. 100).

Билатеральное дробление характеризуется наличием в формирующейся blastуле одной оси (плоскости) симметрии (рис. 101).

При **бисимметричном дроблении** формирующаяся blastула имеет две оси (плоскости) симметрии (рис. 101).

Анархичное деление резко выделяется от описанных выше неупорядоченным расположением blastомеров и отсутствием оси (плоскости) симметрии (рис. 102).

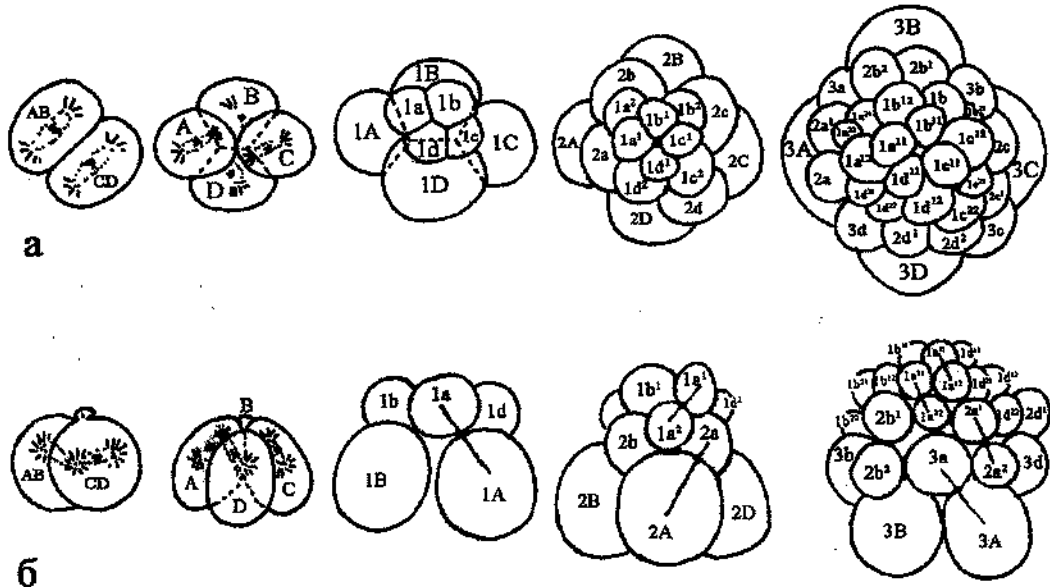


Рис. 100. Спиральное дробление у моллюска *Trochus*
(а — вид со стороны анимального полюса; б — вид сбоку).

На рис. б клетки — потомки бластомера А выделены серым цветом. Митотические веретена, изображённые на ранних стадиях, разделяют клетки на неравные части под углом к вертикальной и горизонтальной осям

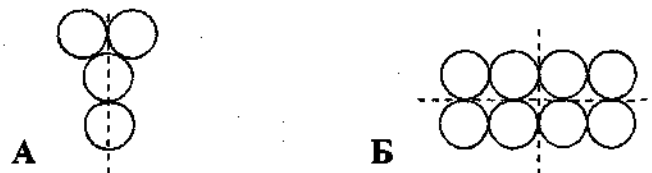


Рис. 101. Расположение первых 4-х бластомеров зародыша аскариды (А).
Расположение первых 8-ми бластомеров у зародыша гребневиков (Б)

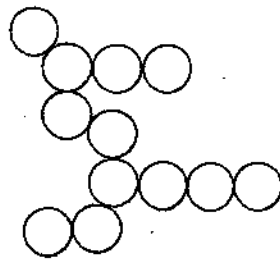


Рис. 102. Расположение бластомеров у зародыша плоских червей



Рис. 103. Дискоидальное дробление и образование дискобластулы у костистой рыбы.

А-В - стадии дробления: 1 - слой цитоплазмы; 2 - желток. Г - зародышевый диск с оболочкой (3), бластодермой (4), бластоцелем (5) и перибластом (6)

Особенности локализации желтка в полилецитальных яйцеклетках существенно влияют на форму и расположение группы делящихся клеток. Это послужило основанием для выделения **дискоидального** (рыбы, рептилии, птицы) и **поверхностного** (насекомые) **дробления**.

Стадия дробления разделяется на 2 фазы: 1) **фаза синхронного дробления** - характеризуется одинаковой для всех клеток скоростью деления, обеспечивающей синхронность их деления; 2) **фаза бластуляции**, на которой исчезает синхронность деления клеток (у млекопитающих 1-я фаза отсутствует).

Все указанные особенности строения яйцеклеток, типов и конкретных способов дробления определяют форму и строение бластулы. Различают:

1) **целобластулу** - однослойный пузырёк с большим бластоцелем (ланцетник); стенка целобластулы (бластодерма) имеет примерно одинаковую толщину и состоит из одного слоя бластомеров, незначительно различающихся диаметром; нижняя часть бластодермы, находящаяся вокруг вегетативного полюса, образует дно бластулы; верхняя часть бластодермы, окружающая анимальный полюс, получила название крыши (рис. 98); в бластуле некоторых кишечнополостных бластомеры заполняют весь её объём; такая бластула, названная **морулой**, не имеет бластоцеля;

2) **амфибластулу**, состоящую из мелких (микромеров) и крупных (макромеров) бластомеров (земноводные); относительно небольшой бластоцель смещён к анимальному полюсу так, что место его расположения ограничивается анимальным полушарием (рис. 99);

3) **дискобластулу**, напоминающую формой диск, расположенный вокруг анимального полюса (рис. 103) и отделённый от желтка бластоцелем в виде щели (пресмыкающиеся, птицы);



Рис. 104. Дробление у насекомых

А - яйцо на стадии четырёх ядер; 1 - микропиле; 2 - оболочка яйца; 3 - кортикальная цитоплазма; 4 - центральный желток с прошедшими деление ядрами (5); 6 - полярная цитоплазма с полярными гранулами. Б - стадия после образования бластодермы (9); 7 - желточная мембрана; 8 - ядра, оставшиеся в желтке; 10 - приблизительное положение материала для соматической части будущей половой железы (выделено жирным); 11 - первичные половые клетки с полярными гранулами

4) **перибластулу**, однослойная бластодерма которой окружает желток, плотно прилегая к его поверхности (насекомые); **бластоцель** в перибластуле отсутствует (рис. 104).

Дробление характеризуется увеличением в бластомерах количества ДНК по отношению к количеству цитоплазмы, а также ведущей ролью цитоплазмы бластомеров в их судьбе. Бластомерами унаследуются разные участки цитоплазмы зиготы, которые по-разному влияют на активацию генов. Поскольку цитоплазма унаследована только от яйцеклетки, то развитие на стадии дробления протекает как бы по материнскому пути.

7.3.2. Гастрюляция

Вторая стадия эмбриогенеза - **стадия образования двух-** (кишечно-полостные и губки) **или трёхслойного зародыша (гастроулы) получила название стадии гастрюляции.** Гастроула впервые описана в 1865 году А.О. Ковалевским (1840-1901) и названа «кишечной личинкой». Термин «гастроула» ввёл в 1874 году Э. Геккель. *Гастроула состоит из зародышевых листков - слоев динамичных скоплений клеток: экто-, энто- и мезодермы* (у кишечнополостных и губок - из экто- и энтодермы). Три зародышевых листка впервые описал известный русский эмбриолог и палеонтолог Х.Пандер (1794-1865).

В процессе гастрюляции выделяют 2 фазы: 1) **фаза образования двухслойного зародыша (I фаза); 2) фаза образования трехслойного зародыша (II фаза).** Различают 4 основных способа осуществления гастрюляции в I фазе, заканчивающейся образованием двухслойного зародыша.



Александр Онуфриевич
Ковалевский (1840-1901)



Христиан Генрих
Пандер (1794-1865)

1. Инвагинация - впячивание части бластодермы (стенки бластулы) внутрь, зародыша. Бластодерма вегетативного полушария впячивается внутрь так, что полюса бластодермы сближаются, а бластоцель либо исчезает, либо остаётся в виде щелевидной полости (рис. 105). В итоге из шарообразной бластулы образуется двухслойный мешок, состоящий из **экто- и энтодермы**, внутри которого содержится полость - **гастроцель**, сообщающаяся с внешней средой отверстием - **бластопором**. Края бластопора образуют дорсальную, вентральную и две латеральные губы (рис. 105). У первичноротых бластопор превращается в дефинитивный (окончательный) рот, у вторичноротых он преобразуется в анальное отверстие (рис. 106, 107), а рот формируется на противоположном конце зародыша.

2. Эпиболия - обрастание более быстроделющимися микромерами макромеров вегетативного полюса. Располагающиеся снаружи микромеры дают начало эктодерме, находящиеся внутри макромеры формируют энтодерму (рис. 108).

3. Иммиграция - выселение отдельных клеток бластодермы в бластоцель из одного места (униполярная иммиграция) или из разных мест (мультиполярная иммиграция). Оказавшиеся внутри после миграции в бластоцель клетки дают начало энтодерме, а остальные клетки бластодермы превращаются в эктодерму (рис. 109). Гастроцель при этом не образуется (кишечнополостные).

4. Деляминация - расслоение на наружный и внутренний пласты (экто- и энтодерму), характерна для бластулы типа морула. При деляминации митотическое веретено в клетках бластодермы ориентируется перпендикулярно поверхности бластулы, а борозда деления, в свою очередь, рас-



Рис. 105 (слева). *Гаструляция путем инвагинации у ланцетника:*

А - бластула; Б - более поздняя бластула с уплощённым нижним полюсом; В-Е - последовательные стадии гаструляции: 1 - дорсальная и вентральная губы бластопора; 2 - гастрощель

Рис. 106 (справа). *Схема плана строения эмбрионов первичноротых (А) и вторичных (Б) животных:*

А - анальное отверстие; БП - бластопор (первичный рот); Р - рот; кр - краниальный отдел; к - каудальный отдел; д - дорсальная сторона; в - вентральная сторона; 1 - сердце; 2 - кишка; 3 - центральная нервная система

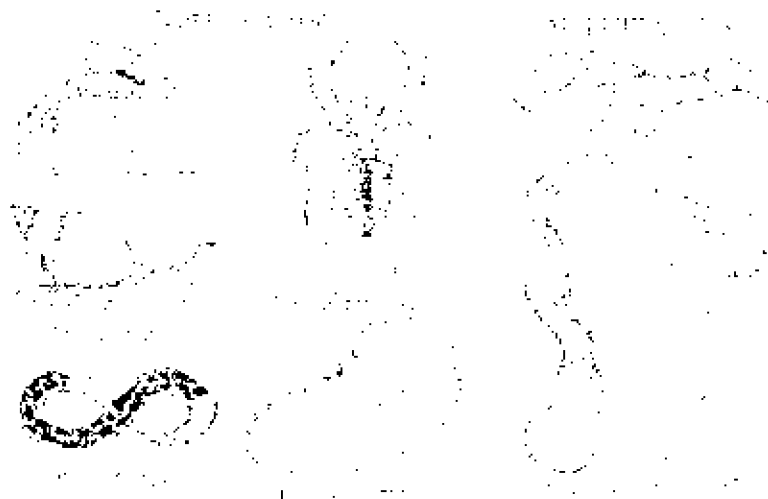


Рис. 107. *Представители первичноротых и вторичноротых животных*

полагается параллельно последней. После деления клеток бластодермы происходит, по сути, её расслоение на наружный (эктодерма) и внутренний (энтодерма) листки (рис. 109).

Эти способы редко встречаются в чистом виде, обычно гастрюляция происходит по смешанному типу: инвагинация сочетается с эпиболлей (земноводные), деляминация - с иммиграцией (иглокожие).

Закладка третьего зародышевого листа во второй фазе гастрюляции происходит:

1) **телобластическим способом**, имеющим место у первичноротых, т.е. всех беспозвоночных, кроме иглокожих. Мезодерма образуется из 2-х или нескольких клеток-телобластов (у моллюсков 2 телобласта располагаются симметрично в районе бластопора). Телобласты представляют собой две крупные клетки, обособляющиеся во время гастрюляции с двух сторон первичной (энтодермальной) кишки. В результате их деления образуются мелкие клетки, располагающиеся между экто- и энтодермой, и формирующие мезодерму;

2) **энтероцельным способом** (иглокожие, ланцетник, низшие позвоночные) - путём выпячивания и отщипывания спинной части энтодермы первичной кишки (рис. ПО). В отщипывающихся пузырьках (мезодермальных закладках) возникают полости как часть бывшей полости первичной кишки - гастроцеля, образующие целом (вторичную полость тела);

3) **путём миграции** клеток первичной эктодермы через утолщение первичной полоски (рис. 111) и последующего погружения (инвагинации) под эктодерму (пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие).

Особенности гастрюляции у амфибий. Ниже границы анимального и вегетативного полушарий бластулы образуется борозда, принимающая подковообразную форму. Затем концы её смыкаются, и образуется бластопор. Последний охватывает вегетативную зону (желточную пробку) кольцом. Клетки в области борозды бластопора погружаются внутрь, в результате чего образуется полость первичной кишки, или гастроцель (рис. 112). Через дорсальную губу мигрируют клетки будущей хорды, через вентральную - клетки формирующейся энтодермы и через латеральные губы - клетки закладывающейся мезодермы. Спустя некоторое время начинает доминировать эпибolia: микромеры, смешаясь в вегетативном направлении, как бы наползают снаружи на макромеры и, достигая бластопора, мигрируют внутрь. Из стенки первичной кишки энтероцельным способом образуется хорда и мезодерма. Начало хорде дают стенки среднего (спинного) пузырька, мезодерма формируется из стенок двух боковых пузырьков (рис. 112).

Особенности гастрюляции у птиц. Бластомеры, распластанные на желтке, образуют бластодиск. Его центральная часть, ограниченная валиком, соответствует будущему зародышу и называется *зародышевым*

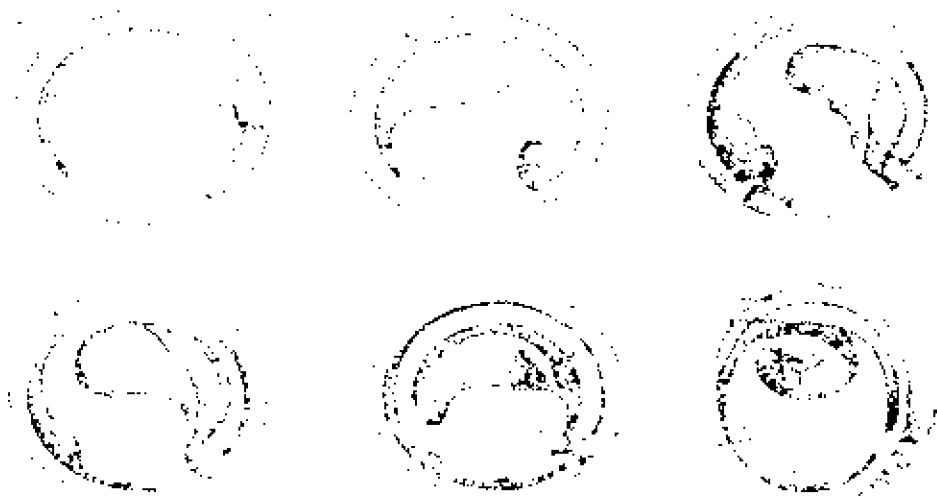


Рис. 108. Последовательные этапы гаструляции у амфибий (по Г. Шпеману)

А-Д - медиальные сагиттальные срезы; Е - стадия, соответствующая на предыдущем рисунке (Д) в поперечном разрезе; 1 - эктодерма; 2 - нервная пластинка; 3 - хордомезодерма; 4 - энтодерма; 5 - мезенхима

щитком (рис. 112). Путём расслоения (деляминации) образуются **эпибласт** и **гипобласт** (соответственно будущая экто- и энтодерма). В центре зародышевого щитка возникает утолщение - **первичная полоска, имеющая первичную борозду и первичный (гензеновский) узелок** (рис. 111). Клетки эпибласта мигрируют двумя потоками от периферии зародышевого щитка к первичной полоске и в области первичной борозды погружаются (подворачиваясь как бы через губу) под эктодерму (рис. 111, 113). Через **гензеновский узелок** мигрируют клетки будущей хорды, через среднюю часть первичной борозды - клетки, образующие сомиты, и через заднюю часть - клетки, формирующие несегментированную мезодерму. Гензеновский узелок постепенно смещается назад, образуя впоследствии анальное отверстие.

В результате гаструляции в организме: 1) создаётся первичный план строения зародыша, во многом, как правило, совпадающий с основным планом строения взрослого организма; 2) перспективные зародышевые листки, раньше граничившие лишь своими краями, теперь существуют реально и приходят в контакт своими поверхностями. Это создаёт возможность для взаимных влияний, которые служат пусковым механизмом для дальнейшего развития - возникновения различий между ранее одинаковыми клетками внутри зародышевого листка.

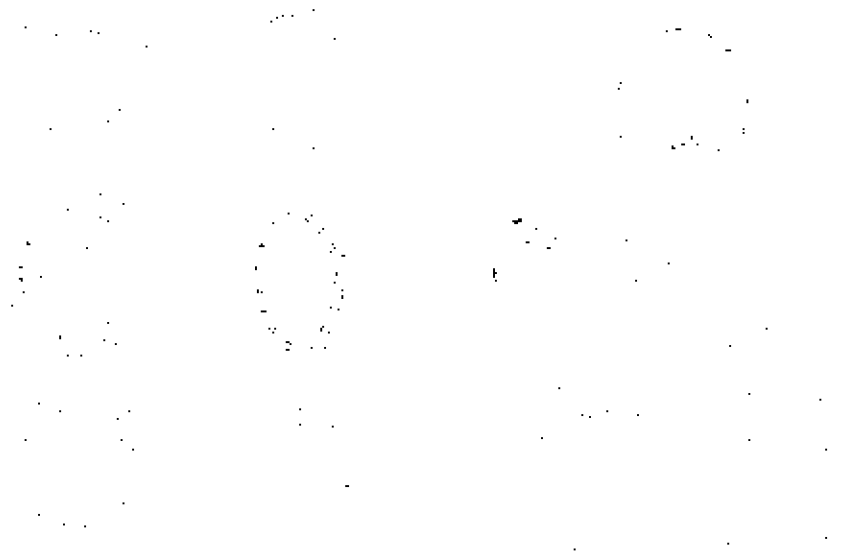


Рис. 109. Гастрюляция путём иммиграции (А) и деляминации (Б)

1 - бластодерма; 2 - бластоцель

Рис. 110. Зародыш ланцетника на стадии бластулы, гастрюлы и на стадии обособления эмбриональных зачатков.

А - сагиттальный разрез бластулы; предполагаемые эмбриональные зачатки: 1 - кожная эктодерма; 2 - кишечная энтодерма; 3 — хорда; 4 - мезодерма; 5 - нервная пластинка. Б - сагиттальный разрез гастрюлы: 1 - бластопор; 2 - гастрюцель; 3 - дорсальная губа; 4 - вентральная губа; 5 - боковая губа. В - поперечный разрез гастрюлы: 1 - зачаток нервной пластинки; 2 - зачаток эктодермы; 3 - зачаток хорды; 4 - зачаток кишечной энтодермы; 5 - зачаток мезодермы. Г - поперечный разрез зародыша в начале обособления эмбриональных зачатков. Д - поперечный разрез зародыша: 1 - нервный зачаток; 2 - хорда; 3 - мезодерма; 4 - кишечная энтодерма; 5 - вторичная кишка

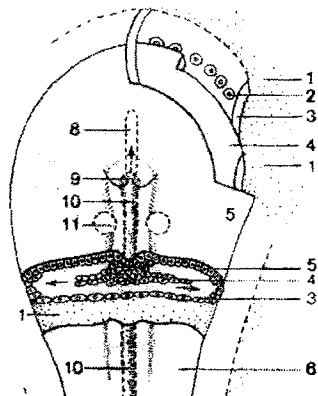


Рис. 111. Схема гастрюляции у птиц:

1 - нераздробленный желток; 2 - первичные половые клетки; 3 - энтодерма; 4 - мезодерма; 5 - эктодерма; 6-7 - закладка внезародышевых оболочек; 8 - головной (хордальный) вырост; 9 - гензеновский узелок; 10 - первичная полоска; 11 - примерное положение мезодермы соматической части гонад

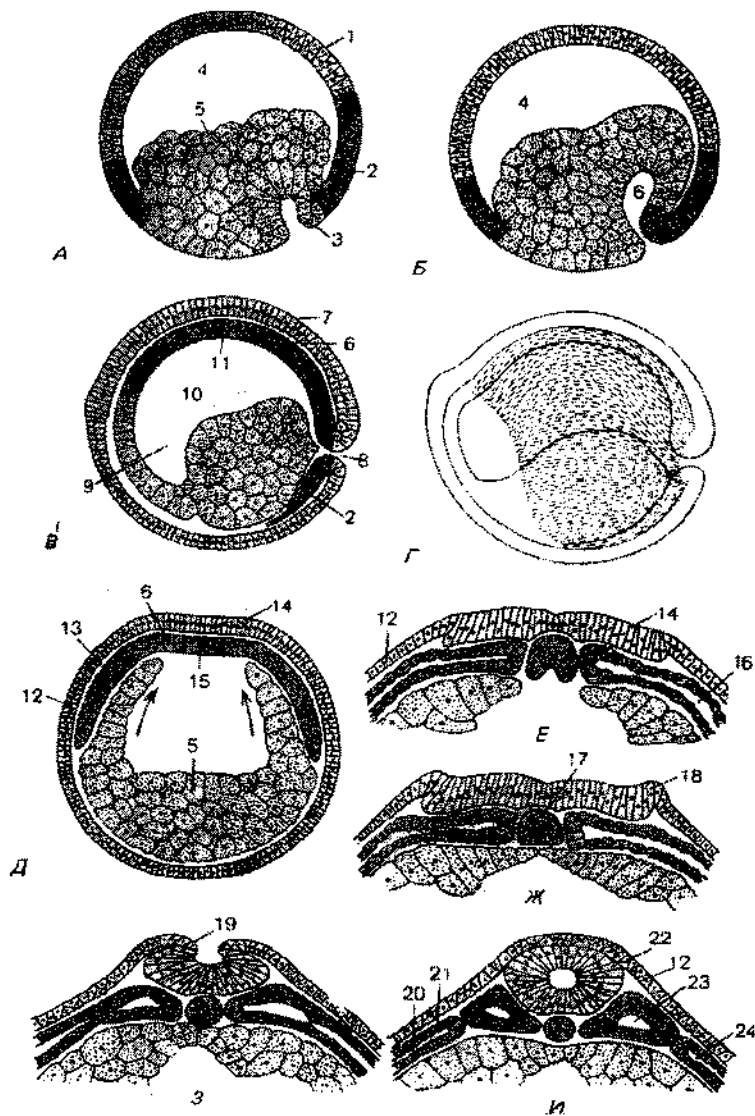


Рис. 112. Гастрюляция и первичный органогенез у зародышей амфибий.

1 - эктодерма; 5 - энтодерма; 2 - мезодерма; А-Г - продольные срезы иллюстрируют ход инвагинации энтодермы и мезодермы: А - ранняя гастрюла с ещё крупным blastocelom (4); начало инвагинации под дорсальной губой blastopore (3); Б - средняя гастрюла; развивающаяся полость первичной кишки (6) вытесняет blastocelom; В - поздняя гастрюла; мезодерма со срединной закладкой хорды (11) в виде крыши первичной кишки (6) подстилает нейральную эктодерму (7); полость первичной кишки соответствует полости сформированного гастрюцеля (10); спереди - просвет головной кишки (9); из области замкнутого blastopore (8) происходит вентральная инвагинация мезодермы (2); blastocelom полностью вытеснен; поверхность зародыша покрыта только эктодермой; Г - область инвагинировавшей мезодермы на стадии ранней нейрулы (заштрихованная);

ваш); Д-И - поперечные срезы через среднюю часть туловища: Д - мезодермальная крыша первичной кишки (15) с боковыми пластинками (13) располагается между будущей нервной пластинкой (14) и кишечной энтодермой (5); она покрывает ещё не замкнутый растущими вверх стенками кишечника (стрелки) его просвет; 12 - эпидермис; Е - хорда по средней линии крыши первичной кишки отделилась от остальной мезодермы; в боковой мезодерме возникает целомическая щель (16); эктодерма нервной пластинки (14) утолщена по сравнению с эпидермальной эктодермой (12); Ж - края нервной пластинки приподняты, образуя нервные валики (18); 17 - хорда (просвет кишечника под ней замкнут); 3 - нервные гребни (19) сближаются, и начинается образование нервной трубки; И - нервная трубка (22) замкнута, отделена от эпидермиса (12) и погружена под него; первичные сомиты (23) отделены от мезодермы боковых пластинок (24); сформировались стенки целома с внешней (соматоплевра - 21) и внутренней (спланхноплевра - 20) выстилками

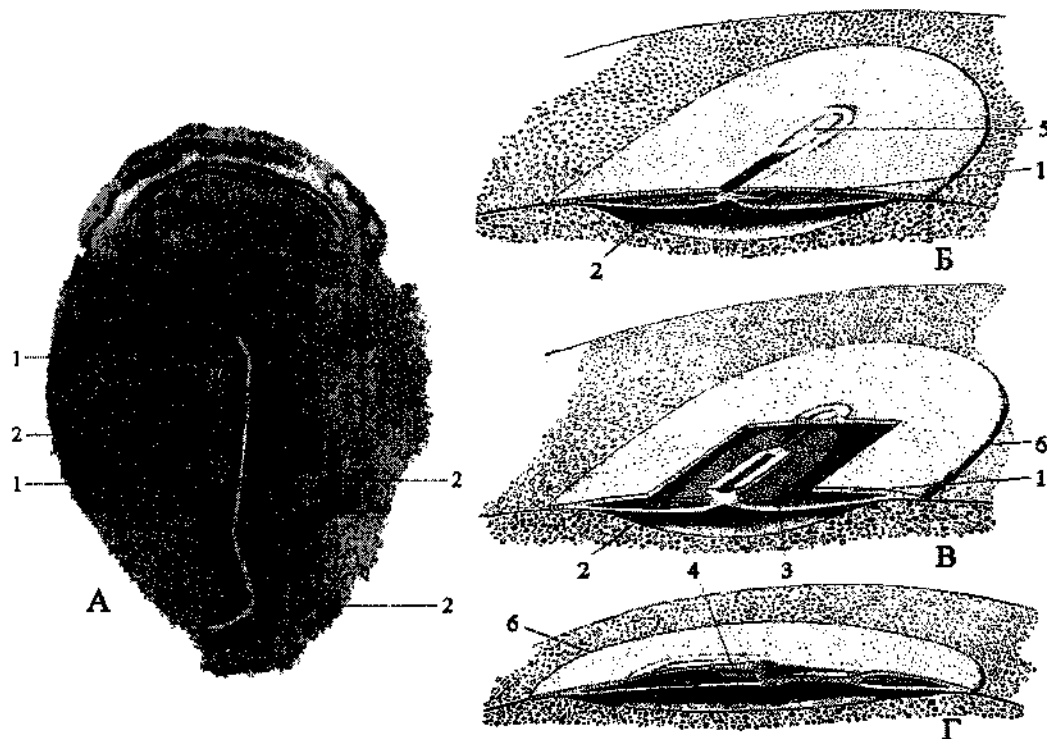


Рис. 113. Зародыш курицы на стадии первичной полоски (А).

Развитие целомической мезодермы и хорды у зародыша цыплёнка (Б-Г).

А. 1 - зародышевый щиток; 2 - первичная полоска; Б - участок зародышевого диска на стадии первичной полоски (вид с поверхности и на поперечном разрезе); В - зародыш с вырезанным в центре зародышевого диска куском эктодермы: видна крыловидная закладка целомической мезодермы и закладка хорды; Г - тот же зародыш в сагиттальном разрезе: виден продольно разрезанный головной, или хордальный отросток; 1 - эктодерма; 2 - энтодерма; 3 - целомическая мезодерма; 4 - головной, или хордальный отросток; 5 - первичная полоска с бороздой; 6 - край зародышевого диска

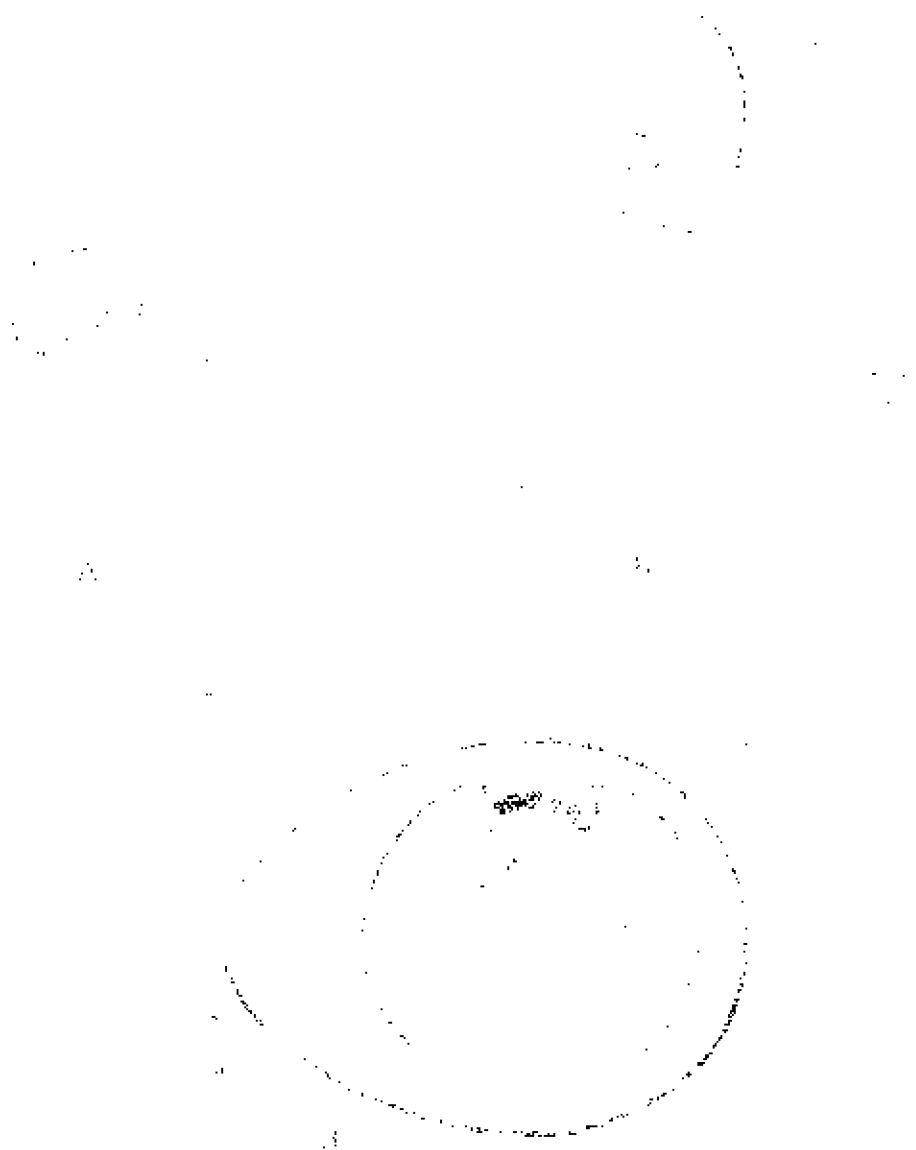


Рис. 114. Схема расположения внезародышевых оболочек млекопитающих (А) и их участие в образовании плаценты (Б). Развитие внезародышевых органов у птиц (В):

1 - амниотические складки; 2 - эктодерма; 3 - мезодерма; 4 - хорион; 5 - желточный мешок; 6 - мезодерма; 7 - энтодерма; 8 - экзоцелом

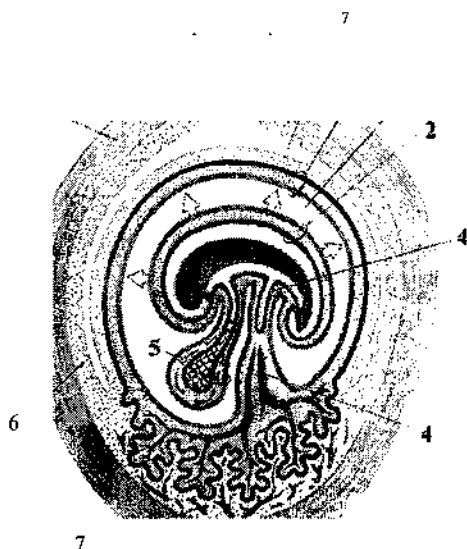


Рис. 115. Схема образования дискоидальной плаценты у человека:
 1 - хорион; 2 - амнион; 3 - экзоцелом;
 4 - аллантоис; 5 - желточный мешок;
 6 - стенка матки; 7 - децидуальная оболочка

7.3.3. Стадия первичного органогенеза

3-я стадия эмбриогенеза - стадия первичного органогенеза, или стадия образования первичных органов. В ней выделяют: *1) фазу нейруляции, или фазу образования осевых органов* - хорды и нервной трубки; *2) фазу развития остальных первичных органов.* Зародыш в фазе нейруляции называется нейрулой.

Пласт клеток эктодермы, расположенный над хордой (нейроэктодерма), обособляется в нервную пластинку. Её края (нервные валики) приподнимаются, возникает углубление (нервный желобок), валики смыкаются, образуя *нервную трубку* с невроцелем (рис. 112). Смыкание валиков происходит вначале в среднем, затем в заднем и, наконец, в переднем отделах зародыша. Часть клеток валиков обособляется по бокам нервной трубки в *ганглиозную пластинку* (нервный гребень). Под нервной трубкой (рис. 112) располагается *хорда* (образовавшаяся из клеток, мигрировавших в области гензеновского узелка), по бокам хорды - *сегментированная мезодерма (сомиты)*, от которой в латеральном и вентральном направлениях простирается *несегментированная мезодерма (спланхнотом)*. Переходная зона между сегментированной и несегментированной мезодермой названа *нефротомом*. *Сомиты дифференцируются на дерматом, миотом, склеротом.* Ещё до деления зачатка мезодермы на сомиты из него выселяются клетки с отростками. К ним присоединяются клетки, выселяющиеся

из эктодермы. Вместе они образуют *мезенхиму*, из которой развиваются все виды соединительных тканей, а также гладкая мускулатура, кровеносная и лимфатическая системы.

7.3.4. Стадия дефинитивного органогенеза

4-ая стадия эмбриогенеза - стадия дефинитивного (окончательного) органогенеза, на которой происходит формирование постоянных органов. Очень сложные процессы, протекающие на этой завершающей стадии эмбриогенеза, являются объектом изучения частной эмбриологии. В этом разделе мы ограничимся рассмотрением «судьбы» первичных органов зародыша.

Из эктодермы развиваются: эпидермис кожи и его производные - перья, волосы, ногти, кожные и молочные железы, нервная система. Передний (расширенный) отдел нервной трубки преобразуется в головной мозг, остальная её часть (передний и средний отделы) - в спинной мозг. Энтодерма даёт начало внутренней выстилке пищеварительной и дыхательной систем, секретирующим клеткам пищеварительных желез. Сомиты претерпевают следующие преобразования: дерматом формирует дерму (глубокий слой кожи); склеротом участвует в образовании скелета (хрящевого, затем костного); миотом даёт начало скелетной мускулатуре. Из нефротомы развиваются органы мочевого выделения.

Несегментированная мезодерма (спланхнотом) даёт начало плевре, брюшине, перикарду, участвует в развитии сердечно-сосудистой и лимфатической систем.

7.4. Внезародышевые (провизорные) органы

Важная роль в развитии зародыша позвоночных принадлежит *внезародышевым оболочкам, или провизорным органам. Они являются временными органами и у взрослого организма отсутствуют.* Провизорные органы обеспечивают важнейшие функции развивающегося зародыша, однако в состав его тела не входят, являясь тем самым внезародышевыми органами. К ним относятся желточный мешок, амнион, хорион, аллантоис и плацента. *Внезародышевая область зародышевых листков рыб формирует только желточный мешок. У земноводных из-за полного деления зиготы он не развивается. В отличие от рыб и земноводных (анамний) у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих (амниот), кроме желточного мешка, развиваются амнион, хорион (сероза, серозная оболочка) и аллантоис.*

Желточный мешок формируется из энтодермы и внутреннего листка несегментированной мезодермы (рис. 114). У зародышей рыб, пресмы-

кающихся и птиц он выполняет функции питания и дыхания, у высших позвоночных - функции кроветворения и образования первичных половых клеток (гонобластов). У млекопитающих функционирующий лишь несколько дней желточный мешок выполняет, наряду с последними, также трофическую функцию, способствуя всасыванию секрета желез матки.

Только животные с клейдоическими (амниотическими) яйцами приспособились к размножению на суше. Эмбрион таких животных развивается в амниотической оболочке (амнионе), заполненной жидкостью. Вокруг эмбриона поднимается *амниотическая складка, включающая эктодерму и наружный листок мезодермы* (рис. 114). Её края куполообразно смыкаются над эмбрионом и срастаются таким образом, что он оказывается *окружён двумя оболочками (каждая состоит из эктодермы и мезодермы)*, отделёнными друг от друга полостью, называемой *экзоцеломом*. *Внешняя оболочка является хорионом, внутренняя - амнионом*.

Амнион заполнен амниотической жидкостью, что создаёт влажную среду для зародыща амниот. Он выполняет функции механической и частично биологической защиты, а также защиты зародыща от высыхания.

Хорион (серозная оболочка), образующийся из эктодермы и наружного листка несегментированной мезодермы, *ограничивает полость - экзоцелом* (рис. 92, 114). Хорион участвует в дыхании и питании (птицы), образовании плаценты (млекопитающие).

Аллантоис формируется как выдающийся в экзоцелом вырост заднего отдела первичной кишки, образуемый *энтодермой и внутренним листком несегментированной мезодермы*. У птиц он является органом питания, дыхания и выделения. У млекопитающих образует *аллантохорион (хориоаллантоис)*, участвующий в формировании плаценты (рис. 92).

У живородящих млекопитающих сероза становится органом, обеспечивающим эмбрион питательными веществами. У сумчатых это происходит исключительно (или преимущественно) за счёт выделяемой стенкой матки питательной жидкости - *эмбриотрофа*, или *маточного молока* (смесь секрета маточных желез, а также распавшихся в полости матки лейкоцитов и капель жира). Маточное молоко всасывается эмбрионом с помощью серозы. У плацентарных млекопитающих сероза дифференцируется в *ворсинчатый хорион*. *Аллантоис прилегает к хориону своей внешней стенкой, а сосуды, сопровождающие его стебелёк, врастают в хорион и проникают в его ворсинки. Хорион вступает в тесную связь со стенкой матки, в которую внедряются его ворсинки* (рис. 115). В этом месте материнский организм и соответствующий участок эмбриона образуют *плаценту*. *Плацента является единственным из известных для мира животных органом, в образовании которого принимают участие клетки двух разных организмов - материнского и дочернего* (рис. 114, 115).

Различают 4 типа плацент: 1) *диффузную*, ворсинки которой распределены по поверхности всего хориона (свинья, лошадь, верблюд); 2) *дольчатую*, у которой ворсинки расположены отдельными группами (жвачные); 3) *зональную*, отличающуюся ворсинками, опоясывающими среднюю часть продолговатого хориона у хищных; 4) *дискоидальную* (рис. 115), ворсинки которой сосредоточены в пределах дисковидной области (насекомоядные, летучие мыши, полуобезьяны, обезьяны, человек). Связь между материнским организмом и эмбрионом у разных групп животных существенно различается. Она может быть такой слабой, что при рождении материнский организм и эмбрион разделяются без повреждений (плаценты 1-го и 2-го типов). В других случаях срастание зародыщевой и материнской частей плаценты настолько прочно (3-й, 4-й типы), что при родах участвовавшие в образовании плаценты области стенки матки (децидуальная оболочка) отторгаются вместе с последом, образуя обширную раневую поверхность.

Плацента выполняет разнообразные функции. Она обеспечивает эмбрион (плод) кислородом, транспортируя в обратном направлении образовавшуюся в результате его дыхания углекислоту (*газообменная функция*). Плацента выполняет *трофическую и выделительную функции*: от материнского организма к плаценте передаются питательные вещества (аминокислоты, глюкоза, жирные кислоты), одновременно в обратном направлении поступают продукты распада, возникающие в ходе обмена веществ плода (например, мочевины). Плацента, являясь органом внутренней секреции (*эндокринная функция*), не пропускает материнские половые гормоны, в результате чего половая система плода мужского пола развивается, как правило, нормально. Плацента выполняет также *функцию биологической защиты* зародыща (плода). Однако плацента не служит барьером для вирусов. Поэтому при вирусном заболевании матери (например, краснухой) органогенез плода оказывается под угрозой. У человека к концу беременности эритроциты плода обычно проникают в материнскую кровь, приводя в отдельных случаях к опасной резус-конфликтной ситуации (эритробластозу Rh^{+} - плода у Rh^{-} - матерей).

ГЛАВА 8. ЗАКОНОМЕРНОСТИ И МЕХАНИЗМЫ ОНТОГЕНЕЗА

8.1. Дифференциация в развитии. Этапы дифференциации

Организм человека образован огромным количеством ($\sim 10^{14}$) клеток, которые происходят в онтогенезе лишь от одной клетки - зиготы. В течение 285 дней из зиготы благодаря делению возникает 2×10^{12} клеток. Образующиеся клетки (бластомеры) вначале похожи друг на друга, но в дальнейшем развитии между ними возникают различия. *Возникновение в ходе онтогенеза биохимических, физиологических, морфологических и других различий между исходно однородными клетками и их объединениями называется дифференциацией, или дифференцировкой.* Одни клетки приобретают способность к сокращению (мышечные), другие - к выделению секрета (железистые), третьи - к проведению импульса (нервные) и т.д.

В основе дифференциации лежат: 1) различия цитоплазмы ранних бластомеров как следствие явления ооплазматической сегрегации; ооплазматической сегрегацией называют возникновение локальных различий в свойствах цитоплазмы яйцеклеток, осуществляющееся в периоды роста и созревания ооцита; она лежит в основе начальной дифференцировки зародыша: участки цитоплазмы зиготы (унаследованные от яйцеклетки), различающиеся по своим свойствам, попадают в различные бластомеры; их взаимодействие с одинаковыми по своим потенциям ядрам и приводит к дифференциальной активации генов в ядрах различных бластомеров; 2) *специфические влияния соседних клеток - клеточная индукция.*

Полагают, что решающую роль в определении формы клеток, а также в движениях в ходе дифференцировки и способности к соединению друг с другом играют цитоскелет и гликокаликс клеток.

Молекулярно-генетическая основа дифференциации - активность специфических для каждого типа клеток (для каждой ткани) генов. Все соматические клетки организма обладают одинаковым набором генов, однако в каждой отдельной ткани активна лишь часть генов, ответственных за дифференцировку в данном направлении. Функционирование только определённых генов приводит к синтезу соответствующих белков, определяющих дифференцировку. Роль факторов дифференцировки сводится, таким образом, к избирательной активации («включению-выключению») этих генов.

Дифференциация - детерминированный, т.е. предопределённый и необратимый процесс. Клеточный материал считают детерминированным, начиная со стадии, на которой он впервые обнаруживает способность при пересадке в чуждое место дифференцироваться в орган, ко-

торый образуется из него в норме. Процесс детерминации включает как автономные изменения свойств клеток на основе ооплазматической сегрегации и взаимодействия ядер с цитоплазмой, качественно различающейся в разных бластомерах, так и влияние отдельных групп клеток друг на друга.

Условно можно выделить 3 этапа дифференциации клеток, в ходе которой изменяется степень их детерминированности.

Первый этап - этап тотипотентности (сохранения равнонаследственности) клеток. Бластомеры видов с радиальным типом дробления сохраняют тотипотентность в течение нескольких поколений клеток (у гидромедузы до стадии 32 бластомеров, каждый из которых может развиваться в полноценный организм).

У человека случаи рождения 2-4 однояйцевых близнецов свидетельствуют о тотипотентности клеток на стадии 2-х и 4-х бластомеров. На более поздних стадиях клетки (бластула) теряют тотипотентность, сохраняя, однако, способность к переопределению (трансдетерминации) пути дальнейшего развития.

Тотипотентность сменяется однозначной детерминированностью постепенно. *На промежуточном втором этапе - этапе зависимой дифференцировки* клеточный материал способен к трансдетерминации. Эксплантация зачатка органа, находящегося на втором этапе дифференцировки, в нетипичное окружение приведёт к изменению хода его дифференцировки (трансдифференцировке). Например, пересаженный в эктодерму участок мезодермы амфибий развивается далее как эктодерма. Впоследствии возможность развития в нескольких направлениях резко сужается из-за канализации развития.

Третий этап - этап независимой дифференцировки характеризуется тем, что закономерные преобразования клеточного материала (ткани, органа) продолжаются даже при изменении внешних условий.

8.2. Факторы клеточной дифференциации

Основными факторами клеточной дифференцировки являются: 1) пролиферация клеток; 2) морфогенетические движения клеток и их пластов (амебоидное движение, иммиграция, инвагинация); 3) избирательная сортировка и адгезивность клеток; 4) гибель клеток; 5) избирательная активация генов и синтез типоспецифических белков (актин, миозин, гемоглобин) в исходно однородных клетках. Морфологически выявляемой дифференцировке (формообразованию) предшествует биохимическая дифференцировка, т.е. изменение обмена веществ.

Пролиферация клеток (размножение клеток) лежит в основе развития всех органов. Благодаря ей образуется определенное количество клеток, создающее возможность для возникновения различий между клетка-

БЛАСТУЛА Б ЛАСТ ТОА В РАЗРЕЗЕ НАЧАЛО ОБРАЗОВАНИЯ ГАСТРУЛЫ

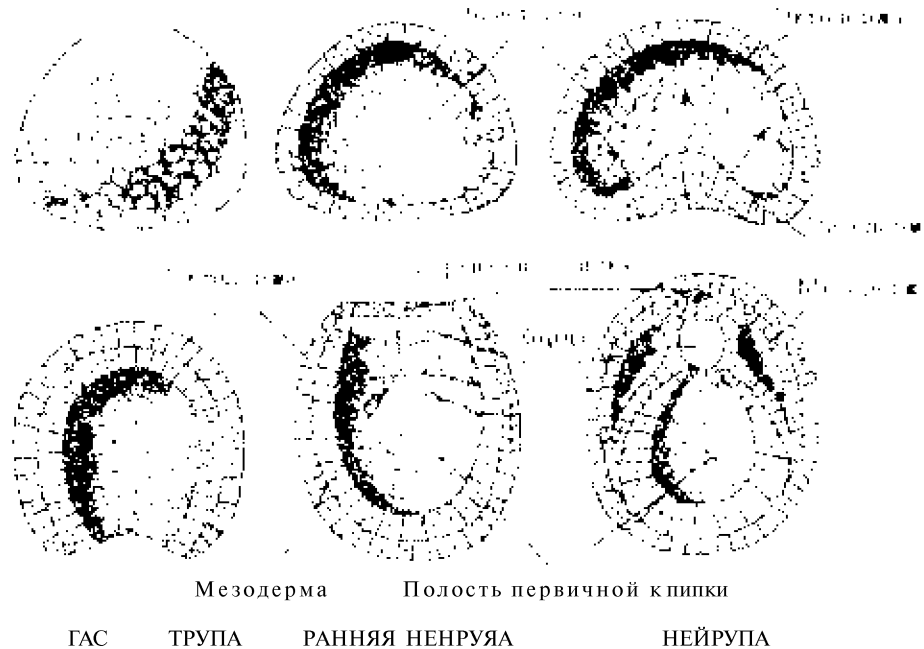


Рис. 116. Морфогенетические движения клеток при гастрюляции и первичном органогенезе у ланцетника

ми группы, т.е. их дифференциации. Делящиеся клетки могут располагаться без видимого порядка или концентрироваться в особых матричных зонах зачатков органов.

Морфогенетические движения клеток и их пластов представляют собой преимущественно активные перемещения клеток посредством механизма амебoidalного движения. Траектория перемещения определяется чаще всего рельефом поверхности, по которой перемещается клетка (контактная ориентировка). Значительно реже встречается перемещение клеток по градиенту концентрации химических веществ (хемотаксис). Активные перемещения клеток способствуют доставке клеточного материала в соответствующую область зародыша (рис. 116). Основным отличием клеток разных зародышевых листков являются их различные морфогенетические движения, характер которых специфичен у разных групп животных. Эктодерма в ходе гастрюляции, как правило, распластывается и, оставаясь на поверхности, окружает весь зародыш. Энтодерма, напротив, свёртывается в трубку - первичную кишку (рис. 116). У зародышей морского ежа она сворачивается внутрь полости бластулы. Мезодерма, образуясь на границе эк-

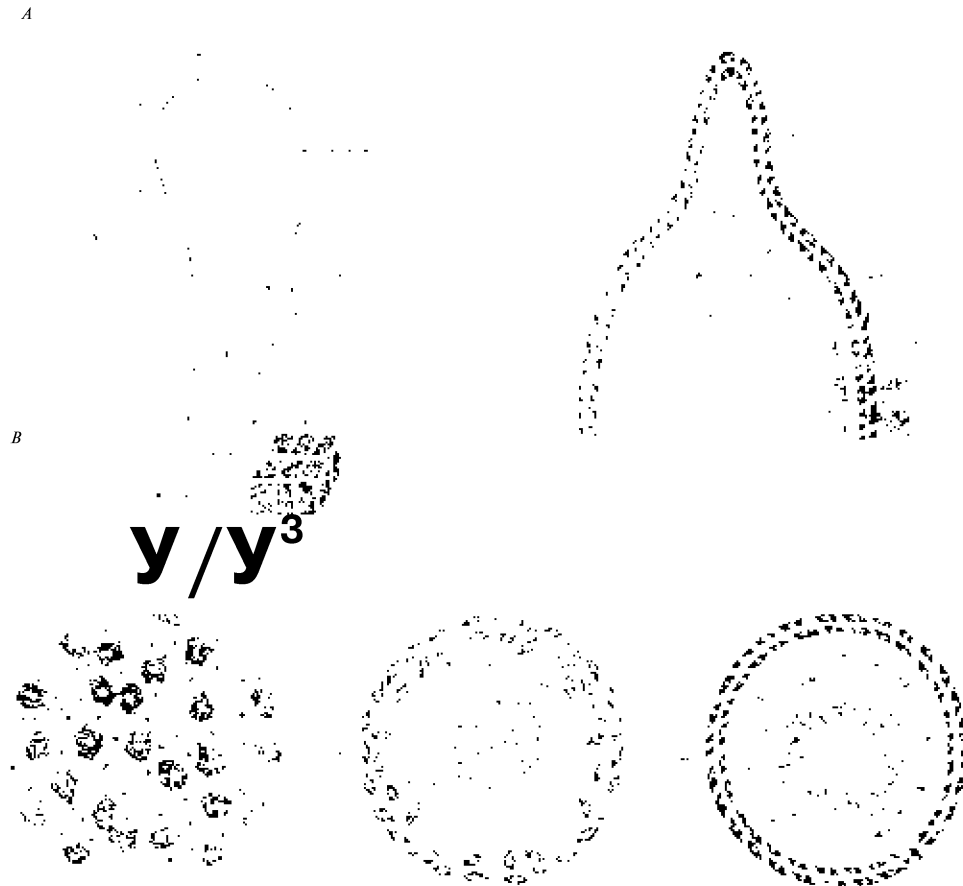


Рис. 117. Избирательная сортировка и адгезивность клеток как механизм морфогенеза.

А - эксплантация трёх типов клеток: 1 - нервная пластинка; 2 - нервный валик нейрулы амфибий; 3 - эктодерма. Б - положение до диссоциации. В - реагрегация в эксплантате. Г - начало дифференцировки. Д - дифференцированная конечная стадия с нервной трубкой (4), мезенхимой (5) и эктодермой (3). Е - соответствующая эксплантату (Д) область личинки: 6 - край плавника; 7 - миотом; 8 - хорда; 9 - мезенхима края плавника

тодермы и энтодермы, также вворачивается и проникает под эктодерму, отделяя её от энтодермы. *На конечную судьбу клеток влияют контакты, возникающие по ходу их движения.*

Избирательная сортировка и адгезивность заключается в выделении и объединении клеток одного зачатка из совокупности, содержащей клетки различных зачатков. Она свойственна клеточному материалу как зародышевых листков, так и отдельных органов (рис. 117). *Объединение сходных клеток носит, по-видимому, вероятностный характер: межклеточные контакты образуются случайно, однако связи между однотип-*

ными клетками отличаются большей устойчивостью (более высокой адгезивностью). Более высокая адгезивность однотипных клеток и обеспечивает в конечном итоге формирование упорядоченно расположенных клеток одного зачатка (клеточного комплекса). В классических опытах Гельтфретера клетки были диссоциированы - отделены одна от другой, а затем перемешаны и вновь соединены (рис. 117). Через некоторое время, благодаря индивидуальным движениям клеток, клетки эктодермы оказались снаружи, энтодермы - внутри, а мезодермы - между ними. Описанное не свойственно только злокачественно перерождённым клеткам: они не выделяются из смеси с нормальными клетками, а потому могут прорасти в различные ткани и органы.

Многочисленными опытами показано, что *наибольшей адгезивностью обладает мезодерма, наименьшей - эктодерма, а энтодерма занимает промежуточное между ними положение.* Причём в действительности наибольшей взаимной адгезивностью обладают клетки эктодермы, но общая адгезивность эктодермы резко снижается из-за малой адгезивности наружной поверхности её клеток. То, что внутренняя поверхность эктодермы обладает наибольшей адгезивностью, способствует следующему: что мезодерма, более адгезивная, чем энтодерма, занимает промежуточное положение между эктодермой и энтодермой, контактируя с внутренней поверхностью эктодермы.

В связи с тем, что мезодерма менее адгезивна, чем внутренняя поверхность эктодермы, она «стремится» распространяться по эктодерме. Этим можно объяснить разрастание крышки первичной кишки и отчасти инвагинацию мезодермы. Позднее энтодерма будет распространяться по внутренней поверхности более адгезивной инвагинировавшей мезодермы, и, таким образом, будет достигнуто типичное расположение зародышевых листков. При удалении эктодермы мезодерма погружается в энтодерму. Следовательно, региональные различия в адгезивности способствуют возникновению сложной тканевой организации. Большое значение для развивающегося зародыша имеет неадгезивный наружный слой эктодермы. Он мешает зародышу «вывернуться наизнанку». Если его удалить, то энтодерма, имеющая теперь свободный край, может покрыть, разрастаясь, весь зародыш.

Развитие ряда органов предполагает гибель клеток, их локальных групп или части закладок органов. Такая гибель клеток запрограммирована, т.е. предопределена генетически. Гибель клеток часто происходит там, где в сплошных закладках вторично возникает полость, а также в тех случаях, когда стенки, разделяющие группы частично дифференцированных клеток, развиваются с образованием отверстия. Типичным примером такой гибели клеток является образование пальцев у позвоночных: на лопатовид-

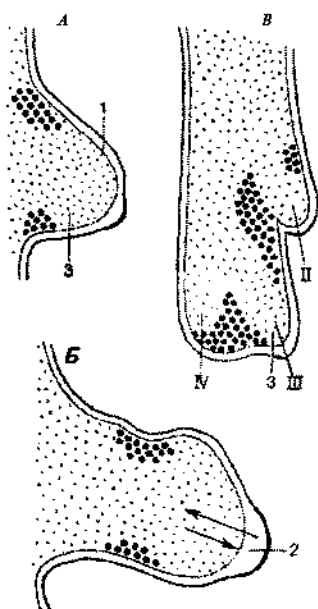


Рис. 118. Запрограммированная гибель клеток (области, помеченные жирными точками) в закладке крыла цыпленка, а также взаимодействие (стрелки) между эктодермой (1, белая) с эпидермальным гребнем (2) и мезодермой (3, мелкие точки). А - ранняя стадия. Б - закладка в форме лопаточки с полностью развитым эпидермальным гребнем. В - подготовка к разделению лучей II, III и IV дифференцирующихся фаланг

ном зачатке конечности возникают центры клеточной гибели, которые обеспечивают разделение лучей дифференцирующихся фаланг пальцев (рис. 118). При нарушении дифференцировки процессы, ведущие к запрограммированной гибели клеток, блокируются, в результате чего развиваются конечности со сросшимися пальцами или с перепонками между ними.

Формирование различий между однородными клетками начинается с возникновения между ними биохимических различий: в клетках начинают синтезироваться органические вещества различной природы, например, *типоспецифические белки* (миозин, опсин, гемоглобин), а также вещества углеводной и иной природы. Биохимические различия определяют в последующем функциональную специализацию клеток, особенно их морфологии: клетки, в которых синтезируется преимущественно миозин, дают начало мышечным волокнам; клетки, в которых накапливается опсин, становятся фоторецепторными клетками.

Все клетки зародыша имеют идентичный набор генов. Главной причиной возникновения между ними различий (дифференциации клеток) рассматривается избирательная (дифференциальная) активность генов: гены или их группы избирательно активируются (деблокируются) или, наоборот, инактивируются (блокируются).

В ходе дифференцировки клеток зародыша наблюдается последовательная смена активных генов. Удобным объектом для наблюдения этого явления служат гигантские политенные хромосомы клеток некоторых



Рис. 119. Участок хромосомы с пуфом, где часть ДНК раскручена для транскрипции, а остальная ДНК туго свёрнута и недоступна для РНК-синтезирующих ферментов

органов насекомых, например, дрозофилы. Зоны таких хромосом, содержащие активные гены, на которых интенсивно синтезируется РНК, выглядят как вздутия (пуфы). Локализация пуфов по длине хромосомы варьирует в зависимости от стадии развития и тканевой принадлежности клетки (рис. 119).

По мере дифференцировки число активных генов в клетке прогрессивно снижается. Так, из 40 тыс. генов генома морского ежа на стадии бластулы активны примерно 30 тыс., гаструлы и личинки - 12-15 тыс., у взрослых животных - 3-5 тыс. генов.

При этом не происходят обязательно необратимые изменения клеточного ядра, что было продемонстрирова-

но Дж. Гордоном: ядро дифференцированной клетки кишечника головастика изолировалось и вводилось в яйцеклетку лягушки, в которой путём ультрафиолетового облучения предварительно было убито собственное ядро; в ряде случаев такие яйца развивались во взрослых особей (рис. 120). Следовательно, **вся информация, необходимая для нормального развития тотипотентной клетки, присутствует в ядре дифференцированной клетки, может вновь активироваться и использоваться для повторения процесса развития.**

8.3. Механизмы избирательной активности генов

Согласно полностью подтвердившейся гипотезе «один ген - один фермент», сформулированной в 1941 году (Дж. Бидл и Э. Татум за это открытие в 1958 году были удостоены Нобелевской премии), каждый ген контролирует синтез одного фермента. Однако принцип экономии (а все экономно работающие механизмы получают селективное преимущество в эволюции) требует, чтобы в клетке синтезировались только те ферменты, которые необходимы в данных обстоятельствах. Такой организм не будет расходовать вещество и энергию на ненужные синтезы, имея потенциальный резерв генов, которые в случае нужды он может снова использовать. Поэтому гены, кодирующие синтез ненужных на данной стадии развития ферментов, инактивированы (избирательно блокированы).

В ходе эволюции сформировался ряд специальных механизмов избирательной активации генов. Один из них осуществляется с участием белков

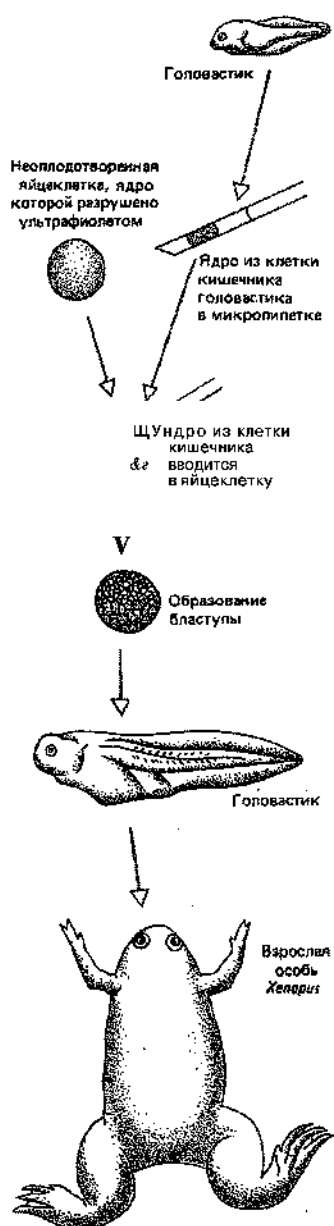


Рис. 120. Эксперимент Дж. Гордона, в котором ядро из клетки кишечника головастика пересаживалось в яйцеклетку. Из яйцеклетки развивалась взрослая лягушка

с низким молекулярным весом (2000-10000), входящих в состав хромосом - гистонов. Соединяясь с определёнными генами в цепи ДНК, гистоны препятствуют преждевременному считыванию информации, которая понадобится позже. Возможно, что и другие (негистоновые) белки, в т.ч. такие, синтез которых определяется генами-регуляторами, участвуют в инактивации генов, входящих в состав оперона (транскриптона).

Современными исследованиями показано, что **структурные перестройки ДНК (инсерции)** влияют на активацию генов. **Инсерция (ерезание молекулы ДНК или её фрагмента в ген) приводит к инактивации гена.**

Общепризнанным является тот факт, что разные участки цитоплазмы зиготы (яйцеклетки), различающиеся молекулярной и субклеточной структурой и отходящие в различные blastомеры, влияют на активацию и инактивацию генов ядер этих blastомеров. Следовательно, **различия участков цитоплазмы ранних blastомеров, как следствие явления ооплазматической сегрегации, могут обеспечивать активацию-инактивацию различных однотипных клеточных ядер.**

Наблюдение над политенными (гигантскими, состоящими из нескольких сот и даже тысяч хромонем) хромосомами секреторных клеток слюнных желез насекомых показало наличие расширений или вздутий - пuffs (рис. 119). Как оказалось, в области пuffs хромонемы деспирализованы. Участки, в которых появляются пuffs, меняются в ходе онтогенеза в зависимости от стадии развития. По общему признанию, деспирализованные участки являются активными, служащими матрицей для биосинтеза иРНК. Поэтому **изменение морфофункционального состояния ДНК путём спирализации-деспирализации ДНК обоснованно рассматривается в качестве одного из основных механизмов избирательной активации генов.**

На избирательную активность генов влияют перемещения (морфогенетические движения) клеток, их пространственное расположение (рис. 116). Они обеспечиваются способностью клеток к активному движению и адгезивности (избирательному образованию контактов друг с другом, в котором важную роль играет гликокаликс). Соседние клетки оказывают физические, химические и др. влияния на мигрировавшие и вступившие с ними в контакт клетки, избирательно активируя-инактивируя гены их ядер. Морфогенетические движения клеток являются одним из механизмов избирательной активации генов.

На дифференциальную активность генов оказывают влияние гормоны, которые выделяются специализированными клетками и целенаправленно действуют на другие клетки и ткани. У млекопитающих, известно более 40 гормонов. Различают 3 группы гормонов: а) пептидные и белковые (инсулин, соматотропин, пролактин, лютеинизирующий и др.); б) производные аминокислот (адреналин, норадреналин, тироксин); в) стероидные (андрогены и эстрогены). Под контролем гормонов протекают все основные процессы клеточного метаболизма (начиная с зиготы), включая транскрипцию генома, регуляцию активности генов.

Регуляция генетической активности имеет важное значение в приспособлении организмов к изменяющимся условиям среды. К сожалению, несмотря на достижения молекулярной биологии и генетики, многие вопросы дифференциальной активности генов в онтогенезе далеки от разрешения и остаются без ответов.

8.4. Целостность онтогенеза.

Интеграция в развитии. Понятие о корреляциях

На всех этапах развития зародыш представляет собой целостность благодаря тому, что на всех уровнях его организации (молекулярном, клеточном, тканевом и др.) осуществляется интеграция. Под интеграцией рассматривают объединение и координацию действий разных частей живой системы. Механизмы интеграции в применении к биологическим объектам в общей форме изучают биокibernетика и теория систем. Наиболее известная форма интеграции в эмбриогенезе - эмбриональная индукция.

Эмбриональная индукция - это взаимодействие между частями развивающегося организма, в процессе которого одна часть (индуктор), приходя в контакт с другой частью (реагирующей системой), определяет направление развития последней. Явление индукции открыто в 1901 году немецким эмбриологом, лауреатом Нобелевской премии 1935 года Х. Шпеманом (1869-1941) при изучении образования у земноводных хрусталика глаза из эктодермы под действием зачатка глаза: образующийся



Ханс Шпеман
(1869-1941)

как выпячивание переднего отдела стенки нервной трубки глазной пузырь, выступающий в роли индуктора, приходя в контакт с эктодермой (реагирующей системой), обуславливает развитие из последней хрусталика. *Способность реагирующей системы к восприятию индуктивного воздействия получила название компетенции.* Позже Х. Шпеман показал, что для образования у земноводных нервной пластинки из эктодермы необходим контакт эктодермы с хордомезодермой. Последняя осуществляет роль индуктора или, по терминологии Х. Шпемана, организатора. Начало принципиально новому периоду изучения эмбриональной индукции положил опыт Х. Шпемана и Г. Мангольда, результаты которого были

опубликованы в 1924 году. В нём дорсальная губа бластопора, подстилающая снизу эктодерму, развивающуюся в структуры нервной системы, вырезалась из зародыша гребенчатого тритона на стадии ранней гастрюлы и пересаживалась под эктодерму брюшной стороны (рис. 121), дающую в дальнейшем эпидермис кожи, зародыша примерно той же стадии развития обыкновенного (пигментированного) тритона. В итоге на брюшной стороне зародыша-реципиента возникали сначала нервная трубка (рис. 121) и другие компоненты комплекса осевых органов - хорда, сомиты, а затем формировался *дополнительный (вторичный, по терминологии Х. Шпемана) зародыш*. Наблюдения за распределением пигментированных и непигментированных клеток показали, что ткани дополнительного зародыша формируются почти исключительно из клеточного материала реципиента.

Этим опытом Х. Шпеманом и Г. Мангольдом была открыта **первичная эмбриональная индукция**, т.е. первый шаг в цепи последовательных (вторичных, третичных и т.д.) индукционных процессов в индивидуальном развитии организма. **Дорсальная губа бластопора, представляющая по своим потенциям хордо-мезодермальный зачаток, является первичным индуктором и организатором у амфибий.** У рыб ему соответствует дорсальный край бластодиска, у птиц - первичный узелок.

Дальнейшие исследования показали, что не только дорсальная губа бластопора ранней гастрюлы обладает индукционными способностями. Такой способностью обладает вся спинная часть краевой зоны, т.е. вся будущая крыша первичной кишки.

Примечательно, что *реагирующая система, дифференцирующаяся под влиянием индуктора, часто сама становится индуктором для возникающих позже зачатков органов.* **Всё развитие зародыша**, таким образом,

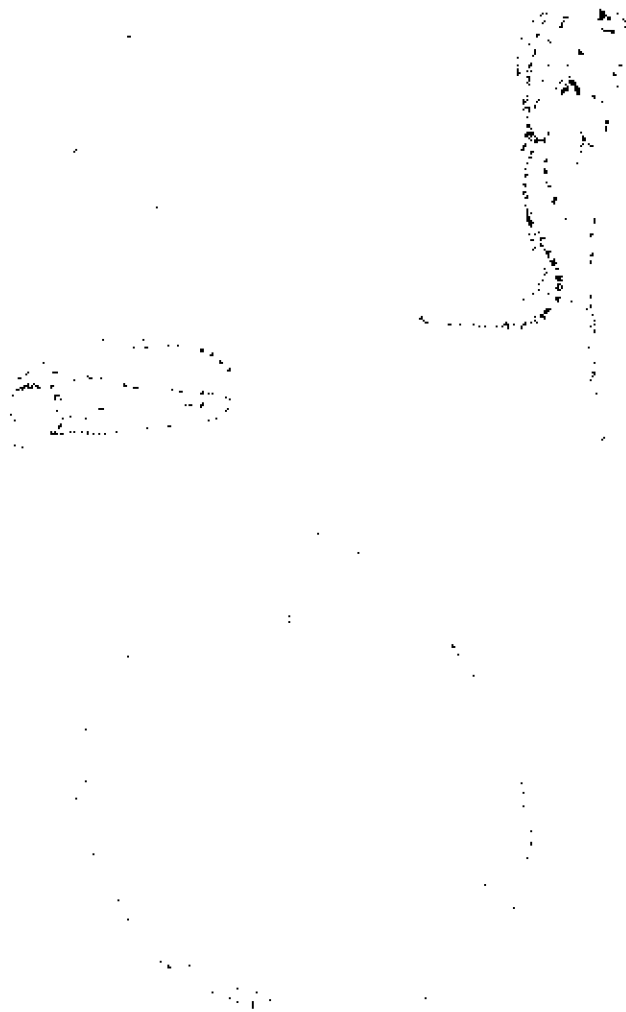


Рис. 121. Трансплантация первичного индуктора (организатора).

А - место эксплантации в области верхней губы бластопора. Б,В - различные способы имплантации. Г - местоположение эксплантата в случае В к концу гастрюляции и его воздействие на эктодерму. Д, Е - зародыш тритона (*Triturus taeniatus*), которому на стадии ранней гастрюлы был слева вентрально имплантирован участок верхней губы бластопора гастрюлы *Triturus cristatus*: Д - вид слева с индуцированной имплантированным организатором избыточной эмбриональной закладкой; обнаруживаются нервная трубка, сомиты, слуховые пузырьки и хвостики; Е - поперечный разрез через середину зародыша; ткани имплантата (показаны светлым) в ходе образования избыточной хорды и фрагменты правого сомита: 1 - нормальная нервная трубка реципиента; 2 - нормальные каналы пронефроса реципиента; 3 - дополнительный (вторичный) канал пронефроса; 4 - дополнительная хорда; 5 - дополнительный сомит; 6 - дополнительная нервная трубка; Ж - удвоение зародыша; личинка тритона с вторичной эмбриональной закладкой, индуцированной участком дорсальной губы бластопора, имплантированной на вентральную сторону

представляет собой цепь следующих друг за другом индукционных взаимодействий. Например, продолговатый мозг индуцирует развитие слухового пузырька.

Во взаимодействиях индуктора и реагирующей системы отсутствует видовая специфичность. Так, если имплантировать материал крыши первичной кишки лягушки (*Rana*) в зародыш тритона (*Triturus*), то индукция протекает так же, как у вида-донора. Такая видовая неспецифичность наблюдается и для более далёких филогенетических групп. Материал организатора амфибий, рыб или млекопитающих может индуцировать в зародыше цыплёнка появление дополнительной эмбриональной закладки. Экстракты из тканей взрослых птиц и млекопитающих индуцируют формирование определённых частей тела в зародыше амфибий. Очевидно, у всех позвоночных детерминация в направлении нервной системы происходит посредством одинаковых (взаимозаменяемых) веществ, т.е. индукторы действуют, как и гормоны, невидоспецифично.

Несмотря на многолетние исследования, основные вопросы, связанные с индукционными механизмами, не решены до настоящего времени. Вероятнее всего ткани индуктора выделяют специфические вещества, переходящие в реагирующие закладки. Так, например, если поместить непроницаемую мембрану между крышей первичной кишки и эктодермой, то индукция не происходит.

Нет единой точки зрения о природе индуцирующих веществ. Из куриного эмбриона удалось выделить в чистом виде белок, который индуцирует формирование мезодермальных органов у зародыша амфибий, например, мускулатуры и хорды туловищно-хвостовой области. Можно полагать, что индукцию в головной области также вызывают белки. Для регионарной специфичности воздействия они должны образовывать комплексы с молекулами РНК. Практически неизвестны в настоящее время молекулярные механизмы индукции. Возможно, для дифференцировки в заданном направлении необходима работа определённых групп генов. Это могло бы объясняться как активацией уже существующих, но «замаскированных» молекул мРНК, так и иницированием новых процессов трансляции.

Одна из самых загадочных проблем в биологии развития - формирование полярности у организмов. Из шаровидного яйца лягушки развивается головастики, у которого с самого начала на одном конце тела находится голова с головным мозгом, глазами и ртом, а на другом - хвост. Подобным же образом, если разрезать тело планарии на отдельные фрагменты, на одном конце каждого фрагмента развивается голова, а на другом - хвост. При этом голова всегда образуется на переднем конце фрагмента.

Эксперименты показали, что у планарии существует *градиент метаболической (биохимической) активности, ориентированный по перед-*

незадней оси её тела: наивысшей активностью обладает самый передний конец тела, а по направлению к заднему концу активность постепенно снижается. У любого животного голова всегда образуется на том конце фрагмента, где метаболическая активность выше. Если направление градиента метаболической активности в изолированном фрагменте планарии изменить на противоположное, то и формирование головы произойдёт на противоположном конце фрагмента.

Американский биолог Ч. Чайлд (1869-1954) в 30-х годах XX в. выдвинул представление о **градиенте физиологической активности организма зародыша** на основе всё того же факта, что интенсивность окислительных процессов и других сторон метаболизма снижается по направлению от головного отдела к хвостовому. Градиент метаболической (физиологической) активности отражает существование какого-то более важного физико-химического градиента, природа которого пока неизвестна.

Несмотря на разнообразие процессов дифференцировки, протекающих в организме зародыша, на всех этапах эмбриогенеза организм выступает как единое целое. Целостность организма обеспечивается на всех уровнях его организации – молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом, органном. В основе целостности лежит интеграция – объединение отдельных структур в организованные системы и координация их действий. Эти системы характеризуются жёсткими внутренними связями. Особая роль в интеграции принадлежит нервной, сосудистой и эндокринной системам органов. Уровень развития этих интегративных систем во многом отражает уровень морфофизиологического прогресса вида и рассматривается одним из критериев последнего.

Целостность как взаимосвязь и взаимообусловленность различных признаков обеспечивается корреляциями. Принцип корреляции сформулирован Ж. Кювье (1800-1805): *в любом организме все структурные и функциональные особенности связаны постоянными соотношениями*. Роль корреляций в обеспечении целостности организма проанализировал И.И. Шмальгаузен (1938).

Различают три основных вида корреляций.

Генетические (геномные) корреляции основаны на процессах, происходящих на уровне генома. Примером может служить явление плеiotропии генов.

Морфогенетические корреляции обусловлены взаимодействием разных зачатков в ходе эмбрионального развития. Одной из разновидностей их является эмбриональная индукция, рассмотренная выше.

Функциональные (эргонические) корреляции представляют собой результат взаимодействия различных признаков взрослого организма (например, зависимость развития и состояния ряда органов от функционирования эндокринных желез). В процессе эволюции корреляционные системы живых организмов перестраивались и усложнялись.

8.5. Роль наследственности и среды в онтогенезе

Онтогенез протекает в конкретных условиях окружающей среды, и на любом его этапе организм наитеснейшим образом взаимосвязан со средой. Под средой понимают совокупность конкретных абиотических и биотических факторов (условий), в которых обитает данная особь (популяция, вид). Эти взаимосвязи организма и среды складываются и изменяются в процессе эволюции. *Развитие каждого конкретного организма - это, по сути, формирование фенотипа (совокупности внешних и внутренних признаков), или реализация генотипа в конкретных условиях среды.* Фенотип организма не только обусловлен генотипом, обеспечивающим материальную преемственность между поколениями, но и зависит от факторов внешней среды, в которой формируется и существует данный организм.

В течение всего онтогенеза происходит взаимодействие между генотипом и факторами среды, которые в конечном счёте и детерминируют все биологические признаки данного организма. При этом обе эти группы факторов имеют одинаково важное значение, хотя для отдельных признаков доминирующей может выступать одна из двух групп факторов. Так, группы крови (фенотипический признак) имеют у человека исключительно генетическую природу: при любых условиях среды данный генотип проявляется одинаково и обуславливает строго определённую группу крови. С другой стороны, существуют признаки, обусловленные исключительно факторами среды. Например, количество эритроцитов в циркулирующей крови у людей с разнообразными генотипами прямо зависит от высоты местности проживания над уровнем моря: с увеличением высоты их число у всех возрастает. Тем не менее сама способность к изменению числа эритроцитов в зависимости от парциального давления кислорода в атмосферном воздухе обусловлена генетически. Однако подобные крайние случаи очень редки. В большинстве случаев различия особей определяются факторами обеих групп - наследственными и средовыми. Так, различия в росте обусловлены как генетически, так и конкретными средовыми факторами (климат, характер питания и т.п.).

Значительными могут быть влияния абиотических факторов, или условий среды (атмосферное давление, излучение, температура, влажность, газовый состав, степень освещённости и др.). При снижении температуры с +20° до +15°С зародыши лягушки не могут развиваться дальше стадии нейрулы. Прекращение доступа кислорода к эмбриону аскариды приостанавливает его развитие. Такие реакции позволяют характеризовать подобные изменения внешней среды как неблагоприятные. К последним можно отнести также действие сильных доз облучения. *Если неблагоприятные изменения будут сопутствовать многим поколениям, то может произойти отбор на повышение сопротивляемости этим факторам,* при условии, что такие организмы из поколения в поколение не будут погибать.

В процессе эволюции выработались приспособления, уменьшающие зависимость развивающегося организма от прямого воздействия факторов среды. Эмбрион характеризуется определённой степенью автономности, которая увеличивается у более высокоорганизованных животных и достигает максимума у млекопитающих. Эмбрион млекопитающих, развиваясь в утробе материнского организма и осуществляя опосредованную взаимосвязь с внешней средой через плаценту, максимально защищен от прямого действия факторов среды. Его развитие характеризуется максимальной автономизацией.

Часто характер изменений развивающегося организма, вызываемых либо наследственными, либо средовыми факторами, бывает сходным. Например, у женщин, перенесших краснуху на ранних сроках беременности, часто рождаются глухонемые дети или дети с врождённой катарактой, причём эти аномалии не отличимы от соответствующих аномалий, обусловленных генетически. *Изменения фенотипа, сходные с изменениями генетической природы, но обусловленные только факторами внешней среды, получили название фенкопий.*

8.6. Критические периоды развития.

Тератогенные факторы среды

Экспериментальное изучение развития животных позволило установить периоды, когда зародыш наиболее чувствителен к повреждающему действию разнообразных факторов, которые могут нарушить нормальное развитие. Эти *периоды наименьшей резистентности (устойчивости) зародышей к неблагоприятным факторам внешней среды получили название критических периодов развития. В критические периоды у зародышей изменяется характер метаболизма, резко усиливается дыхание, меняется содержание РНК, синтезируются новые белки, падают темпы роста. Критические периоды совпадают с активной морфологической дифференцировкой, с переходом от одной стадии развития к другой. Критические периоды соответствуют изменениям условий развития зародыша.*

В развитии рыб установлено 3 таких периода: 1) первая половина стадии дробления; 2) начало гаструляции; 3) фаза формирования осевых органов (фаза нейруляции). Развивающиеся икринки особенно чувствительны в эти периоды к недостатку кислорода, температуры, тряске и другим неблагоприятным изменениям среды.

У млекопитающих к критическим периодам отнесены: 1) имплантация бластоцисты (сопряжённая с переходом зародыша к новым условиям питания и газообмена, вызывающим потребность в новых приспособлениях); 2) развитие плаценты (переход к плацентарному типу питания, газообмена, выделения).

У человека П.Г. Светлов выделил 3 критических периода: 1) *имплантация* (6-7-е сутки после оплодотворения яйцеклетки); 2) *плацентация* (окончание 2-ой недели беременности); 3) *перинатальный период (роды)*. Последний период отличается резким изменением в организме характера кровообращения, газообмена, питания, выделения и др.

Неблагоприятные воздействия среды в течение критических периодов развития зародыша могут вызвать отклонения в развитии органа. Такие *отклонения в развитии органа, приводящие к функциональным расстройствам, называются уродствами, или пороками развития. Факторы среды, вызывающие формирование уродств, или пороков развития, названы тератогенными*. Непосредственным объектом действия неблагоприятных факторов могут быть половые клетки (*гамеопатии*) или же сам эмбрион (*эмбриопатии*). Действуя на ранних этапах эмбриогенеза, тератоген, как правило, вызывает гибель зародыша. *Возникновение уродств наиболее вероятно в период органогенеза, когда нарушаются клеточные взаимодействия и морфогенетические движения*. Первые экспериментальные уродства получил в 1822 году Ж. Сент-Илер в опытах на куриных зародышах. Он, по сути, стал основателем учения об уродствах. *Наука об уродствах - тератология, возникла на стыке эмбриологии, морфологии, физиологии, генетики и медицины*. Различают: а) наследственные уродства (генетической природы), которые вызваны изменениями наследственного материала; б) ненаследственные (экзогенные) уродства, которые возникают в связи с действием на зародыш тератогенных факторов среды; некоторые из ненаследственных пороков являются фенотипами определённых генетических пороков.

Известно несколько разновидностей пороков: аплазия (отсутствие органа или его части), гипоплазия (недоразвитие органа), гипотрофия (уменьшение массы органа), гипертрофия (увеличение массы органа), гетеротопия, или эктотопия (нетипичная локализация органа или группы клеток), гетероплазия (нарушение дифференцировки тканей), стеноз (сужение канала), атрезия (отсутствие канала или отверстия), персистирование (сохранение эмбриональных структур).

Пороки развития, возникающие под действием тератогенных факторов, называются первичными. Вторичные пороки являются следствием первичных. Так, в результате атрезии водопровода мозга (первичного порока) возникает водянка головного мозга (вторичный порок).

Анализ уродств важен для понимания закономерностей индивидуального развития. Изучение причин возникновения уродств при действии на зародыш повреждающих химических и физических факторов необходимо для разработки эффективных мер профилактики, ранней диагностики и лечения уродств.

Те закономерности и механизмы онтогенеза, которые освещены в этой главе, далеки от многочисленных, реально существующих, но ещё не раскрытых наукой. Актуальной остаётся *основная прикладная задача биологии развития - научиться управлять онтогенезом с целью: 1) предотвращения патологий, в том числе и наследуемых; 2) повышения продуктивности сельскохозяйственных животных.*

Актуальность теоретических и прикладных задач биологии развития способствовала превращению её в наиболее бурно развивающуюся, наряду с молекулярной биологией, генетикой и экологией, отрасль современной биологической науки.

ГЛАВА 9. ПОСТНАТАЛЬНЫЙ ОНТОГЕНЕЗ И ПРОБЛЕМА ГОМЕОСТАЗА

9.1. Общая характеристика постнатального онтогенеза (постэмбрионального развития)

Постнатальный онтогенез - период развития организма от момента рождения до смерти. Он объединяет две стадии: а) стадию раннего постнатального онтогенеза; б) стадию позднего постнатального онтогенеза. Ранний постнатальный онтогенез начинается с рождения организма и заканчивается наступлением структурно-функциональной зрелости всех систем органов, включая половую систему. Продолжительность его у человека составляет 13-16 лет. Ранний постнатальный онтогенез может включать основные процессы органогенеза, дифференцировки и роста (например, у кенгуру) или же только рост, а также дифференцировку позднее созревающих органов (половые железы, вторичные половые признаки). У многих животных в постэмбриональном развитии имеет место метаморфоз. Поздний постнатальный онтогенез включает зрелое состояние, старение и смерть.

Постэмбриональное развитие характеризуется: 1) интенсивным ростом; 2) установлением дефинитивных (окончательных) пропорций тела; 3) постепенным переходом систем органов к функционированию в режиме, свойственном зрелому организму.

Рост - это увеличение массы и линейных размеров особи (организма) за счёт увеличения массы, но главным образом количества клеток, а также неклеточных образований. Для описания роста используют кривые роста (изменение массы или длины тела в течение онтогенеза), показатели абсолютного и относительного прироста за определённый промежуток времени, удельную скорость роста.

Рост особи характеризуется либо изометрией - равномерным ростом частей и органов тела, либо аллометрией - неравномерным ростом частей тела. Аллометрия бывает отрицательной (например, замедленный рост головы по отношению к телу у ребёнка) и положительной (например, ускоренный рост рогов у жвачных). Скорость роста с возрастом, как правило, снижается. Животные с неопределённым ростом растут в течение всей жизни (моллюски, ракообразные, рыбы, земноводные). У животных с определённым ростом к определённому возрасту рост прекращается (насекомые, птицы, млекопитающие). Однако резкой грани между определённым и неопределённым ростом не существует. Человек, млекопитающие, птицы после прекращения роста всё же могут несколько увеличиваться в размерах.

Изучению роста посвятили ряд работ американский зоолог Дж. Майнот (1885-1956) и И.И. Шмальгаузен (1884-1963). Установлено, что интенсивность роста существенно различается в разные периоды онтогенеза. Так, в начале постнатального онтогенеза она более высокая, чем в последующие годы. И.И. Шмальгаузен показал, что *на протяжении определённых отрезков онтогенеза интенсивность роста характеризуется более или менее постоянной величиной - константой роста*. Например, у человека, по данным И.И. Шмальгаузена, константа роста изменяется следующим образом: на протяжении первого года жизни она составляет 1,3; далее снижается до 0,7; в период полового созревания (12-19 лет) снова возрастает до 1,6; затем резко падает, стабилизируясь до окончания роста на уровне 0,6.

Ш^{27ш}-ШЗ)

На примере цыплёнка И.И. Шмальгаузен установил, что *периоды усиленного роста и дифференцировки чередуются: периоды депрессии роста характеризуются усиленной дифференцировкой и наоборот*; хотя оба процесса протекают параллельно, один может преобладать над другим.

Процессы роста контролируются генотипом, одновременно зависят от условий среды. Рост человека, обуславливаясь сочетанием наследственных и средовых факторов, обнаруживает изменчивость (возрастную, половую, групповую, внутригрупповую или индивидуальную и эпохальную). Наиболее высокая константа роста отмечается в утробном периоде. Прирост в первый год жизни - 24 см; ежегодное увеличение роста до 3 лет - 10 см; с 3 до 7 лет - 6-6,5 см; в пубертатный период - 5-7 см. С 10 до 14 лет девочки растут более интенсивно и обгоняют мальчиков, но после 14 лет мальчики снова становятся выше. Процесс роста заканчивается у мужчин в 18-20 лет, у женщин - в 16-18 лет.

Эндотерриториальные различия роста человека не всегда связаны с географическим положением и климатом: малый рост (ниже 160 см у мужчин) имеют эскимосы, буряты, вьетнамцы; большой рост (выше 170 см) - шотландцы, шведы, жители Балканского полуострова. Средний рост пигмеев-бамбути, живущих в бассейне реки Конго, всего 144 см, а африканцев племени тутси из соседней Руанды - 176,5 см. Эпохальная изменчивость роста проявляется в наблюдаемой в XX веке акселерации.

Показано, что наследуется также реакция на изменение условий среды, в которых происходит рост организма. Например, рост девочек более устойчив к недоеданию, чем рост мальчиков. Длительное недоедание в детстве приводит к удлинению туловища и укорочению ног у японца и к прямо

противоположным изменениям у жителя Африки. Для нормального протекания процессов, обеспечивающих рост организма, необходима полноценная пища, содержащая белки, витамины, минеральные соли и микроэлементы.

На рост и развитие организма его генотип может оказывать также опосредованное влияние через синтез биологически активных веществ - гормонов. Это - нейросекреты, вырабатываемые нервными клетками, гормоны эндокринных желез. Гормоны могут влиять как на обменные процессы (биосинтез), так и на экспрессию других генов, в свою очередь оказывающих влияние на рост. Между всеми эндокринными железами существует взаимосвязь, регулируемая по принципу обратных связей. Так, гормоны гипофиза влияют на эндокринную функцию половых желез, щитовидной железы и надпочечников. Гипофиз вырабатывает соматотропный гормон, недостаток которого приводит к карликовости - нанизму, а избыток - к гигантизму.

С середины XX века интенсивно изучается особый класс регуляторов роста и размножения клеток - *кейлоны*. Это полипептиды или низкомолекулярные гликопротеиды, которые образуются всеми клетками высших организмов, обнаруживаются в различных жидкостях организма, в том числе в моче. Действуя по принципу обратной связи, кейлоны тормозят деление клеток и стимулируют их дифференцировку. Уменьшение численности популяции клеток, например, потеря эпидермиса кожи при ранении или потеря лейкоцитов при ранении и кровотечении, вызывает снижение содержания кейлонов и усиление митотической активности соответствующих тканей.

9.2. Биологические аспекты и механизмы старения

Старость и смерть, наступающие живые организмы с непостижимой закономерностью, всегда вызывали у людей жгучий интерес. Появлялись одна за другой гипотезы, улучшались, обобщались, отвергались, а человечество, как и ранее, очень далеко от того, чтобы глубоко постичь эти явления. До настоящего времени продолжаются дискуссии о том, что такое старость: болезнь, естественный процесс изнашивания или же постепенное угасание? Первой появилась *эндокринная теория старения*, авторы которой полагали, что старение обусловлено угасанием деятельности эндокринных желез. Начало ей ещё в XIX веке положил французский физиолог Ш. Броун-Секар (1817-1894), считавший, что главенствующая роль в процессе старения принадлежит половым железам. Опыты, проведенные позже австрийцем Г.Штейнахом и отечественным учёным С.А. Вороновым по введению в стареющий организм половых гормонов, пересадке человеку

от обезьян семенников, показали, что после этого наступает временное «омоложение», не сказывающееся, однако, на закономерном ходе процесса старения в последующем.

Румынский учёный К.И. Пархон усматривал причину старения в расстройстве тканевой корреляции, связанном с гормональными нарушениями. С его взглядами созвучна широко распространившаяся в настоящее время *адаптационно-регуляторная теория старения, рассматривающая старение результатом расстройства регуляторных механизмов всех уровней и снижением в связи с этим адаптационных возможностей организма.*

Согласно *иммунологической теории старения, с возрастом ослабевает активность иммунологического аппарата по отсеиванию собственных стареющих и повреждённых клеток.* Их количество вследствие этого возрастает, что приводит к нарушениям и ослаблению деятельности различных систем организма. Академик И.П. Павлов и его сотрудница М.К. Петрова показали большое значение состояния другой регуляторной интегрирующей системы (нервной) в профилактике преждевременного старения.

Соответственно современным представлениям, *старость - это закономерный процесс возрастных разрушительных изменений организма, ведущий к снижению его приспособительных возможностей и увеличению вероятности смерти.* В основе старения лежат процессы, протекающие на всех уровнях - молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом, органном и организменном.

Старость развивается гетерохронно, т.е. с различной скоростью в различных клетках, тканях, органах. Ведущими механизмами старости являются:

а) на молекулярном уровне: необратимые изменения ДНК, накапливающиеся в ходе онтогенеза, изменения в системе передачи генетической информации, изменения в синтезе РНК и белков разных классов, нарушения процессов преобразования, транспорта и использования энергии, снижение активности систем антиоксидантов, падение интенсивности синтеза гормонов и медиаторов;

б) на клеточном и субклеточном уровнях: деградация и гибель части клеток, снижение митотической активности клеток, уменьшение количества митохондрий, разрушение лизосом, изменение свойств (в том числе электрических) плазмолеммы, обезвоживание коллоидов цитоплазмы, накопление шлаков (например, пигмента липофусцина);

в) на органном и организменном уровнях: ослабление функции основных систем организма (нервной, эндокринной, сердечно-сосудистой, пищеварительной и др.), снижение нервного и гуморального контроля за их деятельностью, изменение чувствительности к действию гормонов.

Во взглядах на сущность старения и первичность механизмов старения нет единого мнения до настоящего времени. По мнению одних учёных, это *запрограммированный процесс снижения активности генома*. По мнению других, *старение - результат повреждения генетического аппарата в ходе онтогенеза, нарушения его регуляции, появления и накопления ошибок в системе хранения и реализации генетической информации*, что ведёт к вышеописанным необратимым изменениям на всех уровнях организации. О том, что старение - генетически контролируемый процесс, свидетельствует тот факт, что максимальная продолжительность жизни является видовым признаком. По мнению третьих, *старение - детерминированный процесс, определяемый всей биологической организацией живого на планете Земля*.

Процессы старения организма изучает специальная наука - *геронтология*. Её задачами являются изучение биологических и социальных закономерностей старения и разработка рекомендаций по продлению жизни.



Илья Ильич Мечников
(1845-1916)

Родоначальником геронтологии можно считать И.И. Мечникова (1845-1916) - *основателя учения ортобиоза*. И.И. Мечников полагал, что соблюдение правил гигиены, трудолюбивая умеренная жизнь, употребление кисломолочных продуктов для подавления гнилостных процессов в кишечнике позволяют продлить активную жизнь. В начале XIX века Ж. Бюффон (1707-1788) подсчитал, что *продолжительность жизни у животных превышает период роста в 5-7 раз*. Исходя из этих расчётов и дополнительных данных, А.А. Богомолец, И.И. Шмальгаузен и другие исследователи пришли к заключению, что *естественная*

продолжительность человеческой жизни должна достигать 120-150 лет.

Реальная средняя продолжительность жизни человека, имеющего биосоциальную природу, зависит не столько от биологических, сколько от социальных факторов. Подтверждением этому являются исторические факты. Так, в Европе средняя продолжительность жизни составляла: в XVI веке - 21 год; в XVII веке - 26 лет; в XVIII веке - 34 года; в начале XX века достигла 50 лет; в середине XX века - 70 лет. В настоящее время в развитых странах она составляет примерно 70 лет для мужчин и около 76 лет - для женщин. Известны случаи долгожительства: в 1951 году умер наш соотечественник Василий Тишкин в возрасте 145 лет; в 60-х годах XIX столетия в Пакистане умер вождь племени Махммад Афзал в возрасте 180 лет.

Предполагается, что при оптимальных условиях окружающей среды средняя продолжительность жизни человека может достигнуть 85 лет. Для дальнейшего её увеличения потребуются более глубокие знания и радикальное вмешательство в механизмы старения. К настоящему времени не достигнуто единство взглядов на биологический возраст человека: авторы указывают величины от 70 до 200 лет. Однако большинство из них сходятся в том, что биологическая продолжительность жизни человека превышает 100 лет.

9.3. Биологическая и клиническая смерть

Биологический смысл старения состоит в том, что оно делает неизбежной смерть, завершающий этап жизни. *Смерть - это прекращение жизнедеятельности организма, гибель его как обособленной живой системы.* У многоклеточных организмов смерть особи сопровождается образованием мёртвого тела (у животных - трупа). У одноклеточных организмов индивидуальная жизнь может прекратиться наряду со смертью (образование трупа) также разделением на две новые особи. *Наука о смерти получила название танатологии.*

Различают естественную смерть (физиологическую), наступающую в результате длительного постепенного угасания жизненных функций организма в процессе старения, и преждевременную смерть, вызываемую болезнями, поражением жизненно важных органов.

Настоящий период жизни на Земле представлен сменой отдельных дискретных единиц - особей. Они недолговечны, и только благодаря размножению обеспечивается продолжение жизни вида.

Смерть у высших многоклеточных - не одномоментное явление. Она включает два этапа: клиническую и биологическую смерть. Признаками клинической смерти является прекращение важнейших жизненных функций: потеря сознания, прекращение сердцебиения, дыхания и т.п. Однако в это время большинство клеток и органов ещё остаются живыми, их обмен веществ сохраняет упорядоченность. Затем в трупе постепенно развивается *биологическая смерть, связанная с прекращением самообновления, утратой обменом веществ упорядоченности, наступлением в клетках аутолиза (самопереваривания) и разложения. Первой погибает кора головного мозга: через 5-8 минут после прекращения кровообращения в ней наступают необратимые процессы.* Спустя некоторое время погибают клетки эпителия кишечника, лёгких, печени, затем сердечной мышцы и других органов. Этот процесс растягивается на много часов. Некоторое время у трупа продолжается перистальтика кишечника, растут волосы, ногти.

Продолжительность процессов умирания организма вызвала потребность выработки единого и удобного для врачебной практики критерия смерти. С этой целью в 1968 году медики, юристы, специалисты в области этики многих стран собрались в Гарвардском университете. Ими был выработан так называемый *«гарвардский критерий» смерти; смерть мозга (включая ствол мозга, где находится дыхательный центр) является свидетельством смерти организма, проявляющейся внешне в остановке дыхания.*

Клиническая смерть представляет собой как бы переходное состояние между жизнью и смертью, когда признаки жизни уже отсутствуют, но ткани ещё живы. *Организм из состояния клинической смерти можно возратить к жизни - реанимировать.* Но вернуть к жизни можно только в том случае, когда не повреждены жизненно важные органы (при смерти от кровопотери, поражения электрическим током, утопления). В случаях смерти от рака, туберкулёза, повреждений сердца организм настолько разрушен дегенеративными заболеваниями, что после оживления (которое теоретически возможно) он неминуемо умрёт снова. *Оживление человека возможно лишь в течение 6-7 минут с момента начала клинической смерти,* пока не начались необратимые процессы в коре головного мозга. Принципы реанимации широко внедрены в практику хирургии, например, при операциях на сердце.

9.4. Понятие о гомеостазе. Общие закономерности гомеостаза живых систем

Несмотря на то, что живой организм - открытая система, обменивающаяся веществом и энергией с окружающей средой и существующая в единстве с ней, он сохраняет себя во времени и в пространстве как отдельную биологическую единицу, сохраняет своё строение (морфологию), поведенческие реакции, специфические физико-химические условия в клетках, тканевой жидкости. *Способность живых систем противостоять изменениям и сохранять динамическое постоянство состава и свойств получила название гомеостаза.* Термин «гомеостаз» предложил У. Кеннон в 1929 году. Однако идея о существовании физиологических механизмов, обеспечивающих поддержание постоянства внутренней среды организмов, была высказана ещё во второй половине XIX века К. Бернаром.

Гомеостаз совершенствовался в ходе эволюции. У многоклеточных появилась внутренняя среда, в которой находятся клетки различных органов и тканей. Затем образовались специализированные системы органов (кровообращения, питания, дыхания, выделения и др.), участвующие в обеспечении гомеостаза на всех уровнях организации (молекулярном, суб-

клеточном, клеточном, тканевом, органном и организменном). Наиболее совершенные механизмы гомеостаза сформировались у млекопитающих, что способствовало значительному расширению возможностей их приспособления к окружающей среде. *Механизмы и виды гомеостаза складывались в процессе длительной эволюции, закрепляясь генетически.* Появление в организме чужеродной генетической информации, которая часто вносится бактериями, вирусами, клетками других организмов, а также собственными мутировавшими клетками, может существенно нарушить гомеостаз организма. *Как защита от чужеродной генетической информации, проникновение которой внутрь организма и последующая её реализация привели бы к отравлению токсинами (чужеродными белками), возник такой вид гомеостаза, как генетический гомеостаз, обеспечивающий генетическое постоянство внутренней среды организма.* В его основе лежат иммунологические механизмы, включающие неспецифическую и специфическую защиту собственной целостности и индивидуальности организма. *Неспецифические механизмы* лежат в основе врождённого, конституционального, видового иммунитета, а также индивидуальной неспецифической резистентности. К ним относят барьерную функцию кожи и слизистых оболочек, бактерицидное действие секрета потовых и сальных желез, бактерицидные свойства содержимого желудка и кишечника, лизоциму секрета слюнных и слезных желез. Если же организмы проникают во внутреннюю среду, то устраняются в ходе воспалительной реакции, которая сопровождается усиленным фагоцитозом, а также вирусостатическим действием интерферона (белка с молекулярным весом 25000 - 110000).

Специфические иммунологические механизмы лежат в основе приобретённого иммунитета, осуществляемого иммунной системой, которая распознаёт, перерабатывает и устраняет чужеродные антигены. Гуморальный иммунитет осуществляется посредством образования антител, циркулирующих в крови. В основе клеточного иммунитета лежит образование Т-лимфоцитов, появление долгоживущих Т- и В-лимфоцитов «иммунологической памяти», возникновение аллергии (повышенной чувствительности к специфическому антигену). У человека защитные реакции вступают в действие только на 2-ой неделе жизни, достигают наивысшей активности к 10 годам, с 10 до 20 лет несколько уменьшаются, с 20 до 40 лет остаются примерно на одном уровне, затем постепенно угасают.

Механизмы иммунологической защиты являются серьёзным препятствием при трансплантации органов, вызывая рассасывание трансплантата. Наиболее успешными являются в настоящее время результаты ауто-трансплантации (пересадки тканей в пределах организма) и аллотрансплантации между однояйцевыми близнецами. Гораздо менее успешны они при межвидовой трансплантации (гетеротрансплантация или ксенотрансплантация).

Другой вид гомеостаза - *биохимический гомеостаз* способствует поддержанию постоянства химического состава жидкой внеклеточной (внутренней) среды организма (крови, лимфы, тканевой жидкости), а также постоянства химического состава цитоплазмы и плазмолеммы клеток. *Физиологический гомеостаз* обеспечивает постоянство процессов жизнедеятельности организма. Благодаря ему возникли и совершенствуются изоосмия (постоянство содержания осмотически активных веществ), изотермия (поддержание в определённых пределах температуры тела птиц и млекопитающих) и др. *Структурный гомеостаз* обеспечивает постоянство строения (морфологической организации) на всех уровнях (молекулярном, субклеточном, клеточном и т.д.) организации живого.

Популяционный гомеостаз обеспечивает постоянство численности особей в популяции. *Биоценотический гомеостаз* способствует постоянству видового состава и численности особей в биоценозах.

В связи с тем, что организм функционирует и взаимодействует со средой как единая система, процессы, лежащие в основе различных видов гомеостатических реакций, тесно взаимосвязаны друг с другом. Отдельные гомеостатические механизмы объединяются и реализуются в целостной приспособительной реакции организма как единого целого. Такое объединение осуществляется благодаря деятельности (функции) регуляторных интегрирующих систем (нервной, эндокринной, иммунной). Наиболее быстрые изменения состояния регулируемого объекта обеспечиваются нервной системой, что связано с быстротой процессов возникновения и проведения нервного импульса (от 0,2 до 180 м/сек). Регуляторная функция эндокринной системы осуществляется медленнее, так как ограничена скоростью выделения гормонов железами и их переноса в кровеносном русле. Однако результат воздействия на регулируемый объект (орган) накапливающихся в нём гормонов значительно более продолжительный, чем при нервной регуляции.

Организм - саморегулирующаяся живая система. Благодаря наличию гомеостатических механизмов организм представляет собой сложную саморегулирующуюся систему. Принципы существования и развития таких систем изучает кибернетика, а живых систем - биологическая кибернетика.

В основе саморегуляции биологических систем лежит принцип прямой и обратной связи.

Информация об отклонении регулируемой величины от заданного уровня по каналам обратной связи передаётся регулятору и изменяет его деятельность таким образом, что регулируемая величина возвращается к исходному (оптимальному) уровню (рис.122). *Обратная связь бывает отрицательной* (когда регулируемая величина отклонилась в положительную сторону (синтез вещества, например, чрезмерно увеличился)) *и положи-*



Рис. 122. Схема прямой и обратной связи в живом организме:

Р - регулятор (нервный центр, эндокринная железа); РО - регулируемый объект (клетка, ткань, орган); 1 - оптимальная функциональная активность РО; 2 - пониженная функциональная активность РО при положительной обратной связи; 3 - повышенная функциональная активность РО при отрицательной обратной связи

тельной (когда регулируемая величина отклонилась в отрицательную сторону (вещество синтезируется в недостаточном количестве)). Этот механизм, а также более сложные комбинации нескольких механизмов имеют место на разных уровнях организации биологических систем. В качестве примера их функционирования на молекулярном уровне можно указать ингибирование ключевого фермента при избыточном образовании конечного продукта или репрессию синтеза ферментов. На клеточном уровне механизмы прямой и обратной связи обеспечивают гормональную регуляцию и оптимальную плотность (численность) клеточной популяции. Проявлением прямой и обратной связи на уровне организма является регуляция содержания глюкозы в крови. В живом организме механизмы автоматического регулирования и управления (изучаемые биокбернетикой) особо сложные. Степень их усложнения способствует повышению уровня «надёжности» и устойчивости живых систем по отношению к изменениям окружающей среды.

Механизмы гомеостаза дублируются на разных уровнях. Этим в природе реализуется принцип многоконтурности регуляции систем. Главные контуры представлены клеточными и тканевыми гомеостатическими механизмами. Им свойственна высокая степень автоматизма. Основная роль в управлении клеточными и тканевыми гомеостатическими механизмами принадлежит генетическим факторам, местным рефлекторным влияниям, химическим и контактными взаимодействиям между клетками.

Механизмы гомеостаза претерпевают значительные изменения на протяжении онтогенеза человека. Только на 2-ой неделе после рождения

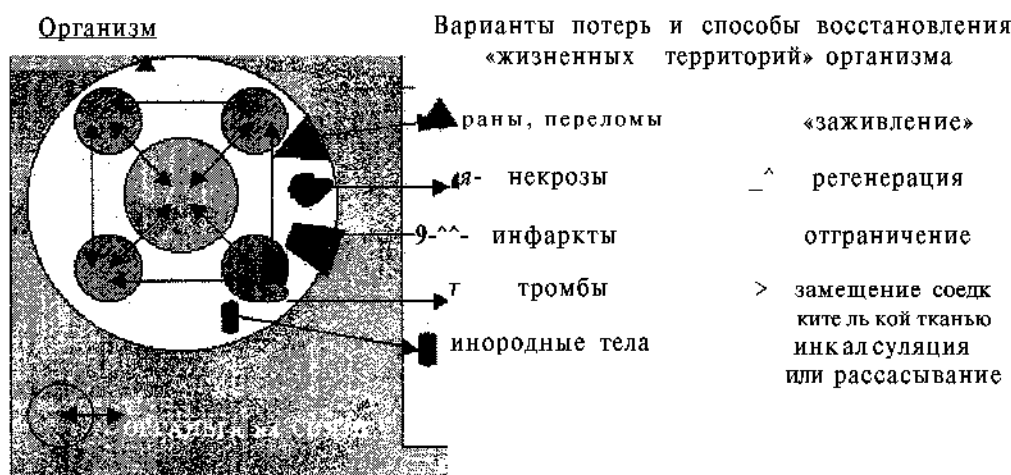


Рис. 123. Варианты потерь и восстановлений в организме

вступают в действие биологические защитные реакции (образуются клетки, обеспечивающие клеточный и гуморальный иммунитет), а их эффективность продолжает повышаться к 10 годам. В этот период совершенствуются механизмы защиты от чужеродной генетической информации, а также повышается зрелость нервной и эндокринной регуляторных систем. Наибольшей надёжности механизмы гомеостаза достигают в зрелом возрасте, к концу периода развития и роста организма (19-24 года). Старение организма сопровождается снижением эффективности механизмов генетического, структурного, физиологического гомеостаза, ослаблением регуляторных влияний нервной и эндокринной систем.

9.5. Регенерация органов и тканей как процесс развития

Регенерация - восстановление организмом утраченных частей на той или иной стадии индивидуального развития. Регенерация обычно происходит в случае повреждения или утраты какого-нибудь органа или части организма (рис. 123). Однако кроме этого в каждом организме на протяжении всей его жизни постоянно идут процессы восстановления и обновления, поддерживающие строение и функции организма, его целостность.

У человека, например, постоянно обновляется наружный слой кожи. Птицы периодически сбрасывают перья и отрастают новые, а млекопитающие сменяют шерстный покров. У листопадных деревьев ежегодно опадающие листья заменяются новыми. Такая *регенерация, обычно не связанная с повреждениями или утратой, является физиологической. Регенерацию, происходящую после повреждения или утраты какой-либо час-*

ти тела, называют репаративной.

При регенерации происходят детерминация, дифференцировка, рост, интеграция и др. процессы, сходные с теми, которые имеют место в эмбриональном развитии. Отличие заключается в том, что при регенерации они протекают вторично, т.е. в уже сформированном организме.

Различают три вида регенерации: а) физиологическую; б) репаративную; в) патологическую.

9.5.1. Физиологическая регенерация

Клетки большинства органов и тканей продолжают делиться и дифференцироваться в постэмбриональный период жизни, а рост и дифференцировка управляются таким образом, чтобы поддерживалась нормальная структура специфической ткани.

Физиологическая регенерация представляет собой процесс обновления функционирующих структур организма. Благодаря физиологической регенерации поддерживается структурный гомеостаз и обеспечивается возможность постоянного выполнения органами их функций. С общебиологической точки зрения, физиологическая регенерация, как и обмен веществ, является проявлением такого важнейшего свойства жизни, как самообновление. При этом восстановление структуры может происходить на разных уровнях - молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом и органном.

Примером физиологической регенерации на внутриклеточном уровне являются процессы восстановления субклеточных структур в клетках всех тканей и органов. Значение ее особенно велико для долговечных тканей, утративших способность к регенерации путем деления клеток (например, нервная ткань).

Примерами физиологической регенерации на клеточном и тканевом уровнях являются обновления эпидермиса кожи, роговицы глаза, эпителия слизистой кишечника, клеток периферической крови и др. Обновляются производные эпидермиса - волосы и ногти. Это так называемая пролиферативная регенерация, т.е. восполнение численности клеток за счет их деления. Во многих тканях существуют специальные *камбиальные клетки и очаги их пролиферации*. Таковыми являются, например, крипты в эпителии тонкой кишки, костный мозг, пролиферативные зоны в эпителии кожи. Интенсивность клеточного обновления в перечисленных лабильных тканях очень велика. Все эритроциты теплокровных животных, например, сменяются за 2-4 месяца, а эпителий тонкой кишки полностью обновляется за 2-3 суток. Такое время требуется для перемещения клетки из крипты на ворсинку, выполнения ею функции и гибели. Клетки стабильных тканей таких органов, как печень, почка, надпочечник и др., обновляются значительно медленнее (рис. 124).

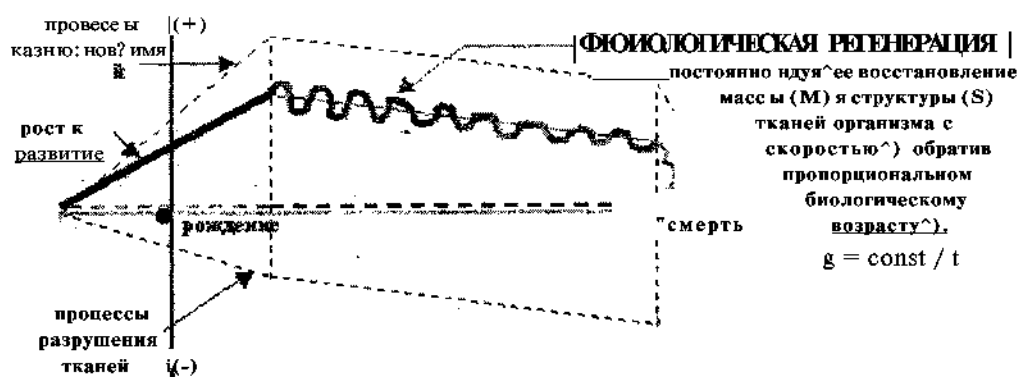
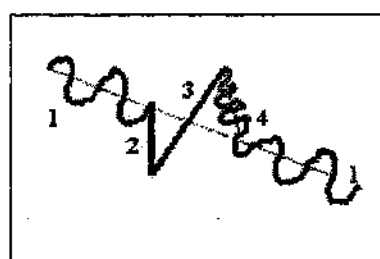


Рис. 124. Особенности физиологической регенерации



1 - физиологическая регенерация

2 - фаза гибели какого-то участка ткани

РЕПАРАТИВНАЯ РЕГЕНЕРАЦИЯ ее фазы:

- а - (3) - фаза накопления массы новой ткани
для замещения погибшей (фаза "пролиферации")
б - (4) - фаза восстановления исходной
структуры ткани (фаза "дифференцировки")

Рис. 125. Фазы репаративной регенерации

В физиологической регенерации выделяют разрушительную и восстановительную фазы (рис. 125). Полагают, что продукты распада части клеток стимулируют пролиферацию других.

Физиологическая регенерация присуща организмам всех видов, но особенно интенсивно она протекает у теплокровных позвоночных, отличающихся наиболее высокой интенсивностью функционирования всех органов.

9.5.2. Репаративная регенерация

Репаративная, или восстановительная регенерация - это восстановление клеток и тканей взамен погибших из-за различных патологических процессов. Она чрезвычайно разнообразна по факторам, вызывающим повреждение, по объемам повреждения, а также по способам восста-

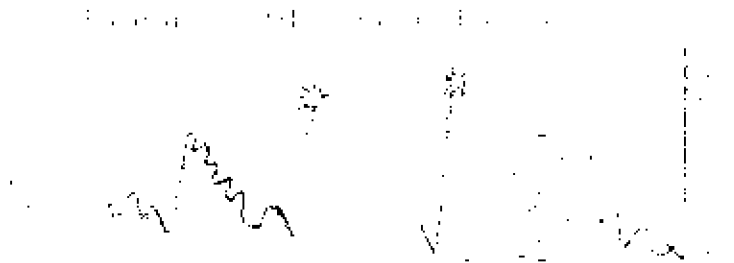


Рис. 126. *Регенерация комплекса органов у гидры (А); кольчатого червя (Б); морской звезды (В)*

новления. Повреждающими факторами, например, могут быть механическая травма, оперативное вмешательство, действие ядовитых веществ, ожоги, обморожения, лучевые воздействия, голодание и другие болезнетворные агенты. Наиболее широко изучена репаративная регенерация после механической травмы. Способность некоторых животных (гидра, планария, некоторые кольчатые черви, морские звезды, асцидия и др.) восстанавливать утраченные органы и части организма издавна изумляла ученых. Ещё Ч.Дарвин удивлялся способности улитки воспроизводить голову и способности саламандры восстанавливать отрезанные глаза, хвост и конечности.

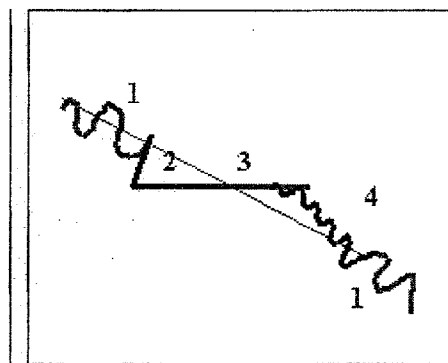
Известны примеры восстановления больших участков организма (рис. 126), состоящих из комплекса органов (регенерация ротового конца у гидры, головного конца у кольчатого червя, восстановление морской звезды из одного луча).

Репаративная регенерация может быть полной и неполной. **Полная регенерация**, или **реституция**, характеризуется возмещением дефекта тканью, которая идентична погибшей. Она развивается преимущественно в тканях, где преобладает клеточная регенерация. **При неполной регенерации**, или **субституции**, дефект замещается соединительной тканью, рубцом. Субституция характерна для органов и тканей, в которых преобладает внутриклеточная форма регенерации, либо она сочетается с клеточной регенерацией. Функция органа возмещается в таких случаях путем гипертрофии или гиперплазии окружающих дефект клеток.



- 1 пороки развития и уродства, 2-гиперпродукция,
 3-"узловатые гиперплазии", 4-т.н. "доброкачественные опухоли"
 5-связанное с регенерацией, но качественно особое явление - "истинные"
 или т.н. "злокачественные опухоли"

Рис. 127. Схема гиперрегенерации



ГШ10РЕГЕНЕРА1ЩЯ:

- 2-период гибели тканей растянут
 3-интенсивность фазы "пролиферации"
 резко снижена, накопление массы
 новой ткани идет медленно
 4-"дифференцировка" слабо выражена,
 растянута во времени

Рис. 128. Схема гипорегенерации

9.5.3. Патологическая регенерация

Патологическая регенерация - это извращение регенерационного процесса, нарушение смены фаз пролиферации и дифференцировки. Патологическая регенерация (рис. 127, 128) проявляется в избыточном или недостаточном образовании регенерирующей ткани (гипер- или гипореге-

нерация). Примерами ее могут служить образование келоидных рубцов, избыточная регенерация периферических нервов (травматические невромы), избыточное образование костной мозоли при срастании перелома, вялое заживление ран (хронические трофические язвы голени в результате венозного застоя) и др.

9.5.4. Способы репаративной регенерации

Механизмы репаративной и физиологической регенерации едины: репаративная регенерация – это, по сути, усиленная физиологическая регенерация. Однако из-за влияния патологических процессов репаративная регенерация имеет некоторые качественные морфологические отличия от физиологической.

Существует несколько способов (разновидностей) репаративной регенерации. К ним относят эпиморфоз, морфаллаксис, регенерационную и компенсаторную гипертрофию. Гипертрофию и гиперплазию клеток органов и тканей, а также возникновение и рост опухолей относят к гипербиотическим процессам – процессам избыточного роста и размножения клеток, тканей и органов.

Гипертрофия – увеличение размеров органа или ткани за счет увеличения размера каждой клетки. Выделяют рабочую (компенсаторную), викарную (заместительную) и гормональную (коррелятивную) гипертрофии.

Самым частым видом гипертрофии является **рабочая гипертрофия**, которая встречается как в нормальных физиологических условиях, так и при некоторых патологических состояниях. Причиной ее является усиленная нагрузка, предъявляемая к органу или ткани. Примером рабочей гипертрофии в физиологических условиях может служить гипертрофия скелетной мускулатуры и сердца у спортсменов, а также лиц, занятых тяжелым физическим трудом. *Рабочая гипертрофия наблюдается в тканях, состоящих из стабильных, неделящихся клеток, в которых адаптация к повышенной нагрузке не может быть реализована путем увеличения количества клеток.*

Викарная, или заместительная гипертрофия развивается в парных органах (почки) или при удалении части органа, например, в печени, в легких. Примером физиологической **гормональной (коррелятивной) гипертрофии** может служить гипертрофия матки при беременности.

Развивающаяся в органе гипертрофия, несомненно, имеет положительное значение, поскольку позволяет сохранить функцию органа в резко изменившихся условиях (заболевание, утрата части органа и т.п.). Этот период называется стадией компенсации. В дальнейшем, когда в органе воз-

никают дистрофические изменения, происходит ослабление функции, и в конечном счете, когда адаптационные механизмы исчерпаны, наступает декомпенсация органа.

Исходя из частей органа (клеток), вовлечённых в процесс гипертрофии, её подразделяют на истинную и ложную. **Истинная гипертрофия** - увеличение объема ткани или органа и повышение их функциональной способности вследствие разрастания основных (ответственных за функцию) клеток, а также других элементов. Примером являются гипертрофия гладких мышц матки у беременных животных, а также гипертрофия сердца при физической работе. **Ложная гипертрофия** - увеличение объема органа при разрастании соединительной или жировой ткани. Количество основных клеток при этом остается без изменений или даже уменьшается, а функциональная способность органа снижается (например, гипертрофия молочной железы за счет жировой ткани).

У животных различают два основных способа регенерации: эпиморфоз и морфаллаксис.

Эпиморфоз заключается в отращивании нового органа от ампуционной поверхности. При эпиморфической регенерации утраченная часть тела восстанавливается за счет активности недифференцированных клеток, похожих на эмбриональные. Они накапливаются под пораненным эпидермисом у поверхности разреза, где образуют зачаток, или бластему (рис. 129). Клетки бластемы постепенно размножаются и превращаются в ткани нового органа или части тела. Регенерация путем образования бластемы широко распространена у беспозвоночных, а также играет важную роль в регенерации органов амфибий.

Существует две теории происхождения бластемных клеток: 1) клетки бластемы происходят из «резервных клеток», т.е. клеток, оставшихся неиспользованными в процессе эмбрионального развития и распределившихся по разным органам тела; 2) ткани, целостность которых была нарушена в области разреза (травмы), «дедифференцируются» (утрачивают специализацию) и превращаются в отдельные бластемные клетки. Таким образом, согласно теории «резервных клеток», бластема образуется из клеток, остававшихся эмбриональными, которые мигрируют из разных участков тела и скапливаются у поверхности разреза, а согласно теории «дедифференцированной ткани», бластемные клетки происходят из клеток поврежденных тканей.

Морфаллаксис - это регенерация путем перестройки регенерирующего участка. При морфаллаксисе другие ткани тела или органа преобразуются в структуры недостающей части. У гидроидных полипов регенерация происходит главным образом путем морфаллаксиса, а у планарии в ней одновременно имеют место как эпиморфоз, так и морфаллаксис.

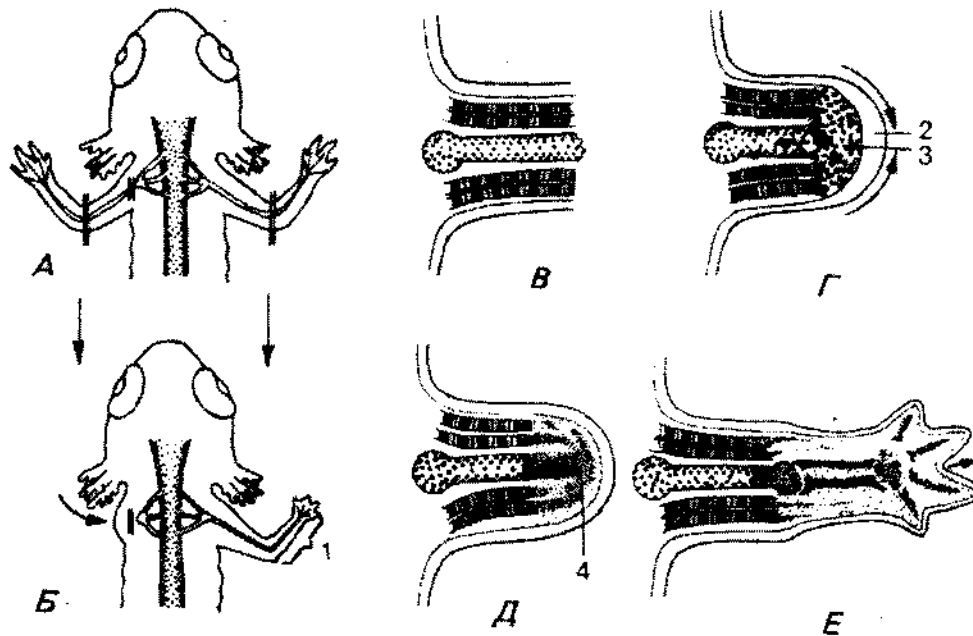


Рис. 129. Регенерация конечностей путём эпиморфоза у личинки амфибий.

А - схема операции; Б - регенерирует только иннервированная (правая) культя (1), левая культя рассасывается; В - после ампутации; Г - затягивание раны эпидермисом (2) и распад тканей (3) под ним за счёт дедифференцировки; Д - редифференцировка в бластеме (4); Е - дальнейшее развитие регенерата

9.6. Биологические ритмы.

Значение хронобиологии в медицине

С древних времён обращалось внимание на ритмический характер многих биологических явлений и процессов. Однако лишь к середине XX века было сформулировано представление о временной организации живых систем и началось интенсивное изучение биологических ритмов.

Биологические ритмы - это периодические воспроизведения изменений характера и интенсивности биологических процессов и явлений. Они в той или иной форме присущи всем живым организмам и отмечаются на всех уровнях организации. У растений ритмы проявляются, например, в суточном движении листьев, лепестков, осеннем листопаде и т.д. Ритмы животных чётко выражены в периодичности двигательной активности и многих других функций (колебания температуры, секреция гормонов, синтез РНК, деления клеток и др.). Ритмический характер имеют многие физиологические процессы (суточные колебания артериального давления и

показателей свёртываемости крови, количественные показатели лимфы). Биологические ритмы наследственно закреплены и являются важнейшим фактором адаптации и эволюции в целом.

Биологические ритмы могут возникать как реакция на периодические изменения среды (экзогенные ритмы) либо генерируются самим организмом (эндогенные ритмы). Последние возникают на основе саморегулирующихся процессов в живых системах (клетках, тканях и т.д.). Внешние воздействия оказывают на эндогенные ритмы ограниченное влияние, сдвигая фазу этих биологических ритмов и меняя их амплитуду.

Экзогенные ритмы имеют внутренний компонент, который сохраняется в постоянных лабораторных условиях на фоне температурных сдвигов и изменений химического состава и других условий среды. При этом их период не зависит от интенсивности обменных процессов. Так, у помещённых в лабораторный аквариум морских моллюсков длительно сохраняется приливная и лунная периодичность открывания створок раковин.

Экзогенные ритмы способны «подстраиваться» к изменениям цикличности внешних условий, однако лишь в определённом (ограниченном) временном диапазоне. Такая подстройка возможна потому, что в течение каждой фазы ритма имеются определённые интервалы времени (время потенциальной готовности), когда организм готов к восприятию сигнала извне, например, яркого света или темноты, резкого похолодания и т.д. Поэтому если сигнал несколько запаздывает или приходит преждевременно, то фаза ритма сдвигается: начинается и заканчивается позднее или, наоборот, раньше.

Исходя из продолжительности периода, биологические ритмы подразделяют на:

а) околочасовые ритмы с периодичностью один или несколько (до 6-ти) часов; они свойственны, например, внутриклеточному метаболизму (синтезу белков и т.п.);

б) ультрадианные ритмы с периодичностью 7-15 часов (например, процесс синтеза, накопления и выделения секрета);

в) суточные (циркадные, циркадианные), или околосуточные ритмы с периодом 20-28 часов. Они рассматриваются большинством учёных как собственная спонтанная и генетически закреплённая цикличность биологических процессов в организме, которые приобрели суточную периодичность под влиянием экзогенных факторов (например, суточные колебания артериального давления и свёртываемости крови и др.). Суточные ритмы ограничивают осуществление тех или иных функций определённым временем суток. Суточные ритмы сформировались в конечном итоге как адаптация к смене в течение 24 часов тёмной и светлой фаз суток. Однако

они имеют, по-видимому, эндогенное происхождение и отчётливо проявляющуюся эндогенную составляющую. Последнее подтверждается результатами эксперимента с добровольцами, которых помещали жить на несколько недель в пещеру; при этом личные сутки у всех испытуемых удлинялись и составляли 28, 32, 36 и более часов;

г) инфрадианные ритмы с периодичностью 23-28 дней (например, лунный ритм у женщин с периодичностью 28 дней);

д) окологодичные (цирканые) ритмы - повторяющиеся изменения интенсивности и характера биологических процессов и явлений с *периодом от 10 до 13 месяцев*. Эти ритмы часто расходятся с периодичностью изменений внешней среды, что указывает на их обусловленность эндогенным фактором.

Биологические ритмы изучает хронобиология и специальный её раздел - биоритмология. Несмотря на интенсивное развитие хронобиологии с середины XX века, многие её ключевые проблемы остаются нерешенными. Нет единого взгляда, в частности, на природу биологических часов - способности живого к отсчёту времени на различных уровнях организации, которая присуща любой клетке эукариот. По-видимому, в основе такой способности лежит строгая периодичность протекающих в клетке физико-химических процессов - т.е. эндогенные биологические ритмы. Многие исследователи считают, что природа биологических часов обусловлена способностью организмов воспринимать циклические колебания геофизических факторов (суточную и сезонную периодичность электрического и магнитного полей Земли, солнечной и космической радиации и др.). Другие полагают, что эндогенные ритмы у млекопитающих регулируются гипоталамо-гипофизарной системой, или же пейсмекерами, которые расположены в головном мозге и управляют ритмами клеток, органов и целостного организма.

Строго циклические изменения биохимических и физиологических процессов очень часто приурочены к циклическим изменениям во внешней среде. Наиболее ярко это проявляется в суточных ритмах. *Ритмический характер многих физиологических процессов обуславливает ритмический характер общего физического состояния и психологических функций, а в конечном итоге - ритмический характер жизнедеятельности человека*. Нарушения установившихся ритмов жизнедеятельности могут снижать работоспособность, оказывать неблагоприятное воздействие на здоровье.

Нарушение приуроченности биоритмов человека к периодическим изменениям во внешней среде получило название десинхроноза. В качестве примеров можно привести перелёт в другой часовой пояс. Последствиями

десинхроноза могут являться обострения хронических заболеваний, повышенная утомляемость и снижение работоспособности.

Достижения биоритмологии имеют важное значение для организации рационального режима труда и отдыха человека, особенно в экстремальных условиях (работа в ночную смену, в полярных условиях и в космосе, перелёт в другие часовые пояса и т.п.), когда нарушается приуроченность эндогенных биологических ритмов к циклическим изменениям внешней среды. Суточные ритмы клеточной пролиферации учитываются, например, в онкологических клиниках при назначении лекарств, действующих на делящиеся клетки.

ГЛАВА 10. ИСТОРИЯ СТАНОВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

10.1. Додарвиновский период становления эволюционной идеи

В основе эволюционного учения лежит признание исторического развития живого. *Под эволюцией понимают необратимый постепенный процесс исторических изменений живого.* Первые представления об историческом изменении живых организмов уходят корнями в глубь веков. За 2000 лет до н.э. в Китае существовали учения, допускающие превращения одних организмов в другие. Представления, хотя и довольно наивные, о развитии живого можно найти в трудах античных авторов Древней Греции. Так, Анаксимандр (610-546 гг. до н.э.) полагал, что человек произошёл от рыб. Эмпедокл (483-423 гг. до н.э.) высказал идею о закономерном развитии живой природы, о выживании тех, кто наиболее целесообразно устроен. В сочинениях Аристотеля (384-322 гг. до н.э.) природа рассмотрена в соответствии с градациями совершенства.

Идеям об изменяемости живых существ противостояли господствовавшие много веков и всегда поддерживаемые церковью *представления о возникновении живого в результате акта творения, о постоянстве и неизменности всего существующего, которые впоследствии объединило идеалистическое течение - креационизм.* Идеи креационизма господствовали в период средневековья, и даже эпоха Возрождения, способствовавшая в целом развитию естествознания, характеризовалась метафизическими воззрениями и телеологическими объяснениями изначальной целесообразности всего созданного высшим существом. Убеждённым креационистом был также создатель классической системы живого мира - шведский натуралист XVIII века Карл Линней (1707-1778), утверждавший, что «виды в высшей степени постоянны».

Во второй половине XVIII века в естествознании распространились идеи *трансформизма.* Одним из крупных трансформистов был Ж. Бюффон (1707-1788), который в своей «Естественной истории» высказал смелые идеи об образовании Земли в результате космической катастрофы, о зарождении «крупинки живого вещества» под влиянием тепла, *о появлении многих видов, их видоизменении в многочисленные виды под влиянием факторов среды.* Идеи, близкие к взглядам Ж. Бюффона, изложил стихами в поэме «Храм природы» Эразм Дарвин (1731-1803), дед Чарльза Дарвина. В развитие трансформизма внесли вклад Д. Дидро, Э. Жоффруа Сент-Илер, К.Ф. Рулье и др.

Трансформизм, как и первые эволюционные представления в целом, получил развитие и распространение в России благодаря усилиям

М.В. Ломоносова, А.Н. Радищева, К.Ф. Вольфа, А.А. Каверзнева. По представлениям М.В. Ломоносова, мир имеет «великую древность», поверхность Земли, растения и животные постоянно изменялись.

А.Н. Радищев (1749-1808) построил основанную на материалистических представлениях *«лестницу веществ»*, отражавшую усложнение природных объектов, начиная от минералов и заканчивая человеком. Ступени лестницы соответствуют значительным этапам развития природы - превращению неорганических веществ в органические, возникновению у живых существ новых качеств, в том числе ощущения, мышления и т.п.

А.А. Каверзнев в диссертации «О перерождении животных» обосновал предположение, что домашние животные произошли от диких предков, а все животные произошли от одного ствола. *Объясняя факт изменяемости животных, А.А. Каверзнев придавал большое значение прямому влиянию на организмы факторов среды - климата, пищи, температуры.*

Создателем первой аргументированной эволюционной концепции является Жан Батист Ламарк (1744-1829). Его концепция, изложенная в основном труде «Философия зоологии» (1809), хотя и носила умозритель-



ный характер, но отражала *первую в истории биологии попытку поиска материального фактора изменения живых организмов.* В качестве такового он указал изменения внешней среды, которые прямо (у растений) или опосредованно (через нервную систему у животных) вызывают преобразования живых существ. К убеждению об изменяемости видов Ж.Б. Ламарк пришёл на основании длительных исследований флоры и фауны. *Он обнаружил переходные формы между видами, в чем увидел доказательство непостоянства видов.* Новые виды живых организмов возникают, по его мнению, в ре-

Жан Батист Ламарк результате плавного преобразования старых форм адекватно изменениям среды. Результатом прогрессивных изменений, усложнения форм жизни Ж.Б. Ламарк рассматривал градацию живых тел. В соответствии с ней он расположил живые существа по ступеням в зависимости от степени сложности их организации.

Прогрессивную эволюцию как появление форм более сложных и совершенных Ж.Б. Ламарк объяснял *«законом градаций» - стремлением живых существ усложнять свою структуру. Раз возникнув, приспособительные изменения далее, по его мнению, способны передаваться по наследству (концепция «наследования благоприобретенных признаков»).* Так возникла система взглядов на эволюционный процесс, названная **ламаркизмом.**

Причинами эволюции Ж.Б. Ламарк считал стремление всех живых организмов к прогрессу, развитию от простого к сложному, а также целесообразные изменения организмов, направленные на приспособление к внешним условиям. Изменения эти, как утверждал Ж.Б. Ламарк, вызываются прямым влиянием внешней среды, упражнением органов и наследованием приобретенных при жизни признаков. По мнению Ж.Б. Ламарка, влияние внешних условий на животных, имеющих центральную нервную систему, осуществляется косвенным путем через первичное изменение потребностей и привычек, которое вызывает новые формы деятельности и, как следствие, интенсивное упражнение одних органов и относительную бездеятельность других. Упражнение органов стимулирует их развитие и увеличение, а неупражнение ведет к недоразвитию, уменьшению и нередко к исчезновению. Результатом этого служат изменения формы и структуры организма, которые передаются по наследству и таким путем закрепляются в потомстве. *Зависимость состояния органов от их упражнения и сохранение изменений в потомстве известны как два закона Ж.Б. Ламарка. Первый закон утверждает, что у всякого животного более частое и более длительное употребление органов приводит к их увеличению и, наоборот, неупотребление ведет к уменьшению или исчезновению органов. Второй закон гласит: все, что приобретено организмами под влиянием внешних условий, в результате упражнения или утрачено из-за неупотребления, наследуется потомками.* Так, длинную шею у жирафов Ж.Б. Ламарк объяснял тем, что они её постоянно вытягивают, стремясь дотянуться до всё более высоко расположенных в кроне деревьев листьев (рис. 130). Такими постоянными упражнениями можно достичь некоторого удлинения шеи, но эти изменения не передаются потомству. Поскольку упражнение органов не отражается на строении половых клеток, а наследуются только обусловленные мутациями признаки, *в настоящее время законы Ламарка имеют лишь исторический интерес. Их прогрессивное значение для своей эпохи заключается в признании изменчивости видов и в попытке поиска материального фактора (изменяющихся условий внешней среды) для объяснения исторических изменений организмов, что в свое время послужило отправной точкой для дарвинизма.*

Вклад Ж.Б. Ламарка в эволюционное учение в целом огромен. *Он создал первую эволюционную концепцию в период господства метафизических и креационистских представлений, провозгласив принцип изменчивости видов.* Его концепция в своей основе материалистическая, хотя в признании такого свойства организмов как тенденция к усовершенствованию проявился идеализм, сделаны уступки господствовавшему в то время идеалистическому мировоззрению. Ошибочным было также отрицание им

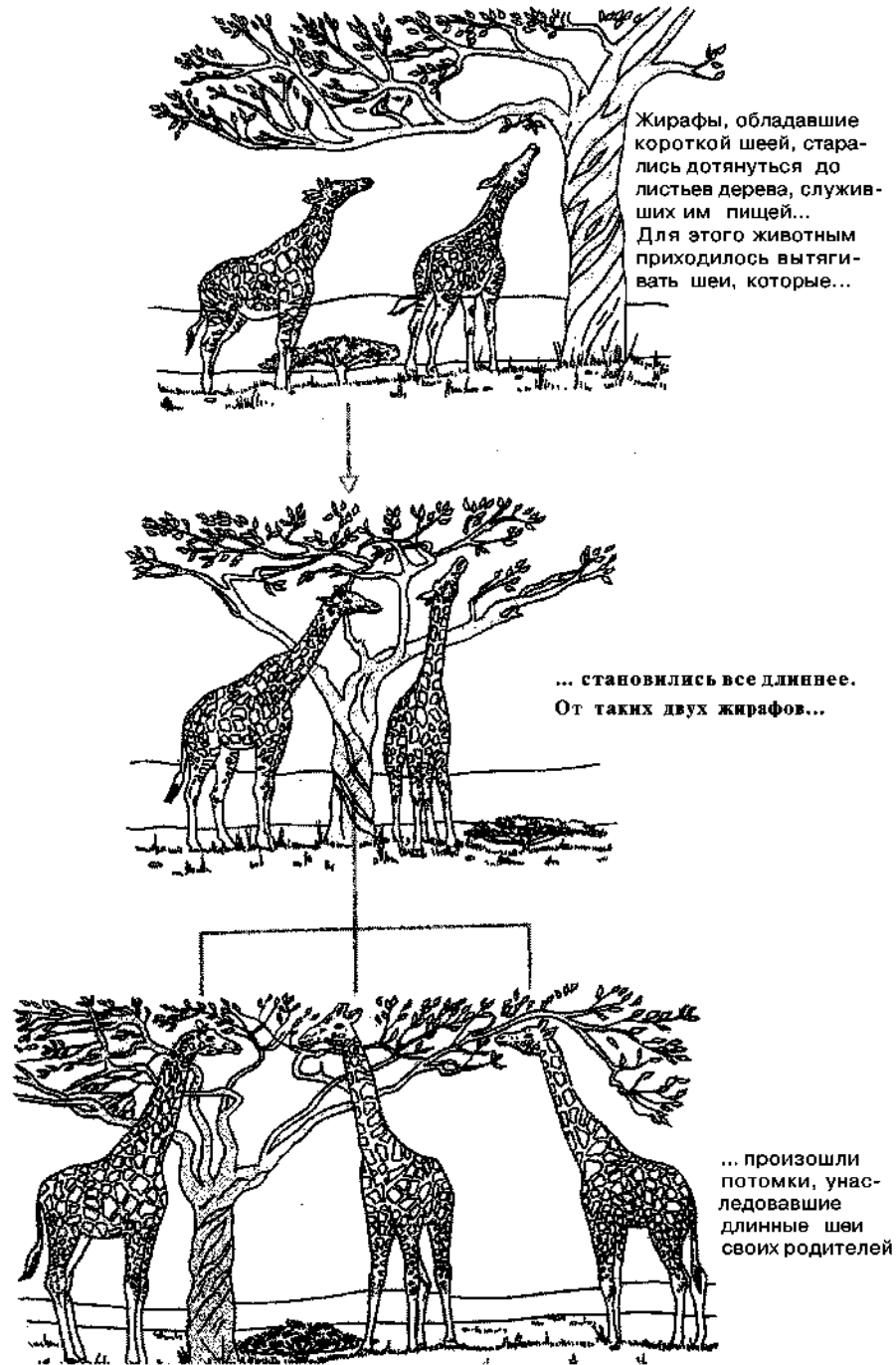


Рис. 130. Эволюция длинной шеи у жирафов с ламаркистской точки зрения

реальности существования видов. Современники не приняли эволюционного учения Ж.Б. Ламарка, в чём сыграли несомненную роль неубедительность его аргументаций и умозрительность суждений.

Ещё до выхода в свет основного труда Ч. Дарвина известный русский учёный К.М. Бэр (1792-1876) придерживался взглядов об изменяемости видов. Его закон «зародышевого сходства», утверждение о сходстве индивидуального развития организмов, по сути, предвосхитили «биогенетический закон», сформулированный позже Э. Геккелем и Ф. Мюллером.

Профессор Московского университета К.Ф. Рулье (1814-1858) на основании палеонтологических, сравнительно-анатомических и эмбриологических исследований самостоятельно пришёл к идее эволюции. В работе «О животных Московской губернии» он писал, что развитие животных обусловливается изменяющейся внешней средой. К.Ф. Рулье утверждал, что природа многократно изменялась, растения и животные постепенно развивались и усложнялись, и это усложнение увенчалось появлением человека.

10.2. Возникновение дарвинизма

То, что родиной материалистической теории эволюции органического мира стала Англия, явление не случайное. В первой половине XIX века Англия превратилась в наиболее развитую капиталистическую страну. Быстрое развитие индустрии и возрастающий спрос на сырьё - сельскохозяйственную продукцию - стимулировали методы селекции растений и животных. *Достижения селекционеров* (лейчестерская порода овец, шортнгорский крупный рогатый скот, высокопродуктивные сорта пшеницы) *обращали внимание наблюдателей и направляли мысль в сторону признания изменяемости видов.* Превращение Англии в крупнейшую колониальную державу способствовало развитию мореплавания, что привело к накоплению в музеях Англии богатых естественнонаучных коллекций.

Возникновение дарвинизма было подготовлено также предшествующими этапами развития естествознания. Особое место занимают обобщения Чарлза Лайеля (1797-1875), первый том «Основ геологии» которого (1831)

Ч. Дарвин взял с собой в кругосветное путешествие. Признание постоянных изменений поверхности Земли (а не только в результате катастроф), стремление Ч. Лайеля искать причины прежних изменений на Земле в силах, действующих и теперь (принцип актуализма), нанесли мощный удар догмам креационизма.



Чарлз Лайель
(1797-1875)

В итоге остро ощутилась потребность в теории, которая бы объясняла накопившиеся факты истории органического мира. Такую теорию создал Ч. Дарвин, совершивший настоящий переворот в естествознании. Ч. Дарвин



Чарлз Дарвин
(1809-1882)

родился 12 февраля 1809 года в г. Шрюсбери в семье врача. Обучался в университете сначала на медицинском, затем на богословном факультетах и параллельно изучал естественные науки (геологию, ботанику, зоологию), удовлетворяя свои интересы и наклонности. Благодаря этим увлечениям и соответствующим успехам Ч. Дарвин был рекомендован в качестве единственного натуралиста на корабль «Бигль», готовившийся к кругосветному путешествию.

За время путешествия (1831-1836 гг.) наблюдения убедили Ч. Дарвина в изменчивости видов. Он обстоятельно изучил, например, галапагосских (получивших затем название дарвиновских) вьюрков и обратил внимание на то, что вьюрки более отдалённых от берегов Америки островов резче отличаются от матери-

ковых форм (рис. 131). Создалось впечатление, будто бы это островные модификации одного вида, переселившегося с материка (рис. 132). Обнаружилось также, что животные, обитающие на островах Зелёного мыса, весьма сходны с материковыми формами Африки. Эти и другие обширные геологические и географические наблюдения убедили Ч. Дарвина в несостоятельности теории катастроф.

Возвратившись из плавания, Ч. Дарвин начал работу над обобщением своих наблюдений. Первый очерк научного труда был написан в 1842 году, однако опубликовать его Дарвин не решился, сомневаясь в обоснованности положений, и продолжил изучение имеющихся объектов и материалов. В 1858 году Ч. Дарвин получил для ознакомления рукопись статьи зоолога Альфреда Уоллеса (1823-1913), в которой тот высказал сходные с его соображения о роли естественного отбора в видообразовании. А. Уоллес просил рекомендовать статью в печать. Под уговорами друзей Ч. Дарвин решился опубликовать вместе со статьёй А. Уоллеса и своё краткое «Извлечение» из основного труда в одном номере журнала Линнеевского общества.

Полный труд Ч. Дарвина «Происхождение видов путём естественного отбора, или сохранение благоприят-



Альфред Рассел Уоллес
(1823-1913)

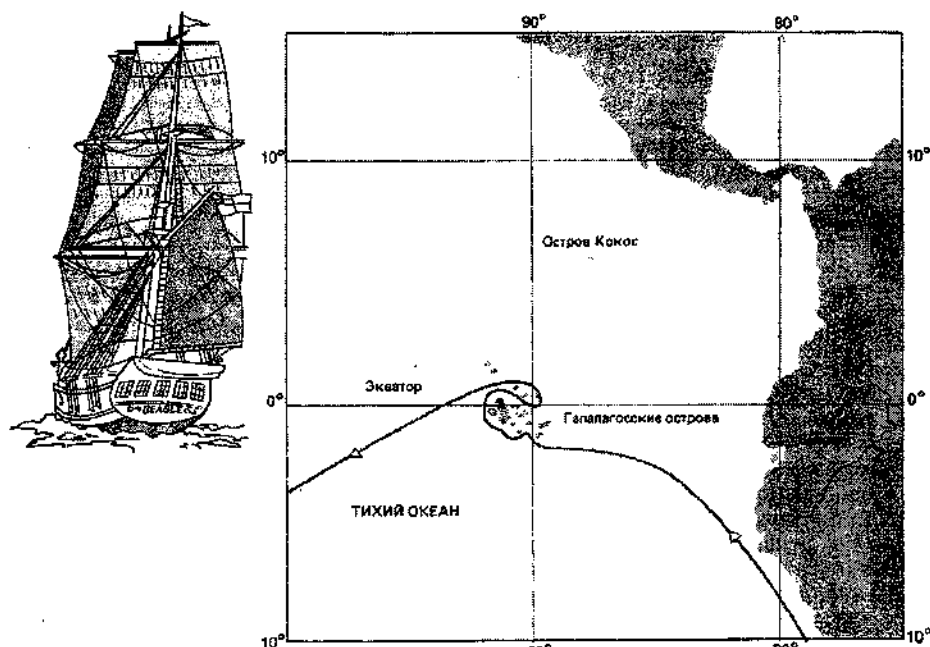


Рис. 131. Местоположение Галапагосских островов и часть пути корабля «Бигль». Эволюционные эффекты на этих островах особенно ярко выражены, потому что острова изолированы от суши и друг от друга. Эволюция немногочисленных растений и животных, занесённых на Галапагосские острова, протекала по-разному на разных островах

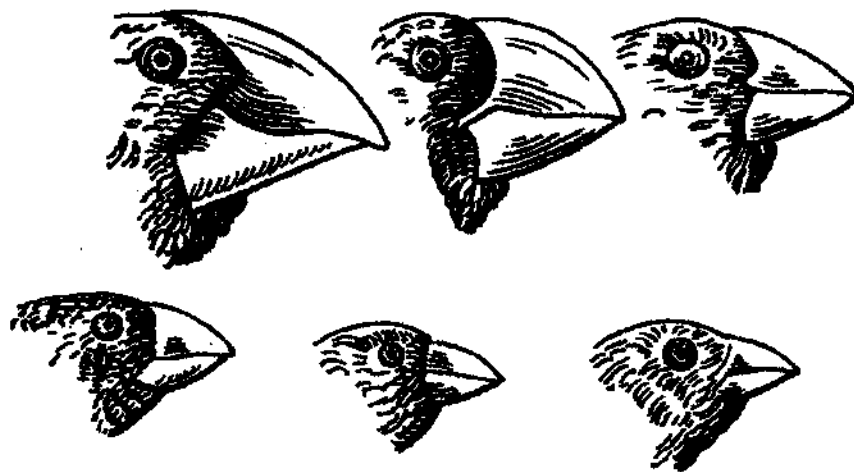


Рис. 132. Разнообразие вьюрков Галапагосских островов

стаеваемых пород в борьбе за жизнь» вышел в свет 24 ноября 1859 года. Позднее он публикует работы «Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания» (1868), «Происхождение человека и половой отбор» (1871). В последнем труде приведены веские доказательства естественного происхождения человека. Скончался Ч. Дарвин 19 апреля 1882 года в возрасте 73 лет.

На примере культурных растений и домашних животных Ч. Дарвин показал значительную пластичность организмов: в пустынях Северной Африки произрастало 38 разновидностей финиковой пальмы, на одном из островов Полинезии туземцы возделывали 24 разновидности хлебного дерева и т.п. *Особые масштабы изменчивости организмов Ч. Дарвин продемонстрировал на примере домашних голубей:* несколько сотен пород голубей разнились обликом, оперением, размерами яиц и т.п. (рис. 133). Ч. Дарвину удалось показать, что всё разнообразие пород и сортов выведено человеком от одного или небольшого числа диких предков. Тем самым были приведены многочисленные доказательства существования наследственной изменчивости в природе (рис. 134) и в условиях одомашнивания. На её основе человек создал путём искусственного отбора многочисленные породы домашних животных и сорта культурных растений. Ч. Дарвин обнаружил, что животноводы и растениеводы отбирают формы, отвечающие поставленным требованиям, и безжестко уничтожают все организмы, которые не соответствуют требованиям. *Отбор, производимый человеком, был назван Ч. Дарвиным искусственным.* С помощью отбора животновод может совершенно изменить характер своего стада и вызвать к жизни какие угодно формы. Так, когда в английском клубе любителей птицеводства был объявлен конкурс на превращение свисающего гребня испанского петуха в стоячий, то уже через 5 лет была получена такая форма, а когда возникла мысль вывести кур, имеющих «бороды», то через 6 лет на выставку было представлено 57 групп «бородатых» кур.

Обобщая свои наблюдения, Ч. Дарвин пришёл к выводу, что *отбор совершается не только в хозяйстве человека, но и в природе. В ходе естественного отбора накапливаются признаки, полезные только для самого организма, в результате чего организмы становятся все более приспособленными к тем условиям, в которых обитают особи данного вида.* Ч. Дарвин обратил внимание на то, что: 1) в природе отбор может сводиться не к выбору лучших, а просто к элиминации (уничтожению) худших, что примерно происходит при бессознательном отборе; 2) в природе рождается намного больше особей, чем может выжить, дожить до репродуктивного периода и принять участие в размножении; 3) в природе организмам свойственна постоянная борьба за существование, складывающаяся из их взаимодействий с абиотическими и биотическими факторами внешней среды.



Рис. 133. Породы голубей:

1 - английский дутыш; 2 - павлиний голубь; 3 - африканский совиный голубь; 4 - почтовый голубь; 5 - дикий голубь; 6 — якоринец; 7 - голова английского почтового голубя; 8 - голова дикого голубя; 9 - голова польского голубя



Рис. 134.

Рис. 134. Голубь, сидящий на ветке с листьями.

Борьбу за существование Ч. Дарвин понимал в широком метафорическом смысле как любую зависимость одного организма от другого или же от условий окружающей среды.

Ч. Дарвин различал 3 формы борьбы за существование: 1) взаимоотношения организмов с неживой природой; 2) межвидовую борьбу; 3) внутривидовую борьбу.

Борьба за существование обычно приводит к гибели значительного числа особей в каждом поколении любого вида и выборочному участию особей в размножении. Неизбежным результатом наследственной изменчивости организмов и борьбы за существование является, по мнению Ч. Дарвина, естественный отбор.

10.3. Основные положения эволюционной теории Ч. Дарвина

Центральное место в эволюционной теории Ч. Дарвина занимает обоснование «движущих сил» эволюции. К «движущим силам» эволюции Ч. Дарвин отнес наследственность, изменчивость, борьбу за существование и естественный отбор.

Изменчивость обуславливает разнообразие признаков, а наследственность обеспечивает их проявление у потомства. Ч. Дарвин выделил групповую (определенную) и индивидуальную (неопределенную) изменчивость. Последняя, по его мнению, имеет особо важное значение для эволюции. В результате неё возникают наследуемые индивидуальные различия особей, которые представляют собой материал для действия отбора. Индивидуальная наследственная изменчивость присуща всем живым организмам, ее характер определяется, на взгляд Ч. Дарвина, не столько условиями среды, сколько наследственными особенностями и состоянием организма.

Обратившись к многовековой практике человека по выведению новых сортов растений и пород животных, Ч. Дарвин описал искусственный отбор. Последний он понимал как целенаправленный процесс создания новых пород животных и сортов культурных растений на основе систематического сохранения и размножения особей с ценными для человека признаками и свойствами. Ч. Дарвин выделил две формы искусственного отбора - сознательный (методический) и бессознательный отбор. При методическом отборе селекционер ведет отбор по 1-2 признакам соответственно поставленной задаче. Условие успеха методического отбора - большое исходное число особей. Бессознательная форма отбора - наиболее древняя, известная с доисторических времен, предусматривает сохранение лучших (по совокупности признаков) особей и уничтожение (использование в пищу) менее продуктивных особей.

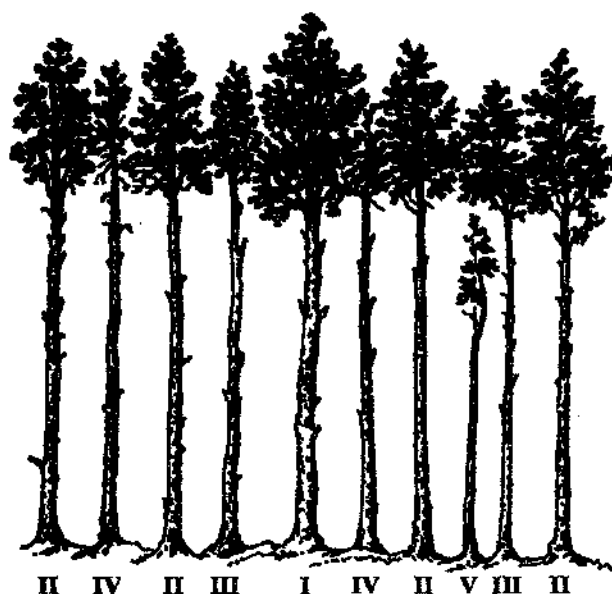


Рис. 135. Внутривидовая борьба (Цифрами обозначена степень угнетения отдельных особей)

Особого внимания заслуживает рассмотрение *борьбы за существование* как основной, по мнению Ч. Дарвина, движущей силы эволюции. Обратив внимание на высокую плодовитость живых организмов, Ч. Дарвин пришел к выводу, что в природе возможность интенсивного размножения реализуется редко: большая часть появившихся на свет организмов гибнет, не достигнув половой зрелости. На этой основе Ч. Дарвин сформулировал положение о борьбе за существование, являющейся следствием, с одной стороны, стремления организма к безграничному размножению, а с другой – ограниченности природных ресурсов. Ч. Дарвин понимал термин «*борьба за существование*» в широком смысле, как любую зависимость организмов от всех факторов живой и неживой природы.

Среди трех форм борьбы за существование – межвидовой, внутривидовой и борьбы с неблагоприятными условиями среды – *самой напряженной* Ч. Дарвин рассматривал *внутривидовую борьбу* (рис. 135). Борьба за существование приводит к тому, что часть особей погибает, не оставляя потомства, а выживают лишь наиболее приспособленные к данным условиям особи (рис. 136). *Выживание, или «переживание» наиболее приспособленных особей каждого вида было названо Ч. Дарвиным естественным отбором.*

Учение Ч. Дарвина о естественном отборе неразрывно связано с его представлениями о путях эволюционных преобразований. Основу этих

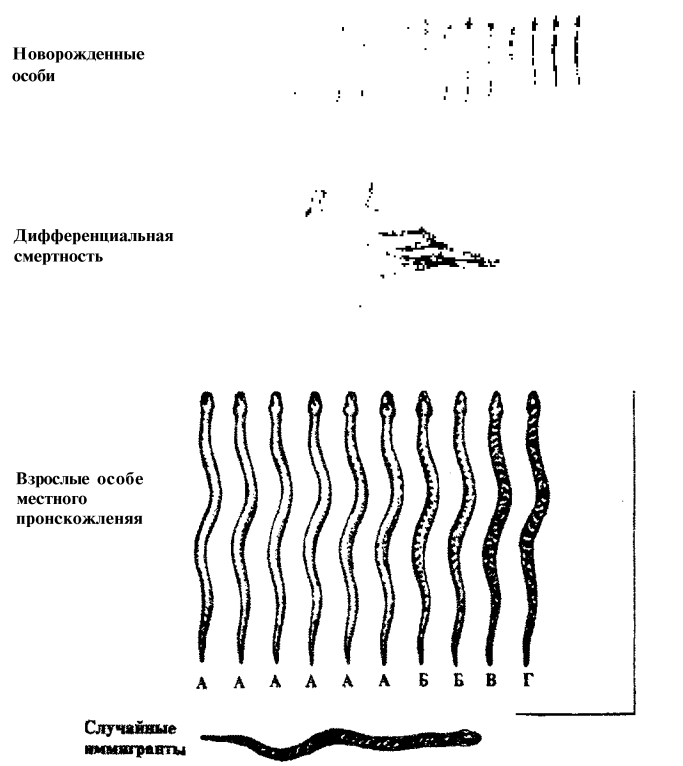


Рис. 136. Естественный отбор среди ужей (*Natrix sipedon*) оз. Эри: на светлых известковых скалах островов происходит избирательная гибель (элиминация) тёмных особей

представлений составляет мысль о **дивергенции, или расхождении признаков**. Ч.Дарвин показал, что видообразование в природе идёт дивергентным путём, путём «расхождения от общего предка» (рис. 137). Виды с небольшой изменчивостью имеют ограниченные возможности для приспособления к изменяющимся условиям среды и обречены на вымирание. Наиболее уклоняющиеся от среднего уровня формы в пределах видов с высокой изменчивостью имеют большие шансы на выживание вследствие ослабления конкуренции. В пределах ареала какого-либо вида условия не везде одинаковы. Это становится причиной различного направления (вектора) отбора в разных условиях обитания вида (рис. 138). Так, например, возник-

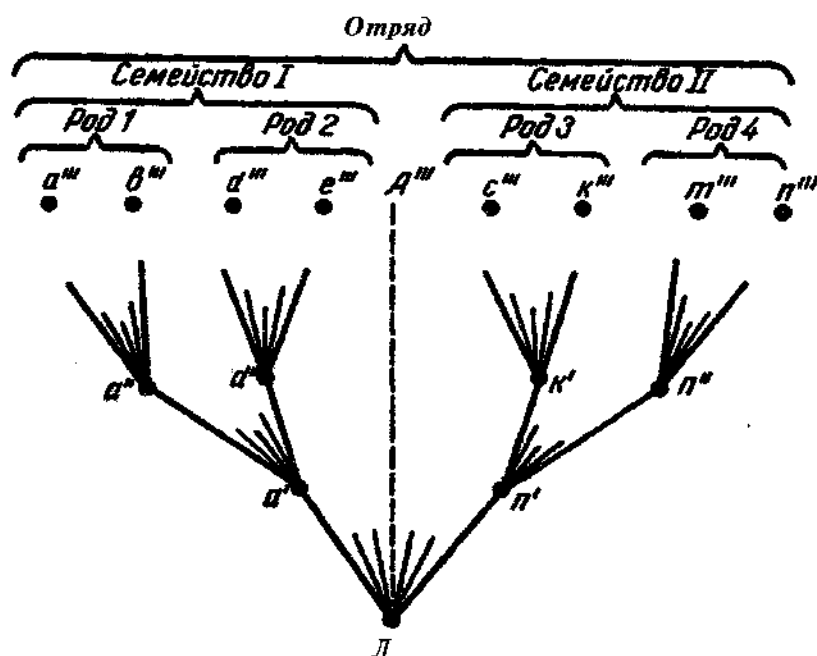


Рис. 137. Схема дивергенции по Ч. Дарвину

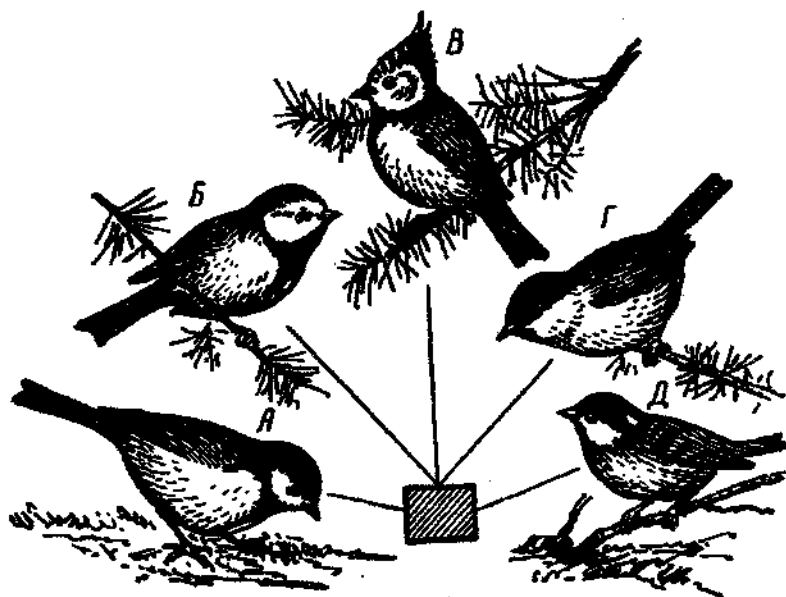


Рис. 138. Дивергенция в роде синиц:

заштрихованный четырехугольник обозначает вымершего предка — родоначальника рода современных синиц; А — большая синица, Б — лазаревка, В — хохлатая синица, Г — гаичка, Д — московская синица

ли различные виды вьюрков на Галапагосских островах. *Принцип дивергенции лежит в основе не только видообразования. В результате всё большего расхождения признаков возникли и вышестоящие систематические группы: роды, семейства, отряды и т.д.* Принцип дивергенции впоследствии стал одним из основных в монофилетическом объяснении эволюции, т.е. эволюции из одного корня.

Ч. Дарвин дал материалистическую трактовку целесообразности. Целесообразность имеет относительный характер: строение и функции организма не могут быть целесообразными вообще; они приспособлены к тем условиям среды, где обитает организм. Если условия изменяются, то приспособления, ранее бывшие целесообразными, перестают быть таковыми. Появляются новые приспособления, а формы, которые были прежде целесообразными, вымирают. Дарвин показал, что целесообразность в природе является следствием отбора, т.е. выживания наиболее приспособленных.

Эволюционная теория Дарвина (дарвинизм) дала научное, материалистическое по своей сути решение проблем исторического развития органического мира и подорвала позиции метафизических, идеалистических (в том числе телеологических и креационистских) представлений в биологии. Все отрасли биологии получили подлинно научную методологическую основу для дальнейшего развития. Эволюционное учение Ч. Дарвина отнесено к числу трёх великих открытий естествознания XIX века, наряду с законом сохранения и превращения энергии и клеточной теорией.

Однако классический дарвинизм в основном из-за объективных причин оставил нерешёнными такие вопросы, как сущность наследственности, механизм возникновения наследственной и ненаследственной изменчивости и их эволюционная роль, сущность и структура биологического вида. Поэтому не удивительно, что хотя в лице передовых естествоиспытателей, таких как Т. Гексли (Англия), А. Грей (США), Э.Геккель (Германия), К.А. Тимирязев, теория Дарвина нашла горячую поддержку, тем не менее предпринимались попытки пересмотреть концепции дарвинизма.

Так, представитель неоламаркизма К. Негели (1817-1891) считал, что естественный отбор не обеспечивает всех результатов эволюции - морфологические признаки зависят от способности организмов самосовершенствоваться. Голландский ботаник Г. де Фриз (1848-1935) пытался объяснить эволюцию протеканием одних лишь мутаций, не оставив места действию естественного отбора.

Мутационная теория Г. де Фриза и менделизм вначале были восприняты как учения, целиком заменяющие дарвинизм. Наступил глубокий кризис дарвинизма, преодолеть который удалось авторам синтетической (современной) теории эволюции в 20-40-х годах XX века.

10.4. Характеристика современного периода синтеза дарвинизма и генетики. Современная (синтетическая) теория эволюции

Благодаря работам Дж. Холдейна, С.С. Четверикова, Р.Фишера и С. Райта *в 20-30-х годах XX века произошёл синтез дарвинизма и генетики (первый этап развития современной, или синтетической теории эволюции)*. На этой основе началось становление так называемой «синтетической» теории эволюции (Ф.Г. Добржанский, Дж. Холдейн, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Б. Ренш, Дж. Хаксли, Э. Майр, И.И. Шмальгаузен, Дж. Симпсон и многие др.). *Второй этап развития синтетической теории эволюции приходится на 30-40-е годы XX века, когда синтетическая теория эволюции развивается и совершенствуется на основе успехов экологии, и осуществляется новый этап синтеза достижений генетики, экологии и дарвинизма.* Современная теория эволюции названа «синтетической» Дж. Хаксли.

Первый шаг к сближению генетики с дарвинизмом сделал С.С. Четвериков (1880-1959). Он показал, что природные популяции дрозофилы (*Drosophila melanogaster*) достаточно насыщены разнообразными рецессивными мутациями и, несмотря на это, с помощью отбора продолжают включать в свой генофонд новые рецессивные мутантные аллели. Это открытие позволило снять существенное возражение дарвинизму - тезис о «нехватке материала» для естественного отбора.

В 1927 году отечественный биолог *Ю.А. Филипченко (1882-1930) предложил разделить эволюцию на микроэволюцию, т.е. дивергенцию от популяционного до видового уровня, и макроэволюцию, дивергенцию на надвидовых уровнях.* Это разделение оказалось полезным, хотя сам Ю.А. Филипченко считал, что мутации, их комбинации и отбор могут объяснить лишь микроэволюцию, а макроэволюция определяется какими-то другими процессами. Классические работы англичанина Р.А. Фишера (1890-1962) «Генетическая теория естественного отбора» (1930) и американца С. Райта (1889-1982) «Эволюция в менделевских популяциях» (1931) успешно продолжили синтез генетики и дарвинизма.

Синтетическая теория эволюции выдвинула представление о популяции как элементарной единице эволюционного процесса. В этом она отличается от предшествующих теорий, признававших элементарной единицей эволюции особь или даже независимую часть особи (признак, по

Сергей Сергеевич
Четвериков (1880-1959)

Вейсману). В других отношениях синтетическая теория эволюции (СТЭ) являлась непосредственным продолжением и развитием теории Ч. Дарвина.

В 1984 году *Н.Н. Воронцов* обобщил все достижения синтетической (современной) теории эволюции в 11 положений (постулатов).

1. Материалом для эволюции служат, как правило, очень мелкие, однако дискретные изменения наследственности – мутации. Мутационная изменчивость, которая носит случайный характер, составляет материал для естественного отбора.

2. Ведущим движущим фактором эволюции является естественный отбор, основанный на отборе случайных и мелких мутаций.

3. Элементарная (наименьшая) единица эволюции – популяция.

4. Эволюция носит в основном дивергентный характер: один таксон (систематическая группа) может стать предком нескольких дочерних таксонов, однако каждый вид происходит от единственного предкового вида, единственной предковой популяции.

5. Эволюция носит постепенный и длительный характер. Видообразование представляет собой поэтапную смену одной временной популяции чередой последующих временных популяций.

6. Вид состоит из множества соподчинённых, морфологически изолированных единиц – подвидов, популяций (эта концепция получила название концепции широко политипического вида).

7. Обмен аллелями, «поток генов» возможны лишь внутри вида. Если мутация имеет положительную селективную ценность на территории всего ареала вида, то она может распространиться по всем его популяциям и подвидам. Следовательно, **вид является генетически целостной и замкнутой системой.**

8. Поскольку основным критерием вида является его репродуктивная (генетическая) изоляция, то, естественно, что этот критерий неприменим к формам без полового процесса, например, к агамным и партеногенетическим организмам (из-за этого СТЭ оставила вне видового статуса огромное множество прокариот, низших эукариот, не имеющих полового процесса). Репродуктивный критерий вида неприменим также для видов во времени, поэтому использование этого критерия заставляет отказаться от понятия вида в палеонтологии.

9. Макроэволюция, или эволюция выше вида (надвидовая эволюция), **идёт лишь путём микроэволюции,** так как не существует закономерностей макроэволюции, отличающихся от микроэволюционных.

10. Каждая систематическая группа (вид, род и т.д.) **должна иметь единственный корень (монофилетическое происхождение).** Это обязательное условие для существования единой систематической группы (таксона). Ведь эволюционная систематика строит свою классификацию, исходя не из сходства организмов, а из их родства. Согласно четвёртому

постулату, родственны только те группы, которые идут от одной эволюционной ветви. Если у таксона обнаруживаются две разные предковые ветви, его, вероятнее всего, следует разделить.

11. Из всех упомянутых постулатов следует, что *эволюция непредсказуема*; она не направлена к некой конечной цели, т.е. носит нефиналистический характер.

Авторы синтетической теории эволюции заменили понятие «движущие силы» понятием «факторы» эволюции. При этом описаны новые факторы эволюции - изоляция, популяционные волны, дрейф генов. Наряду с этим синтетической теорией эволюции не рассматриваются отдельно в качестве самостоятельных факторов «наследственность» и «борьба за существование». Так как исходный материал для действия других эволюционных факторов составляет только наследственная изменчивость, то она и рассматривается в качестве соответствующего фактора, как бы объединяющего две дарвиновские «движущие силы»: наследственность и изменчивость. Поскольку естественный отбор предполагает конкуренцию организмов, то «естественный отбор» как фактор эволюции ассимилировал (органически включил в себя) и то, что Ч. Дарвин подразумевал под «борьбой за существование».

Следовательно, основными факторами эволюции в настоящее время рассматриваются:

- наследственная (мутационная) изменчивость, включая дрейф генов;
- изоляция;
- популяционные волны, или «волны жизни»;
- естественный отбор.

В применении к микроэволюционному процессу (процессу, протекающему в популяциях, начинающемуся с перестройки генофонда популяции и заканчивающемуся образованием нового вида) эти же факторы эволюции получили название элементарных эволюционных факторов (факторов микроэволюции).

Наряду с описанием факторов эволюции, значительным достижением синтетической теории эволюции является обоснование утверждения, что в основе всех эволюционных процессов лежит видообразование, а биологический вид является реально существующей группой особей в природе, качественным этапом эволюции.

10.5. Биологический вид - реально существующая группа особей в природе

Согласно синтетической теории эволюции вид - это совокупность особей, которые:

- свободно скрещиваются между собой с образованием плодотворного потомства;

- *изолированы от других групп особей практически полным отсутствием переходных форм;*
- *характеризуются сходством морфологических, физиологических, биохимических, экологических, этологических (поведенческих) и др. признаков;*
- *населяют определенную территорию, именуемую ареалом.*

В этом определении указаны **основные критерии вида: генетический, морфологический, физиологический, биохимический, экологический, этологический, географический.**

Необходимо отметить, что строгое и общепринятое определение вида до настоящего времени не разработано. Приведённая выше наиболее распространённая формулировка вида не может быть применена к агамным, самооплодотворяющимся и строго партеногенетическим организмам. В таких случаях вид выделяют на основе сходства в группе организмов фенотипа, общности ареала, близости генотипов по происхождению.

Вид как группа особей существует реально. Важнейшее условие существования вида - половой процесс, в частности, потенциально ничем не ограниченное скрещивание особей одного вида друг с другом и, как следствие, свободный обмен генами между особями одного и того же вида. Такое свободное скрещивание особей одного вида в пределах ареала называется панмиксией. Наиболее высокая степень панмиксии характерна для участков ареала с более плотной концентрацией особей.

Особь вида, заселяющие участки ареала более плотно и характеризующиеся более высоким уровнем панмиксии между собой, чем с особями смежных участков ареала, называются популяцией. Популяция характеризуется общей численностью особей, плотностью (числом особей на единице площади), характером пространственного распределения особей, а также упорядоченностью структуры.

Весь объём генетической информации (совокупность всех разнообразных генов), которым располагает вид на определённом этапе своего существования, называется генофондом (аллелофондом) вида. Генофонд вида складывается из генофондов всех популяций, которые он включает на данном этапе своего существования (рис. 139).

Генофонд вида, по сути, распадается на генофонды популяций, каждый из которых отличается собственным направлением изменчивости. Это обусловлено тем, что уровень панмиксии в популяциях выше, чем в пределах всего видового ареала. Тем не менее *возможность миграции особей из одной популяции в другую ограничивает накопление различий в пределах популяции и способствует поддержанию единой структуры вида со свойственным ему единым генофондом.*

Промежуточной структурной группой между популяциями и видом могут быть подвиды, или географические расы. *Подвид - совокупность гео-*

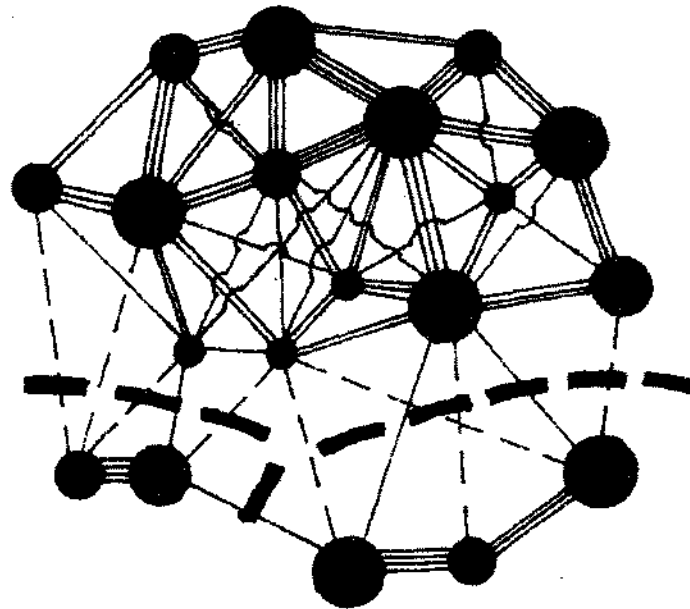


Рис. 139. *Схема интеграции генофондов отдельных популяций в единый генофонд вида.*

Кружками показаны популяции, линии изображают циркуляцию генов между ними, пунктир - возникающая изоляция части популяций

графически (реже экологически) обособленных популяций вида, в которых большинство (более 75%) особей отличаются одним или несколькими морфологическими признаками от особей других популяций того же вида.

10.6. Макро- и микроэволюция. Характеристика их результатов

В современном смысле термин «микроэволюция» введен в 1938 году Н.В. Тимофеевым-Ресовским (1900-1981), хотя ранее Ю.А. Филипченко (1927) предложил этот термин для принципиального разграничения явлений эволюции мелкого и крупного масштаба.

Микроэволюция - это совокупность эволюционных процессов, протекающих в популяциях вида, приводящих к изменениям генофондов этих популяций и образованию новых видов. Микроэволюция происходит на основе мутационной изменчивости под контролем естественного отбора. Мутации - единственный источник появления новых признаков. Естественный отбор - единственный творческий фактор микроэволюции, направляющий элементарные эволюционные изменения по пути формирования адаптации организмов к изменяющимся условиям внешней среды.

Микроэволюция ведёт либо к изменению всего генофонда биологического вида как целого (филетическая эволюция), либо, при изоляции каких-либо популяций, к их обособлению от родительского вида в качестве новых форм - подвида (географической расы), а затем и вида. *Филетическая эволюция* - эволюция группы организмов, характеризующаяся прогрессирующим приспособлением особей последовательных поколений под действием отбора. Термин предложен Дж. Симпсоном (1944). При филетической эволюции генофонд данного вида изменяется как целое, без дивергенции (и без обособления дочерних видов). *В результате филетической эволюции возникает единственная неветвящаяся филетическая линия в виде непрерывного ряда последовательных во времени групп (популяций, видов), каждая из которых является единственным потомком предшествующей группы и предком последующей группы организмов.*

Макроэволюция - это эволюционные преобразования, ведущие к формированию таксонов надвидового ранга (род, семейство, отряд и т.д.). Термин введён Ю.А. Филипченко (1927); вслед за ним некоторые учёные полагали, что макроэволюция - качественно особый процесс. Однако, согласно представлениям большинства современных эволюционистов, *макроэволюция не имеет специфических механизмов и осуществляется только посредством процессов микроэволюции, являясь их интегрированным выражением. Накапливаясь, микроэволюционные процессы получают внешнее выражение в макроэволюционных явлениях.*

Макроэволюция представляет собой как бы обобщённую картину эволюционных изменений, наблюдаемую в широкой исторической перспективе. Поэтому только на уровне макроэволюции обнаруживаются общие тенденции, направления и закономерности эволюции органического мира, которые не поддаются наблюдению на уровне микроэволюции.

В 1944 году Дж. Г. Симпсон ввёл термин «мегаэволюция». *Мегаэволюция* - совокупность эволюционных процессов, ведущих к формированию наиболее крупных систематических групп (классов, типов). Однако в основе мегаэволюции и макроэволюции лежат одни и те же эволюционные процессы, свойственные микроэволюции (детальному их рассмотрению будет посвящена следующая глава). Это можно рассматривать ещё одним подтверждением условности выделения понятий «микроэволюция» и «макроэволюция», так как последняя, в свою очередь, может быть разделена на макроэволюцию и мегаэволюцию. *Эволюция является единым и непрерывным процессом, обуславливаемым одними и теми же факторами - «факторами эволюции». Выделяемые в этом процессе различные по продолжительности временные отрезки (микро-, макроэволюция, или микро-, макро-, мегаэволюция) носят условный характер и различаются только*

результатами:

- *микроэволюция* заканчивается образованием вида;
- *макроэволюция* ведёт к образованию таких надвидовых систематических групп, как род, семейство, отряд;
- *мегаэволюция* приводит к возникновению наиболее крупных систематических групп (класс, тип).

ГЛАВА 11. ПОПУЛЯЦИЯ - ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЕДИНИЦА ЭВОЛЮЦИИ. ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

11.1. Популяция - элементарная единица эволюции.

Содержательное и математическое выражение закона Харди-Вайнберга. Понятие о первичном эволюционном явлении

Особи одного и того же вида заселяют ареал неравномерно: отмечаются участки с более и менее плотным заселением. В более плотно заселённых участках свободное скрещивание между его особями (панмиксия) характеризуется более высоким уровнем, чем между особями разных плотно заселённых участков, разделённых зонами менее плотного заселения. *Особи вида, заселяющие участки ареала более плотно, характеризующиеся более высоким уровнем панмиксии (а следовательно, и общим генофондом), называются популяцией.* Термин «популяция» введён в 1903 году датским генетиком В. Иогансеном (1857-1927).

Популяции по отношению к «своему» виду представляют группы особей, потенциально способные к скрещиванию, но в реальной обстановке изолированные друг от друга в продолжение нескольких поколений. Изоляция возникает в силу неоднородности условий на обширном ареале расселения вида. Отдельные популяции приспосабливаются к конкретным, более однородным условиям и приобретают некоторые отличия от соседних групп, в результате чего в пределах ареала вида образуется сложная совокупность групп организмов - популяций.

Каждая популяция характеризуется величиной занимаемой территории (ареала), численностью, плотностью (числом особей на данной территории), характером пространственного распределения особей, возрастной и половой структурой (соотношением особей разного пола и возраста), генетической структурой (соотношением особей с разными генотипами).

Численность особей в различных популяциях варьирует. Динамика численности определяется соотношением показателей рождаемости и смертности особей, а также их иммиграции и эмиграции. Любой популяции *свойственна способность к экспоненциальному росту* (вероятно, в геометрической прогрессии), но в силу всегда возникающей нехватки природных ресурсов, а также неблагоприятных изменений во внешней среде экспоненциальный рост или прекращается внезапно, сменяясь падением численности, или же (что бывает чаще) тормозится постепенно, по мере увеличения численности. У большинства видов численность популяции различна, но более или менее постоянна. Так, численность популяции земля-

ной улитки (*Succinea nemoralis*) оценивалась в Подмоскowie в 1000 особей. В других популяциях (полёвки, лемминги, некоторые насекомые) она подвержена значительным колебаниям.

Вспышки численности животных могут сопровождаться миграциями (перелёты саранчи, переходы многих видов копытных). Динамика численности природных популяций определяется как абиотическими (климатическими), так и биотическими факторами (пресс хищников и паразитов, внутривидовая и межвидовая конкуренция за жизненно важные ресурсы и т.п.).

Совокупность аллельных генов (аллелей), образующих генотипы особей популяции, составляет генофонд популяции. Генофонд природной популяции характеризуется: 1) **генетическим разнообразием** (в популяции одновременно имеются различные аллели отдельных генов); 2) **генетическим единством**: обеспечивается высоким уровнем панмиксии (случайного скрещивания), благодаря которому поддерживается единый общий генофонд популяции, отличающийся от генофондов других популяций; 3) **динамическим равновесием доли особей с разными генотипами. Это равновесие описывается основным законом популяционной генетики - законом (правилом) Харди-Вайнберга**, установленным в 1908 году независимо друг от друга английским математиком Г. Харди (1877-1947) и немецким врачом-генетиком В. Вайнбергом (1862-1937). Этот закон имеет фундаментальное значение для популяционной генетики, поскольку выражает проявление менделеевских закономерностей наследования на популяционном уровне.

Его содержательное выражение заключается в следующем: в бесконечно большой популяции свободно скрещивающихся особей при отсутствии мутаций, избирательной миграции организмов и давления естественного отбора первоначальные частоты аллелей остаются постоянными из поколения в поколение.

Математическое выражение закона: если имеются два аллеля (A , a), с частотами (соответственно) - p и q , то частоты трёх возможных генотипов (AA , Aa , aa) выражаются уравнением:

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$$

A	a	AA	Aa	aa
-----	-----	------	------	------

Соотношение доминантных гомозигот (AA), гетерозигот (Aa) и рецессивных гомозигот (aa) в ряду поколений популяции остаётся постоянным (рис. 140).

Закон Харди-Вайнберга характеризует состояние равновесия панмиктической популяции достаточно большого размера при относительном по-

		Гаметы самки	
		A p = 0,7	a q = 0,3
Г а м е т ы с а	A p _* = 0,7	AA p₂ = 0,49	Aa = 0,21
	a q = 0,3	Aa pq = 0,21	aa q¹ = 0,09

Рис. 140. Геометрическое представление взаимосвязи между частотами аллелей и частотами генотипов в соответствии с законом Харди-Вайнберга

стоянстве внешних условий. Однако в природе такое практически не встречается. Поэтому закон Харди-Вайнберга применим, по сути, к некоей идеализированной популяции, генофонд которой не изменяется в ряду поколений, названной менделеевской или просто идеальной популяцией. Закон Харди-Вайнберга рассматривается как простейшая модель, исходная основа для последующих более сложных популяционно-генетических построений и моделей (рис. 141).

В современной биологии популяция рассматривается как элементарная единица процесса микроэволюции, способная реагировать на изменения среды перестройкой своего генофонда. Любая перестройка генофонда популяции (изменение частот аллелей) в ряду её поколений называется первичным, или элементарным эволюционным явлением. Процессы и явления природы, обуславливающие перестройку генофонда популяции (мутации, популяционные волны, изоляция, естественный отбор), получили название элементарных эволюционных факторов.

Минимальная группа особей одного вида, для которой характерен элементарный эволюционный процесс (перестройка генофонда в ряду поколений), называется элементарной единицей эволюции.

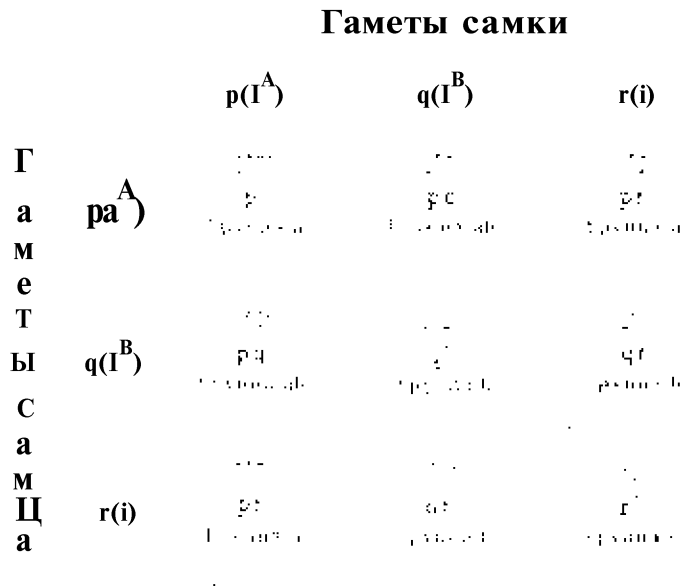
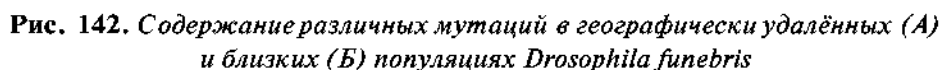


Рис. 141. Геометрическое представление взаимосвязи между частотами аллелей и частотами генотипов для генов, определяющих системы групп крови ABO

В рамках вида популяции - генетически открытые группировки особей. Межпопуляционные миграции особей препятствуют углублению различий генофонда популяций и способствуют объединению генофондов популяций в единый общий генофонд вида. Тем не менее в случае изоляции популяции (например, географической) минимальные отличия этой популяции могут нарастать (рис. 142) и после очень длительного периода привести к репродуктивной (генетической) изоляции, т.е. появлению нового вида. Таким образом, *в эволюционный процесс вступает популяция - элементарная единица эволюции. Итогом первого этапа эволюционного процесса является образование вида. Условный отрезок эволюционного процесса, начинающийся с перестройки в ряду поколений генофонда популяции и заканчивающийся образованием нового вида, назван микроэволюцией* Вид фиксирует результат эволюции на первом этапе (микроэволюция), делая его (из-за нескрещиваемости особей разных видов) доступным для наблюдения. Поэтому **биологический вид рассматривается как качественным этапом эволюции.**

Поскольку все виды животных и растений представлены в природе конкретными популяциями, то понятие «популяция» является одним из центральных в биологии, а генетические, эволюционные и экологические подходы к изучению популяций объединяются в особый раздел биологии - популяционную биологию. Изучение популяций имеет, наряду с теоретиче-



11.2. Характеристика элементарных эволюционных факторов

11.2.1. Мутации

Открывший мутации в начале XX века голландский ботаник и генетик Х. Де Фриз (1848-1935) ошибочно полагал, что в результате крупных мута-

ций виды возникают сразу (скачкообразно), без естественного отбора. Однако дальнейшие исследования показали, что большинство крупных мутаций вредны. Поэтому многие учёные начали склоняться к тому, что мутации не могут служить материалом для эволюции.

Лишь в 20-х гг. XX века отечественные учёные С.С. Четвериков (1880-1956) и П.И. Шмальгаузен (1884-1963) обосновали роль мутаций в эволюции. Было установлено, что любая *природная популяция насыщена разнообразными мутациями. Последние чаще всего рецессивны и, находясь в гетерозиготном состоянии, не проявляются фенотипически. Такие мутации чаще всего и служат генетической основой эволюции.* При скрещивании гетерозиготных особей эти мутации могут переходить у потомков в гомозиготное состояние и проявляться в фенотипе. Из поколения в поколение сохраняются особи с полезными мутациями, которые поддерживаются естественным отбором. Вредные мутации накапливаются в популяции в скрытом виде, создавая резерв изменчивости, что ведёт к изменению генофонда популяции. *Резерв наследственной изменчивости увеличивается в результате перекрестивания аллельных генов (комбинативной изменчивости).*

Мутацию определяют как возникновение наследуемого изменения; в широком смысле это понятие приложим© как к отдельным генам, так и к целым хромосомам. Причинами индуцированных мутаций могут являться естественные и искусственные мутагенные факторы (рис. 143). *В результате мутации возникают мутантный ген или мутантная хромосома, дающие начало мутантному признаку.* Генные мутации могут возникнуть в любой момент, но их появление более вероятно в делящейся, а не в «покоящейся» клетке; при гаметогенезе появление мутаций наиболее вероятно во время мейоза. *В генетическом отношении важны именно те мутации, которые возникают при гаметогенезе.* Мутантный ген воспроизводится с высокой точностью до тех пор, пока он не изменится в результате новой мутации. ***В результате мутаций формируется элементарный эволюционный материал. Он используется далее в ходе эволюции как исходная основа для действия других элементарных эволюционных факторов.***

И.И. Шмальгаузен пришёл к выводу, что практически любые мутации, нарушая нормальную сбалансированность процессов и функций в организме, вредны для организма, неблагоприятно влияют на фенотип. Поэтому поддерживаются отбором лишь их гетерозиготные состояния, благодаря чему рецессивные аллели могут накапливаться в популяции и «подгоняться» в ряду её поколений к старому генному комплексу. Очень редко возникают мутации, улучшающие фенотип, повышая его приспособленность к условиям среды. Однако именно они дают основной материал для естественного отбора.

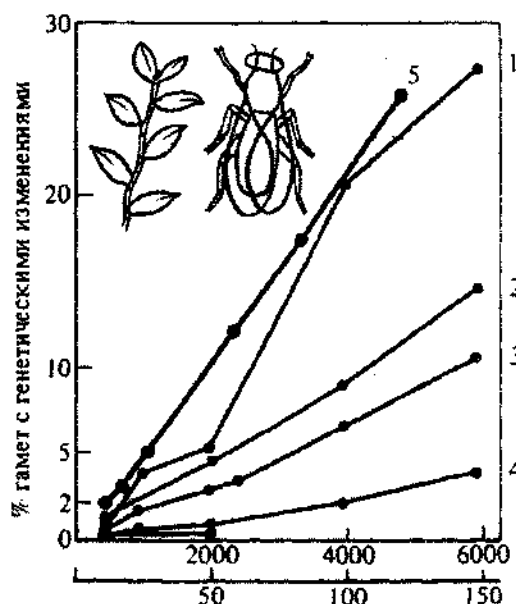


Рис. 143. Повышение частоты мутаций под воздействием радиации (зависимость частоты разных типов мутаций дрозофилы и традесканции от дозы радиации).

1 - частота хромосомных перестроек; 2 - частота рецессивных деталей, сцепленных с полом; 3 - частота тех же мутаций, свободных от хромосомных перестроек; 4 - частота тех же мутаций, связанных с хромосомными перестройками; 5 - число делений у традесканции (в диапазоне доз от 0 до 50 рентген)

Мутационный процесс протекает в целом очень медленно и, соответственно, обуславливает медленную перестройку генетической структуры популяции. Наряду с мутациями на генетическую структуру популяции оказывают влияние другие процессы, в том числе дрейф генов (рис. 144). **Дрейф генов** - это изменение частоты генов в популяции в ряду поколений под действием случайных (стохастических) факторов. Он приводит, как правило, к снижению наследственной изменчивости популяций. Термин «дрейф генов» введён в 40-х годах XX века американским генетиком С. Райтом (1889-1982). Независимо от него Д.Д. Ромашов (1899-1963) и Н.П. Дубинин (1907-1998) описали это явление под названием «генетико-автоматический процесс». Дрейф генов проявляется наиболее отчётливо при резком сокращении численности популяции в результате стихийных бедствий (лесной пожар, наводнение), массового распространения вредителей и т.д.

Характерная особенность динамики генотипической структуры популяции под влиянием дрейфа генов заключается в:

а) усилении процесса гомозиготизации организмов, который нарастает с уменьшением численности популяции. Это нарастание обусловлено тем, что в популяциях ограниченного размера увеличивается частота близкородственных скрещиваний. Маловероятно, но тем не менее возможно, что некоторые из выщепившихся гомозиготных форм окажутся в новых условиях среды приспособительно ценными и смогут выжить, а не устраниться (элиминироваться) отбором;

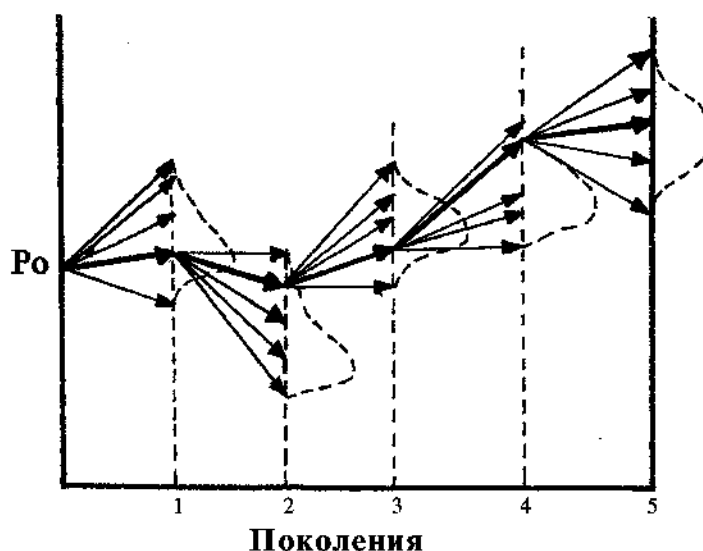


Рис. 144. Изменение частоты аллеля в ряду поколений под действием дрейфа генов. Распределения и тонкие стрелки указывают возможный спектр изменений частоты аллеля. Толстые стрелки — реализованная динамика дрейфа в отдельной линии

б) потере популяцией некоторых аллелей и закреплении других, что особенно проявляется при значительном размахе колебаний численности в последовательных поколениях.

Вторым явлением, ускоряющим перестройку генофондов популяций, является **миграция (поток) генов**, возникающая при перемещении особей из одной популяции в другую и скрещивании с представителями последней. Если у пришельцев исходные частоты аллелей другие, чем у старожилов, то частоты аллелей во второй популяции могут измениться. Перемещение особей из популяции-донора в популяцию-реципиент приводит к изменению частот аллелей в обеих популяциях.

11.2.2. Популяционные волны

Популяционные волны, или «**волны жизни**», по С.С. Четверикову (1905), — это колебания численности особей в природных популяциях. Они свойственны всем видам животных, растений и микроорганизмов. Популяционные волны могут быть **сезонными (периодическими)**, генетически обусловленными и **несезонными (аперiodическими)**, обусловленными воздействием на популяцию непосредственно различных биотических и абиотических факторов. Так, увеличение кормовых ресурсов — раститель-

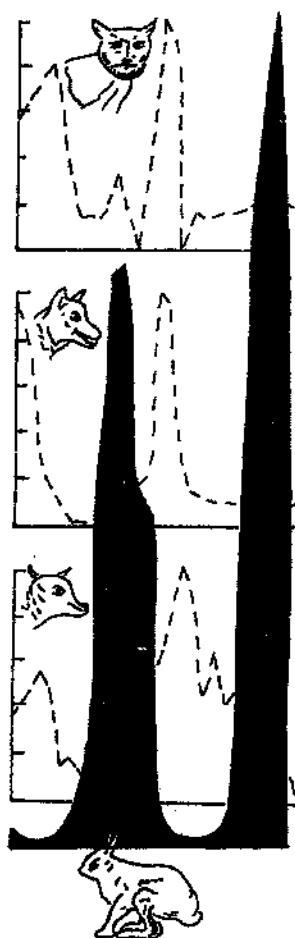


Рис. 145. Популяционные волны (динамика численности зайцев и хищников)

ности приводит к увеличению численности грызунов (например, леммингов), что, в свою очередь, через некоторое время приводит к увеличению численности хищников (лисиц, песцов). Последнее ведёт к истреблению жертвы (грызунов) и уменьшению кормовых ресурсов для хищников и в конечном итоге к уменьшению численности хищников (рис. 145). В XIX - XX веках отдельные «вспышки» численности организмов отмечались в популяциях кроликов в Австралии, домовых воробьев в Северной Америке, саранчи в Азиатско-Африканском регионе и т.п. После холодной зимы численность кроликов на одном из островов вблизи побережья Англии уменьшилась в 100 раз (с 10000 до 100 особей). Поэтому волны жизни опасны для выживания малочисленных популяций.

Эволюционное значение популяционных волн сводится к случайным изменениям концентрации и частоты различных аллелей и генотипов, содержащихся в популяции. Изменение генофонда популяции происходит:

а) на подъёме (рис. 146) популяционной волны (при возрастании численности популяции): усиливающиеся межпопуляционные миграции или же слияние ранее разобщённых популяций при резком увеличении их численности приводят к изменению генофонда популяции;

б) на гребне (рис. 146) популяционной волны (при наибольшей численности популяции): с возрастанием конкуренции возможно выселение особей за пределы ареала вида, где они испытывают действие новых (нетипичных) условий, которые могут существенно повлиять на частоту определённых аллелей;

в) на спаде (рис. 146) популяционной волны (при уменьшении численности) могут быть потеряны редкие (малочисленные) аллели или же, наоборот, при случайном сохранении редкого аллеля его концентрация (частота) в генофонде малочисленной популяции неминуемо возрастает. Популяционные волны, изменяя генофонды популяций, действуют на них, как и мутационный процесс, ненаправленно.

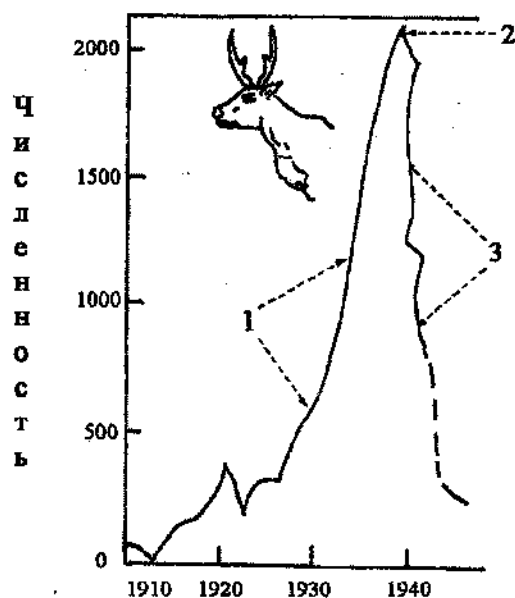


Рис. 146. Динамика численности оленя на острове Прибылон.

1 — «подъём»; 2 — «гребень» (пик); 3 — «спад» популяционной волны (численности особей)

11.2.3. Изоляция

Изоляция — это ограничение или полное исключение свободного скрещивания (панмиксии) между особями одного вида. Изоляция приводит к увеличению доли близкородственных скрещиваний, гомозиготизации и усилению изменения генетической структуры популяции под воздействием комбинативной изменчивости и популяционных волн. Различают географическую и репродуктивную (биологическую) изоляцию.

Географическая изоляция заключается в обособлении определённой популяции от другой популяции каким-либо непреодолимым или труднопреодолимым географическим барьером. Такая изоляция (разобщение популяций в пространстве) может возникнуть в результате изменения физико-географических условий в пределах ареала вида или при расселении групп особей за прежние пределы ареала, где они могут закрепиться в качестве «групп-основателей» (популяций-основателей) из-за особенно благоприятных для этой группы условий среды. Географической изоляции способствует неподвижный или малоподвижный образ жизни.

В результате географической изоляции образовались новые виды в озёрах (эндемичные виды ресничных червей, бокоплавов и рыб Байкала). Особый случай географической изоляции отмечен на острове Оаху (Гавайские острова): в 25 долинах обитает 25 видов моллюска рода *Achatinella*; долины изолированы лишёнными растительности и раскаляемыми солнцем

скалами, которые представляют, по сути, непреодолимое препятствие для сухопутных, медленно передвигающихся растительноядных моллюсков.

Биологическая (репродуктивная) изоляция характеризуется нескрещиваемостью совместно обитающих организмов одного вида. Выделяют несколько форм биологической изоляции:

а) этологическая изоляция, в основе которой лежат различия поведения, например, различия нюансов ухаживания самцов за самками или пения (серые вороны крымской и северо-украинской популяций различаются брачной песней);

б) экологическая изоляция имеет место в том случае, когда особи одного вида предпочитают разные местообитания в пределах ареала, обусловленные, например, различиями состава пищи. Так, на территории Молдавии обитают две несмешивающиеся популяции мышей – желтогорлая лесная мышь и степная мышь. Фактором их разделения служит состав пищи. Степные мыши приобрели после разобщения с популяцией желтогорлых лесных мышей ряд особенностей фенотипа: они мельче и имеют, в сравнении с лесными мышами, иную форму черепа. Длительная экологическая изоляция способствует дивергенции популяций вплоть до образования новых видов;

в) сезонная (временная) изоляция обуславливается, например, различными временными периодами размножения (сезонные расы, различающиеся сроками икрометания, описаны у лососевых, осетровых и карповых рыб);

г) морфологическая (или морфофизиологическая) изоляция основывается на различиях в размерах, пропорциях и структуре организмов и отдельных органов. Так, подвиды шеглов (седоголовый и черноголовый) имеют отчётливо выраженные отметины соответствующего цвета в оперении головы;

д) генетическая изоляция, в основе которой могут лежать несовместимость половых клеток (из-за различий генетической информации), гибель зигот, стерильность или малая жизнеспособность гибридов. К генетической изоляции приводят полиплоидия или хромосомные мутации гамет мутантов. У плодовых мушек дрозофил наблюдаются, например, хромосомные перестройки, обуславливающие их генетическую изоляцию. При скрещивании серой и чёрной ворон гибриды характеризуются сниженной жизнеспособностью, благодаря чему серая и чёрная вороны изолированы в Европе (рис. 147). *Генетическая изоляция может начинать процесс дивергенции популяций или, наоборот, может завершать его видообразованием.*

Биологической (репродуктивной) изоляции часто предшествует географическая изоляция.

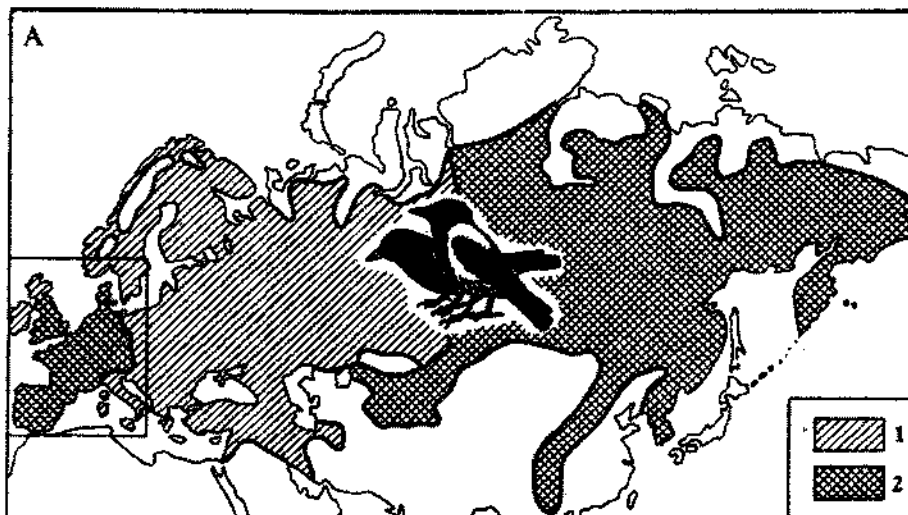


Рис. 147. Пример изоляции посредством гибридизации: соприкосновение серой (1, *Corvus cor ax*) и чёрной (2, *C. corone*) ворон

А - общий ареал; Б - фрагмент ареала с изображением зоны гибридизации. Гибриды оказываются менее жизнеспособными по сравнению с родительскими формами. Судя по неодинаковой ширине гибридной зоны и некоторому колебанию ширины зоны в разные годы, относительная жизнеспособность гибридов различная в разных поколениях и частях ареала



11.2.4. Адаптивный характер и формы естественного отбора

Естественный отбор рассматривается в качестве главного движущего фактора эволюции. *Естественный отбор - это преимущественное выживание и участие в размножении наиболее приспособленных особей каждого вида. Генетическая сущность естественного отбора заключается в дифференцированном (избирательном, неслучайном) сохранении в популяции определённых генотипов и участии их в передаче генов эле-*

дующему поколению. Естественный отбор представляет собой вероятностный процесс. Не являясь непосредственно причиной изменчивости организмов, он может воздействовать на частоту аллелей. *Естественный отбор воздействует не на отдельный фенотипический признак (и не на отдельный ген), а на определённый фенотип* (живой организм со всей совокупностью его признаков), сформировавшийся в результате взаимодействия генотипа с факторами окружающей среды.

Действие естественного отбора отчётливо обнаруживается лишь в достаточно больших популяциях (сотни и более особей), т.к. по мере сокращения их численности возрастает роль случайных факторов, уменьшающих эффективность отбора. Естественный отбор может воздействовать не только на отдельные организмы (*индивидуальный отбор*), но и на целые группировки (так называемый *групповой отбор*). *Последний может благоприятствовать сохранению таких признаков отдельных особей, которые полезны не их непосредственным обладателям, а группе в целом.* У высших животных так формируются альтруистические признаки, например, крики тревоги у птиц. Птица-сторож, издавая предупреждающий крик, обнаруживает себя, подвергая собственную жизнь опасности. Однако этим она сообщает об опасности всем другим особям группы, способствуя её успешному бегству от хищников, а следовательно, выживанию, репродуктивному и эволюционному успеху.

Естественный отбор осуществляется в природе в различных направлениях и, соответственно, приводит к разным результатам. Поэтому принято различать несколько форм естественного отбора.

11.2.4.1. Движущий отбор

Движущий отбор - одна из форм естественного отбора, благоприятствующая лишь одному направлению наследственной изменчивости и не благоприятствующая всем остальным её вариантам. Движущий отбор благоприятствует изменениям фенотипа лишь в определённом направлении (рис. 148). Его действие особенно заметно при изменении условий среды. Отбор начинает благоприятствовать выживанию только изменяющихся в определённом направлении фенотипов, уничтожая другие, не соответствующие новым условиям существования. Например, в конце XIX века в Плимуте (Великобритания) построили новый мол и отгородили часть акватории. В последней начали накапливаться известковые взвеси, которые приносились двумя речками. В результате крабы с широкой раковиной погибали, так как у них накапливалась в жабрах известь, а крабы с узкой раковиной выживали. Следовательно, в отгороженной молот части морской акватории движущий естественный отбор благоприятствовал развитию у крабов узкой раковины.

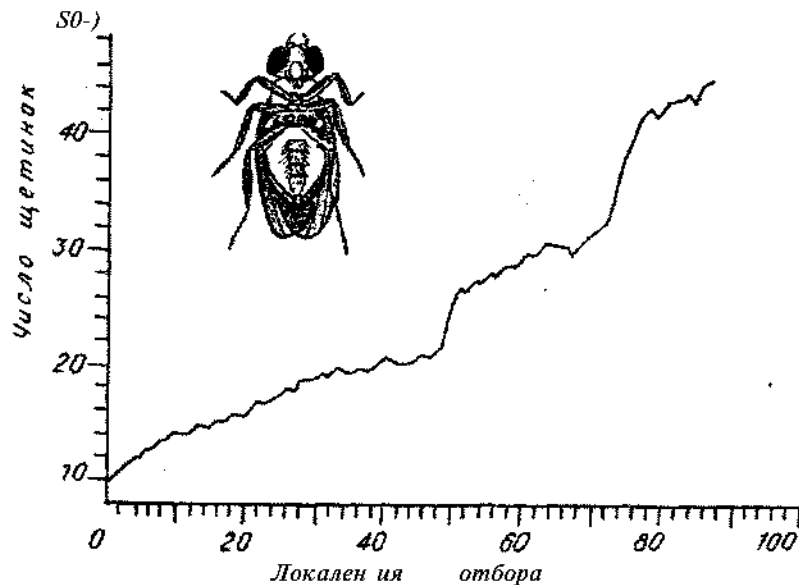


Рис. 148. Движущий отбор на увеличение числа абдоминальных щетинок у дрозофилы *Drosophila melanogaster*

В результате действия движущего отбора в генофонде популяции накапливаются и распространяются мутации, обеспечивающие изменение фенотипа в данном направлении (рис. 149). В популяции под действием движущего отбора от поколения к поколению происходит изменение признака в определённом направлении (ортоселекция), что при длительном действии движущего отбора в филогенетических рядах ошибочно трактуется как «внутренние тенденции» в эволюционных изменениях (номогенез, ортогенез).

11.2.4.2. Стабилизирующий отбор

При быстрых и частых изменениях условий внешней среды естественный отбор ведёт к расширению нормы реакции. Наоборот, у тех видов, которые обитают в условиях, длительно остающихся неизменяемыми и однотипными, широкой нормы реакции не вырабатывается. В таких случаях в силу вступает стабилизирующий отбор, на существование которого впервые обратил внимание И.И. Шмальгаузен, разработавший теорию стабилизирующего отбора, описанную в книге «Факторы эволюции» (1946).

Стабилизирующий отбор - форма естественного отбора, благоприятствующая сохранению в популяции оптимального для данных условий фенотипа (который становится преобладающим) и действующая против любых проявлений фенотипической изменчивости. Стаби-

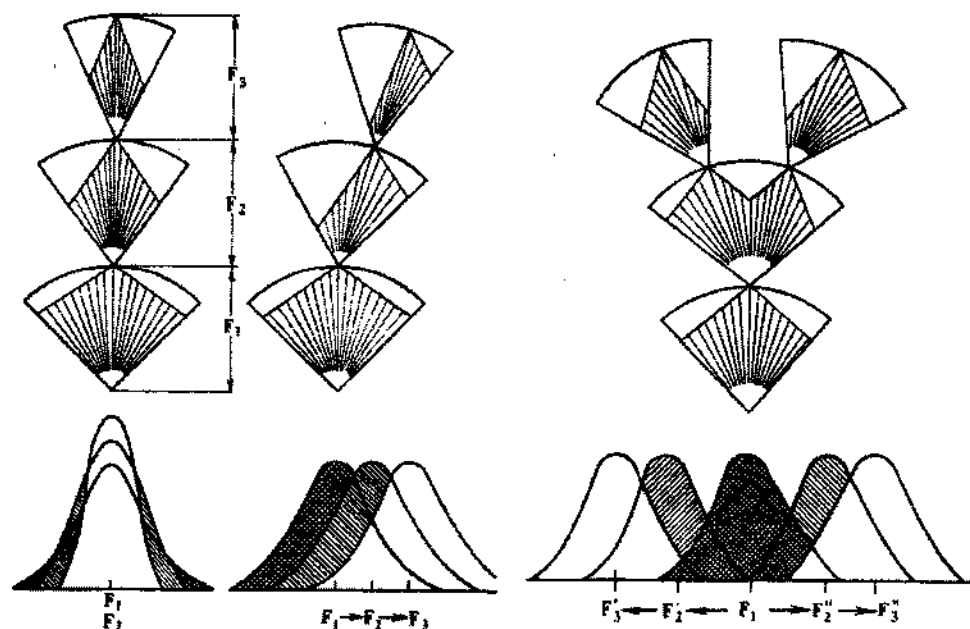


Рис. 149. Схема действия стабилизирующей (А), движущей (Б) и дизруптивной (В) форм естественного отбора.

F_n – поколения. На популяционных кривых заштрихованы элиминируемые варианты. Величина дуги при отборе внутри поколения соответствует широте нормы реакции по данному признаку

лизирующий отбор ведёт к закреплению той узкой нормы реакции, которая оказалась наиболее благоприятной при данных условиях существования.

Стабилизирующий отбор направлен на сохранение средних вариантов фенотипа (рис. 149) и ведёт к гибели в первую очередь крайних вариантов (наиболее крупных и наиболее мелких особей, самых тёмных и самых светлых и т.д.). В таких условиях мутации, уменьшающие норму реакции, оказываются более полезными, сохраняются отбором и вытесняют прежний аллельный ген, контролировавший более широкую амплитуду изменчивости. Так, в 1952 году английские учёные Карн и Пенроуз установили, что новорождённые дети с весом менее или более 3,6 кг (определённое среднее значение) характеризовались повышенной смертностью. Сохранение, начиная с ордовикского периода, в течение 320 млн лет пяти лучей в конечности позвоночных животных – результат стабилизирующего отбора, т.к. известны случаи рождения организмов с шестипалой конечностью и редукция в ходе эволюции лучей у копытных, птиц.

Стабилизирующий отбор приводит к образованию фенотипически однородной популяции организмов, включающей, тем не менее, разнородные генотипы. При длительном действии стабилизирующего отбора фенотипы некоторых видов организмов могут оставаться практически неизменными в течение, миллионов лет (так называемые персистентные формы). Тем не менее, новые мутантные аллельные гены могут накапливаться в гетерозиготном состоянии, не проявляясь в сохраняемых фенотипах. Следовательно, генофонд популяции и вида может продолжать изменяться. Поэтому предки и потомки персистентных форм могут существенно отличаться друг от друга.

11.2.4.3. Дизруптивный отбор

*Дизруптивный (разрывающий) отбор - форма естественного отбора, благоприятствующая двум или нескольким направлениям изменчивости (классам фенотипов), но не благоприятствующая промежуточному состоянию фенотипа (рис. 149). При действии дизруптивного отбора в популяции обычно возникает полиморфизм, т.е. появляется несколько отчётливо различающихся фенотипических форм. Примером дизруптивного отбора может служить индустриальный меланизм у берёзовой пяденицы (*Biston betula*). Выплавление металла с использованием углей в Англии увеличило выбросы загрязнителей атмосферы, что привело к гибели лишайников на коре деревьев и потемнению последней. В результате отдыхающая на коре днём светлая форма берёзовой пяденицы утратила приспособленность, дав начало формам с новой покровительственной окраской - серой и чёрной пяденицам (серая форма доминирует над светлой, чёрная форма доминирует над серой; скрещиваясь, они дают расщепление свойственное, моногибридному скрещиванию).*

Если разные направления дизруптивного отбора обусловлены различиями условий внешней среды в разных частях ареала данного вида, то населяющие их популяции приобретают устойчивые фенотипические и генотипические различия, имеющие приспособительное значение. При снижении возможности скрещивания между такими популяциями в результате изоляции друг от друга происходит их дальнейшая дивергенция, вплоть до обособления в качестве новых видов. Иногда дизруптивный отбор рассматривают как частный случай движущего отбора, поскольку обе формы отбора приводят в противоположность стабилизирующему отбору к изменению фенотипического облика популяций.

11.3. Видообразование и формирование адаптации

В ходе эволюции элементарные эволюционные факторы взаимодействуют, обуславливая изменения генофондов популяций в ряду их поколений. Результатом таких изменений (элементарных эволюционных процессов) является образование новых биологических видов. *Процесс возникновения новых видов из первоначально единого вида называется видообразованием.*

11.3.1. Способы видообразования

Проблема видообразования принципиально решена Ч. Дарвиным (1859) на основе его концепции дивергенции. Дивергенция происходит под влиянием естественного отбора, действующего в условиях острой внутривидовой конкуренции в пользу вариантов, наиболее уклоняющихся от исходной формы. *Согласно современным представлениям, видообразование происходит под контролем дизруптивного отбора и не требует обостренной внутривидовой конкуренции как обязательного условия.*

К настоящему времени наиболее изучен механизм *аллопатрического видообразования, связанного с пространственной изоляцией отдельных популяций данного вида.* Популяции, обитающие в различных участках ареала вида, подвергаются действию разных направлений естественного отбора, а географическая изоляция препятствует обмену генетической информацией между обособленными популяциями (рис. 150). *Микроэволюционные процессы в таких популяциях (мутации, популяционные волны, естественный отбор) приводят к дивергенции фенотипических признаков и генотипов составляющих их особей. Репродуктивная изоляция завершает процесс видообразования* (рис. 151). Результатом аллопатрического видообразования является, например, возникновение галапагосских вьюрков. Они образовались от единой формы, переселившейся с материка Южной Америки и подвергшейся в условиях географической изоляции (удалённые друг от друга острова) влиянию различных направлений естественного отбора. Спустя некоторое время их ареалы могли перекрываться, однако вьюрки вели себя уже как представители вполне сформировавшихся (репродуктивно изолированных) видов.

Симпатрическим видообразованием называется образование нового вида в пределах ареала исходного вида, в котором с самого начала решающая роль принадлежит не географической, а биологической (генетической) изоляции. Часто при симпатрическом видообразовании образуются виды-двойники, практически неразличимые внешне и имеющие перекрывающиеся ареалы.



Рис. 150. Аллопатрическое видообразование в группе австралийских мухоловок *Rachyscapula*.

Расширения и сокращения ареалов связаны с изменениями в растительности, вызванными, в свою очередь, историческими смещениями дождевых зон в разные периоды эволюции (современное распространение показано на карте 6)

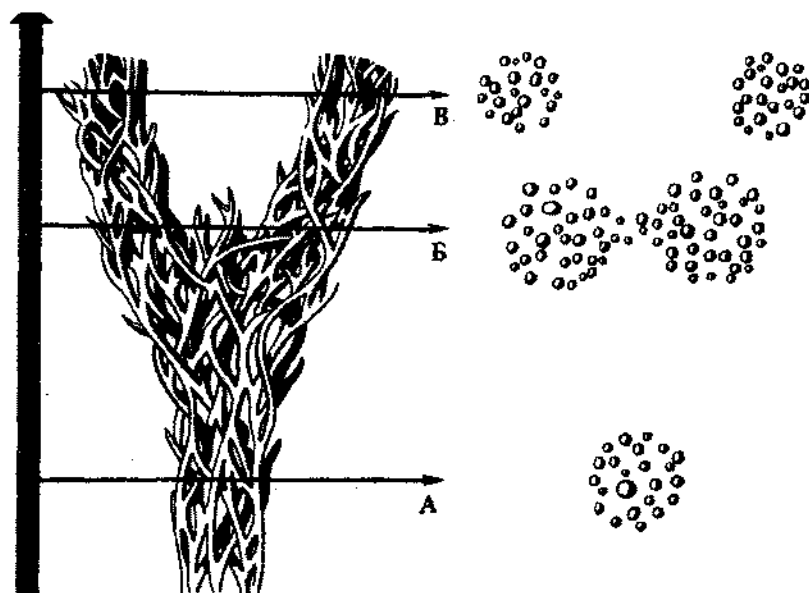


Рис. 151. Схематическое изображение расщепления исходного вида (А) на два (Б и В) во времени (отдельные переплетающиеся ветви - «менделеевские популяции»)

У растений симпатрическое видообразование происходит путём полиплоидии. Так, существуют виды пшениц с 14, 28 и 42 хромосомами. В клетках дикого хлопчатника содержится 26 хромосом, в клетках культурного хлопчатника - 52 хромосомы.

11.3.2. Адаптации и предадаптации

В процессе эволюции возникают и развиваются приспособления организмов к конкретным условиям окружающей среды, которые получили название адаптации. *Адаптация - это совокупность морфологических, физиологических, поведенческих и других особенностей данного вида, обеспечивающая возможность специфического образа жизни в определённых условиях среды.* Адаптации формируются на протяжении всех стадий жизненного цикла особей вида (адаптации к условиям зародышевого и личиночного развития называются эмбриоадаптациями). Различают общие и частные адаптации. *Общие адаптации являются приспособлениями к жизни в обширном диапазоне условий среды* (например, конечности наземных позвоночных). *Частные адаптации - это узкие приспособления* (рис. 152) *к определённому образу жизни* (например, узкоспециализированные конечности различных видов насекомоядных млекопитающих). *Адаптации носят не абсолютный, а относительный характер. Их относительность проявляется в том, что: 1) при изменении условий адаптивность утрачивается; 2) адаптации никогда не являются вершиной совершенствования приспособленности* потому, что совершенствование адаптации прекращается сразу же после того, как обладающий ею вид получает преимущество и не элиминируется отбором.

Механизм эволюционного развития адаптации - одна из центральных проблем биологии. Материалистическое решение проблемы развития адаптации впервые предложил Ч. Дарвин, показав, что адаптации возникают в результате действия естественного отбора. *Адаптации придают строению и жизнедеятельности организмов черты целесообразности и совершенства.*

Часто основу нового приспособления составляет предшествующая структура, которая выполняла другие функции, но изменялась в таком направлении и до такой степени, что смогла взять на себя новые функции. Для характеристики таких предваряющих адаптацию состояний введено понятие предадаптации.

Преадаптация - свойство организма, имеющее приспособительную ценность для ещё неосуществлённых форм взаимодействия его со средой. Преадаптацией также называют процесс развития структур, способных расширить или изменить круг функций, на основе которых может сформироваться качественно новое приспособление. Например, челюсти в эволю-

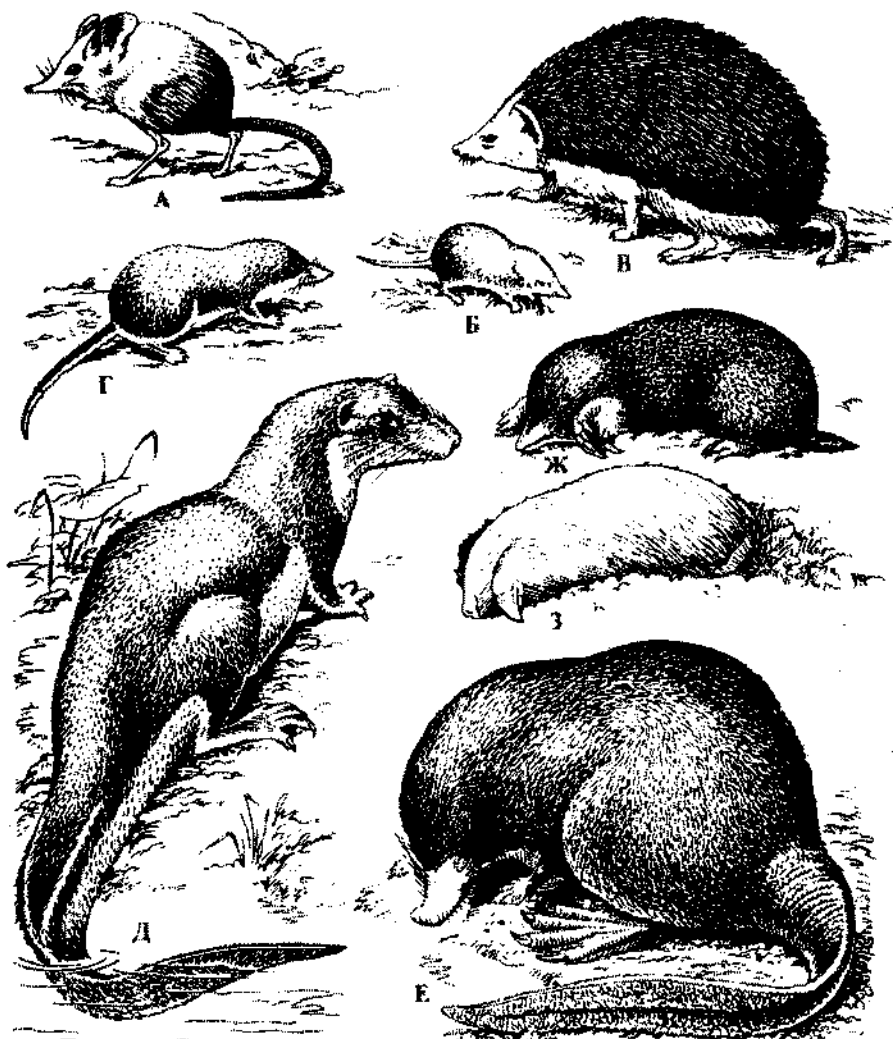


Рис. 152. Частные адаптации наземных конечностей насекомоядных млекопитающих.

Наземные формы: А - прыгунчик; Б - землеройка; В - ёж; земноводные формы: Г - кутора; Д - выдровая землеройка; Е - выхухоль; подземнороющие формы: Ж - крот; З - золотокрот

ции древнейших позвоночных сформировались из третьей жаберной дуги после её разделения на подвижные элементы, что обуславливалось потребностью в интенсификации дыхания. Таким образом, выполнение этой жаберной дугой функции челюстей было преадаптировано усовершенствованием жаберного насоса. Благодаря существованию преадаптаций особи не погибают, а выживают и приспособляются к новым (часто резко изменившимся) условиям среды.

Адаптации могут развиваться на основе упрощения или усложнения морфофизиологической организации. Первые свойственны паразитам. Развитие адаптации объясняет происхождение биологической целесообразности в живой природе.

11.3.3. Понятие об экологической нише

В результате формирования адаптации достигается состояние адаптированности или соответствия строения, функций и поведения организмов занимаемым ими экологическим нишам. Экологическая ниша - это совокупность всех факторов среды, в пределах которых возможно существование вида в природе. Термин «экологическая ниша» предложен американским экологом Дж. Гринеллом (1917). Современная концепция экологической ниши сформировалась на основе модели экологической ниши американского эколога Дж. Хатчинсона (1957, 1965). Согласно этой модели, *экологическую нишу можно представить как часть воображаемого многомерного пространства (гиперобъёма), отдельные измерения которого соответствуют факторам, необходимым для нормального существования вида.* Расхождение экологических ниш разных видов путём дивергенции происходит чаще за счёт приуроченности к разным местообитаниям, потреблению различной пищи и разному времени использования одного и того же местообитания.

11.4. Специфика действия элементарных эволюционных факторов в популяциях людей

11.4.1. Популяционная структура человечества

Термин «популяция» (или сообщество людей) используется в генетике и биологии человека для характеристики относительно стабильных и сравнительно изолированных групп людей. *Популяция - это группа людей, занимающих определённую территорию и свободно вступающих в брак.* Обычно под популяцией понимают как население города, района, так и определённой местности, используя этот термин в экологическом или географическом контекстах.

Для характеристики популяции важным является определение её как репродуктивного сообщества людей, обладающих общим генетическим фондом. Поэтому в формировании популяции людей главную роль играет не общность территории, а родственные связи между особями популяции. Демографическими показателями популяции людей служат размер, уровень рождаемости и смертности, возрастная структура, экономическое состояние, уклад жизни и т.п.

В популяции часто образуются более мелкие группировки людей,

изолированных с точки зрения размножения (лишённых возможности свободно заключать брачные союзы в пределах популяции). Изолирующими факторами могут выступать географические (большое расстояние или препятствие к передвижению), но чаще всего факторы социального или религиозного порядка. При этом жители даже одного небольшого района могут часто образовывать ряд *совершенно изолированных групп людей (изолятов) численностью до 1500 человек, но чаще всего численностью в несколько десятков особей*. Закрепляющиеся гены имеют тенденцию ограничиваться именно этой группой (*частота внутригрупповых браков в изолятах превышает 90%*). Члены изолятов через 4 поколения (примерно через 100 лет) являются уже по крайней мере троюродными сибсами. *Популяции людей численностью от 1500 до 4000 человек называют демами. Частота внутригрупповых браков в демах составляет 80-90%*. В ранние периоды истории человечества расстояния и другие географические особенности служили наиболее устойчивыми барьерами на пути к смешению демов и изолятов, в чём кроется одна из причин широкой географической вариабельности человека как вида.

Строгой панмиксии в популяциях людей не существует: предпочтения в выборе брачного партнёра и социальные факторы препятствуют подлинно случайному заключению браков. Тем не менее существуют гены (например, определяющие группы крови), которые обычно редко принимаются во внимание при подборе брачных пар и распределяются среди жителей популяции так, как если бы подбор брачных пар происходил более или менее случайно.

Общая структура популяций человека - это структура, типичная для небольших долго существовавших изолятов, которая время от времени нарушалась в связи с миграциями, вторжением или смешением особей. Однако в настоящее время в связи с развитием транспорта круг возможных браков значительно расширился, замкнутость изолятов нарушается во всех частях Земли и, по-видимому, навсегда. Есть основания полагать, что широко распространённое в Европе увеличение роста, начавшееся в XX веке, частично связано с разрушением изолятов и уменьшением доли близкородственных браков (степени инбридинга).

11.4.2. Влияние мутационного процесса на генетическую конституцию людей

В основе мутаций лежат наследуемые изменения генетического материала. В результате мутации возникает мутантная аллель гена или мутантная хромосома, обуславливающие появление мутантного признака. Мутации могут возникнуть в любой момент, но их появление более вероятно в делящейся, а не в покоящейся клетке (например, при гаметогенезе, во

время мейоза). *В генетическом отношении важны те мутации, которые возникают при гаметогенезе* и наследуются особями потомства. Частота мутации для единичного локуса составляет в среднем 1:100000 половых клеток, однако у человека в целом, генотип которого насчитывает до 120000 (а возможно, и более) генов, мутация вовсе не редкое явление.

Мутагенами по отношению к человеку выступают не только естественные факторы (ультрафиолетовое излучение, температура, ионизирующее излучение, определённая химическая среда), но и факторы, производные научно-технического прогресса (рентгеновские излучения и другие физические факторы, синтетические смолы и другие химические вещества). На частоту мутаций у человека оказывает влияние возраст: вероятность рождения ребёнка, страдающего ахондропластической карликовостью, у пожилых супругов выше, чем у молодых. Некоторые гены X-хромосомы мутируют в мужском организме чаще, чем в женском.

Генотип человека - это высокоинтегрированная система взаимодействующих генов (а также составляющих их элементов), и случайные изменения в её составе влияют на неё чаще всего отрицательно. Поэтому большинство мутантных генов оказываются вредными для человека.

В небольших популяциях людей мутантные гены могут сохраняться (фиксироваться) или утрачиваться случайным образом. В них хорошо выражен *дрейф генов* - изменение частоты генов в популяции в ряду поколений под действием чисто случайных (стохастических) факторов. На дрейф генов влияют такие факторы, как число индивидуумов, способных оставить потомство, и вариабельность в размере семьи. Структура популяции человека в прошлом создавала идеальные условия для дрейфа генов. Так, численность сообществ человека палеолита, очевидно, не превышала нескольких сот индивидуумов, именно такова численность сообществ современных охотников и собирателей - аборигенов Австралии.

В настоящее время общепризнанным является тот факт, что различия в частоте некоторых групп крови между близкими поселениями людей в отдалённых уголках земного шара возникли вследствие дрейфа генов: частоты генов в существующих в США небольших религиозных изолятах немецкого происхождения отличаются от соответствующих частот в исходной популяции в Германии и в соседних популяциях в США. *Обобщённым примером влияния дрейфа генов на частоту аллелей является «эффект родоначальника».* Он возникает, когда несколько семей выселяются на новую территорию и поддерживают высокий уровень брачной изоляции, порвав практически все связи с родительской популяцией. В этом случае в генофонде переселенцев из-за небольшой численности особей случайно закрепляются одни аллели и элиминируются другие. Так, среди кишляков и дру-

гих поселений Памира в одних популяциях резус-отрицательные индивидуумы составляют до 15%, а в других (таких большинство) - только 3-5%. Последний показатель для населения Памира в целом в 2-3 раза ниже, чем для населения Европы.

Последствиями дрейфа генов, очевидно, является неравномерное распределение некоторых наследственных заболеваний по группам населения земного шара. Так, высокая частота церебромакулярной дегенерации отмечена в Квебеке (Канада) и Ньюфаундленде; алкаптонурии - в Чехословакии; детского цестиноза - во Франции; аденогенитального синдрома - у эскимосов.

Существенное влияние на генофонды популяций людей оказывал фактор изоляции. Длительным проживанием в состоянии относительной географической и культурной изоляции объясняют, например, некоторые антропологические особенности представителей малых народностей: своеобразный рельеф ушной раковины бушменов, большую ширину нижнечелюстного диаметра коряков и ительменов, исключительное развитие бороды у айнов.

Сохранению высокого уровня генетической изоляции двух популяций (изолятов), существующих на одной территории, способствуют отличия по физическим признакам или образу жизни. Однако такие барьеры в последнее время исчезают, о чём свидетельствует, например, тот факт, что доля генов от белых людей возросла в настоящее время у американских негров до 25%, а у бразильских негров - до 40%.

11.4.3. Специфика действия естественного отбора в человеческих популяциях. Популяционно-генетические эффекты действия систем отбора-контротбора

Одним из наиболее важных эволюционных факторов, изменяющих частоты аллельных генов в популяциях людей, является естественный отбор. Однако *его давление в человеческих популяциях ослабело настолько, что отбор утратил значение как фактор видообразования. Это обусловлено возрастанием значения социальных факторов исторического развития человечества и постепенным ослаблением роли биологических факторов эволюции человека.*

Однако *за естественным отбором осталась функция стабилизации генофондов и поддержания наследственного разнообразия популяций людей.* О действии на популяцию человека стабилизирующей формы естественного отбора свидетельствует, например, большая перинатальная смертность среди недоношенных и переношенных новорождённых. Направление отбора в этом случае определяется снижением общей жизнеспособности новорождённых.

Отрицательное действие отбора по одному локусу иллюстрирует наследование антигенов системы резус. 85% населения Европы имеет в эритроцитах антиген *Rh* и образует группу резус-положительных индивидов, остальные 15% населения составляют резус-отрицательные индивиды. Синтез антигена *Rh* контролируется доминантным аллелем *D* который проявляется в гомозиготе (*DD*) и гетерозиготе (*Dd*). Поэтому резус-отрицательные люди являются рецессивными гомозиготами (*dd*). Если, например, мать резус-отрицательная (*dd*), отец резус-положительный (*DD* или *Dd*), то при беременности резус-положительным плодом (*Dd*) эритроциты плода могут проникнуть при нарушении плаценты в организм матери и иммунизировать его. При последующей (второй и т.д.) беременности резус-положительным плодом (*Dd*) антирезус-антитела, выработавшиеся в организме матери во время первой беременности, проникают через плаценту в организм плода и разрушают его эритроциты (эритробластоз). Развивается гемолитическая болезнь новорождённого, ведущим симптомом которой является тяжёлая анемия. В настоящее время успешно применяются различные способы борьбы с этой патологией (например, переливание новорождённому младенцу резус-отрицательной крови). В отсутствие медицинской помощи новорождённый с гемолитической болезнью часто погибал. Со смертью таких организмов (гетерозиготных по аллелю *Dd*) из популяции удаляется равное количество доминантных и рецессивных аллельных генов локуса «резус». Такой направленный против гетерозигот отбор приводит к уменьшению частоты более редкого (рецессивного, *d*) аллеля в европейской популяции. Теоретически в ряду из 600 поколений доля рецессивного гена может снизиться с 15% до 1%, на что потребуется около 15000 лет.

Несовместимость матери и плода характерна также для системы групп крови *ABO*, которая, в отличие от резус-иммунизации, может сказаться уже на первом ребёнке. Однако эритробластоз в этом случае, как правило, выражен слабее, чем при *JR/г*-несовместимости. Чаще всего *ЛЯО*-несовместимость может приводить к увеличению числа спонтанных аборт. Отбор при этом идет в основном против детей у матерей *ff*.

Для системы *ABO* существуют и другие селективные факторы: в настоящее время продемонстрирована ассоциация групп крови *ABO* с очень многими заболеваниями (рис. 153, А); например, лица с группой крови *A* чаще болевают раком, тогда как лица, имеющие группу крови *O*, более подвержены язве желудка и двенадцатиперстной кишки; а риск заболевания ревматизмом самый низкий среди лиц групп *O*. Эти селективные факторы влияют на частоту аллелей, определяющих группы крови (рис. 153 Б, В)-

Особой жёсткостью выделяется отбор, направленный против гомозигот: гомозиготы по многим рецессивным аутосомным заболеваниям обычно элиминируются, не достигнув репродуктивного возраста. Так, го-

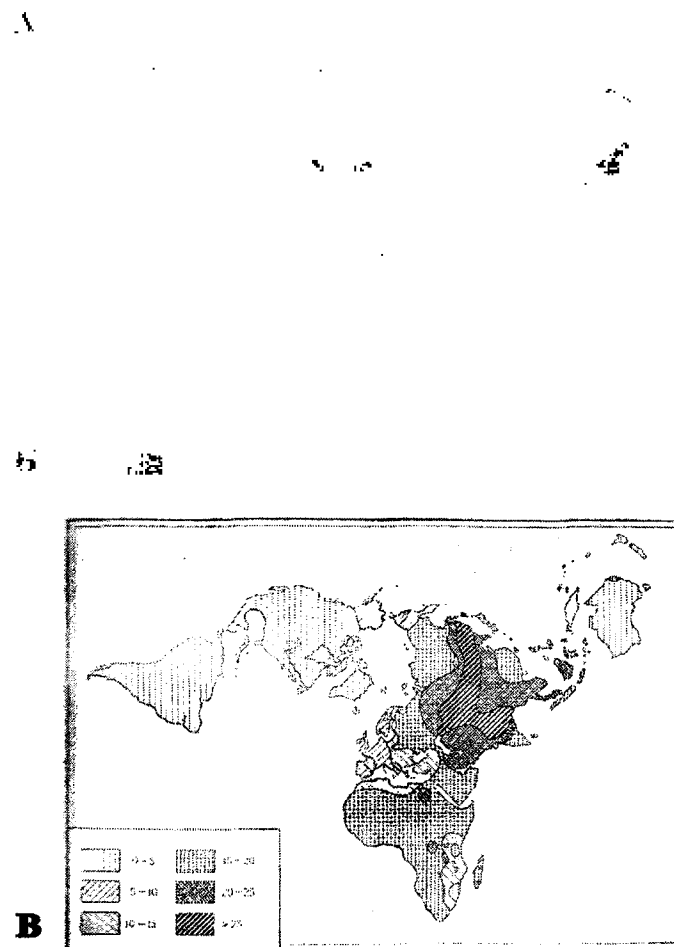


Рис. 153. *А - относительная частота пяти различных заболеваний у больных, обладающих различными группами крови; Б - концентрации аллелей групп крови А в разных частях света; В - концентрация аллелей группы крови В в разных частях света*

мозиготы по аллелю серповидноклеточности эритроцитов (HbS/HbS) умирают от серповидноклеточной анемии в детском возрасте. Каждая такая смерть элиминирует из популяции аллели одного вида (рецессивные), что приводит к сравнительно быстрому снижению изменчивости по соответствующему локусу. Во многих популяциях людей частота аллелей аномальных гемоглобинов (включая аллель HbS) не превышает 1%. Отбор против гомозигот обусловлен также повышенной жизненной силой гетерозигот (явление гетерозиса).

Действию отбора, снижающего в генофондах некоторых популяций людей концентрацию определённых аллелей, может противостоять контротбор, который, наоборот, поддерживает частоту этих аллелей на достаточно высоком уровне. Проведённые в Северной Греции обследования показали, что больные серповидноклеточной анемией (гетерозиготы с генотипом HbS/HbA) болеют малярией в 13 раз реже, чем нормальные люди (HbA/HbA). Отрицательный отбор в отношении аллеля HbS перекрывается в этом случае мощным положительным отбором гетерозигот по аллелю HbS благодаря высокой жизнеспособности последних в очагах тропической малярии. Эта причина, действующая уже на протяжении нескольких столетий, обуславливает относительно низкую частоту гетерозигот по аллелю HbS среди североамериканских негров (8-9%) в сравнении с африканскими неграми (около 20%).

Генофонд популяций человека является результатом наложения многочисленных и разнонаправленных векторов отбора, обеспечивающего сохранение в каждом поколении сравнительно приспособленных к данным условиям генотипов. При этом с течением времени влияние отбора на генетическую структуру популяций людей снижается в основном благодаря успехам лечебной и профилактической медицины, а также социально-экономическим преобразованиям цивилизации.

11.4.4. Генетический полиморфизм и генетический груз человечества. Генетический полиморфизм

Полиморфным признаком называют менделеевский (моногенный) признак, по которому в популяции присутствуют как минимум два фенотипа (и, следовательно, как минимум два аллеля), причём ни один из них не встречается с частотой менее 1% (т.е. не является редким). Эти два фенотипа (и, соответственно, генотипа) находятся в состоянии длительного равновесия. Наследственный полиморфизм создаётся мутациями и комбинативной изменчивостью. Часто в популяциях присутствует больше двух аллелей по данному локусу и, соответственно, более чем два фенотипа. Альтернативное полиморфизму явление - существование редких генетических вариантов, присутствующих в популяции с частотой менее 1%.

Первый полиморфный признак (система групп крови ABO) был открыт в 1900 г. австрийским учёным К. Ландштейнером (1868-1943). В 1955 году с открытием методики электрофореза белков в крахмальном геле на примере гаптоглобина (сывороточного белка, связывающего гемоглобин) был выявлен самый простой вариант полиморфизма - полиморфизм белков.

К настоящему времени описано множество таких полиморфных признаков у человека:

1) *сывороточные белки*: церулоплазмин (2 аллеля - CP^3 , CP^0 , а также более редкий аллель австралонегроидов - CP^4); гаптоглобин (3 аллеля - $Hr1S$, $Hr1P^A$, $Hr2^A$ *иммуноглобулины* $(^4)$ аллеля и очень сложная система более редких аллелей);

2) *поверхностные антигены эритроцитов* (группы крови): ABO (4 аллеля: A_i , A_2 , B, 0); секреция ABH (2 аллеля); антиген Келл (2 аллеля - K, k), антиген Льюис (2 аллеля - Le^a , Le^b); антиген резус (сложный комплекс аллелей);

3) *ферменты эритроцитов*: кислая фосфатаза-1 (3 аллеля); эстераза-D (2 аллеля); пептидаза-A (2 аллеля); аденозиндезаминаза (2+2 редких аллеля) и др.;

4) *другие ферменты*: сывороточная холинэстераза-1 (3 аллеля); алкогольдегидрогеназа (2 аллеля).

Различают наследственный и адаптационный полиморфизм. *Наследственный полиморфизм создаётся мутациями и комбинативной изменчивостью. Адаптационный полиморфизм обусловлен тем, что естественный отбор благоприятствует разным генотипам из-за разнообразия условий среды в пределах ареала вида или сезонной смены условий.* Например, в популяциях двухточечной божьей коровки (*Adalia bipunctata*) при уходе на зимовку преобладают чёрные жуки, а весной - красные особи. Это обусловлено тем, что чёрные жуки интенсивнее размножаются, а красные особи лучше переносят холод.

Разновидностью адаптационного полиморфизма является балансированный полиморфизм, возникающий в случаях, когда отбор благоприятствует гетерозиготным формам по сравнению с доминантными и рецессивными гомозиготами. В основе балансируемого отбора может лежать сверхдоминирование - явление селективного преимущества гетерозигот (в том числе и над доминантными гомозиготами).

Различают следующие *механизмы балансируемого отбора*: 1) обусловленность селективного преимущества гетерозигот их повышенной жизнеспособностью, основанной на явлении гетерозиса; повышение жизнеспособности происходит, очевидно, в результате взаимодействия аллельных генов во многих гетерозиготных локусах; 2) возникающие на основе гетерозиготности более редкие фенотипы могут получить в популяции се-

лективные преимущества по двум причинам: а) самцы более редких (привлекательных) фенотипов имеют обычно повышенную конкурентоспособность в борьбе за самок и поэтому более значительный репродуктивный успех; б) хищники предпочитают более обычные для популяции фенотипические формы, не замечая редкие, возникшие на основе гетерозиготности; 3) любые мутации нарушают нормальную сбалансированность генотипа и фенотипа, поэтому они являются (чаще всего) вредными для организма и не могут быть сразу поддержаны отбором; в гетерозиготном же состоянии вредные мутации не проявляются, поэтому естественный отбор вначале благоприятствует не гомозиготным формам, несущим мутантный признак, а гетерозиготам, скрывающим этот признак от действия отбора.

Человечеству свойственен высокий уровень наследственного разнообразия. Кроме упомянутых выше многочисленных вариантов отдельных белков (простых признаков, прямо отражающих генетическую конституцию организма), люди отличаются друг от друга цветом кожи, глаз и волос, формой носа и ушной раковины, рисунком эпидермальных гребней на подушечках пальцев и другими сложными признаками. У людей не совпадают группы крови по системам эритроцитарных антигенов резус (*Rh*), *ABO* и другим. Известно более 130 вариантов гемоглобина, но лишь 4 обнаруживаются в нескольких популяциях в высокой концентрации: HbS (тропическая Африка, Средиземноморье), HbC (Западная Африка), HbD (Индия), HbE (тропическая и субтропическая зоны Юго-Восточной Азии).

Вариабельность распространения аллелей в популяциях людей зависит от действия элементарных эволюционных факторов особенно таких, как мутационный процесс и естественный отбор, а также дрейфа генов (генетико-автоматических процессов) и миграции особей. Межпопуляционным различиям в концентрации определённых аллелей способствует стабилизирующая форма естественного отбора. В основе стойкого сохранения в популяции людей одновременно нескольких аллелей одного гена лежит, как правило, отбор в пользу гетерозигот, который ведёт к состоянию сбалансированного полиморфизма.

Многие факторы отбора, действие которых создало современную картину распределения аллелей в популяциях людей, для большинства локусов не установлены, однако известна их экологическая природа. *Экологическим проявлением отбора могут выступать инфекционные или паразитарные заболевания.* В вышеприведённом описании заболеваемости серповидно-клеточной анемией экологическим проявлением отбора гемоглобинов S, C и E являлась малярия. Заболевания оказывают влияние также на распространение аллелей *ABO* (рис. 153). Так, люди с группой крови 0 более восприимчивы к чуме, чем люди с группой крови B. Однако вероятность заболеть раком желудка, ревматизмом, ишемической болезнью сердца, холеци-

ститом, желчнокаменной болезнью для них примерно на 20% ниже, чем для лиц с группой крови А.

Полиморфизм человечества по отдельным локусам мог быть унаследован от далёких предков. Так, полиморфизм по таким системам групп крови, как АВО и резус, обнаружен у человекообразных обезьян. Учитывая плохие экономические и гигиенические условия жизни основной массы населения Земли на протяжении значительной части истории человечества, можно полагать, что *наследственный полиморфизм благоприятствовал выживанию в разных экологических ситуациях и способствовал расселению людей*. Вклад в наблюдаемое сейчас распределение аллелей внесли массовые миграции населения и сопутствующая им метисация: смешение больших контингентов людей разной расовой принадлежности имело место в Восточной Африке, Индии, Индокитае, Южной и Центральной Америке.

Генетический полиморфизм служит основной межпопуляционной и внутрипопуляционной изменчивости людей. Эта изменчивость, в частности, проявляется: 1) в разной степени предрасположенности людей к определённым болезням; 2) неравномерном распределении по планете некоторых заболеваний; 3) неодинаковой тяжести их течения в разных человеческих популяциях; 4) индивидуальных особенностях течения патологических процессов; 5) различиях индивидуальной реакции на одно и то же лечебное воздействие. Генетический полиморфизм создаёт серьёзные трудности в решении проблемы пересадок тканей и органов.

Генетический груз. В пределах ареала какого-либо вида условия среды различны. Это становится причиной различного направления отбора в разных частях ареала. Поэтому *естественный отбор действует на популяцию (вид) одновременно по многим направлениям, а его конечный результат зависит от соотношения интенсивности разных векторов отбора и контротбора*. Результатом многовекторного действия отбора в пределах ареала является поддержание в разнообразном состоянии и одновременная относительная стабилизация генофонда популяции.

Генетически разнородная популяция более жизнеспособна, всегда получая селективное преимущество при часто наблюдаемых колебаниях условий (параметров) среды. В генофонде такой популяции накапливается (особенно в гетерозиготном состоянии) большой объём резервной наследственной изменчивости. Такая популяция в эволюционном плане более пластична, может более гибко реагировать на изменения условий среды, приспосабливаясь к ним. *Однако в такой популяции неизбежны особи, менее приспособленные к данным условиям среды.* В каждый отдельно взятый момент жизнеспособность такой популяции ниже уровня, который был бы достигнут при наличии в популяции только наиболее подходящих для данных условий генотипов. *Часть наследственной изменчивости популя-*

ции, которая определяет появление менее приспособленных к данным условиям особей, называется генетическим грузом. Иными словами, генетический груз - это величина, на которую приспособленность реальной популяции отличается от приспособленности идеальной для данных условий популяции, состоящей из «лучших» (при данном генофонде) генотипов. Источником генетического груза служат мутационные и сегрегационные процессы.

Вместе с тем, поддерживая генетическое разнообразие и, следовательно, эволюционную пластичность популяций, генетический груз представляет собой одновременно генотипический резерв эволюции. При изменении направления естественного отбора особи с уклоняющимися от доминирующего фенотипами (генотипами) обеспечивают выживание и эволюционную перспективу целостной популяции. Следовательно, *генетический груз - это своеобразная плата за экологическую пластичность и эволюционную перспективу. Генетический груз - неизбежное следствие генетического полиморфизма.*

Различают следующие виды генетического груза:

а) мутационный груз - обусловлен возникновением в популяции мутантных аллелей (рис. 154): поскольку отбор направлен против этих аллелей, их частота в популяции невелика и она поддерживается благодаря повторному возникновению (мутационному давлению);

б) сегрегационный груз - возникает в результате выщепления гетерозиготными родителями менее приспособленных гомозиготных потомков; в связи с тем, что значительная часть мутантных аллелей оказывает в гетерозиготном состоянии положительное действие (эффект сверхдоминирования), то гетерозиготы (а следовательно, и вредные мутации) могут поддерживаться в ряду поколений;

в) субституционный груз - возникает при изменении адаптивной ценности особей и сохраняется в популяции до тех пор, пока другой аллель не заместит потерявший адаптивную ценность первый аллель.

Летальный эквивалент. Генетический груз снижает в целом реальную приспособленность популяций людей к данным условиям. Для оценки бремени генетического груза человечества используют понятие **летальных эквивалентов**. Их число у отдельных людей составляет от 3-х до 8-ми. Это значит, что *преобладающее количество неблагоприятных аллелей, которое имеется в генотипе каждого человека, оказывает суммарное вредное действие, эквивалентное действию 3-8 рецессивных аллелей, каждый из которых вызывает в гомозиготном состоянии смерть индивидуума до наступления репродуктивного возраста.*

Из-за наличия неблагоприятных аллелей и их сочетаний примерно половина зигот, образующихся в каждом поколении людей, в биологическом

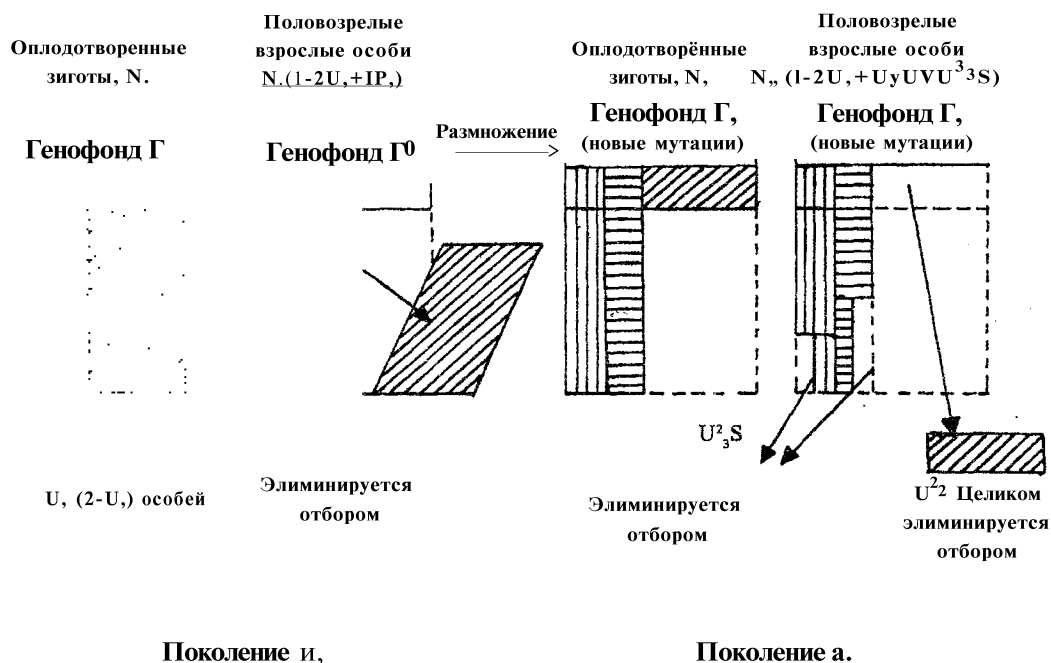


Рис. 154. Структура мутационного груза модельных популяций

плане несостоятельна, т.к. не участвует в передаче генов следующему поколению: около 15% организмов гибнет до рождения, 3% - при рождении, 2% - сразу после рождения, 3% людей умирает, не достигнув половой зрелости, 20% лиц не вступает в брак и 10% образующихся браков бездетны.

ГЛАВА 12. ОРГАНИЧЕСКИЙ МИР КАК РЕЗУЛЬТАТ ПРОЦЕССА ЭВОЛЮЦИИ

12.1. Возникновение жизни на Земле

Сложность проблемы возникновения жизни на Земле породила множество соответствующих гипотез и концепций. Отсутствие в настоящее время единой, общепризнаваемой в ученом мире теории возникновения жизни является главной причиной сохранения, вплоть до настоящего времени, жизнеспособности многих из них, в том числе концепций идеалистического толка.

Все гипотезы (концепции) и теории происхождения жизни на Земле можно объединить в пять групп.

1. Креационистские концепции, основывающиеся на утверждении «все живое создано Творцом (Богом)». При этом созданные все сразу и целесообразно устроенные для определенной среды существования организмы остаются в неизменном виде.

В 1650 году архиепископ П. Ашер из Ирландии вычислил, что Бог сотворил мир в октябре 4004 года до н.э. и закончил свой труд 23 октября в 9 часов утра. П. Ашер получил эту дату, сложив возрасты всех (от Адама до Христа) библейских персонажей. Вера основывается на признании того, чему нет и не может быть доказательств в научном смысле слова. Это означает, что логически не может быть противоречия между научным и богословским объяснением возникновения живого мира, т.к. эти две сферы мышления полностью исключают одна другую.



Луи Пастер
и 822 189*>^
v

2. Концепции самозарождения: жизнь зародилась и продолжает зарождаться в настоящее время из неорганических веществ (из воды, ила и т.п.). По утверждению голландца Я.Б. Гельмонта (1579-1644), в течение 3 недель происходит самозарождение мышей из горсти зерна в темном шкафу. Еще в XVII веке несостоятельность подобных концепций была продемонстрирована в опытах (рис. 155) Франческо Реди (1626-1698), а позднее убедительно доказана (рис. 156) Луи Пастером (1822-1895).

Гипотезы стационарного состояния ис-

ходят из признания вечности Вселенной и вечности существования в ней такого явления, как жизнь. Ограниченное время существуют лишь отдельные тела (звезды, планеты) или формы жизни на них.

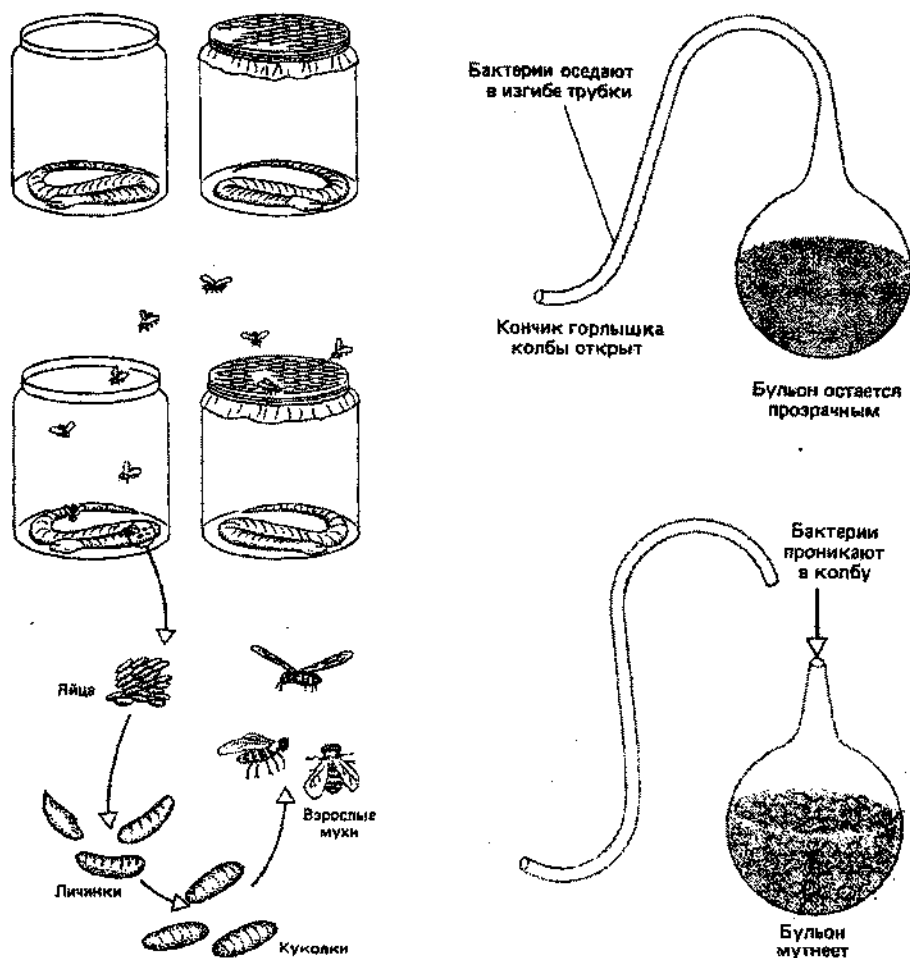


Рис. 155 (слева). Опыт Франческо Реди (1668 г.).

Некоторые из банок, в которых лежали мёртвые змеи, были накрыты кисеей, тогда как другие оставались открытыми. Личинки мух появились только в открытых банках; в закрытых их не было. Реди объяснил это тем, что мухи проникали в открытые банки и откладывали здесь яйца, из которых вылуплялись личинки (цикл развития мухи - в нижней части рисунка). В накрытые банки мухи проникнуть не могли, и потому ни личинок, ни мух в этих банках не оказалось

Рис. 156 (справа). Колбы с изогнутым горлышком, применявшиеся в опытах Л. Пастера.

Воздух свободно входил через открытый кончик трубки, но он не мог достаточно быстро пройти по изогнутой её части, увлекая за собой относительно тяжёлые бактерии. Бактерии или другие находившиеся в воздухе клетки оседали в этой нижней изогнутой части горлышка, тогда как воздух проходил дальше и поступал в саму колбу. Бульон при этом не мутнел - «самозарождения бактерий» в нём не происходило. Проникнуть в колбу и вызвать разложение бульона бактерии могли лишь в том случае, если горлышко колбы отмывали

4. Гипотезы и теории панспермии, обосновывающие возможность заноса живых организмов на Землю с других планет (небесных тел). Основоположником первой теории панспермии является шведский химик С. Аррениус (1859-1927). В середине XX века Л. Оргель и Ф. Крик разработали *гипотезу направленной панспермии*: жизнь появилась на нашей планете благодаря тому, что какие-то сознательные существа, обнаружив на Земле подходящие условия для жизни, снарядили контейнеры примитивными организмами и отправили их с помощью специальных носителей на Землю.

5. Теории возникновения жизни на основе химической и биологической эволюции, авторы которых исходят из утверждения, что *жизнь - результат длительных постепенных превращений химических веществ, а затем возникших из них первых примитивных живых существ* (пробионтов, протоклеток и т.п.). *Космическими и планетарными предпосылками* возникновения жизни на Земле при этом *рассматриваются*: а) размеры планеты (Земли); б) расстояние планеты (Земли) от звезды (Солнца); в) круговая орбита Земли; г) постоянство излучения звезды (Солнца).

Наиболее распространённой и обоснованной среди теорий этой группы является теория, разработанная независимо российским ученым академиком А.И. Опариным (1894-1980) и американским ученым Дж. Холдейном (1892-1964). В связи с этим она чаще всего и упоминается под названием *теории Опарина-Холдейна*. В соответствии с ней выделяют *шесть этапов преобразований*.

1. Формирование восстановительной (первичной) атмосферы Земли, характеризующейся, в отличие от современной окислительной атмосферы (N_2 , O_2 , CO_2 , пары H_2O), наличием в ее составе метана, водорода, аммиака, цианистого водорода и других легко вступающих в химические реакции (агрессивных) газов. Образование такой атмосферы является, по сути, химической предпосылкой возникновения жизни на Земле.

2. Синтез простых (низкомолекулярных) органических соединений из газов восстановительной атмосферы. Реальность этого этапа подтверждена позднее рядом модельных экспериментов американского биохимика С. Миллера (1930) и американского физика и химика Г. Юри (1893-1981), проведенных ими в 1953 году. При воздействии искрового разряда на газовую смесь из метана, водорода, аммиака и паров воды они получили набор малых органических молекул: аминокислоты (глицин, аланин, [3-аланин, аспарагиновая кислота, α -аминомасляная кислота), а также безазотистые органические кислоты и сахар. В 1963 году подобным образом были синтезированы аденин, гуанин, АМФ и АТФ. Позднее Л. Оргель синтезировал простые нуклеиновые кислоты (цепи длиной в шесть мономерных единиц) в установке, сходной с миллеровской. Тем самым впервые была доказана возможность абиогенного синтеза органических соединений в

системах, имитирующих предположительный состав первичной земной атмосферы. В первичной атмосфере источником энергии для таких реакций, очевидно, были ультрафиолетовое и радиоактивное излучения, электрические разряды, вулканические процессы и др.

3. Полимеризация мономеров с образованием цепей белков и нуклеиновых кислот. Опыты С. Фокса, проведённые в 1961 г., показали реальность этого: из выдерживаемой в сосудах, приготовленных из кусков вулканической лавы, при температуре $+130^{\circ}\text{C}$ сухой смеси аминокислот образовались белки (полипептиды). Возможно, что в далёком прошлом Земли на склонах вулканических конусов под остывающей лавой протекали подобные реакции полимеризации аминокислот и нуклеотидов, продукты которых затем смывались ливнями в океан.

4. Образование фазовообособленных систем органических веществ, отделённых от внешней среды мембранами. Образовавшиеся полимеры по мере концентрации в воде океана (первичном бульоне) объединялись в многомолекулярные комплексы в виде коллоидных капель (**коацерватов или микросфер**), имеющих подобный мембране уплотнённый наружный слой и взвешенных в водной среде (рис. 157). Разнообразие состава «бульона» в



Рис. 157. «Микросферы» диаметром 1-2 мкм, образовавшиеся при добавлении воды к протеиноидам. Протеиноиды были получены путём слабого нагревания сухой смеси аминокислот. Микросферы покрыты двойным слоем белка

различных участках океана обуславливало различие коацерватов по составу и создавало основу для биохимической эволюции - действия естественного отбора. Коацерваты поглощали ионы металлов и образовывали ферменты. На границе между коацерватами и внешней средой выстраивались молекулы липидов, создавая подобие клеточной мембраны.

При определённых условиях коацерваты проявляли свойства открытых живых систем: избирательно поглощали химические соединения из окружающей среды и включали их в различные химические реакции, продукты которых могли выделяться в окружающую среду. Экспериментально было показано, что образование микросфер (коацерватных суспензий) типично для полимеров (например, белков) в растворе. Уже на стадии таких микросфер, очевидно, имел место отбор, в результате которого сохранялись соединения, наиболее пригодные для выполнения биологических функций.

5. Возникновение пробионтов и протоклеток - первичных живых существ, характеризовавшихся установившимися кодовыми отношениями

между внутриклеточной ДНК и синтезируемым по ее плану в клетке белком. На данном этапе химический отбор полностью вытеснился биологическим (естественным) отбором.

6. *Появление первых одноклеточных гетеротрофных организмов, характеризовавшихся всеми свойствами живого, в том числе способностью к размножению и передаче наследственной информации потомству.* Такие одноклеточные организмы обладали генетическим и белоксинтезирующим аппаратами, использовали для жизнедеятельности только органическое вещество. Результаты современных исследований указывают на то, что *первые живые организмы могли появиться 3,5-3,8 млрд лет тому назад.* Однако с уменьшением (с течением времени) концентрации свободного органического вещества в океане преимущество получали организмы, способные синтезировать органические соединения из неорганических компонентов. Таким путём около 3 млрд лет назад возникли первые фотосинтезирующие клетки типа цианобактерий, способные использовать световую энергию для синтеза органических соединений из углекислого газа и воды. Выделяя при этом кислород, они изменили состав атмосферы, которая стала окислительной. Таким образом, *жизнь, возникшая на Земле, изменила условия, сделавшие возможным её появление.* В этом заключается ответ на вопрос, почему сейчас невозможно возникновение живых существ согласно схеме теории Опарина-Холдейна.

Суть последней кратко может быть сведена к следующему: возникновению жизни предшествовала химическая эволюция, которая сменилась биологической эволюцией; при этом химический отбор уступил место биологическому, получившему название естественного отбора.

Несмотря на стройную систему аргументаций и экспериментальное подтверждение реальности отдельных этапов происхождения жизни, *теория Опарина-Холдейна не стала общепризнанной (единственной) научной теорией возникновения жизни на Земле. Этому во многом способствовали её очевидные недостатки («белые пятна»), в числе которых:*

1) *невозможность объяснить установление кодовых взаимоотношений между ДНК и белком у пробионтов и протоклеток:* как, в частности, уже сформировавшиеся в коацерватах белки (пептиды) могли «заполучить» соответствующие гены (план кодирования своей первичной структуры в форме нуклеотидных последовательностей) в образовавшихся позже молекулах ДНК (обратная трансляция, исходя из современных данных молекулярной биологии и генетики, невозможна)?

2) *отсутствие обоснования состава белков и нуклеиновых кислот существующих живых организмов:* в их белковых молекулах содержатся только левовращающие аминокислоты, а в нуклеиновых кислотах - только правовращающие пентозы. Поскольку природе свойственна рацемизация -

равновесное существование зеркальных изомеров, то что же обеспечило такую абсолютную хиральную «чистоту» живого? В опытах С. Миллера и Г.Юри по абиогенному синтезу образовались правые и левые изомеры аминокислот. И если при искусственных синтезах ДНК в её цепочку попадает левовращающаяся пентоза, то после 2-3 встроившихся нуклеотидов дальнейшая сборка молекулы ДНК прекращается!

3) *необъяснимость ограниченного количества аминокислот, образующих белки живых существ*: только 20 аминокислот входят в состав белков всех без исключения организмов (более 2 млн видов) Земли, в то время когда в природе и во Вселенной (судя по набору аминокислот, заносимых на Землю метеоритами) существует значительно большее количество.

Отсутствие единства мнений учёных о возникновении жизни на Земле путём химической и биологической эволюции, «уязвимость» положений и аргументаций теории Опарина-Холдейна способствуют разработке новых гипотез и концепций в рамках этой (5-й из рассмотренных выше) группы теорий и концепций. Среди них можно выделить следующие.

1. *Космогеохимическая гипотеза американского учёного Дж. Бада*, попытавшегося объяснить факт образования белков живых существ только 20 аминокислотами. Последние, по его мнению, содержались в крупном болиде, столкнувшемся в далёком прошлом с Землёй. Болид содержал строго определённый набор аминокислот, которые, оказавшись на Земле, составили исходную основу возникшей впоследствии на ней жизни.

2. *Хемоавтотрофная теория немецкого учёного Г. Вехтершейзера*: кристаллы широко распространённого на Земле пирита заряжены положительно и удерживают благодаря этому органические молекулы, отдавая им энергию и электроны. На поверхности пирита идут реакции синтеза ($\text{Fe} + \text{S} \rightarrow \text{FeS}_2$) с образованием пирита и выделением энергии, которая и используется в органическом синтезе. С усложнением образующихся органических веществ возникли первые хемоавтотрофные клетки, размножающиеся почкованием.

3. *Гипотеза «направленной панспермии» Ф. Крика и Л.Оргеля*: другие живые существа, обнаружив, что на Земле подходящие условия для жизни, зарядили контейнеры живыми объектами (например, спорами) и послали их с помощью летательных аппаратов в сторону Земли. По мнению авторов, их гипотеза объясняет, почему редкий на Земле молибден входит в состав многих ферментов. Надёжно организованная жизнь не могла заложить в свою основу такую «хрупкость». Несомненно, что жизнь занесена на Землю с другой планеты, на которой молибден далеко не редкий элемент.

Важное значение для решения вопроса о происхождении жизни могли бы представлять данные космических исследований, т.к. процесс становления жизни на различных его этапах может иметь место в других областях

Вселенной. Однако экзобиология - раздел биологии, исследующий возможные формы жизни вне планеты Земля, не располагает необходимыми данными: реальных *признаков жизни ещё не обнаружено ни на одной планете солнечной системы и за её пределами*. В солнечной системе живые существа, вероятнее всего, существуют лишь на Земле. Правда, не исключено, что жизнь возможна не только на водно-углеродной основе (как на Земле), но и на кремниевом-аммиачной основе. К сожалению, человечество пока не владеет методами обнаружения принципиально иных внеземных форм жизни.

12.2. Проблема направленности эволюционного процесса

Целесообразность в строении, функциях и поведении живых организмов, механизмах их возникновения и развития, проблемы гармонии между морфологией, физиологией, поведением организмов и средой обитания были предметом длительных дискуссий в биологии. Со времён Ж.Б. Ламарка (1744-1829) существуют гипотезы, объясняющие формирование биологической целесообразности принципом адекватного ответа организмов на изменения внешних условий и последующим наследованием таких приобретённых признаков.

Работы немецкого зоолога Т. Эймера (1843-1898) положили начало концепции ортоэволюции, в соответствии с которой развитие живой природы обусловлено внутренними факторами, направляющими ход эволюции по определённому пути. Сторонники ортоэволюции в XX веке придавали решающее значение внутренним факторам организма - либо нематериальным, либо материальным, но заложенным изначально в генетическом коде или в общих физико-химических особенностях организма. Концепция ортоэволюции объясняет эволюционный процесс автогенетическими причинами и тем самым вступает в противоречие с дарвиновским учением и синтетической теорией эволюции.

Внутренняя запрограммированность развития находилась в центре представлений академика Л.С. Берга (1876-1950), обосновавшего концепцию номогенеза (1922). Утверждая принцип изначальной целесообразности живого, он объяснял её стереохимическими свойствами белков протоплазмы. Л.С. Берг признавал также преформированность эволюции: процессы онто- и филогенеза осуществляются по одним и тем же законам. Последнее нашло отражение в его известной концепции номогенеза - «эволюции на основе закономерностей». Направленность эволюции обеспечивается, по мнению Л.С. Берга, направленным характером наследственной изменчивости: одни и те же изменения проявляются под действием факторов среды одновременно у множества особей. Не менее важно, полагал Л.С. Берг, для направленности эволюционных преобразований внутренне присущее всем

организмам свойство усложнения морфофизиологической организации. Телеологические в своей основе идеи Л.С. Берга используются в современной биологии для антидарвиновских объяснений ряда проблем макроэволюции, в первую очередь направленности, целесообразности и др.

Материалистическое объяснение направленности эволюции впервые дано Ч. Дарвином (1859), который убедительно показал, что направляющим фактором эволюционного процесса является естественный отбор.

Синтетическая теория эволюции, решая вопрос направленности эволюционного процесса, исходит из соответствующего положения дарвинизма. Исключая из процесса размножения генотипы с малой приспособительной ценностью, сохраняя благоприятные генные комбинации, естественный отбор преобразует картину генотипической изменчивости, складывающуюся под действием случайных факторов, в биологически целесообразном направлении.

Такая его форма, как движущий отбор, благоприятствуя лишь одному направлению изменчивости из многих, сохраняет лишь один из множества вариантов наследственной изменчивости. В результате действия движущего отбора в популяции накапливаются и распространяются мутации, обеспечивающие изменение генотипа в данном направлении. От поколения к поколению в популяциях под действием движущего отбора происходят изменения признака в определённом направлении (ортоселекция), что при длительном действии движущего отбора в филогенетических рядах ошибочно трактуется как «внутренняя тенденция» в эволюционных изменениях. *Результатом творческой роли отбора является процесс органической эволюции, идущей в целом по линии прогрессивного усложнения морфофизиологической организации, а в отдельных ветвях - по пути специализации.*

12.3. Биологический и морфофизиологический прогресс, их критерии и генетическая основа

*Увеличение степени приспособленности организмов к окружающей среде в ходе эволюции часто сопровождалось совершенствованием и усложнением их организации, получившим название **прогресса в живой природе**. В 1825 году А.Н. Северцов (1866-1936) предложил различать биологический прогресс и морфофизиологический прогресс. **Биологический прогресс - результат успеха группы организмов (популяции, вида, рода, семейства, отряда и т.д.) в борьбе за существование. Критериями (показателями) биологического прогресса рассматриваются: а) возрастание степени общей приспособленности группы организмов к условиям окружающей среды; б) увеличение численности особей группы; в) расширение***

ареала (площади местообитания), занимаемого особями группы; г) интенсивное видообразование в этой группе; д) наличие в этой группе большого количества соподчиненных групп (популяций, видов, родов, семейств и т.д.). В настоящее время в состоянии биологического прогресса находятся насекомые, костистые рыбы, птицы, млекопитающие, покрытосеменные растения.

Биологический регресс характеризует, соответственно, снижение приспособленности группы организмов к среде обитания. Его критериями являются: а) снижение степени общей приспособленности группы организмов к условиям среды; б) уменьшение численности особей в группе; в) сужение ареала, занимаемого особями этой группы; г) вымирание видов этой систематической группы (рода, семейства, отряда и т.д.); д) наличие в этой группе небольшого количества соподчиненных групп (видов, популяций).

Понятия «морфофизиологический прогресс» и «морфофизиологический регресс» применимы для характеристики не только групп, но и отдельных организмов. *Морфофизиологический прогресс (ароморфоз) характеризует совершенствование в ходе эволюции строения и функции организма (морфофизиологической организации). Ароморфоз включает следующие эволюционные изменения:*

- крупные изменения строения организмов (например, развитие четырехкамерного сердца и полушарий головного мозга у млекопитающих);
- возникновение адаптации (приспособлений) общего плана (например, теплокровность, наземная локомоция);
- расчленение органов (например, расчленение мышечных пластов червей на отдельные пучки у членистоногих);
- усложнение и интенсификацию функций (например, интенсификация функции снабжения тканей питательными веществами и кислородом при полном обособлении большого и малого круга кровообращения);
- общее повышение интенсивности жизнедеятельности организмов;
- повышение общего уровня обмена энергии;
- уменьшение зависимости организма от условий существования;
- увеличение степени влияния организма на окружающую среду.

Морфофизиологический прогресс характерен в наибольшей степени для тех групп, которые ведут активный образ жизни, например, позвоночные и членистоногие. *Морфофизиологический прогресс позволяет достичь организму высшего уровня независимости от внешней среды. Такое усложнение организации требует от организма увеличения энергетических затрат и в связи с этим увеличения силы действия организмов на окружающий мир.* Позднее рядом учёных были предложены другие крите-

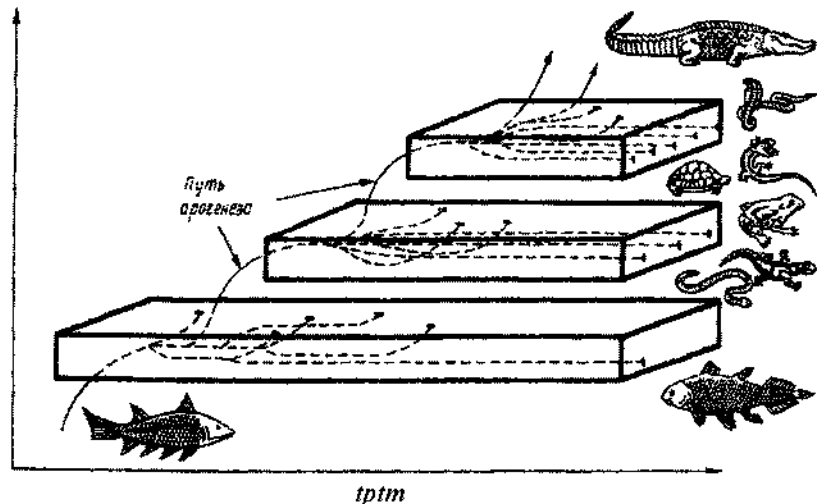


Рис. 158. Схема арогенеза по А.Н. Северцову с выходом в новую адаптивную зону и развитие группы в направлении аллогенеза внутри адаптивной зоны

рии морфофизиологического прогресса: совершенствование интеграции живых систем (Шмальгаузен И.И., 1938), повышение уровня гомеостаза живых систем (Хаксли Дж., 1942), рост объёма информации и способов её обработки. Эволюционные преобразования, ведущие к морфофизиологическому прогрессу, А.Н. Северцов назвал арогенезами (рис. 158).

Генетической основой биологического и морфофизиологического прогресса является наследственная изменчивость. Канализированное преобразование генофонда (биологический прогресс) или генотипа (морфофизиологический прогресс) происходит под воздействием естественного отбора.

Основными (ключевыми) ароморфозами в эволюции органического мира являются следующие преобразования.

1. Появление автотрофного питания (фотосинтеза) у одноклеточных организмов (цианобактерии и др.).
2. Возникновение эукариотической организации клетки (эукариоты).
3. Возникновение полового процесса, существенно повысившего масштабы наследственной изменчивости потомства.
4. Возникновение многоклеточности.
5. Формирование тканей и органов.

Эволюцию растительного мира характеризовали следующие ароморфозы

1. Дифференциация тканей у первых наземных растений (псилофиты), включавшая развитие покровной, проводящей, механической и др. тканей.

2. *Формирование вегетативных органов* (корень, стебель, лист) у наземных растений.

3. *Возникновение генеративных органов* (семя) у голосеменных.

4. *Развитие генеративных органов покрытосеменных* (цветок, плод), способствовавших повышению разнообразия и расселению потомства.

Эволюция животного мира включала следующие ключевые ароморфозы.

1. *Возникновение двухслойности и радиальной симметрии* (губки, кишечнополостные).

2. *Появление трех зародышевых листков и двусторонней симметрии.*

3. *Расчленение тела на сегменты, возникновение вторичной полости тела или целома, появление кровеносной и дыхательной систем* (кольчатые черви).

4. *Появление членистых конечностей и поперечно-полосатой мускулатуры* (членистоногие).

5. *Появление внутреннего осевого скелета и принципиально нового (трубчатого) типа нервной системы* (бесчерепные хордовые).

6. *Формирование черепа, челюстей, парных конечностей* (плавников), *первичной почки* (рыбы).

7. *Появление пятилучевой конечности, органов дыхания атмосферным воздухом, формирование второго круга кровообращения* (земноводные).

8. *Возникновение подвижного сочленения черепа и позвоночного столба, формирование грудной клетки и ячеистых легких, появление зачатка коры больших полушарий, развитие вторичной (тазовой) почки, возникновение зародышевых оболочек* (хорион, амнион, аллантоис), обеспечивших развитие эмбриона на суше (пресмыкающиеся).

9. *Формирование четырехкамерного сердца и полное разделение двух кругов кровообращения, развитие альвеолярных легких и плаценты, прогрессивное развитие нервной системы и особенно коры больших полушарий, дифференцировка позвоночного столба на четкие отделы и перемещение конечностей с боков под тело* (млекопитающие).

Из краткого перечня следует, что ароморфозы - это узловые моменты эволюции, взаимосвязанные с возникновением крупных систематических групп (классов, типов и т.п.).

Частное приспособление к конкретным условиям среды, не повышающее общий уровень морфофизиологической организации, А.Н. Северцов (1925) назвал идиоадаптацией (алломорфозом). Развитие идиоадаптаций (алломорфозов) названо им аллогенезом (рис. 158). В качестве примеров идиоадаптаций можно указать: разные формы клювов у птиц,

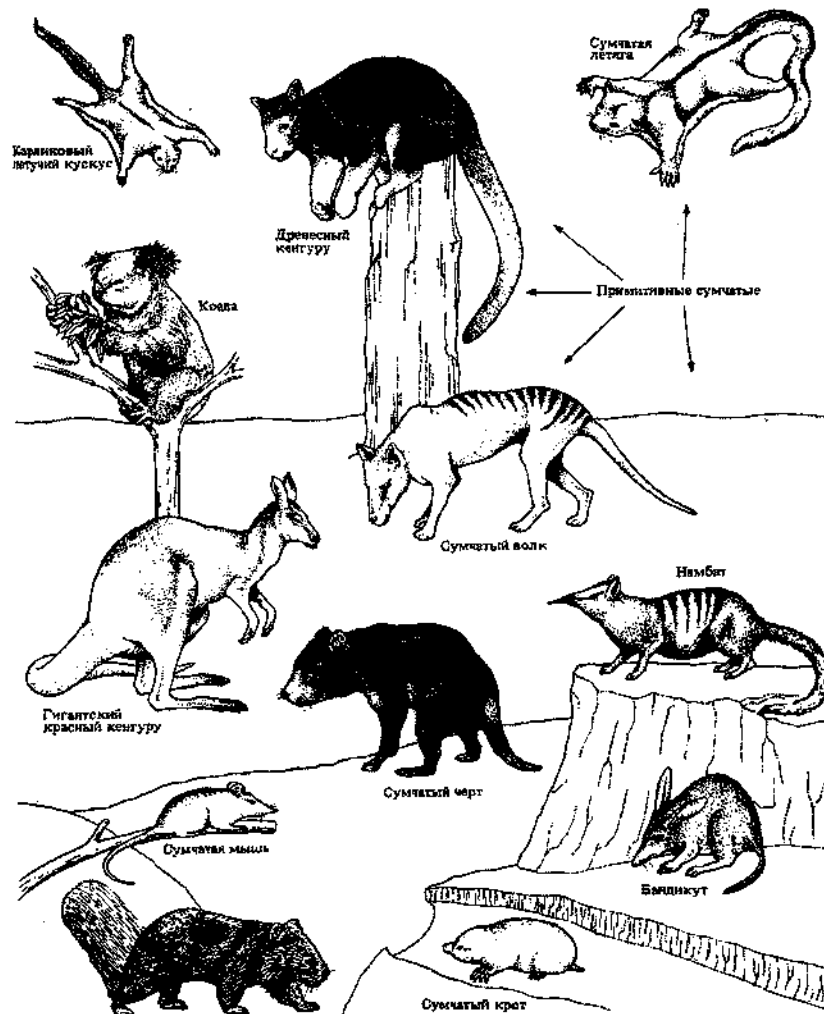


Рис. 159. Идиоадаптации у австралийских сумчатых

различие приспособлений для распространения семян у растений и др. (рис. 159). Основными результатами идиоадаптации являются следующие процессы и явления.

1. Освоение близкими видами различных географических зон; например, представителей семейства Волчьи можно встретить на всей территории от Арктики до тропиков, что значительно снижает конкуренцию между видами.

2. Значительное расширение ареала и увеличение разнообразия эволюционных факторов, действующих на представителей этой группы животных.

3. *Увеличение числа подчиненных систематических групп* (например, видов внутри семейства Волчьи).

В конечном итоге благодаря указанным результатам идиоадаптация способствует биологическому прогрессу соответствующей группы (семейства Волчьи и т.п.).

Морфофизиологический регресс - это упрощение морфофункциональной организации, выражающееся в редукции ряда органов, например, хорды у оболочников (Tunicata). Часто регрессивное развитие одних органов сопровождается прогрессивным развитием других. Так, у животных, ведущих прикрепленный образ жизни, появляются приспособления для привлечения корма (сифоны, коловращательные аппараты). Регресс наиболее проявляется при общей дегенерации - резком упрощении организации, сопровождающемся снижением активных функций ряда органов. Она характерна, например, оболочникам, паразитическому ракообразному саккулине. Обычно морфофизиологическая дегенерация сопровождается интенсивным развитием половой системы и разнообразных личиночных приспособлений.

12.4. Необратимость эволюции. Принципы эволюции органов

Эволюционный процесс характеризуется необратимостью. Положение о необратимости эволюции впервые сформулировал в 1893 году бельгийский палеонтолог Л. Долло (1857-1931). Суть этого положения, названного впоследствии законом Долло, заключается в том, что организмы, переходя в прежнюю среду обитания, не возвращаются полностью к прежнему состоянию морфофизиологической организации. Так, жабры и плавники рыб, утраченные их потомками-тетраподами, никогда не восстанавливались у вторично осваивавших водный образ жизни пресмыкающихся и млекопитающих (хвостовой плавник и ласты у ихтиозавров и китообразных лишь внешне напоминают плавники рыб при глубоком отличии их внутреннего строения). Необратимость эволюции - статистическая закономерность, вытекающая из невероятности полного возврата к предыдущему (предковому) состоянию множества процессов, реализовавшихся в генотипе и фенотипе той или иной группы организмов.

В основе эволюции структур лежат процессы дифференциации и интеграции. Принцип дифференциации установлен в 1851 году французским зоологом А. Мильн-Эдварсом (1800-1863), принцип интеграции впервые описан Г. Спенсером (1820-1903). **Морфофизиологическая дифференциация** - это развитие в процессе эволюции из одной структуры нескольких разнокачественных структур, выполняющих различные, более узкие

(частные) функции. В качестве примера дифференциации можно привести подразделение первоначально просто устроенной пищеварительной трубки (выполняющей единую общую функцию расщепления и всасывания продуктов расщепления) на отделы (рот, глотку, пищевод, желудок, тонкий и толстый кишечник), в которых пища подвергается уже специфическим воздействиям (механической обработке, химическому расщеплению, всасыванию и т.д.).

С дифференциацией неразрывно связан процесс интеграции. *Интеграция - это целесообразное объединение и координация действий разных частей целостной живой системы.* Если дифференциация приводит к увеличению степени соподчинённости частей (органов) организму как целостной системе, то интеграция проявляется в объединении органов в функционально единые системы, обеспечивающие одну из сторон жизнедеятельности организма.

В основе морфофункциональных преобразований отдельных органов лежит *мультифункциональность (полифункциональность) - выполнение данным органом одновременно нескольких функций, среди которых обычно можно выделить главную (основную) функцию и ряд второстепенных.* Например, основной функцией плавательного пузыря лучепёрых рыб является гидростатическая (регуляция плавучести путём изменения объёма). Наряду с этим он используется также как барорецептор, сигнализируя о глубине погружения, как аппарат трансформации звуковых колебаний, повышающий чувствительность органа слуха, а у примитивных лучепёрых (кистепёрых) выполняет функцию органа дыхания.

Наиболее часто эволюция органов проходит способом смены функций, при котором одна из второстепенных функций органа под влиянием измененных отношений организма с внешней средой становится более важной (главной), чем прежняя главная функция. Так, у предков позвоночных кожные чешуи в области смыкающихся краёв челюстей преобразовались в зубы, выполняющие другую главную функцию: вместо механической защиты - функцию захвата, удержания и размельчения корма. У растений, например, лепестки венчика цветка произошли от листьев, сменивших функцию фотосинтеза на функцию привлечения насекомых для опыления. Смена функций впервые описана немецким зоологом Антоном Дорном (1840-1909). Возможность смены функций основана на мультифункциональности органов. *При смене функции изменяется, соответственно, и направление эволюционных преобразований, т.к. естественный отбор совершенствует структуру органа, в первую очередь по отношению к его главной функции.*

Преобразование функций органов в филогенезе может происходить также способом расширения функций. *Расширение функций заключается*

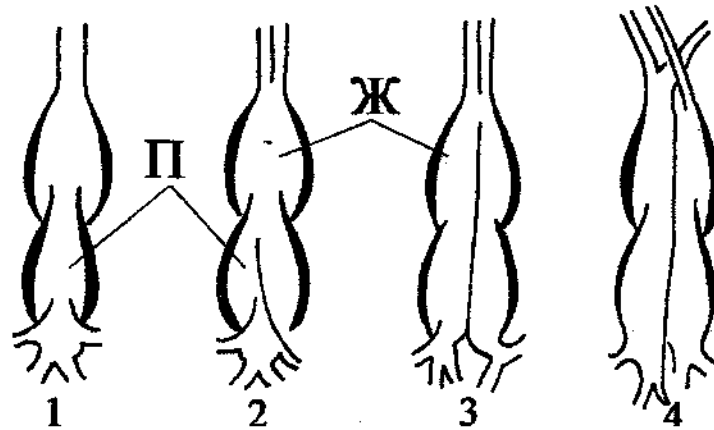


Рис. 160. Эволюция сердца позвоночных:

1 - двухкамерное сердце рыб; 2 - трёхкамерное сердце земноводных; 3 - трёхкамерное сердце пресмыкающихся с неполной перегородкой в желудочке; 4 - четырёхкамерное сердце млекопитающих; П - предсердие; Ж - желудочек

в приобретении органом (структурой) в ходе эволюции новых функций с сохранением уже имеющих. Расширение функций впервые описал в 1912 году немецкий зоолог Л. Плате (1862-1937). Например, у теплокровных животных кровеносная система участвует в регуляции теплообмена со средой, у млекопитающих она обретает также функцию обеспечения иммунитета. Л. Плате описал ещё один способ эволюционных преобразований органов - интенсификацию, или усиление функций. Его суть заключается в увеличении в ходе эволюции числа функциональных единиц и соответствующем усложнении строения органа. В качестве примеров можно рассмотреть усложнение строения сердца (двухкамерное, трёхкамерное, четырёхкамерное) и интенсификацию его функций (рис. 160), усложнение строения головного мозга и интенсификацию функций центральной нервной системы.

Два способа преобразования в ходе эволюции органов (субституция функций, разделение функций) описаны в 1931 году А.Н. Северцовым (1866-1936). Субституция функций (гетеротонная субституция) - это утрата в ходе эволюции одной из функций и замещение её другой, биологически равноценной, однако выполняемой уже другим органом, расположенным в другом месте. Например, функция перемещения посредством конечностей замещена у змей перемещением при помощи изгибаний позвоночника (ползанием), дыхание с помощью жабр (извлечение Ог из воды) у наземных позвоночных замещено газообменом в лёгких. Разделение функций сопровождается разделением органа на самостоятельные отделы. Так, единый непарный плавник разделился у рыб (рис. 161) на спинной и анальный (рули), а также хвостовой (двигатель).

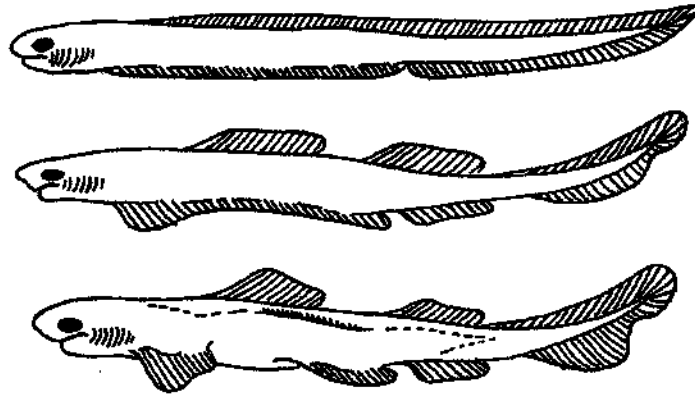


Рис. 161. Схема разделения единого непарного плавника у рыб

Второй вид субституции - субституция органов (гомотопная субституция), описана немецким зоологом Н. Клейненбергом (1842-1897). Её сущность заключается в замене одного органа другим, несущим подобную функцию и занимающим то же положение (хорда, например, замещается хрящевым скелетом, а последний - костным позвоночником).

12.5. Филогенетические связи в живой природе и естественная классификация живых форм

Филогенезом называют историческое развитие органического мира в целом, а также отдельных систематических групп организмов (таксонов). Филогенез и его закономерности изучает отдельная биологическая наука - филогенетика.

Основополагающими принципами филогенетики являются: 1) **дивергентный характер эволюционного процесса** - расхождение признаков организмов разных филетических линий, возникших от общего предка; 2) **монофилия** - таксон любого ранга, происходит от единственного родоначального вида на основе дивергенции или адаптивной радиации, вследствие чего ряд групп организмов могут иметь одного общего предка.

Согласно современным представлениям, **дивергенция** - это результат развития групп организмов в различных условиях, в процессе которого они приобретают различные черты и удаляются друг от друга по степени сходства. Дивергенции способствует дизруптивный отбор, а также изоляция.

Ход и результат филогенеза изображаются графически в виде **родословного дерева (дендрограммы)**. Построение родословного дерева возможно лишь на основе признания монофилии как основного принципа эво-

люции органического мира. Схема родословного дерева выполнена впервые в 1866 году Э. Геккелем на примере животных. При его построении

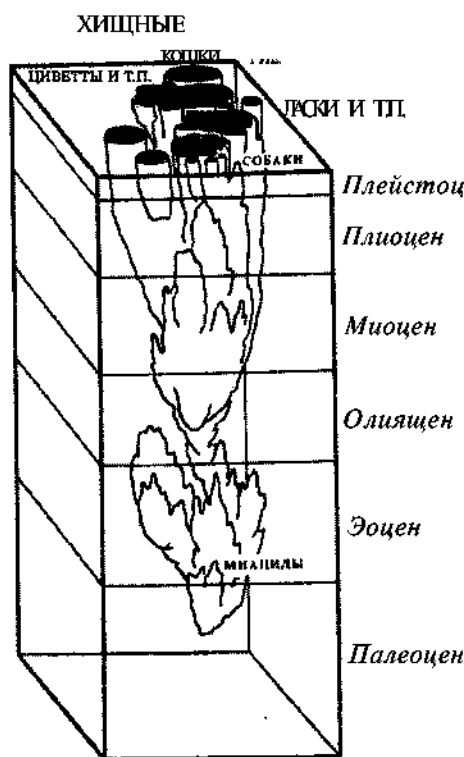


Рис. 162. Родословное дерево хищных млекопитающих. Возникновение из единого ствола разнообразных семейств современных хищных: собачьих, медвежьих, енотовых, куньих, виверровых, гиеновых и кошачьих

нетике всё шире используются данные генетики, биохимии, молекулярной биологии, этологии, физиологии, паразитологии и других биологических наук.

Конечной целью филогенетических исследований является создание филогенетической или естественной системы организмов. Система - это классификация (распределение) организмов по группировкам различного ранга - таксонам. Она создаёт возможность для биологов различных профилей и специализаций ориентироваться во множестве существующих видов организмов. Попытки классификации организмов известны с древности (Аристотель, Теофраст и др.), однако основы систематики как науки заложены в период с 1686 по 1704 гг. в работах английского натуралиста

Э. Геккель разместил: в нижней части ствола - примитивные группы; в центральной части ствола - группы, эволюционировавшие в основном направлении; по бокам - группы, уклонившиеся от основного направления эволюции с приобретением той или иной специализации; в верхней части - группы, достигшие наиболее высокого уровня организации. При этом таксономическая близость разных групп нашла отражение в степени расхождения (удаления друг от друга) соответствующих ветвей, а толщина ветвей пропорциональна количеству подчинённых таксонов. Иногда родословное дерево «накладывают» на геохронологическую шкалу (рис. 162). Такое родословное дерево иллюстрирует время обособления, расцвета и вымирания разных филогенетических ветвей.

Исследования филогенеза и реконструкции его этапов необходимы для построения естественной системы организмов. Э. Геккель предложил использовать для этих целей метод тройного параллелизма, сущность которого заключается в сопоставлении данных палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии. В современной филогенетике

Дж. Рея (1628-1705), затем (с 1735 года) в известных трудах шведского естествоиспытателя К. Линнея (1707-1778). **Первые системы** (системы Дж. Рея, К. Линнея и др.) были **искусственными**: объединения видов в группы основывались на нескольких сугубо внешних признаках. Затем возникли **классические системы**, которые базировались на учёте морфологических признаков и в значительно меньшей степени эмбриологических и палеонтологических данных.

Главной задачей современной систематики является создание естественной (филогенетической) системы, которая отражала бы реально существующие родственные (генеалогические) отношения между группами живых организмов. Разработка такой системы должна осуществляться на основе комплексного использования морфологических, физиологических, эмбриологических, биохимических, генетических, экологических, палеонтологических и других методов исследования.

Понимаемая большинством современных биологов система живой природы представляет собой усовершенствованный и, по сути, компромиссный вариант классических систем XIX века. Не удивительно, что она постоянно обсуждается, уточняется и изменяется. Наиболее крупные систематические группы этой системы представлены ниже.

<i>Империя</i>	<i>Надцарство</i>	<i>Царство</i>	<i>Подцарство</i>
1. Неклеточные организмы (вирусы, фаги)			
2. Клеточные организмы	1. Доядерные организмы, или прокариоты (Procaryota)	1. Архебактерии (Archaeobacteria). 2. Бактерии (Bacteria)	
	2. Ядерные организмы, или эукариоты (Eucaryota)	1. Растения (Plantae, Vegetabilia)	1. Багрянки (Rhodobiontia). 2. Настоящие водоросли (Phycobiontia). 3. Высшие растения (Embryobiontia)
		2. Грибы (Fungi, Mycota)	
		3. Животные (Animalia)	1. Простейшие (Protozoa). 2. Многоклеточные (Metazoa)

Принципиально важным для формирования системы живых организмов было установление в середине XX века факта резкого отличия бактерий, цианобактерий (синезелёных водорослей) и недавно открытых археобактерий от всех остальных живых существ. У них нет истинного ядра, а генетический материал в виде кольцевой молекулы ДНК лежит свободно в так называемой нуклеоплазме, не образуя настоящих хромосом. Бактерии и археобактерии отличаются также отсутствием митотического веретена, микротрубочек и нетипичным строением жгутиков. Эти организмы получили название прокариот, или доядерных организмов. *Ключевыми событиями в истории развития жизни считают переход к эукариотическому типу клеточной организации, появление многоклеточности, возникновение человека.*

ГЛАВА 13. АНТРОПОГЕНЕЗ

13.1. Положение вида Человек разумный (*Homo sapiens*) в системе животного мира. Качественное своеобразие человека

*Человек имеет сложную биосоциальную природу. С одной стороны, человек - это общественное существо, отличительной чертой которого является сознание, сформировавшееся на основе общественно-трудовой деятельности. С другой стороны, человек появился на Земле в результате длительного эволюционного процесса, произошёл из ствола животного мира, генетически связан с этим миром. Человек разумный (*Homo sapiens*) является представителем типа Хордовые (Chordata), класса Млекопитающие (Mammalia), отряда Приматы (Primates), подотряда Человекообразные, или высшие приматы (Anthropoidea), надсемейства Гоминоидов, или высших узконосых обезьян (Hominoidea, или Cercopithecoidea), семейства Гоминид (Hominidae).*

Представители приматов (включая человека) характеризуются следующими отличительными признаками:

- хорошо развита ключица;
- большой палец по крайней мере на одной паре конечностей противопоставляется всем остальным;
- первый палец стопы имеет плоский ноготь или лишён ногтя;
- кисть способна к пронации и супинации благодаря вращению локтевой кости вокруг лучевой;
- глазницы окружены костным кольцом, и глаза направлены вперёд;
- зубная система неспециализированная, присутствуют по крайней мере 3 типа зубов;
- отчётливо выражена слепая кишка;
- у самок развивается 1 пара молочных желёз;
- мозг всегда имеет затылочную долю и шпорную борозду;
- высоко развиты отделы нервной системы, обеспечивающие ловкие и тонкие действия мышц;
- хорошо развито цветковое стереоскопическое зрение, обеспечивающее точную оценку расстояния, что особенно важно при прыжках в кронах деревьев;
- обычно рождается один детёныш.

Однако ни один из перечисленных признаков в отдельности нельзя считать определяющим, так как порознь они достаточно часто встречаются в основном стволе млекопитающих, в примитивной форме - у древесных сумчатых и насекомоядных.

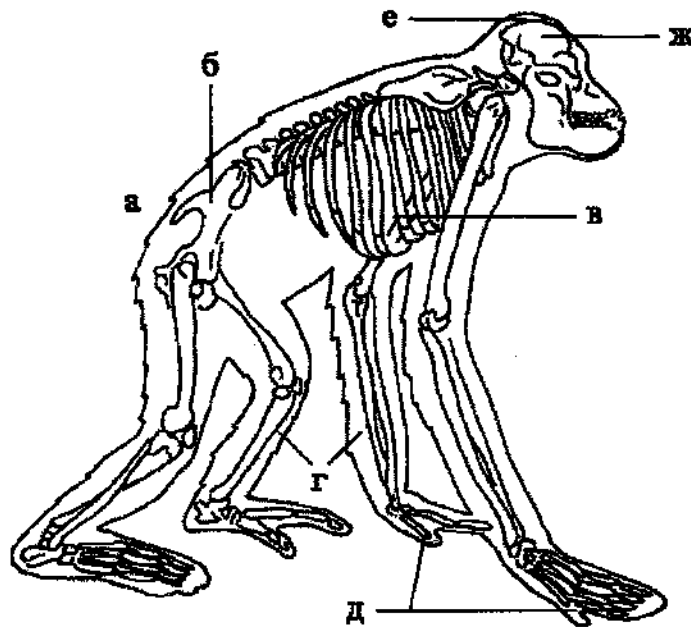


Рис. 163. Характерные признаки орангутана:

а - отсутствие хвоста; б - удлинённый таз; в - широкая и вместительная грудная клетка; г - ноги короче рук; д - длинные кисти рук с короткими большими пальцами, противопоставленными прочим пальцам; е - костный гребень на черепе; ж - большой, по сравнению с размерами тела, головной мозг

У человека и шимпанзе описано более 90% общих генов и около 350 сходных морфофизиологических признаков. Однако в морфофизиологическом отношении человек весьма отличается от высших приматов. Многие анатомические особенности современного человека сформировались как **результат общественно-трудовой деятельности его предков** и отчётливо прослеживаются при сопоставлении с таковыми приматов (рис. 163).

Так, прямохождение, без которого был бы невозможен переход к трудовой деятельности, обусловило **развитие характерных изгибов позвоночника (лордозы и кифозы)**. Шейный лордоз обеспечивает поддержание равновесия головы на позвоночнике. Следствием прямохождения является **относительное удлинение бедра и голени** (рис. 163) и многочисленные изменения в скелете стопы, связанные с переносом на стопу всей тяжести тела: **развитие «пятки», продольного и поперечного сводов предплюсно-плюсневой области**, а также большого пальца ноги, который имеет со всеми пальцами ноги общую подошвенную поверхность и достаточно массивен. S-образный изгиб позвоночника и куполообразная форма стопы смягчают толчки и сотрясения при ходьбе. У человека сильно развиты также мышцы нижних конечностей. Существенно расширившийся в связи с

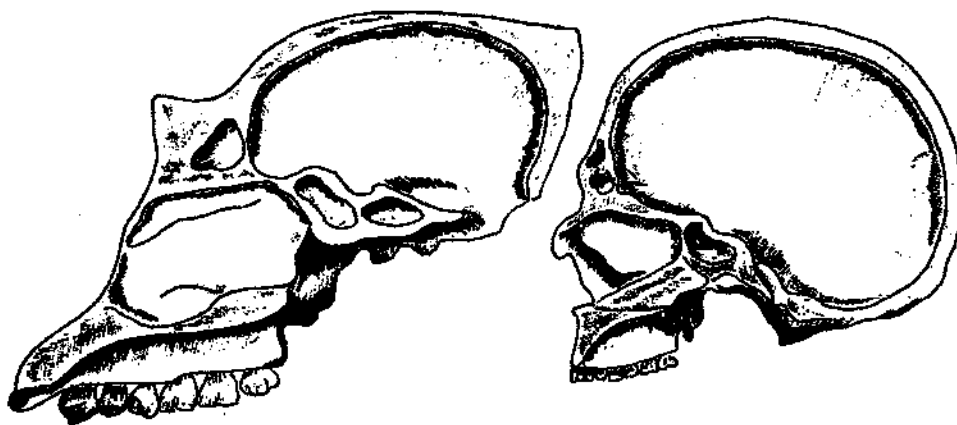


Рис. 164. Черепы гориллы и человека (сагиттальный разрез)

вертикальным положением тела таз (рис. 163) принял на себя давление всех органов. Кисть более подвижна, значительно увеличены размеры I пальца, мускулатура которого стала к тому же более дифференцированной. У человека отсутствуют надглазничные валики, амортизирующие удары, а также костные черепные гребни (рис. 164), к которым прикрепляются сильные челюстные мышцы. Ряды зубов человека расположены в форме параболы, а у обезьян - в виде латинской буквы V. Клыки обезьян значительно крупнее, а коронки коренных зубов выше, чем у человека. Человеку характерна некоторая асимметрия передних конечностей (у 75% людей правая рука несколько длиннее левой и лишь у 7% левая длиннее правой, у 15% людей они равны). У животных такой резко выраженной асимметрии не наблюдается.

Мозговой череп у человека значительно превосходит по размерам лицевой (рис. 164), большого объема достигает головной мозг (1350-1500 г), масса которого в 3-4 раза превосходит массу мозга шимпанзе и горилл. Мозг человека составляет $1/40$ веса тела, а у обезьян - $1/60-1/200$ веса их тела. Кроме того, у человека редуцирован волосяной покров, удлинен период детства, составляя $1/5$ продолжительности жизни (у приматов - $1/6-1/13$). У человека развита вторая сигнальная система (т.е. звуковой и письменный язык и связанное с ним отвлеченное мышление), чего нет ни у одного животного и чему не удалось обучить ни один животный организм.

Описанные признаки указывают на коренное отличие человека от животных, в том числе и от приматов. Современные приматы - достаточно специализированные животные, и человек не мог произойти от них, а мог иметь лишь общих с ними предков.

13.2. Стадии (этапы) антропогенеза

Человек - составная часть органического мира, которая складывалась на протяжении большей части истории планеты независимо от социального фактора и породила этот фактор в ходе своего развития. *Благодаря животному происхождению жизнедеятельность человеческого организма основывается на фундаментальных биологических механизмах, которые составляют биологическое наследство людей.*

Биологическим процессам принадлежит фундаментальная роль в определении важнейших сторон жизнеобеспечения и развития. Однако в популяциях людей эти процессы не приводят к результатам, обычным для остального мира живых существ. Так, естественный отбор утратил функцию видообразования благодаря действию социальных факторов, однако результатом воздействия элементарных эволюционных факторов на популяции людей стало резко выраженное их наследственное разнообразие.

Сохранение биологических механизмов жизнеобеспечения и приобретение социальной сущности изменило процесс индивидуального развития людей. *В ходе онтогенеза используется информация двух видов: 1) биологически целесообразная информация (генетическая программа, закодированная ДНК); 2) социально наследуемая программа, освоение которой человеком происходит в процессе его воспитания и обучения.* Это, по сути, культура человечества, вся сумма знаний и социального опыта людей, которые создаются, сохраняются и используются поколениями.

Антропогенез, или происхождение человека, рассматривается как становление вида Человек разумный в процессе формирования общества (социогенеза). Краеугольный камень учения об антропогенезе - общая теория эволюции, к крупнейшим достижениям которой относится сформулированная впервые Ч. Дарвином симиальная гипотеза происхождения человека от высокоразвитых обезьян третичного периода, аргументация которой значительно расширилась и пополнилась многими новыми фактами из области сравнительной биохимии, иммунологии, этологии приматов, молекулярной антропологии и др. Эти материалы полностью подтвердили наибольшую близость человека к африканским человекообразным обезьянам (понгидам) и в первую очередь к шимпанзе.

Антропогенез условно можно разделить на 5 стадий.

1. **Понгидно-гоминидная стадия**, стадия развития общей понгидно-гоминидной ветви, которая началась 16-18 млн лет и завершилась не позднее 6,0 млн лет тому назад разделением на 2 ветви: понгидную и гоминидную.

2. С обособлением последней началась **прегоминидная стадия** антропогенеза (5,0-2,0 млн лет тому назад). *др. приматов*

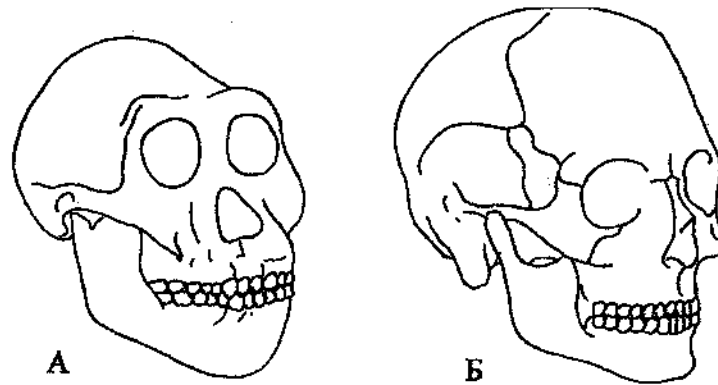


Рис. 165. Череп австралопитека (А) и современного человека (Б)

3. *Архантропная стадия* (2,0-0,5 млн лет тому назад).

4. *Палеоантропная стадия* (0,5-0,035 млн лет тому назад).

5. *Неоантропная стадия* (началась около 0,2 млн лет тому назад и длится по настоящее время).

Ранний период эволюции *общего понгидно-гоминидного ствола* был представлен *североафриканским олигоценовым египтопитеком* и группой *дриопитеков*, в первую очередь древнейшим (нижнемиоценовым) *дриопитеком африканским* из Кении, возраст находок которого определяется примерно в 20 млн лет.

На второй (*прегоминидной*) стадии около 5 млн лет назад появились *двуногие человекообразные - австралопитековые*, которые довольно широко распространились по Африке, а возможно, и за её пределами в период от 4,5 до 1 млн лет назад. Австралопитековые - это подсемейство вымерших южных человекообразных обезьян, включаемых в семейство *гоминид*. Рост взрослого австралопитека, передвигавшегося на двух ногах, не превышал 130 см, вес - 30-40 кг, объём мозговой полости достигал 700 см³. Лицевой череп и челюсти австралопитека многими признаками более напоминали таковые человека, чем приматов (рис. 165).

В одной из периферийных популяций ранних австралопитековых могли сформироваться первые *представители рода Ното*, сосуществовавшие с австралопитековыми на большом временном промежутке, что доказывается находками в Кении и Танзании. Существует также мнение о независимом происхождении австралопитековых и *Ното habilis* при конвергентном развитии двуногого хождения в обеих линиях. Однако *только представители рода Ното были способны изготавливать орудия*. К австралопитековым относят также более поздние находки - *президжантропа*, *зиджантропа*, *парантропа*, *плезиантропа*.

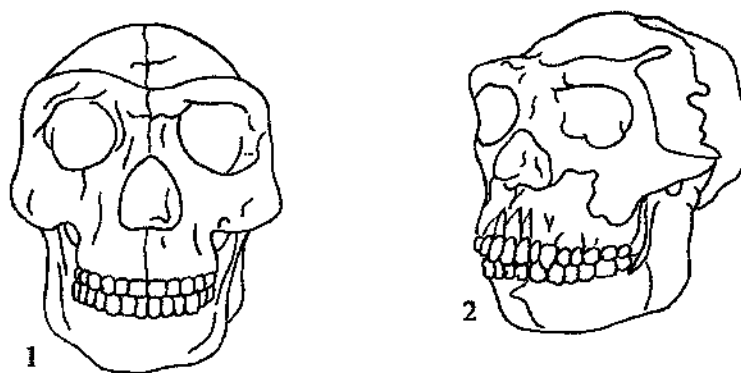


Рис. 166. Черепа архантропов: 1 - питекантроп; 2 - синантроп

Наиболее прогрессивные австралопитековые - президжантропы перешли к изготовлению орудий, создав самую раннюю олдовайскую (или галечную) культуру, и стали наиболее ранними представителями *Человека умелого* - *Homo habilis*. Ископаемые остатки ранних Номо (древностью около 2 млн лет) обнаружены в ряде районов Восточной Африки (Танзания, Кения, Эфиопия), нередко с праорудиями древнейшей олдовайской культуры человечества.

Около 1,5 млн лет тому назад первый вид человека - *Человек умелый* (*Homo habilis*) сменился другим видом - *Человек прямоходящий* (*Homo erectus*). В дальнейшем, происходило постепенное расширение экологической ниши Номо, поглотившей экологические ниши австралопитековых. Ещё 1,3-1,4 млн. лет тому назад *Homo erectus* сосуществовал с поздними австралопитековыми, а приблизительно 1 млн. лет тому назад *Homo erectus* стал единственным представителем гоминид на Земле. Этот вид обнаруживается в различных регионах Африки и Евразии примерно до периода 0,3 млн лет. Ранние этапы гоминизации связаны с Африкой (системой Восточно-Африканского рифта), данный факт во многом объясняется тем, что это был гигантский горный разлом, изобиловавший водными источниками и разнообразными животными.

В 1891 году французский врач Э. Дюбуа нашёл остатки представителя древних гоминид на острове Ява, которого назвал *питекантропом*. Он был ростом 170 см и передвигался на двух ногах, слегка согнутых в коленях. Питекантроп имел объём мозговой полости 900-1000 см³, небольшую выпуклость лба, массивные надглазничные валики, плоские носовые кости, тяжёлую нижнюю челюсть без подбородочного выступа. Во многом он был сходен с найденным в 1927 году близ Пекина *синантропом* с объёмом мозговой полости 1050 см³ (рис. 166).

Но мнению многих эти две находки являются двумя географическими расами или двумя подвидами *Homo erectus*, представляющими **третью (архантропную) стадию антропогенеза**. Объём мозга составлял у них около 1000 см^3 , укороченные челюсти (рис. 166) и расширенный альвеолярный отросток обеспечивали относительно большую подвижность языка, что даёт основания допускать возможность появления примитивной речи на архантропной стадии эволюции гоминид.

Четвёртая (палеоантропная) стадия антропогенеза представлена **неандертальцем** (*Homo sapiens neanderthalensis*), первый экземпляр которого найден в 1856 году в долине реки Неандер (Германия). От современного человека (рис. 167) он отличался прежде всего низким сводом черепа, покатым лбом и тяжёлым сплошным надглазничным валиком, пяткообразно нависающим затылком, к которому прикреплялись сильно развитые мышцы шеи, недоразвитием подбородочного выступа и отклонением назад челюстного симфиоза (рис. 168). Объём мозга неандертальца составлял в среднем 1450 см^3 , несколько превышая объём мозга современного человека (1350 см^3).

Примерно 200-50 тыс. лет тому назад антропогенез вступил в **последнюю (неоантропную) стадию**. Самые ранние находки современного человека - **кроманьонца** (*Homo sapiens sapiens*) датируются в 40 тыс. лет (первая находка сделана во Франции близ деревни Кроманьон в 1868 году). Кроманьонцы отличались высоким ростом (до 180-190 см), обладали объёмом черепа, сравнимым с таковым современного человека, узким носом, широким прямым лбом и нижней челюстью с большим подбородочным выступом. Кроманьонцы искусно делали каменные и костяные орудия (рис. 169), в их пещерах найдены рисунки животных и сцен охоты. Кроманьонцы создали различные археологические культуры позднего палеолита. Такие качества неоантропов, как коллективная трудовая деятельность, развитая речь, интеллект, привели в процессе дальнейшего развития к возникновению человеческого общества. Важным этапом его развития явилась революция неолита (позднего каменного века), в результате которой человек одомашнил животных, окультурил растения и вышел из полной зависимости от природы. Благодаря этому он избежал гибели от голода в результате первой экологической катастрофы, когда истребил всех диких животных в позднем мезолите.

Эволюция гоминид не была линейным процессом. Вероятны значительные вариации скоростей изменения в различных линиях и в одном и том же филетическом ряду в разное время. *Можно полагать, что развитие гоминид шло на каждом этапе по нескольким направлениям* (рис.170) и в пределах каждого направления возникали разновидности, которые изменялись под влиянием разных факторов эволюции.

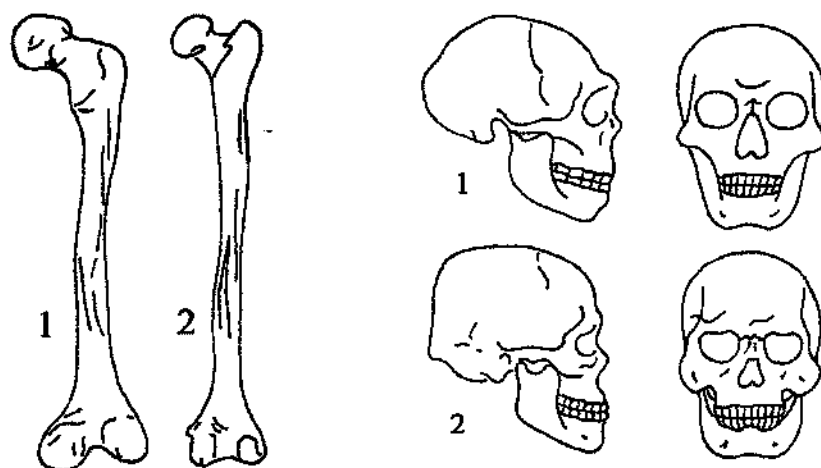


Рис. 167 (слева). Бедренная кость неандертальца (1) и современного человека (2)

Рис. 168 (справа). Череп неандертальца (1) и современного человека (2)

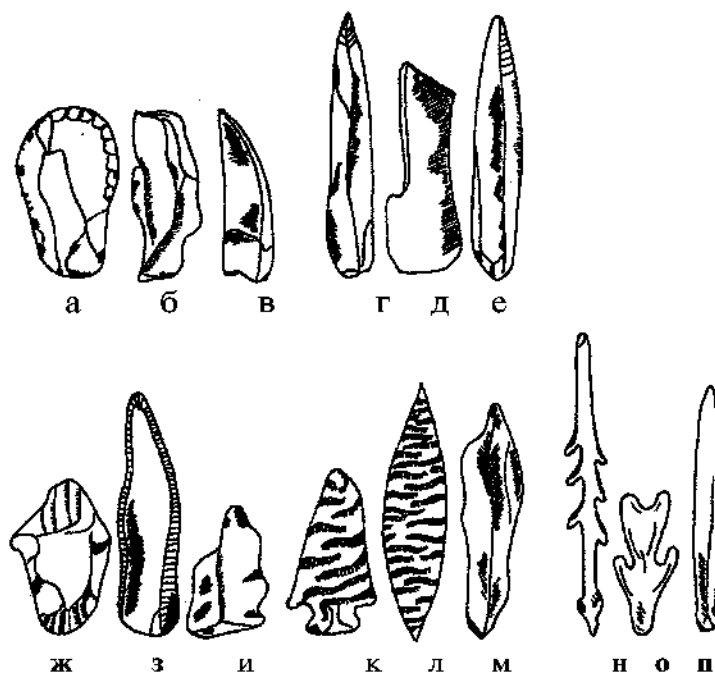


Рис. 169. Орудия кроманьонца:

а - скребло; б - резец; в - нож с округлой тыльной стороной; г - сужающийся остроконечник; д - резец; е - нож с тупой тыльной стороной; ж - скребло с выступом; з - заострённое лезвие; и - резец; к - наконечник стрелы; л - листовидный остроконечник; м - проколка; н - гарпун из оленьего рога; о - костяной рыболовный крючок; п - наконечник из оленьего рога



Рис. 170. Схема эволюции гоминид

13.3. Биологические факторы антропогенеза

В качестве биологических факторов антропогенеза рассматриваются основные факторы эволюции.

1. Наследственная изменчивость в понимании любых наследуемых изменений наследственного материала. При этом *первостепенное значение имеют генные мутации* (вставка, выпадение, изменение или замена пары нуклеотидов в ДНК), которые менее сказываются на снижении жизнеспособности организма в сравнении с другими изменениями генетического материала.

2. Изоляция как любое ограничение или полное исключение свободного скрещивания (панмиксии) между особями вида. В эволюции предков человека имела место географическая изоляция и едва ли могла проявляться биологическая (экологическая) изоляция.

3. Популяционные волны, или волны жизни, - колебания численности особей популяции, происходящие главным образом *апериодически* под влиянием изменений окружающей среды.

4. Естественный отбор как преимущественное выживание и участие в размножении наиболее приспособленных особей вида. В эволюции гоминид имели место все три формы отбора (движущая, дизруптивная и стабилизирующая), однако в настоящее время более отчетливо проявляется стабилизирующая форма.

13.4. Специфика действия биологических факторов в современный период антропогенеза

Все известные биологические факторы антропогенеза продолжают оказывать воздействие на популяции людей и в настоящее время. Однако характер их влияния изменился, обрёл следующую специфику. Ослабело давление на популяции людей естественного отбора. Это обусловлено все более ощутимым уходом человека из естественной среды обитания в создаваемую им искусственную среду. В связи с ослаблением давления естественного отбора *возросли масштабы (пределы) наследственной изменчивости людей*, которые стали далеко не сопоставимыми с масштабами наследственной изменчивости любого вида живых организмов. Благодаря все большей социальной защищенности людей *ослабел дрейф генов* (массовая гибель людей в результате природных стихийных бедствий существенно уменьшилась). *Уменьшились значительные (резкие) колебания численности человечества*, т.е. практически «сгладились» популяционные волны. Заметно *снизилось действие изолирующего фактора*. Развитие транспорта (особенно водного и воздушного) на планете резко уменьшило влияние на популяции людей географической изоляции. Уменьшаются проявления биологической изоляции: различия, связанные с религиозной или расовой принадлежностью, все менее принимаются во внимание при вступлении в брак.

13.5. Социальные факторы антропогенеза

Основными социальными факторами антропогенеза являются следующие.

1. Трудовая деятельность. *Определяющими моментами для нее явилось предварительное мысленное «конструирование» орудия труда и осознанная последующая обработка естественных предметов для определенной цели.* Изготовление орудия труда привело к появлению в природе артефактов (ксенобиотиков) - чуждых биосфере и природе в целом вещей. Вместе с тем появление ксенобиотиков (орудий и результатов труда) положило начало созданию материальной и духовной культуры, ознаменовавшему появление второй (социально-наследуемой) программы развития человека.

2. Совместная (коллективная) трудовая деятельность, которая обуславливала совершенствование сигнальных систем, развитие речи и отвлеченного (абстрактного) мышления.

3. Расселение людей и вступление их во все усложняющиеся общественные отношения.



Рис. 111. Предшественники современного человека:

1 — австралопитек; 2 - человек прямоходящий; 3 - неандерталец; 4 - кроманьонец

13.6. «Белые пятна» проблемы антропогенеза

Несмотря на кажущуюся на первый взгляд достаточность приведённых выше фактов и убедительность их объяснений, **в проблеме происхождения человека сохраняется ряд «узких» мест, своего рода «белых пятен»**. Рассмотрим основные из них.

1. Как возник, в частности, бипедализм (двуногость)? Человек разумный — единственное двуногое существо в классе Млекопитающих. Почему предки человека выбрали столь странный двуногий способ передвижения, хотя четвероногий ход более лёгок, быстр и с успехом используется всеми современными наземными узконосыми обезьянами? Переход от четвероногого хождения к двуногому представлял собой очень сложный процесс перестройки многих систем органов, потребовавший 5-7 млн лет эволюционных преобразований. При этом «болезненных» преобразований, в ходе которых десятки, если не сотни видов были «принесены в жертву» перестроечному процессу под жёстким давлением естественного отбора, «пощадившим» только предков и ближайших родственников современного *Homo sapiens*.

Обитавший в саванне Восточной Африки около 3 млн лет назад афарский австралопитек передвигался только выпрямившись и не обладал каким-либо другим способом локомоции (рис. 171). Вместе с тем он не изго-

товлял орудий труда. Тем более этим качеством не обладали его предки, вставшие на путь формирования двуногости 8–10 млн. лет тому назад. Если они использовали и переносили камни или палки, то могли обходиться без двуногости, как это делают современные обезьяны, зажимая камень пальцами грудной конечности и опираясь на тыльную сторону фаланг пальцев или пястных костей. Следовательно, *человек не стал двуногим, а произошёл от двуногого животного. Условия и причины развития двуногости у животных не нашли исчерпывающих объяснений до настоящего времени.*

Можно полагать, что у предков австралопитека, осваивавших открытые пространства саванн, появилась потребность переносить в руках что-то объёмное и важное, которое нельзя было бросить или оставить. По мнению ряда биологов, это могли быть детёныши. Известно о трудности для обезьяны, связанной с переносом детёнышей при передвижении по земле. Самка может его либо везти на закорках, либо, прижав одной рукой к груди, передвигаться на трёх конечностях. При паническом бегстве ей не унести больше одного ребёнка. Двуногая самка может бежать, прижимая к себе двух детёнышей. Для выживания сообщества (популяции) такое приспособление могло иметь крайне важное значение. Последнее возрастало по мере усиления цесса хищников, обрушившегося на популяции приматов, которые осваивали саванны, где трудно, в отличие от густых крон тропических лесов, найти укрытие. Однако подобное обоснование развития двуногости может рассматриваться в лучшем варианте как рабочая гипотеза, требующая дальнейшей разработки.

2. Почему у человека произошло укорочение и столь существенное ослабление передних конечностей? Ведь сильные руки дают явные преимущества в охоте, а также в труде, особенно с примитивными орудиями (рис. 171). Что способствовало сохранению несовершенной с точки зрения биомеханики бипедальной конструкции скелетно-мышечной системы только у современного человека? При опасности птицы взмывают в воздух, копытные убегают, обезьяны укрываются на деревьях. Как спасались от хищников полувыпрямленные, медленно передвигающиеся на двух ногах животные предки человека, не использовавшие, кроме жалких палок и камней, каких-либо орудий самозащиты? М.Ф. Нестурх и Б.Ф. Поршневу откровенно признаются, что не в силах представить себе это спасение, а последний предполагает прямо фантастическое спасение с помощью «интердикции» (знакового общения с хищниками) или посредством «гипнотизирующего» взгляда.

3. Чем было вызвано «молниеносное» по эволюционным меркам увеличение объёма мозга (рис. 172) более чем в 2 раза за 1,5–2,0 млн лет? Попытки аргументировать такое изменение мозга усложнением трудовых операций и применяемых орудий труда не выдерживают ника-

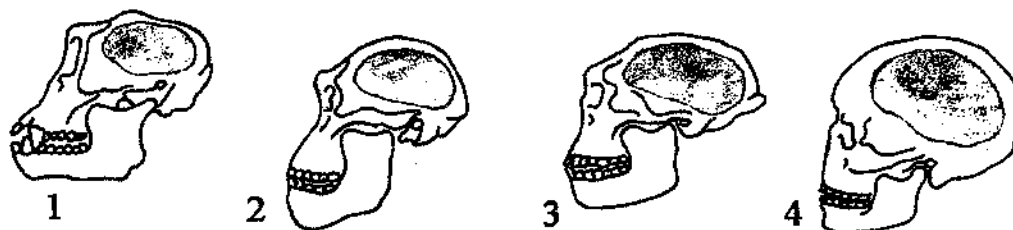


Рис. 172. Изменение черепа и объёма мозга в ряду от человекообразной обезьяны до человека:

1 - шимпанзе; 2 - австралопитек; 3 - Человек прямоходящий (*Homo erectus*); 4 - кроманьонец

кой критики: неандерталец, отличавшийся большим, чем у современного человека, объёмом мозга (1450 см^3 против 1350 см^3), изготавливал и применял те же примитивные орудия галечной культуры, что и представители *Homo habilis* с объёмом мозга, не превышавшим 700 см^3 . Исключается также рассмотрение сложности коллективных трудовых действий, например, коллективной охоты как фактора, обусловившего усложнение организации головного мозга: архантропы и палеоантропы использовали мясо трупов животных. Об этом убедительно свидетельствуют результаты современных трассологических исследований найденных на соответствующих стоянках гоминид костей: мясо отделялось от костей не свежим, а полусгнившим. Возможность применять каменные орудия для разделки толстокожих трупов могла позволить гоминидам занять нишу таких «специалистов» по трупам среди животных-собираателей даже при условии острейшей конкуренции за обнаружение трупа в африканской саванне и последующее завладение им.

4. Как и при каких условиях возникла и совершенствовалась речь, составляющая основу абстрактного мышления и сознания человека? Животные успешно используют разнообразие звуков (возгласы, междометия и т.п.), чтобы приветствовать или ругать друг друга, выражать недовольство или радость, сигнализировать о простых действиях, воспитывать и обучать потомство и т.п. Звуки при этом произносятся на вдохе. Каким образом на основе этих звуков могла сформироваться членораздельная речь человека с произнесением слов на выдохе? Переходных (промежуточных) вариантов история пока не представила. Современные пастухи-аборигены Центральной Австралии, уподобляясь питомцам опекаемого стада, произносят подобно им громкие возгласы на вдохе.

5. Какова природа абстрактного мышления и сознания современного человека? Специалисты по нейрофизиологии и психологии всё ещё не пришли к окончательным выводам, каким образом такие невещественные

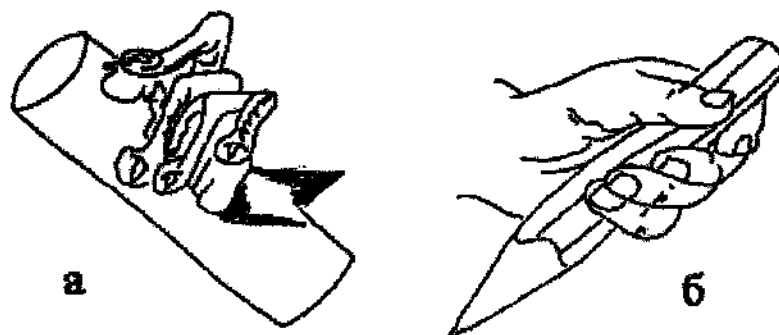


Рис. 173. Особенности кисти долгопята (а) и современного человека (б)

феномены, как сознание и психика, связаны с мозгом. Функционирование психики на атомно-молекулярном уровне связано с нейронной сетью головного мозга. Однако на вопрос, можно ли рассмотреть человеческий интеллект как всего лишь обретшее самостоятельность свойство электрической и прочей активности мозга, ответа пока нет.

13.7. Современные гипотезы происхождения человека

Указанные в предыдущем разделе «узкие места» («белые пятна») проблемы антропогенеза способствовали появлению на протяжении XX века ряда принципиально иных гипотез о происхождении человека. *Тарзальная гипотеза*, изложенная английским биологом Ф. Вудом Джонсом (1929), заключается в замене положения о развитии человека из ископаемых человекообразных приматов идеей о его происхождении от других приматов, в частности, от *древнетропического долгопята* (рис. 173). Единственными представителями последних являются маленькие долгопяты, живущие в глухих тропических лесах на островах Индо-Малайской области и составляющие характеристический элемент местной фауны. По внешнему виду они напоминают тушканчиков: у них огромные глаза, типичные для ночного животного, очень длинные задние и очень короткие передние конечности, а также длинный хвост, который служит им не только рулём и противовесом при ловких прыжках с ветки на ветку, но и опорой при сидении. Передвигается долгопят в более или менее вертикальном положении с помощью задних конечностей. Пяточная и ладьевидная кости стопы у него очень длинные, откуда и название долгопят, или тарзит.

В обосновании гипотезы Ф. Вуд Джонс указывает на тот факт, что пропорции тела у человека отличны от всех человекообразных обезьян и более сходны с пропорциями тела долгопята, а также выделяет некоторые особенности волосяного покрова, укороченность лицевого отдела черепа, особенности формы и строения наружных половых органов у самки и дру-

гие черты видимого сходства человека с долгопятом. Гипотеза Вуда Джонса встретила резкую критику отечественных и зарубежных авторов. Её несостоятельность аргументировалась в первую очередь тем, что долгопяты не являются общественными животными: они встречаются поодиночке или парами и никогда не живут стадами. Существенные возражения, которые вызывает тарзальная гипотеза антропогенеза Вуда Джонса, её явное несоответствие многочисленным фактам сравнительной анатомии, приматологии, палеонтологии и антропологии указывают на недостаточную обоснованность этой гипотезы.

*Гигантоидная гипотеза антропогенеза, предложенная в 1945 году видным немецким антропологом Ф. Вейденрейхом, является, казалось бы, наиболее солидно аргументированной из идеалистических гипотез антропогенеза. Её фактическую основу составляют находки остатков ископаемых огромных антропоидов в Юго-Восточной Азии. Ф. Вейденрейх принимает их за гоминид, древнейших представителей человека. Исходная идея гигантоидной гипотезы заключается в том, что гигантизм есть характерная особенность ближайших предков человека. Основным представителем последних назван **блэковским гигантопитеком** в честь английского анатома Д. Блэка, известного по исследованиям синантропов. Соответствующий род ископаемых антропоидов был описан в 1935 году по одному сильно стёртому нижнему последнему коренному зубу.*

Утверждение, что гигантопитек - не антропоид, а типичный представитель гоминид, представляется научно несостоятельным. *Гигантопитек - это, по-видимому, одна из специализированных форм антропоидов. Его огромный череп, вероятно, был крупнее, чем у современного человека, и характеризовался грубым наружным костным рельефом. Гигантизм в отряде приматов следует рассматривать как исключение, а не правило: в Индии жил гигантский дриопитек, на юго-востоке Азии обитали гигантопитек и мегантроп, в Восточной Африке - большой проконсул, на острове Мадагаскар жили колоссальные лемуры - мегаладапис и другие. К тому же гипотеза Ф. Вейденрейха не даёт ответа на такой вопрос: как согласовать с автогенетической тенденцией развития животного мира предполагаемый поворот процесса эволюции вспять с измельчением гигантских антропоидов и их превращением в людей, сильно уступавших по размерам тела своим предкам? В жертву научно несостоятельной гигантоидной гипотезе антропогенеза Ф. Вейденрейх принёс, по сути, собственную ортогенетическую концепцию.*

Ряд так называемых *симиальных гипотез* трактует происхождение человека от группы обезьян Старого Света. При этом авторы симиальных гипотез анализируют обычно вопрос о том, какой из современных антропоидов обладает наиболее существенными чертами родства с человеком. В

зависимости от такого подхода появились *гиббоноидная, орангоидная, гориллоидная и шимпанзоидная гипотезы антропогенеза или их комбинации*. Создатели *гиббоноидной гипотезы* (палеонтолог Пильгрим и антрополог Верт) основываются на том, что проплиопитек, обладавший, по-видимому, гиббоноидными особенностями, дал начало плиопитекам, а через них - гиббонам, причём проплиопитек был общим предком для прочих антропоидов, в том числе для человека.

Человек не прошёл стадию сверхспециализации подобно гиббону, иначе это в более сильной степени отразилось бы на пропорциях конечностей человека во время его внутриутробного развития и в дальнейшие периоды жизни. Тем не менее авторы гипотезы ссылаются на то, что гиббоны более других обезьян напоминают человека по таким особенностям, как расположение внутренних органов, сильное развитие большого пальца стопы и второго пальца кисти, слабость наружного рельефа мозгового отдела черепа, форма коренных зубов и т.д. Однако ряд особенностей гиббонов (малые размеры тела, отсутствие лобных пазух, седалищные мозоли и др.) не позволяют серьёзного отношения к гипотезе о происхождении человека от гиббонов.

Достаточно широко распространена *шимпанзоидная гипотеза антропогенеза (Швальбе, Грегори, Вейнерт и др.)*. Её авторы наделяют дриопитека и более поздних верхнетретичных предков человека, вплоть до австралопитека, чертами, сближающими с шимпанзе. Черты поразительного сходства между шимпанзе и человеком подмечены в строении больших полушарий мозга. К тому же у шимпанзе нет столь сильных половых отличий между самками и самцами.

Сторонники *гиббоноидной гипотезы (Фриндель и др.)* указывают на относительно более высокий череп орангутана как на один из признаков «сходства» этой обезьяны с представителями монголоидной расы. Однако длиннорукий орангутан, несомненно, должен быть выведен из числа ближайших сородичей человека из-за множества особых черт специализации (щёчные наросты у самцов, редукция большого пальца стопы, отсутствие язычка на нёбном занавесе и др.).

Многие зарубежные учёные стремятся устранить из родословной человека не только антропоидов, но и прочих приматов, изображая предка человека в виде маленького двуногого наземного эоантропа, который якобы возник из примитивных низших млекопитающих ещё в самой глубине третичного периода. Так, Д. Буль не признаёт дриопитека за предка человека. Воззрение о существовании третичного человека, близкое к гипотезе Д. Буля об эоантропе, высказывает также американский палеонтолог Г. Осборн.

Весьма оригинальная *гипотеза происхождения человека от полуводных обезьян рек и озёр - нияпитеков* (в греческой мифологии нияды – нимфы рек и озёр) разработана Л. И. Ибраевым. В качестве подтверждений гипотезы автор приводит следующие особенности строения и жизнедеятельности современного человека:

- ребёнок до 3-х месяцев способен плавать в воде, затаивая дыхание, а лишь позднее учится ходить;

- ноздри у человека направлены вниз, что является приспособлением к защите дыхательных путей от волн при плавании (направленность ноздрей у человекообразных обезьян вперёд крайне неудобна для полуводного образа жизни);

- волосяной покров на теле современного человека редуцирован, потому что мокрая шерсть при выходе на сушу была у полуводных обезьян существенной помехой в терморегуляции (у всех обезьян шерстный покров сохранился, т.к. ночью в тропиках достаточно холодно);

- волосы, лучше развитые на голове у современных женщин, чем у мужчин, являются наследием мощного волосяного покрова самок нияпитеков, который способствовал удержанию на голове детёнышей при плавании;

- питание нияпитеков мягкими моллюсками, водорослями, полуводными растениями благоприятствовало формированию современного типа зубной системы человека.

Гипотеза эволюции эмоционально напряжённых сообществ изложена в книге П.И. Ачилдиева «Власть предьстории» (1992). По мнению автора, среди известных режимов функционирования психики особого внимания заслуживает перенапряжённый режим, когда люди находятся в состоянии сильного возбуждения, сопоставимого, например, с толпой разгорячённых алкоголем людей, ищущих объект приложения своих неизменно возросших на данный момент физических и духовных сил. Во многом подобным образом выглядела пратолпа палеоантропов (неандертальцев), совместно ищущих в критической ситуации путём проб и ошибок новую поведенческую адаптацию. Если её находила хотя бы одна особь, адаптация, благодаря эффекту подражания, быстро распространялась в пределах пратолпы и обеспечивала выживание, а следовательно, и эволюционную перспективу всему сообществу палеоантропов. Несомненно, что выход в критической ситуации находили чаще всего обогащенные опытом старые особи, которые поэтому тщательно оберегались и окружались заботой со стороны других членов сообщества. Только таким путём физически более слабые кроманьонцы могли обрести успех в конкуренции с более мощными, но противостоявшими им в одиночку неандертальцами.

13.8. Расы и видовое единство человечества

Расы - это систематические подразделения внутри вида Homo sapiens. Каждая раса характеризуется совокупностью наследственно обусловленных признаков (цвет, кожи, глаз, волос, рост, особенности мягких частей лица, черепа и др.). *Расы человека начали формироваться, как полагают, в эпоху позднего палеолита (около 30-40 тыс. лет тому назад). Тогда многие расовые признаки имели адаптивное значение и закреплялись естественным отбором в условиях определённой географической среды.* Например, у представителей экваториальной расы тёмная окраска кожи возникла как защита от обжигающего действия ультрафиолетовых лучей, удлинённый тип пропорций тела, полезный для терморегуляции в жарком климате, сформировался, вероятно, как способ увеличения поверхности тела по отношению к его объёму.

Формирование части расовых признаков происходило под действием естественного отбора. Некоторые признаки, входящие в расовый комплекс, могли появиться в силу коррелятивной изменчивости. Так, главную роль в развитии уплощённости лица монголоидов играли, по-видимому, первичные изменения жевательного аппарата и общей конструкции лицевого скелета.

Подразделение на расы свидетельствует о том, что Человек разумный (*Homo sapiens*) - это резко политипический вид, включающий три «большие» расы людей (рис. 174): *австрало-негроидную (экваториальную); европеоидную (евразийскую); монголоидную (азиатско-американскую).* Нередко выделяют 5 больших рас: негроидную, австралоидную, европеоидную, монголоидную, американскую.

Внутри каждой из больших рас выделяют малые расы или подрасы. Так, внутри австрало-негроидной (экваториальной) расы такими являются негрская, негрильская, бушменская, австралийская и др., внутри европеоидной расы - атланти-балтийская, индо-средиземноморская, средневропейская и др. малые расы, внутри монголоидной расы - североазиатская, южноазиатская, арктическая и др. малые расы.

У австрало-негроидов - тёмные кожные покровы, курчавые шерстистые или волнистые волосы, толстые губы, широкий маловыступающий нос, отличающийся поперечным расположением ноздрей. *Европеоиды* имеют светлую или смуглую кожу, прямые или волнистые волосы, развитый волосной покров на лице, узкий выступающий нос, тонкие губы. *Монголоиды* отличаются светлой или смуглой кожей, прямыми, нередко жёсткими волосами, уплощённым лицом с выступающими скулами, косым разрезом глаз, выраженным «третьим веком» (эпикантом), средними показателями ширины носа и губ.



Рис. 174. Представители больших рас:

1 - австрало-негроидной; 2 - монголоидной; 3 - европеоидной

Представители разных рас различаются также некоторыми физиологическими и биохимическими признаками: основной обмен веществ у негров и у большей части других народов экваториальной зоны ниже, чем у европейцев. Ниже у первых и содержание холестерина в плазме крови.

На основании биохимических и антропологических данных учёные полагают, что первоначально выделились из общего сапиентного ствола (*Homo sapiens*) монголоидная и европеоидно-негроидная расы. Из последних выделились европеоидная и австрало-негроидная расы. Такое формирование рас происходило на стадии перехода от палеоантропов к неоантропам.

Особо следует отметить, что **все расы человека принадлежат к одному виду - *Homo sapiens***. Это доказывается рождением плодovитого и полноценного потомства в браках между представителями различных рас. **Видовое единство людей основывается на трёх главных признаках: 1) выпрямленное положение тела; 2) хватательный тип верхних конечностей; 3) развитая речевая функция и отвлечённое мышление.** Все расы абсолютно равноценны в биологическом и психическом отношении и находятся на одном и том же уровне эволюционного развития. Представители всех человеческих рас в одинаковой степени способны к достижению самых больших высот в развитии культуры и цивилизации. Поэтому любые расистские взгляды противоречат данным современной науки.

Расы человека не следует смешивать с понятиями «нация», «народ», «языковая группа». Разные расы могут входить в состав одной нации, а одни и те же расы - в состав разных наций.

13.9. Биологическое наследство человека, его значение в определении здоровья людей. Критика положений биологизаторских концепций природы человека и факторов развития человечества

Современный человек является обитателем как естественной, так и культурной среды, и рассматривается как продукт эволюционного процесса и социогенеза (процесса формирования общества). Поэтому *современный человек имеет двойственную биосоциальную природу*. Материалистическая теория развития диалектически объясняет взаимоотношение биологического и социального в становлении человека как включение более высокой формой развития материи (социальной) более низких форм, в том числе биологической. *Этим объясняется наличие в человеке биологического наследства в виде физико-химических, клеточных и системных механизмов жизнедеятельности и развития*. Эти механизмы являются результатом длительной эволюции на продолжительном этапе филогенеза животного мира, который венчает становление семейства гоминид. Поэтому физические, химические процессы, процессы, протекающие в клетках, тканях, процессы жизнедеятельности органов и систем органов в ряду животных (особенно позвоночных и высших позвоночных) характеризуются фундаментальным сходством. У млекопитающих и особенно гоминид они достигли максимальной степени сложности на основе высокой степени дифференцированности и интегрированности структур организма.

Эти процессы, обеспечивающие жизнедеятельность организма, характеризуются рядом объективных закономерностей, обеспечивающих жизнедеятельность в рамках определённых параметров. Любой сдвиг процесса в ту или иную сторону в силу сложной системы корреляций чреват развитием цепи изменений (нарушений) процессов жизнедеятельности тканей и может привести к патологии. Диагностика заболеваний, их лечение и профилактика немыслимы без глубокого знания закономерностей и механизмов жизнедеятельности на уровне клеток, тканей, органов, систем органов и целостного организма человека, знания закономерностей наследственности и изменчивости, приспособляемости (адаптированности) к условиям среды. Началом многих патологических процессов является снижение уровня приспособляемости к условиям внешней и внутренней среды на всех иерархических уровнях, проявляющееся в дезадаптации (на молекулярном, биохимическом, клеточном уровнях), затем предпатологии, которые не определяются ещё клинически.

Благодаря животному происхождению жизнедеятельность человеческого организма основывается на фундаментальных биологических механизмах, которые составляют биологическое наследство людей. Каждый

крупный успех в познании фундаментальных законов жизни сказывался на состоянии медицины, приводил к изменению оценок существа и механизмов развития патологических процессов, пересмотру принципов и практики лечебной и профилактической медицины. Так, успехи генетики стимулировали исследования генетики человека и привели к появлению нового раздела патологии – наследственные заболевания, созданию медико-генетических консультаций.

Научный подход к оценке биосоциальной природы человека считает недопустимым распространение действия биологических закономерностей на социальную сферу жизни современных людей, как это делают представители социал-дарвинизма и антропосоциологии. Социал-дарвинизм – идейное течение в буржуазной социологии, возникшее в конце XIX – начале XX века и объясняющее причины исторического развития общества биологическими законами борьбы за существование и естественного отбора. Он берёт начало от трудов Г. Спенсера. Социал-дарвинизм разнороден, но все его проявления характеризуются биологизацией общественных процессов, стремлением видеть в естественном отборе движущую силу общественного развития. Социал-дарвинизм и антропосоциология составили идейную основу расизма и фашизма.

Подновлённый социал-дарвинизм получил название неомальтузианства. Сторонники его вслед за Мальтусом (реакционным социологом, выступившим с теорией народонаселения) стремились оправдать все пороки капиталистического общества перенаселением. Причину мнимого перенаселения неомальтузианцы видели в «излишне низкой смертности», ответственность за которую возлагали на медицину. Сторонники неомальтузианства видят спасение человечества в новых войнах, эпидемиях, высокой детской смертности, насильственной стерилизации и пр. В канун Второй мировой войны идеи неомальтузианцев использовались фашизмом в качестве идеологического оружия. В послевоенные годы эти идеи находили поддержку в реакционных кругах США. Абсолютизация биологической природы человека популярна и в настоящее время, чему способствовали развитие молекулярной биологии и генетики, открывшие перед медициной перспективу генетической инженерии, возможности целенаправленно изменять наследственную информацию человека.

Материалистическая теория развития диалектически объясняет взаимоотношение биологического и социального в человеке, утверждая, что высшая форма движения материи (социальная) является качественно новой, несводимой к механической сумме низших форм. Социальная форма движения материи хоть и была порождена биологической в ходе её развития, тем не менее не может быть сведена к ней из-за своих специфических закономерностей.



Рис. 175. Антропогенез как дистанцирование сообществ людей от природы?

13.10. Перспективы человечества

Все имевшие место ранее эволюционные кризисы в отношениях между природой и обществом разрешались очередным увеличением дистанции между ними. Соответственно, **исторически сменявшие друг друга типы цивилизации последовательно удаляли человека от естественного состояния**. Присваивающее хозяйство палеолита (охота, собирательство) естественнее производящего земледелия, скотоводство естественнее промышленности, а индустриальное производство естественнее информационного (рис. 175). Сказанное относится, конечно, не только к способам хозяйствования, но и ко всей системе нашего бытия. Таким образом, отношение людей к миру всё более опосредовалось усложнявшимися материальными технологиями, организационными связями, мыслительными процедурами и становилось всё более «искусственным».

Согласно расчётам, выполненным под руководством академика К. Кондратьева, предельно **допустимая величина антропогенных возмущений не должна превышать 1% от полной производительности биосферы Земли. Между тем в настоящее время эта величина достигла уже 10%, что свидетельствует об острейшем экологическом кризисе, стремительно приближающем экологическую катастрофу и гибель биосферы..**

Есть основания полагать, что первые шаги в этом направлении уже сделаны отечественными и зарубежными «компетентными органами». Если что-то подобное произойдёт, то самые мрачные события 30-х годов в нашей стране и в фашистской Германии покажутся потомкам бледной тенью по сравнению с новой зловещей реальностью. Поэтому крайне важно с самого начала не допустить, чтобы на обсуждение этой проблемы был наложен гриф секретности.

По мнению доктора философских наук А.П. Назаретина, XXI век, вероятнее всего, станет последним веком собственно человеческой истории, то есть стадии универсальной эволюции, определяющим субъектом которой является человек. Попробуем представить три наиболее возможных сценария дальнейшего развития человечества.

Первый сценарий - замыкание планетарного эволюционного цикла (физическое самоуничтожение). Он может осуществиться по целому ряду конкретных вариантов: тотальный ядерный конфликт, глобальная экологическая катастрофа, глобальная инфекционная катастрофа, генетическое вырождение человечества. Сегодня наступление негативных тенденций настолько опережает созревание позитивных, что некоторые серьезные исследователи считают иллюзорной надежду на выживание планетарной цивилизации в горниле XXI века.

Второй сценарий заключается в возврате цивилизации к доиндустриальным формам существования на фоне религиозного ренессанса. Это предполагает затяжную войну, в которую были бы так или иначе вовлечены едва ли не все регионы планеты. В такой войне от оружия, голода, эпидемий население Земли сократилось бы не менее чем на 90%. Последнее неизбежно ещё и потому, что доиндустриальное хозяйство не способно прокормить большее число людей.

Наконец, третий сценарий, наиболее привлекательный, но тоже очень далёкий от идиллии. Это сценарий «прогрессивный», и как таковой он в концентрированном виде воплощает все пороки прогрессивного развития человечества. *Третий сценарий - ноосферизация человеческой деятельности предложен В. И. Вернадским.* Одно из его преимуществ состоит в сведении к минимуму опасных воздействий на человека. Основная функция ноосферы состоит в творческой адаптирующей деятельности.

Иначе обстоит дело с автоэволюцией человека, о неизбежности которой (в рамках сценария ноосферизации) предупреждал сам В.И. Вернадский. Автоэволюцией управляет сам человек. К.И. Циолковский и В.И. Вернадский считали, что это обязательно, и рассматривали биологический вид «Человек разумный» лишь как промежуточное звено в длинной череде разумных существ, умеющих научно организовывать самосовершенствование. В.И. Вернадский, в частности, сформулировал проблему автотрофности - перехода человека к потреблению синтетической пищи и энергии непосредственно от Солнца без посредства других организмов. Для осуществления последнего история, скорее всего, уже не оставила современному *Homo sapiens* необходимого времени.

Наиболее опасные последствия для человечества может иметь медленное повреждение иммунной системы. До недавнего времени высокая смертность среди младенцев и детей была обусловлена главным образом

инфекционными заболеваниями. Сложная система обнаружения и уничтожения инфекционных агентов эволюционировала под влиянием сильного отбора. Известно множество генетических дефектов, которые снижают эффективность иммунной системы. Раньше такие дефекты приводили к смерти индивидов от инфекций; теперь при наличии мощной антибактериальной терапии многие из них выживают и дают потомство. В результате на протяжении ряда поколений может иметь место функциональная деградация иммунной системы и связанные с ней неблагоприятные последствия в виде снижения устойчивости к инфекционным воздействиям и возможное возрастание частоты новообразований.

Современное постиндустриальное общество обеспечивает возможности для выживания и размножения индивидов с маргинальным поведением, а также со слабой степенью умственной отсталости, генетическая обусловленность которых в настоящее время признаётся большинством учёных. В недалеком будущем указанная тенденция может иметь весьма негативное влияние на течение социального, культурного и научного прогресса даже в наиболее развитых странах мира. *Сколькими десятилетиями располагает человечество, чтобы выработать и осуществить в глобальном масштабе рациональную стратегию выживания? Вероятнее всего, лишь несколькими.*

ГЛАВА 14. ВВЕДЕНИЕ В ЭКОЛОГИЮ. БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ И АНТРОПОГЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

14.1. Экология как наука об отношениях организмов с окружающей средой

В 1866 году Э. Геккель предложил термин «экология» для обозначения, по его словам, «общей науки об отношениях организмов к окружающей среде». Предыстория экологии восходит к трудам многих натуралистов и географов XVIII - XIX вв. Для развития экологии в России большое значение имели работы К.Ф. Рулье (1852) и Н.А. Северцова (1855). В конце XIX - начале XX в. исследователи обращали главное внимание на то, как отдельные факторы, преимущественно климатические, влияют на распространение и динамику организмов. В это же время формируется представление о сообществах (биоценозах) как о нескольких целостных совокупностях взаимосвязанных организмов. Бурное развитие экологии началось в 20-30-е годы XX века, когда были сформулированы основные задачи изучения популяций и сообществ (Ч. Элтон), предложены математические модели роста численности популяций и их взаимодействия (В. Вольтерра, А. Лотка), проведены лабораторные опыты по проверке этих моделей (Г.Ф. Гаузе). Представление о комплексах организмов, взаимосвязанных между собой и с окружающей неживой средой, нашло своё отражение и в появлении таких понятий, как «экосистема» (Сукачёв В.Н., 1940).

В настоящее время экологию определяют как науку о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей средой, или же как науку об организации и функционировании надорганизменных систем различных уровней: популяций, биоценозов (сообществ), биогеоценозов (экосистем), биосферы. Основные принципы строения и функционирования надорганизменных систем различных уровней изучает общая экология, в которой выделяют ряд разделов.

Популяционная экология - изучает общие закономерности динамики численности и структуры популяций, а также взаимодействия между популяциями (конкуренция, хищничество) различных видов.

Экология сообществ (биоценология) - изучает структуру и функционирование сообществ (биоценозов), проявляющихся прежде всего как биотический круговорот веществ и трансформация энергии в цепях питания.

Частная экология - изучает весь комплекс взаимоотношений со средой организмов какой-либо конкретной таксономической группы (экология млекопитающих, экология грызунов и т.д.).

Эволюционная экология - изучает закономерности исторического становления и изменения взаимоотношений организмов между собой и с окружающей средой.

Экология человека, или *социальная экология*, - сформировалась в 70-х гг. XX века как раздел экологии, изучающий взаимодействие человеческого сообщества и окружающей среды.

В настоящее время в связи с резкими неблагоприятными последствиями воздействия человека на биосферу («экологический кризис») и резким возрастанием практического значения экологии происходит «экологизация» многих естественных наук, а также философии и социологии. Экологический подход становится необходимым при решении производственных, научно-технических, демографических и других задач.

14.2. Понятие об экологических факторах, экосистеме, биогеоценозе

Живой организм - это открытая система, существование которой невозможно без обмена веществ с окружающей средой (средой обитания). Под *средой обитания* понимают совокупность конкретных факторов (условий) обитания данной особи (популяции, вида). *Элементы среды, прямо или косвенно воздействующие на развитие, строение и жизнедеятельность организма, называются экологическими факторами.* По происхождению и характеру воздействия экологические факторы классифицируются следующим образом.

Экологические факторы

Абиотические факторы	Биотические факторы	Антропогенные факторы
1. <i>Климатические факторы:</i> а) температура; б) влажность; в) направленность и сила ветров. 2. <i>Почвенные факторы:</i> а) химический состав почв;	Живые организмы со следующими взаимосвязями: 1. <i>Нейтрализм;</i> 2. <i>Симбиоз (мутуализм);</i> 3. <i>Хищничество;</i> 4. <i>Паразитизм;</i> 5. <i>Комменсализм;</i> 6. <i>Конкуренция;</i>	1. <i>Положительные воздействия человека:</i> а) посадка лесов, парков; б) создание заповедников; в) создание новых сортов и пород. 2. <i>Отрицательные воздействия человека:</i>

- б) реакция почвы (значение водородного показателя почвы);
- в) водный режим почвы;
- г) воздушный режим почвы;
- д) плотность почвы.

3. Свет (освещенность).

7. Квартиранство.

- а) вырубка лесов;
- б) осушение болот
- в) загрязнение воздуха промышленными выбросами;
- г) сброс сточных вод в реки, озера и др. водоемы;
- д) интенсивная добыча природных ресурсов.

Не все из экологических факторов, которые влияют на конкретный организм, являются для него в равной степени жизненно важными.

Для организмов любого вида существует оптимальное значение (оптимум) характеристики (показателя) каждого фактора, которое обеспечивает наиболее благоприятные условия существования вида. Сдвиг в любую сторону от этого оптимума (увеличение или уменьшение показателя) неблагоприятно сказывается на развитии и жизнедеятельности особей (популяции, вида в целом).

При значительном изменении показателя (характеристики) фактора может быть превышен допустимый предел (пороговый уровень), за которым популяция прекращает существование (теряет способность к самовоспроизведению или сразу вымирает). *Фактор, отсутствие которого или отклонение характеристики которого в сторону выше или ниже порогового уровня делает невозможным существование вида, называется лимитирующим.* В пустыне, например, в роли лимитирующего фактора обычно выступает содержание влаги в почве. Исходя из наличия лимитирующих факторов для каждого вида, выделяют оптимум (оптимальные условия среды) и пределы выносливости.

Приспособительные возможности вида (степень приспособляемости к изменённым условиям среды) получили название экологической валентности. Количественно она выражается диапазоном изменений среды, в пределах которого данный вид сохраняет нормальную жизнедеятельность. Виды с большой экологической валентностью (переносящие значительные изменения определённого фактора) обозначаются как эврибионтные (эвритопные), виды с малой экологической валентностью - как стенобионтные (стенотопные).

Взаимодействие живого и неживого в масштабах биосферы отражает концепция биогеоценоза. *Биогеоценоз - это объединённый обменом веществ и энергии динамический природный комплекс с определённым со-*



Рис. 176. Структура биогеоценоза озера (показаны некоторые организмы, обитающие в различных частях озера)

ставом живых компонентов (растений, грибов, животных и микроорганизмов) и компонентов атмосферы, литосферы и гидросферы (косных компонентов).

Биогеоценоз - понятие, которое ввёл в 1940 г. русский ботаник, лесовед В.Н. Сукачёв (1880-1867), получило распространение в отечественной литературе. За рубежом, особенно в англоязычных странах, в аналогичном значении чаще используется термин «*экосистема*», предложенный в 1935 г. английским ботаником А. Тенсли (1871-1955). *Совокупность биогеоценозов формирует биосферу, а отдельный биогеоценоз является элементарной единицей биосферы.*

14.3. Биогеоценоз как относительно стабильный саморегулирующийся природный комплекс

Биогеоценоз состоит из биотической (биоценоз) и абиотической (экотон) частей. Под биоценозом понимают совокупность растений, грибов, животных и микроорганизмов, совместно населяющих участок суши или водоёма (рис. 176). Биоценоз включает продуцентов (главным образом растения), образующих органическое вещество, а также консу-

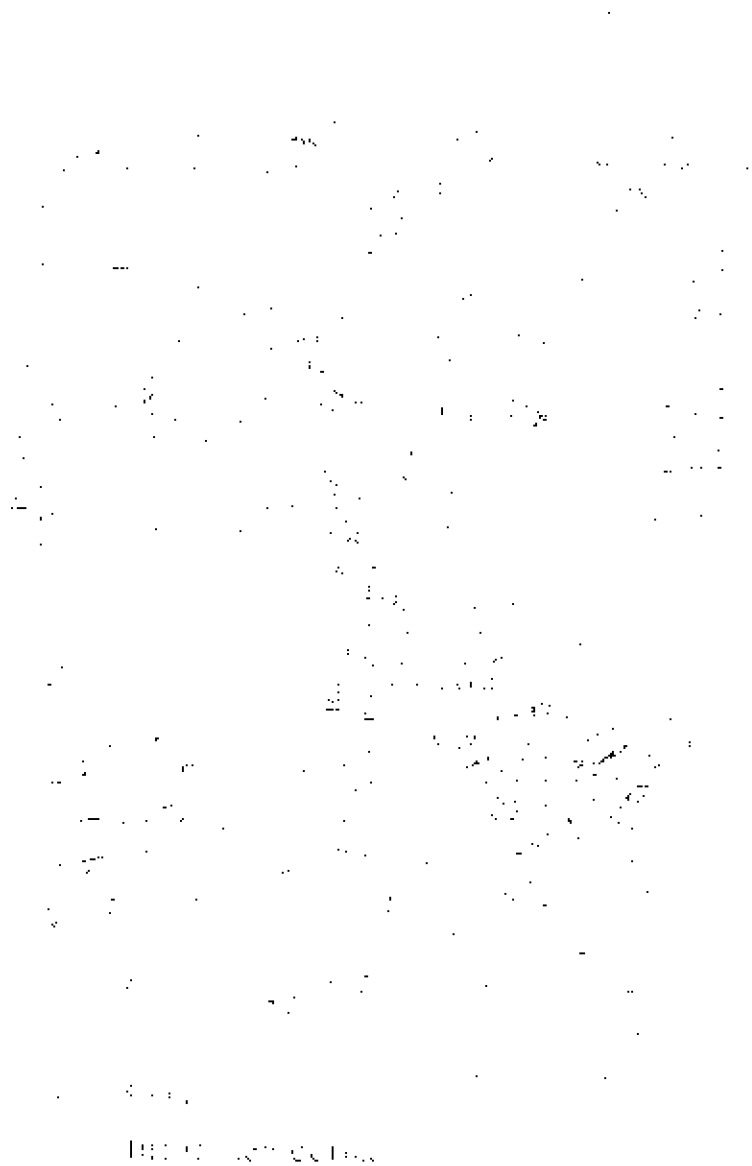


Рис. 177. Схема биогеоценоза (экосистемы)

ментов (животные) и редуцентов (микроорганизмы). Последние живут за счёт готовых органических веществ, осуществляя их разложение до простых минеральных компонентов, которые снова потребляются растениями (рис. 177).

Основными характеристиками биогеоценоза являются:

- 1) видовое разнообразие (видовой состав растений, грибов, животных и микроорганизмов);*
- 2) биомасса - совокупная масса всех живых организмов, представляющих царства растений, грибов, животных и микроорганизмов;*
- 3) плотность особей каждого вида, которая определяется как численность особей каждого вида на единице территории биогеоценоза;*
- 4) собственный круговорот веществ;*
- 5) собственный круговорот энергии;*
- 6) энергетическая открытость биогеоценоза, заключающаяся в возможности его существования без притока извне энергии (энергии Солнца, энергии химических связей пищевых веществ);*
- 7) способность к саморегуляции за счет упорядоченности связей между компонентами биогеоценоза, позволяющая биогеоценозу существовать и изменяться без вмешательства внешнего регулирующего фактора;*
- 8) относительная устойчивость - способность поддерживать с течением времени в определенных пределах видовое разнообразие, биомассу, плотность особей, собственные показатели обмена веществ и энергии.*

Каждый биогеоценоз характеризуется определённой однородностью абиотических условий и состава биоценоза. *В формировании всего облика биоценоза суши важная роль принадлежит высшим растениям, которые, продуцируя органическое вещество, дают начало всем трофическим цепям биогеоценоза, служат субстратом для многих животных и микроорганизмов, активно влияют на микроклимат и находятся в тесной связи с почвенными и гидрологическими условиями. Поэтому характеру растительности придают ведущее значение при выявлении границ отдельных биогеоценозов, принимая, что они совпадают с границами фитоценозов.*

Живые организмы биогеоценозов взаимосвязаны биотическими связями, в основе этих связей лежат пространственные и пищевые отношения.

Различают следующие формы биотических связей.

1. Нейтрализм, или отсутствие взаимовлияний между совместно обитающими популяциями (организмами).

2. Конкуренция - взаимоотношения соперничества между особями одного вида или популяциями разных видов за жизненные ресурсы среды - воду, пищу, свет, убежище и т.п. Конкуренция проявляется тем резче, чем более сходны особи (популяции) между собой. В ходе как межвидовой, так и внутривидовой конкуренции погибают менее приспособленные особи вида.

3. Симбиоз, под которым в современной литературе понимают различные формы совместного сосуществования разноимённых организмов. Однако в отечественной литературе прочно укоренился суженный О. Герт-

вичом в 1906 году подход к пониманию симбиоза как взаимовыгодного для обоих партнёров сожительства (в зарубежной литературе оно называется мутуализмом). Симбионты часто характеризуются противоположными признаками: подвижные и ведущие прикрепленный образ жизни, обладающие средствами защиты и лишённые их. Примером мутуализма могут служить термиты и живущие у них в кишечнике жгутиконосцы, обладающие способностью переваривать поглощаемую термитами клетчатку.

4. Квартиранство (или синойкия) - использование одним организмом другого (или же его убежища) в качестве места обитания. Так, в норах грызунов (сусликов) предпочитают гнездиться каменки; рыба средиземноморский карапус прячется в полости голотурий (иглокожие).

5. Комменсализм (сотрапезничество) - форма биотических связей, основу которых составляет чаще всего пища. Комменсал извлекает одностороннюю пользу, а его присутствие для хозяина обычно безразлично. Например, ротовая амёба, обитающая в ротовой полости человека.

6. Хищничество - однократное использование (поедание) одним организмом (хищником) другого (жертвы, добычи). Хищничество встречается среди всех типов животных - от простейших до хордовых, а также среди грибов. Эволюция хищников и жертв происходит сопряженно, т.е. как коэволюция. В процессе её хищники совершенствуют способы нападения, а жертвы - способы защиты.

7. Паразитизм - форма взаимоотношений двух различных организмов, при которой один (паразит) использует другого (хозяина) в качестве среды обитания или источника пищи, причиняя ему вред. Паразитизм известен на всех уровнях организации живого, начиная с вирусов и бактерий и заканчивая высшими растениями и многоклеточными животными. Сами паразиты могут служить хозяевами для других паразитов (сверхпаразитизм: паразиты 2-го, 3-го, 4-го порядков). В трематодах, например, паразитируют микроспоридии. По данным В.А. Догеля, до 6-7% видов животных (60-65 тыс.) ведут паразитический образ жизни.

Паразиты чрезвычайно разнообразны, поэтому на экологической основе выделяют различные группы паразитов.

Истинные паразиты связаны с хозяином на значительном протяжении своей жизни, связь тесная, имеющая филогенетическую основу. **Ложные паразиты** живут свободно и могут случайно на некоторое время попадать в организм особи другого вида, вызывая нарушения жизнедеятельности последнего (например, личинки комнатной или падальной мухи в кишечнике человека).

Временные паразиты попадают на хозяев только для питания, например, кровососущие насекомые. Длительность сроков питания и степень связи с хозяином варьируют.

Стационарные (постоянные) паразиты, которые проводят на хозяине большую часть жизни, подразделяются на: *относительно постоянных (или периодических)*, которые имеют в цикле своего развития и свободнoживущие стадии, и *безусловно постоянных*, развитие которых полностью протекает в организме хозяина. Безусловные паразиты не могут существовать во внешней среде и часто переходят от хозяина одного вида к хозяину другого вида (малярийный плазмодий передаётся от человека к комару).

Постоянный приток солнечной энергии (первичного источника энергии) - *необходимое условие существования биогеоценозов* (рис. 177). Лишь 1/2000000 часть энергии Солнца достигает Земли, при этом только 1-2% энергии ассимилируется растениями. Эффективность ассимиляции солнечной энергии характеризуется величиной первичной продуктивности.

Чистая первичная продукция биогеоценоза представлена энергией, накопленной в растительной биомассе. Эта фитобиомасса используется потребителями первого порядка (растительноядными животными) и даёт начало трофической цепи (или, вернее, сети, поскольку в состав пищи каждого вида входит не один, а несколько или много видов). При переносе потенциальной энергии от звена к звену до 80-90% её теряется в виде теплоты. Поэтому число звеньев (видов) в трофической цепи обычно не превышает 4-5 (рис. 178), и чем длиннее трофическая цепь, тем меньше продукция её последнего звена по отношению к продукции начального звена. Пример трофической цепи: зелёное растение → саранча (консумент I порядка) →* птицы (консумент II порядка) → змеи (консумент III порядка) → хищные птицы (консумент IV порядка).

Прогрессивному снижению ассимилированной энергии в ряду трофических уровней соответствует структура экологических пирамид (рис. 179, 180, 181), которые отражают: 1) снижение количества доступной энергии на каждом последующем трофическом уровне; 2) уменьшение биомассы; 3) уменьшение общей численности организмов на последующем уровне.

Совокупности определённых биогеоценозов образуют главные природные экосистемы. Они имеют глобальное значение в обмене энергии и вещества на планете. **К главным природным экосистемам относятся:** 1) океан; 2) озёра, болота, реки, дельты; 3) острова; 4) тропические леса; 5) леса умеренной климатической зоны; 6) пастбищные земли (степи, саванна, тундра, травянистые ландшафты); 7) пустыни и полупустыни; 8) горы.

14.4. Антропобиогеоценоз. Специфика среды жизни людей

Естественная среда, описанная выше, стала средой обитания зарождающегося человечества. В результате перехода к культурному земледелию и скотоводству естественная среда уступила место частично очеловеченной среде сельских жителей. С развитием промышленности и возникновением

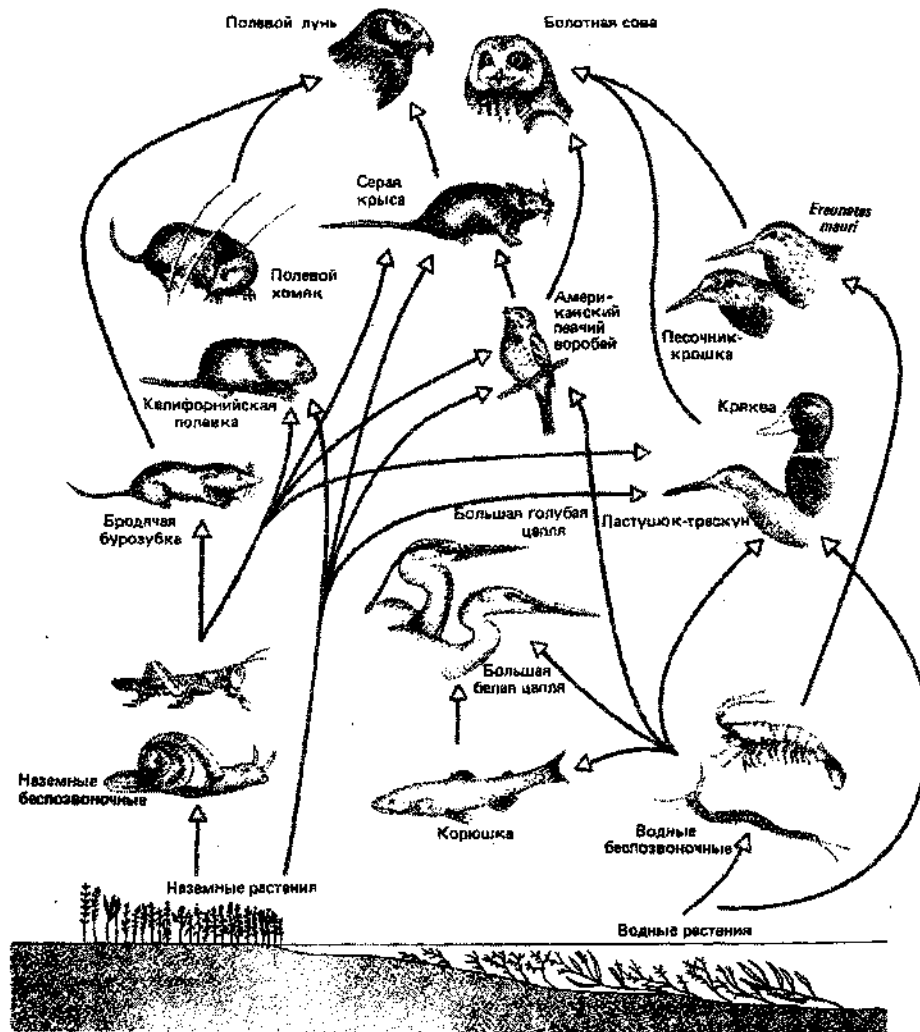


Рис. 178. Упрощённая схема трофической цепи наземного биогеоценоза

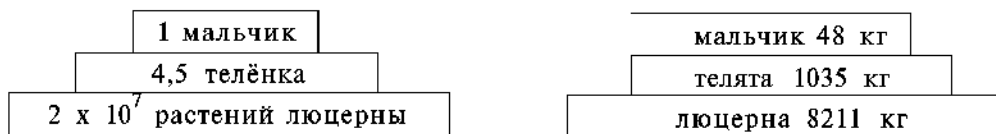


Рис. 179 (слева). Пирамида численности особей:

если бы мальчик питался в течение одного года только телятиной, то ему потребовалось бы 4,5 телёнка, а для пропитания телят необходимо засеять поле люцерной в 4 га (2×10^7 растений)

Рис. 180 (справа). Пирамида биомассы (число особей в пирамиде численности заменено величинами биомассы)

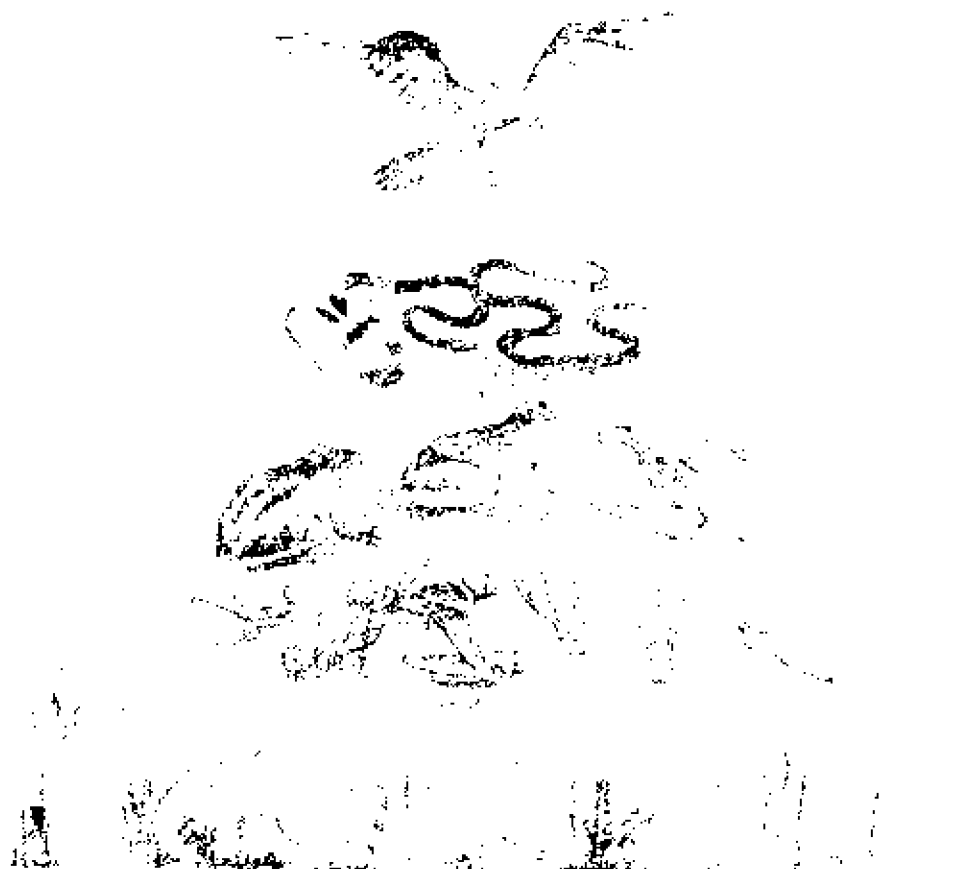


Рис. 181. Схема пирамиды численности

городов современного типа человек существует в полностью очеловеченной среде, границы которой неуклонно расширяются.

Возникли новые природные комплексы - *антропобиогеоценозы*, в которых протекают как естественные (биологические), так и социальные процессы. Для последних свойственна индивидуальная и групповая приспособляемость человеческих сообществ к жизни в средах обитания, различающихся по природным условиям, формам хозяйствования и культуре. Особенности этой приспособляемости заключаются в том, что человек адаптируется к условиям жизни не только физиологически, но прежде всего экономически, технически, эмоционально.

Человек, с одной стороны, является объектом действия экологических факторов, с другой стороны, сам оказывает воздействие на среду. Таким образом, *человек является объектом приложения экологических факторов, а также выступает в роли самостоятельного экологического фактора.*

Отличительная черта человека как экологического фактора заключается в осознанности, целенаправленности и массированности воздействия на природу. Человек не ограничивается, как любой биологический вид, энергией органических веществ предшествующего трофического уровня, а расширяет круг доступных источников энергии вплоть до использования ядерной и термоядерной энергии. Это позволило человечеству преодолеть естественные ограничения роста численности, создать предпосылки для заселения любых экологических ниш.

Человек - единственный вид на Земле, распространившийся во всех частях её суши и ставший поэтому экологическим фактором с глобальным влиянием. Биогеоценозы вытесняются антропобиогеоценозами, абсолютно доминирующим экологическим фактором которых является человек.

Среда обитания людей включает естественную и искусственную среду (биоприродный и социально-культурный компоненты). Тем не менее и в естественной, и в искусственной среде человек представлен как социальное существо.

Среда обитания человека представляет собой сложное переплетение взаимодействующих естественных и антропогенных экологических факторов, набор которых различается в разных природно-географических и экономических регионах планеты. В таких условиях необходим *единый интегральный критерий качества среды с точки зрения её пригодности для обитания человека. Этим критерием служит, в соответствии с принятым в 1968 году уставом Всемирной Организации Здравоохранения, состояние здоровья населения.*

14.5. Предмет экологии человека.

Биологический и социальный аспекты адаптации людей, её опосредованный характер

Экология человека (или социальная экология) - это область экологии, изучающая взаимодействие человеческого общества и окружающей среды. Она выделилась (сформировалась) в 70-е гг. XX века как самостоятельный раздел общей экологии, главной особенностью которого является междисциплинарный характер, т.к. в нём обобщены социологические, философские, географические, естественно-научные и медико-биологические проблемы.

Экология человека изучает закономерности возникновения, существования и развития антропоэкологических систем. Размеры таких систем различны в зависимости от численности и характера организации человеческих популяций. Это могут быть изоляты, деми, нации, наднацио-

нальные ассоциации (различающиеся по способу производства, укладу жизни) и, наконец, человечество в целом.

Большое значение в определении размера антропоэкологической системы имеют природные условия: наиболее многочисленные современные популяции, объединяющие более 80% человечества, обитают на 44% суши в области тропических лесов и саванн. В засушливых зонах (18% суши) обитает лишь 4% населения.

Главная отличительная черта антропоэкологических систем - наличие в их составе человеческих сообществ, которым в развитии всей системы принадлежит доминирующая роль. Сообщества людей различаются по способу производства материальных ценностей и структуре социально-экономических отношений. Активностью сообществ людей на занимаемой территории определяется уровень воздействия их на окружающую среду. Развивающиеся сообщества (например, в период индустриализации) характеризуются ростом численности населения и увеличением потребностей его в продуктах питания, сырье, водных ресурсах, размещении отходов. В таких сообществах увеличена нагрузка на природную среду, интенсифицировано использование биотических и абиотических факторов.

В антропоэкологических системах процессы осуществляются в двух главных направлениях: 1) изменяются биологические и социальные показатели индивидуумов и сообщества в целом как ответ на требования, предъявляемые человеку средой; 2) осуществляется перестройка самой среды для удовлетворения требований человека. В истории человечества усиливалась роль второго направления.

Адаптации человека к условиям обитания имеют частично экологическую, но главным образом социальную природу. Адаптации формируются по отношению к факторам как природной, так и искусственной среды, поэтому они носят не только экологический, но и социально-экономический характер. *Экологические и социально-экономические адаптации дополняются психологическими адаптациями, поскольку каждый человек индивидуален.*

Индивидуальные и групповые адаптации человека, в отличие от биологических адаптации растений и животных, обеспечивают наряду с выживанием и воспроизведением потомства выполнение им социальных функций, важнейшей из которых является общественно - полезный труд. Индивидуальные и групповые адаптации человека включают оптимизацию условий жизни и производственной деятельности (устройство жилищ и других помещений, конструкцию одежды, организацию питания и водоснабжения, рациональный режим труда и отдыха, сознательную тренировку организма и др.).

Хотя в основе адаптации человека лежат социально-экономические механизмы, важная роль принадлежит также естественным приспособительным и защитным механизмам, которые составляют биологическое наследство человека. Хорошо иллюстрируется роль естественных механизмов при переходе человека в экстремальные условия местообитаний (высокогорье; Арктика с её суровым климатом, необычными атмосферными явлениями и пониженным содержанием микроорганизмов в почвах и воздухе, специфической сменой дня и ночи). Как правило, люди, привыкшие жить в умеренных широтах, при перемещении в Заполярье болезненно реагируют на перемены, испытывают болезненные ощущения и длительно могут находиться в ухудшившемся состоянии (повышается артериальное давление, учащается пульс, падает работоспособность, снижается до $3000\text{--}3500$ в 1 мм^3 количество лейкоцитов). По прошествии определённого времени функциональные показатели возвращаются к нормальному уровню, восстанавливается работоспособность, оперативная память, защитные механизмы организма. Происходит акклиматизация человека к новым условиям обитания, основным критерием которой является восстановление высокого уровня трудоспособности. В основе акклиматизации лежат естественные приспособительные механизмы организма человека.

Продолжительное проживание групп людей на территориях, различающихся климатическими, алиментарными и другими экологическими факторами, привело к образованию воспроизводящихся в ряду поколений признаков и их комплексов. В результате возникли экологические типы людей, обладающие более высоким уровнем приспособленности (за счёт естественных адаптационных механизмов) к проживанию в конкретной биогеографической среде.

Однако перед человечеством стоит серьёзная задача более глубокого освоения мало - или совсем незаселённых территорий, которые составляют 71% поверхности Земли (пустыни, полупустыни, высокогорные, полярные, тропические районы, дно морей и океанов). Кроме того, человек в результате своей хозяйственной деятельности сам создаёт экстремальные условия среды, к которым ему необходимо адаптироваться. Это также одна из серьёзных медико-биологических проблем экологии человека.

Адаптации человека к факторам окружающей среды носят опосредованный характер. Действие экологических факторов всегда опосредовано результатами производственной деятельности людей. В процессе труда человек своей собственной деятельностью опосредует, регулирует и контролирует обмен веществ между своим организмом и природой. К тому же естественные экосистемы в настоящее время всё больше вытесняются антропогенными экосистемами, в которых человек является абсолютно доминирующим экологическим фактором.

14.6. Общая характеристика антропогенных экосистем

Антропогенные экосистемы отличаются от естественных тем, что доминирующим экологическим фактором в них являются сообщества людей и продукты их производственной и общественной деятельности. В антропогенных экосистемах искусственная (созданная сообществами людей) среда преобладает над естественной. Естественная среда в антропогенных экосистемах выступает в очеловеченном виде, приспособленной к нуждам людей, включённой в круг их трудовых, культурных и бытовых интересов.

Важнейшие современные антропогенные экосистемы - города, сельские поселения, транспортные коммуникации сочетают в себе естественные (природные) и хозяйственно-культурные условия. *Наиболее преобразована естественная среда в таком виде антропогенных экосистем, как город.* Хотя урбанизация в истории человечества сыграла и играет прогрессивную роль (концентрация производства, научных и культурных учреждений, учебных заведений, создание благоприятных условий для решения вопросов трудоустройства, образования, снабжения продовольствием, медицинского обслуживания, быта), она сопровождалась рядом негативных последствий (обилие промышленных и бытовых отходов, загрязняющих воздух, воды, почвы; высокая плотность населения, благоприятствующая для распространения инфекционных заболеваний).

Из-за загрязнения воздуха средняя температура (годовая, месячная, суточная) в городах на 6-7 градусов выше, чем на окружающей территории. Задымлённость воздуха снижает в городах длительность солнечного освещения на 5-15%. В результате «светового голода» развивается авитаминоз Д, и на его почве повышается утомляемость людей, ухудшается самочувствие, снижается сопротивляемость заболеваниям. Из-за сокращённого светового дня, падения интенсивности ультрафиолетового облучения на 5% летом и 30% зимой увеличивается содержание микробов в воздухе. К техногенным неблагоприятным факторам городской среды относятся вибрация и шум.

Отрицательное воздействие на здоровье людей оказывает высокая плотность населения в условиях города, всё менее подвижный образ жизни, повышенная калорийность пищи, уменьшение количества потребляемых растительной пищи и молока. Уровень заболеваемости болезнями органов кровообращения, дыхания, нервной системы среди городского населения выше в 1,5-2 раза. Как особая антропогенная система, город в целом характеризуется наряду с положительными, также отрицательными воздействиями на людей.

14.7. Биологическая изменчивость людей и биогеографическая характеристика среды. Экологическая дифференциация человечества

Как уже отмечалось, *искусственная среда нивелирует прямое воздействие природных экологических факторов среды на человека*. Однако продолжительность соответствующего периода технической революции составляет менее 1% истории человечества. Поэтому на протяжении большей части истории вида Человек разумный серьёзное воздействие на его популяции оказывали климатический, геохимический, алиментарный, биологический (в частности, микробный и паразитарный) факторы естественной среды, направление которых различалось в разных районах планеты. *Различия давления естественного отбора обусловили различия приспособлений и формирование адаптивных типов людей*.

Адаптивный тип - это определённая норма реакций на преобладающие условия обитания, которая проявляется в развитии комплекса морфофункциональных, биохимических, иммунологических признаков, обеспечивающих лучшую биологическую приспособляемость человека к определённой физической среде. Выделяют следующие адаптивные типы: *арктический, зоны умеренного климата, высокогорный, тропический, зоны пустынь и полупустынь и др.* Комплекс признаков конкретного адаптивного типа не связан с расовой и этнической принадлежностью популяции.

В комплекс адаптивных признаков включают специфические и общие признаки. К общим признакам относят показатели костно-мышечной массы тела, количество иммунных белков сыворотки крови. *Общие элементы обеспечивают повышение общей сопротивляемости организма к неблагоприятным условиям среды. Специфические признаки разнообразны и обусловлены преобладающими условиями в данном регионе (гипоксия, жара, холод и т.п.). Сочетание специфических признаков определяет формирование адаптивного типа человека*.

На формирование *арктического адаптивного типа* решающую роль оказали холодный климат и преимущественно животная пища. Арктический комплекс адаптивных признаков отличается сильным развитием костно-мышечного компонента тела, большими размерами грудной клетки, большим пространством, занимаемым костным мозгом, и высоким уровнем гемоглобина, высоким содержанием в крови белков и холестерина, повышенной способностью к окислению жиров, а также усиленным в целом энергетическим обменом, со стабильностью показателей в условиях переохлаждения. Так, при охлаждении у канадских индейцев резко падает температура кожи, но уровень обмена веществ меняется незначительно, а у белого населения, наоборот, наблюдается меньшая степень снижения кожной температуры, но интенсифицируется обмен (появляется сильная дрожь).

Комплекс признаков *тропического адаптивного типа* формировался под влиянием таких преобладающих экологических факторов, как жаркий и влажный климат, рацион с относительно низким содержанием животного белка. Тропический адаптивный тип характеризуется следующим комплексом признаков: относительно уменьшенной массой тела при увеличенной длине конечностей, уменьшенной окружностью грудной клетки, повышенным количеством потовых желёз на 1 см² кожи и более интенсивным пототделением, низкими показателями основного обмена и синтеза жиров, пониженной концентрацией холестерина в крови. Тропический адаптивный тип характеризует едва ли не большую часть населения планеты и поэтому для него характерна исключительно широкая вариабельность групп населения в расовом, этническом и экономическом отношениях.

Адаптивный тип умеренного пояса характеризуется комплексом признаков, занимающим промежуточное положение между таковыми арктического и тропического адаптивных типов. Биологические механизмы этого адаптивного типа определить весьма трудно, т.к. большая часть населения проживает в промышленно развитых странах с большей долей городского населения, что резко уменьшает прямое (неопосредованное) влияние факторов естественной среды на население. Температура и влажность воздуха в умеренном поясе не достигают экстремальных величин, хорошо выражен сезонный ритм биоклиматических условий.

В формировании *горного адаптивного типа* основную роль играл такой средовой фактор, как гипоксия. В комплекс признаков горного адаптивного типа входят: повышенный уровень основного обмена, относительное удлинение длинных трубчатых костей скелета, расширение грудной клетки, увеличенное содержание в крови эритроцитов и гемоглобина. У коренных жителей Перу количество эритроцитов увеличено на 30% по сравнению с лицами, живущими на уровне моря.

Несомненно, что в жарких странах происходит интенсивный естественный отбор с высоким показателем давления отбора. В менее выгодном положении оказываются тучные лица и лица, у которых меньше потовых желёз или эти железы частично повреждены (например, у альбиносов вследствие солнечных ожогов), а также люди с большим весом и размерами тела. Факторами естественного отбора, воздействующего на людей в тропической адаптивной зоне, являются большая распространённость бактерий и паразитов (из-за высокой температуры и влажности), высокая солнечная радиация, нехватка воды и др. Указанные *адаптивные типы формировались независимо от расы и только в связи с приспособлением к конкретным условиям среды, а также на основе приспособительных механизмов вида, определяемых генофондом Homo sapiens.*

Развитие особенностей определённого адаптивного типа происходит в эмбриогенезе. Например, уже в конце внутриутробного развития проявляются различия в пропорциях тела между негроидами и европеоидами. Существование адаптивных типов свидетельствует о значительной экологической пластичности человека, которая была основной предпосылкой расселения человека на планете.

В комплекс признаков адаптивного типа входят такие, которые имеют генетическую обусловленность (форма и размер тела, характер роста, развитие скелета, отложения жира и др.), закрепляются в генотипе и наследуются. Однако ряд признаков имеет в своей основе быстрые физиологические изменения, связанные с акклиматизацией (например, адаптации к действию высоких температур). Последнее хорошо иллюстрируют американские индейцы: индейцы Атабаски, населяющие район Большого Медвежьего озера, живут в таких же суровых условиях, как эскимосы; индейцы майя на полуострове Юкатан обитают в условиях жаркого влажного климата. Очень широк в настоящее время климатический интервал обитания европейцев: в исключительно холодных условиях живут лапландцы, в жарких - итальянцы, обосновавшиеся в Северной Австралии.

ГЛАВА 15. ЧЕЛОВЕК И БИОСФЕРА

15.1. Понятие о биосфере.

Современные концепции биосферы

Биосфера - оболочка Земли, состав, структура и энергетика которой определяются совокупной деятельностью живых организмов. Термин «биосфера» ввёл австралийский геолог Э. Зюсс в 1875 году, который понимал её как тонкую плёнку жизни на земной поверхности, в значительной мере определяющую «лик Земли». Первые представления о наружной оболочке Земли как «области жизни» восходят к Ж.Ламарку. Заслуга создания целостного учения о биосфере принадлежит известному отечественному естествоиспытателю, основоположнику геохимии, биогеохимии и учения о биосфере В.И. Вернадскому (1863-1945). На формирование его биосферного мышления большое влияние оказали работы В.В. Докучаева о почве как о естественно-историческом теле. Основы учения о биосфере изложены В.И. Вернадским в книге «Биосфера» (1926) и сохраняют своё значение до настоящего времени.

В.И. Вернадский придал концепции биосферы биогеохимический смысл, понимая под биосферой не только живые организмы, но и среду их обитания. Он выделил в биосфере 7 разных, но геологически взаимосвязанных типов веществ:

- 1) живое вещество* (совокупность организмов);
- 2) биогенное вещество* (результат деятельности живых организмов - горючие ископаемые, известняки и т.п.);
- 3) косное вещество* (образуемое процессами, в которых живые организмы не участвуют, например, изверженные горные породы);
- 4) биокосное вещество* (создаётся одновременно живыми организмами и абиогенными процессами неживой природы, например, почва);
- 5) радиоактивное вещество;*
- 6) рассеянные атомы;*
- 7) вещество космического происхождения* (метеориты, космическая пыль).

Владимир Иванович
Вернадский (1863-1945)

Центральное звено в концепции В.И. Вернадского о биосфере - представление о живом веществе: «Живые организмы, - писал он, - являются функцией биосферы и теснейшим образом материально и энергетически с ней связаны, являются огромной геологической силой, её определяющей». С именем В.И. Вернадского связано также формирование социально-экономической концепции биосферы, суть которой - в превращении биосферы в ноосферу вследствие деятельности новой геологической силы.

Исходя из того, что биосфера организована по системному принципу, а также того, что в основе её функционирования лежат круговороты веществ и энергии, сформулированы несколько современных концепций биосферы: биохимическая, биогеоценотическая, кибернетическая, термодинамическая. Биогеоценотическая концепция, например, рассматривает биосферу как сложноорганизованную систему биогеоценозов (динамическую целостную систему организмов разных видов, тесно связанных со средой их обитания), биохимическая концепция – как систему моделей геохимических циклов биогенных элементов.

Биосфера охватывает часть атмосферы до озонового слоя (20-25 км) и часть литосферы, особенно кору выветривания и всю гидросферу. В литосфере область распространения жизни во многом определяется уровнем проникновения воды в жидком состоянии: живые организмы обнаружены до глубины 7,5 км.

15.2. Живое вещество и функции биосферы

Живое вещество распределено в биосфере крайне неравномерно. Максимум его приходится на приповерхностные участки суши (особенно велика биомасса тропических лесов) и гидросферы, где особенно интенсивно развиваются зелёные растения и живущие за их счёт гетеротрофные организмы. Основная масса организмов, обитающих в пределах литосферы, сосредоточена в почвенном слое, глубина которого обычно не превышает нескольких метров. Более 90% всего живого вещества, образованного главным образом углеродом, кислородом, азотом и водородом, приходится на наземную растительность (97-98% биомассы суши). Общая масса живого вещества в биосфере оценивается в $1,8-2,5 \times 10^{24}$ г (в пересчёте на сухое вещество) и составляет лишь незначительную часть массы биосферы (3×10^{24} Г). Суммарная биомасса организмов сухопутных видов образована на 99,2% зелёными растениями и лишь на 0,8% – животными и микроорганизмами. В океане, наоборот, уже около 93,7% совокупной биомассы приходится на долю животных и микроорганизмов. В океане содержится лишь 0,13% биомассы живых существ, обитающих на Земле, хотя океан и покрывает 70% поверхности планеты. Среди животных 96% приходится на долю беспозвоночных и лишь 4% – на долю позвоночных.

Несмотря на то, что масса живого вещества составляет $1/1000000$ часть массы биосферы, оно, тем не менее, по заключению В.И. Вернадского, является наиболее мощным геохимическим и энергетическим фактором, ведущей силой развития планеты Земля. Питание, дыхание и размножение организмов и связанные с ними процессы создания, накопления и распада органического вещества обеспечивают постоянный круговорот вещества и энергии.

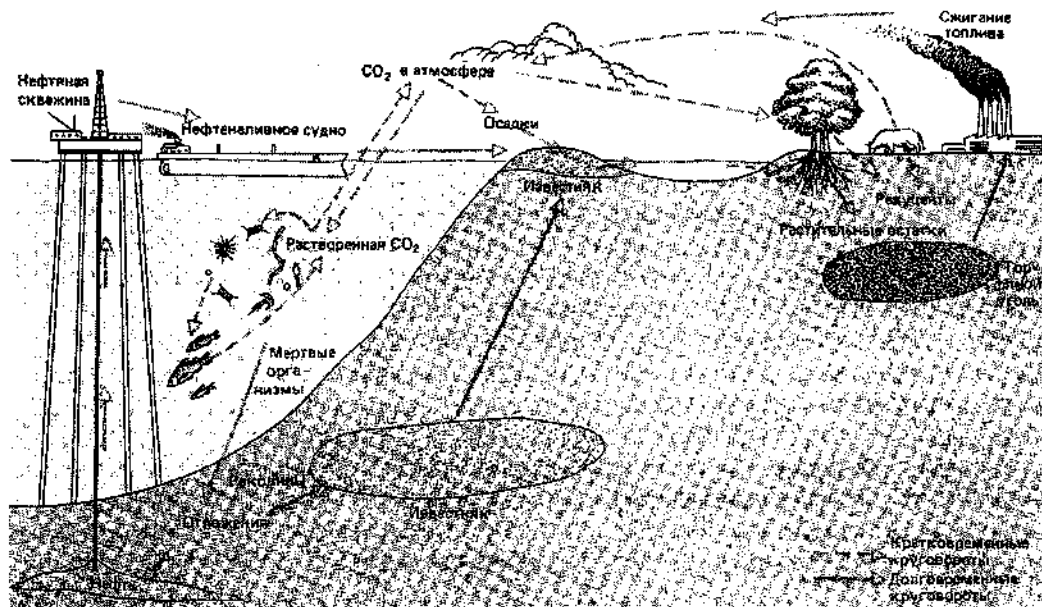


Рис. 182. Упрощённая схема круговорота углерода, показывающая прохождение углерода через несколько экосистем. Прерывистыми стрелками обозначены процессы, в которых превращения углерода протекают медленнее, а сплошными – процессы с более быстрыми превращениями углерода

Основной источник биогеохимической активности организмов – солнечная энергия. Она используется в процессе фотосинтеза зелёными растениями и некоторыми микроорганизмами для создания органического вещества, обеспечивающего пищей и энергией остальные организмы. Благодаря деятельности фотосинтезирующих организмов около 3 млрд лет назад началось накопление в атмосфере свободного кислорода, затем образовался озоновый слой (экран), защищающий живые организмы от жёсткого космического излучения. Фотосинтез и дыхание растений, поддерживающие современный газовый состав атмосферы, составляют сущность газообменной функции биосферы.

В процессе питания, дыхания, выделения, роста, размножения и смерти живых организмов создаётся, накапливается и распадается органическое вещество, что обеспечивает постоянный круговорот вещества в биосфере. С этим круговоротом связана миграция атомов химических элементов (прежде всего биогенных – С, Н, О, N, P, Fe, Mg, Mo, Mn, Cu, Zn, Ca, Na, K и др.), их биогеохимические циклы (рис. 182). В ходе последних атомы большинства химических элементов проходили бесчисленное число раз через живое вещество. Так, например, весь кислород атмосферы оборачивается через живое вещество за 2000 лет, углекислый газ – за 200-300 лет, а вся

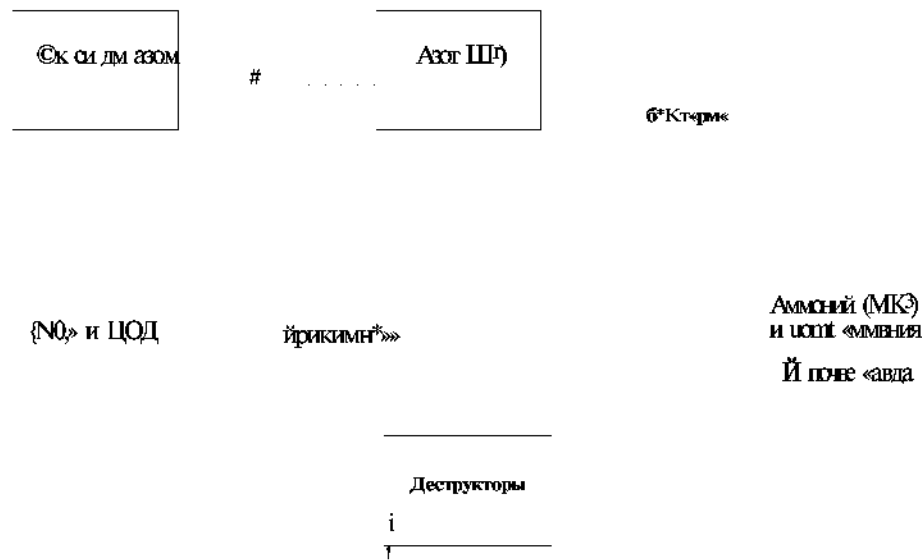


Рис. 183. Упрощённая схема круговорота азота

вода биосферы - за 2 млн лет. В ходе таких биогеохимических циклов (рис. 183) биосферой осуществляется функция синтеза и разложения органического вещества (биохимическая функция).

Разные организмы в разной степени способны аккумулировать из среды обитания различные элементы, например, железобактерии - железо; фораминиферы, многие моллюски и кишечнорастворимые - кальций; хвощи, диатомовые водоросли, радиолярии и др. - кремний; губки - йод; асцидии - ванадий и т.д. Содержание углерода в растениях в 200 раз, а азота в 30 раз превышает их уровень в земной коре. Тем самым биосфера реализует свою функцию концентрации рассеянных в геосфере элементов.

Под влиянием живых организмов происходит интенсивная миграция атомов элементов с переменной валентностью (Fe, Mn, Cr, S, P, N, W), создаются их новые соединения. В этом проявляется окислительно-восстановительная функция биосферы.

Наряду с отмеченными выделяют главную функцию биосферы, заключающуюся в обеспечении глобального круговорота химических элементов при участии всех населяющих планету организмов. Совокупная деятельность живого вещества на Земле непрерывно поддерживала и поддерживает режим неорганической среды, необходимой для существования жизни, т.е. относительный гомеостаз в биосфере, одним из характерных свойств которого В.И. Вернадский считал организованность.

15.3. Эволюция биосферы

По данным современной науки возраст Земли оценивается в 4,6 млрд лет, а *первые признаки жизни на ней появились, по данным палеонтологии, около 3,5-3,8 млрд лет назад. Первые живые организмы были гетеротрофами*, которые использовали для жизнедеятельности абигенные органические молекулы. Однако с течением времени происходило уменьшение концентрации свободного органического вещества в окружающей среде, и преимущество получали организмы, которые обретали способность синтезировать органические соединения из неорганических. Таким путём *2-3 млрд лет тому назад возникли первые фотосинтезирующие клетки типа цианобактерий*, способные использовать световую энергию для синтеза органических соединений из CO_2 и H_2O . Выделяя при этом O_2 , автотрофы изменяли состав атмосферы, после чего она стала приобретать окислительный характер. Таким образом жизнь, возникшая на Земле, изменила те условия, которые сделали возможным её появление, в частности, атмосферу восстановительного типа, содержащую метан, аммиак, сероводород и др. вещества.

С увеличением содержания кислорода в атмосфере *сформировалась достаточно мощная озоновая оболочка (слой)*, которая защитила поверхность Земли от проникновения жёсткого космического, в том числе ультрафиолетового излучения. *Это создало возможность для распространения жизни в толще океана к его поверхности и последующего выхода живых организмов на сушу. В течение палеозойской эры (начало - 570 ± 20 млн лет, конец - 340 ± 10 млн лет назад) жизнь, заполнив все моря, вышла на сушу.* Происходила интенсивная эволюция высших растений, представленных в палеозое почти всеми группами споровых и голосеменных. *В палеозое сформировались основные типы и классы беспозвоночных, а также позвоночных, исключая птиц и млекопитающих.* Если для первой половины палеозоя характерно господство водных, преимущественно морских беспозвоночных, появление рыбообразных и рыб, преобладание различных водорослей, то для второй половины - освоение суши растениями и животными (беспозвоночными, земноводными и пресмыкающимися).

Эволюция биосферы осуществлялась на протяжении её большей части истории под влиянием двух главных факторов: 1) естественных геологических и климатических изменений на планете; 2) изменений видового состава и количества живых существ в процессе биологической эволюции. В третичном периоде кайнозойской эры добавился третий (современный) фактор - человеческое общество. Соответственно, этап биогенеза в эволюции биосферы сменился этапом ноогенеза.

В эволюции биосферы можно выделить следующие основные тенденции:

- 1) *постепенное увеличение общей её массы и продуктивности;*
- 2) *прогрессивное накопление аккумулированной солнечной энергии в поверхностных оболочках Земли;*
- 3) *увеличение информационной ёмкости биосферы, проявляющейся в нарастающей диверсификации (росте разнообразия) органических форм, увеличении числа геохимических барьеров и возрастании дифференцированности физико-географической структуры биосферы;*
- 4) *усиление некоторых биогеохимических функций живого вещества и появление новых функций;*
- 5) *усиление преобразующего воздействия жизни на атмосферу, гидросферу и литосферу, увеличение роли живого вещества и продуктов его жизнедеятельности в геологических, геохимических и физико-географических процессах;*
- 6) *расширение сферы действия биотического круговорота и усложнение его структуры;*
- 7) *всё возрастающее трансформирующее воздействие человеческой деятельности.* Если в эволюции живого вещества имеется непрерывный поток генетической информации и в геноме человека есть гены от всего ряда его предков, то в составе биосферы имеются виды различного геологического возраста - «экогеноэлементы», или «биоэлементы» экосистем. Происходит эволюционная замена этих биоэлементов, в региональных рамках иногда полная замена, включающая исчезновение предшественников.

Массовое истребление видов человеком не могло не изменить естественных процессов. Например, плиоценовое исчезновение крупных животных, видимо, происходило не только в результате прямого преследования, но и из-за нарушения цепей питания, что вело к преобразованию экосистем в целом. Современное уничтожение видов, идущее намного быстрее, чем во времена плиоценового перепромысла, ведет к процессам, в результате которых снижается биомасса, продуктивность и информационность биосферы, меняется характер аккумуляции солнечной энергии в поверхностных оболочках Земли и т.д.

15.4. Ноосфера - высший этап эволюции биосферы.

Человек как природный объект и активный элемент биосферы

Ноосфера - новое состояние биосферы, при котором разумная деятельность человека становится главным определяющим фактором её развития. Понятие «ноосфера» было введено в науку французским философом Э. Леруа и французским палеонтологом, философом и теологом П. Тейяром де Шарденом в 1927 году. Однако они дали идеалистическое толкование ноосферы как особого надбиосферного «мыслительного пласта», окутывающего планету. В 30-40-х годах XX века *В.И. Вернадский* раз-

вил представление о ноосфере с материалистических позиций. Он понимал ноосферу как качественно новую форму организованности, возникающую при взаимодействии биосферы и общества, как новое эволюционное состояние биосферы, целенаправленно преобразуемой в интересах человечества. Науку о взаимоотношении между человеческим обществом и природой называли *ноогеникой*. Основная её задача - исправление нарушений во взаимосвязях человека и природы, вызванных прогрессом техники.

На начальном этапе воздействия человека на природу не отличались от воздействия других живых организмов. Извлекая из окружающей среды средства для существования в таком количестве, которое полностью восстанавливалось, и возвращая в среду продукты жизнедеятельности, которые использовались другими организмами, человек не нарушал биотический круговорот вещества и энергии в биосфере. Однако *в результате научно-технического прогресса*, а также во многом стихийного роста промышленности, энергетики, транспорта, широкой химизации сельского хозяйства и быта, быстрого роста народонаселения и урбанизации планеты *биотический круговорот резко нарушился, стал незамкнутым*. Человек, извлекающий сырьё во всё возрастающем количестве, производит такие вещества, которые не используются другими организмами, накапливаясь в биосфере.

Ежегодно из Земли извлекается более 100 млрд тонн различных пород; сжигается около 1 млрд тонн условного топлива; выбрасывается в атмосферу около 20 млрд тонн CO₂, 300 млн тонн CO, 50 млн тонн NO, 150 млн тонн SO₂, 4-5 млн тонн H₂S и других вредных газов, более 400 млн тонн частиц золы, сажи, пыли; сбрасывается в гидросферу около 600 млрд тонн промышленных и бытовых стоков, около 10 млн тонн нефти и нефтепродуктов; вносится в почву около 100 млн тонн минеральных удобрений. В биосферу поступает около 50% извлечённых из недр металлов, 30% химического сырья, до 67% тепла, вырабатываемого теплоэлектростанциями. Каждый год создаются сотни тысяч тонн не встречавшихся ранее в биосфере химических соединений (ксенобиотиков и др.), многие из которых не поддаются биологическому и физическому разрушению.

Естественные процессы метаболизма и разбавляющая способность атмосферы и гидросферы в ряде районов планеты уже не в состоянии нейтрализовать вредное действие хозяйствования человека. Накопление персистентных (стойких) загрязняющих веществ, которые почти не разрушаются в природе, нарушает сложившиеся в ходе длительной эволюции природные системы и связи в биосфере, подрывает способность природных комплексов к саморегуляции.

С 30-х гг. XX века стала очевидной опасность истощения природных ресурсов, как невозобновляемых (нефть, уголь, руды), так и возобновляемых (растительный, животный мир и др.). *С середины XX века воздействие человека на природу приняло глобальный характер*.

За период с конца XVI века до 70-х гг. XX века с лица Земли исчезли (главным образом из-за разрушения местообитаний) 109 видов птиц, 64 вида млекопитающих, 20 видов пресмыкающихся. С начала 80-х гг. XX века ежедневно исчезал, по данным МСОП, 1 вид (подвид) животных. Вымирание угрожает почти 1000 ныне живущим видам птиц и млекопитающих (примерно половина из них находится в тропических лесах, которые сводятся со скоростью несколько десятков га в минуту). Не менее 1/4-1/6 суши уже лишены естественного растительного покрова. Под угрозой исчезновения находится каждый 10-й вид высших растений, каждый 4-й вид земноводных и каждый 7-й вид пресмыкающихся. Под прессом сильного хозяйственного воздействия находится около 50% суши. Большие площади коренных биогеоценозов замещаются вторичными, более упрощёнными, однообразными по составу и структуре, с заметно пониженной продуктивностью. Естественный покров степной зоны сменился посевами и насаждениями культурных растений, городскими и индустриальными территориями.

Сформулированы *принципы сохранения биосферы*, имеющие основополагающее значение для ноогеники: *1) принцип необходимости разнообразия природы* (только многообразная и разнообразная живая природа оказывается устойчивой и высокопродуктивной); *2) принцип потенциальной полезности каждого компонента природы* (сейчас трудно предвидеть возможное значение каждого вида организмов для человека в будущем); *3) принцип всеобщности связи в живой природе* (выпадение какого-либо одного звена в сложной цепи трофических и иных связей в природе часто приводит к непредвиденным результатам).

Перед человечеством стоит актуальная проблема разработки методов и способов сознательного регулирования обмена веществом и энергией между человечеством и биосферой, включения человеческой деятельности в биогеохимические циклы с учётом важнейших закономерностей развития биосферы. Пути её решения являются: а) экологизация экономики (включая промышленность, энергетику, транспорт, сельское хозяйство) посредством развития безотходной и малоотходной технологии, перехода на циклическое использование водных и других ресурсов; *б) экологизация права и сознания людей.*

В настоящее время человечество стоит на пороге экологического кризиса, превращения биосферы в непригодную для жизни техносферу. Положительное влияние человека на биосферу (выведение новых пород и сортов, создание культурных биогеоценозов с высокой биопродуктивностью, выведение штаммов полезных микроорганизмов как основы микробиологической промышленности, интродукция полезных видов в новые условия обитания) несравнимы с отрицательными последствиями его деятельности.

Уничтожение лесов резко нарушило водный режим планеты. Мелеют реки, истощаются запасы грунтовых вод, возрастают потери от эрозии почв, возрастает степень загрязнённости природной среды промышленными отходами, пестицидами, радиоактивными веществами. Искусственные биоценозы, благодаря усилиям человека, теснят естественные биоценозы. 20% суши в настоящее время уже полностью «преобразовано» человеком. Во второй половине XX века как никогда ранее остро встала проблема объединения усилий всего человечества для спасения среды его обитания. Действия человека должны приобрести единый, согласованный с законами существования и развития биосферы характер.

15.5. Международные программы по изучению биосферы

Глобальный характер проблем взаимоотношения человечества и биосферы настоятельно требовал концентрации усилий в их изучении. Уже в 1948 году была создана международная неправительственная организация с консультативным статусом при ЮНЕСКО – *Международный союз охраны природы и природных ресурсов (МСОП)*, объединившая усилия 550 членов из 116 стран. 14-ая Ассамблея МСОП, состоявшаяся в 1978 году в Ашхабаде, выработала проект Всемирной стратегии охраны природы, который с 1979 года стал официальным программным документом МСОП в его деятельности по сохранению генетического разнообразия организмов, созданию возможностей непрерывного использования человеком природных ресурсов, поддержанию экологического равновесия и пр. В настоящее время постоянные комиссии МСОП ведут конкретную работу по осуществлению нескольких сотен проектов практически во всех странах мира. *МСОП издаёт Международную Красную Книгу, «Список национальных парков и эквивалентных резерватов»*, публикует ежемесячные бюллетени. Штаб-квартира МСОП находится в г. Глан (Швейцария).

С 1964 по 1974 гг. усилия 58 стран, многих международных организаций координировались в рамках *Международной Биологической Программы (МБП)*, которая являлась программой глобального изучения биологической продуктивности наземных, пресноводных и морских растительных и животных сообществ. Итоги исследований в рамках МБП опубликованы в 3-томном издании «Ресурсы биосферы» (1975-76 гг.).

. Как продолжение МБП на 16-й сессии Генеральной конференции ЮНЕСКО (1971 г.) была принята межправительственная программа по координации фундаментальных исследований проблем управления естественными ресурсами – «Человек и Биосфера» (*МАБ*). В ней участвуют более 100 стран. Основная задача МАБ – осуществление в различных регионах мира комплексных многолетних исследований воздействия человека на процессы в биосфере, а также изучение влияния изменений этих процессов

на самого человека. Программа включает 14 проектов, посвященных изучению влияния многообразной деятельности человека (землепользование, инженерно-технические работы, использование энергии и др.) на основные типы биомов Земли (леса, тундру, саванны, степи, пустыни и т.п.) и на окружающую среду в целом. В рамках этих 14 проектов разрабатывается около 1 000 «полевых» проектов, в том числе изучение воздействия загрязнения воздуха на лесные экосистемы; наблюдения за изменениями различных компонентов окружающей среды в местах действия новых ирригационных систем; исследования, связанные с многосторонней оценкой ресурсов, изучением влияния развития туризма в различных горных системах.

В соответствии с задачами программы МАБ по всему миру создана сеть биосферных заповедников, которые охватывают все основные мировые экосистемы. Биосферные заповедники представляют собой участки наземных или прибрежных экосистем, получившие международное признание в рамках программы ЮНЕСКО «Человек и биосфера» (МАБ). Они предназначены для того, чтобы способствовать установлению и быть примером оптимальных взаимоотношений между человеком и природой.

Каждый из биосферных заповедников состоит по меньшей мере из одной заповедной зоны, а также буферной зоны и зоны сотрудничества. В общей сложности по состоянию на июль 2003 года создано 440 биосферных заповедников в 97 странах, из них 31 – в России.

В рамках программы МАБ осуществляется работа по инвентаризации биоразнообразия российских биосферных заповедников, формируются базы данных «МАБ-фауна» и «МАБ-флора». Программа и заповедники служат моделью для создания долгосрочного оптимального баланса между окружающей средой и экономической деятельностью, что является необходимой предпосылкой для устойчивого развития.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ГЛАВА 7. ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ	3
7.1. Жизненные циклы организмов как отражение их эволюции.	
Понятие об онтогенезе. Периодизация онтогенеза	3
7.2. Борьба материализма и идеализма в решении проблемы развития.	
Преформизм и эпигенез	8
7.3. Общая характеристика стадий эмбрионального развития	11
7.3.1. Дробление	11
7.3.2. Гастрюляция	18
7.3.3. Стадия первичного органогенеза	27
7.3.4. Стадия дефинитивного органогенеза	28
7.4. Внезародышевые (проvisorные) органы	28
ГЛАВА 8. ЗАКОНОМЕРНОСТИ И МЕХАНИЗМЫ	
ОНТОГЕНЕЗА	31
8.1. Дифференциация в развитии. Этапы дифференциации	31
8.2. Факторы клеточной дифференциации	32
8.3. Механизмы избирательной активности генов	37
8.4. Целостность онтогенеза. Интеграция в развитии. Понятие о корреляциях	39
8.5. Роль наследственности и среды в онтогенезе	44
8.6. Критические периоды развития. Тератогенные факторы среды	45
ГЛАВА 9. ПОСТНАТАЛЬНЫЙ ОНТОГЕНЕЗ И ПРОБЛЕМА	
ГОМЕОСТАЗА	48
9.1. Общая характеристика постнатального онтогенеза (постэмбрионального развития)	48
9.2. Биологические аспекты и механизмы старения	50
9.3. Биологическая и клиническая смерть	53
9.4. Понятие о гомеостазе. Общие закономерности гомеостаза живых систем	54
9.5. Регенерация органов и тканей как процесс развития	58
9.5.1. Физиологическая регенерация	59
9.5.2. Репаративная регенерация	60
9.5.3. Патологическая регенерация	62
9.5.4. Способы репаративной регенерации	63
9.6. Биологические ритмы. Значение хронобиологии в медицине	65
ГЛАВА 10. ИСТОРИЯ СТАНОВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО	
УЧЕНИЯ	69
10.1. До дарвиновский период становления эволюционной идеи	69

10.2. Возникновение дарвинизма	70
10.3. Основные положения эволюционной теории Ч. Дарвина	78
10.4. Характеристика современного периода синтеза дарвинизма и генетики. Современная (синтетическая) теория эволюции	83
10.5. Биологический вид - реально существующая группа особей в природе	85
10.6. Макро- и микроэволюция. Характеристика их результатов	87

ГЛАВА 11. ПОПУЛЯЦИЯ - ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЕДИНИЦА ЭВОЛЮЦИИ. ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

90

11.1. Популяция - элементарная единица эволюции. Содержательное и математическое выражение закона Харди-Вайнберга. Понятие о первичном эволюционном явлении	90
11.2. Характеристика элементарных эволюционных факторов	94
11.2.1. Мутации	94
11.2.2. Популяционные волны	97
11.2.3. Изоляция	99
11.2.4. Адаптивный характер и формы естественного отбора ...	101
11.2.4.1. Движущий отбор	102
11.2.4.2. Стабилизирующий отбор	103
11.2.4.3. Дизруптивный отбор	105
11.3. Видообразование и формирование адаптации	106
11.3.1. Способы видообразования	106
11.3.2. Адаптации и преадаптации	108
11.3.3. Понятие об экологической нише	110
11.4. Специфика действия элементарных эволюционных факторов в популяциях людей	ПО
11.4.1. Популяционная структура человечества	110
11.4.2. Влияние мутационного процесса на генетическую конституцию людей	111
11.4.3. Специфика действия естественного отбора в человеческих популяциях. Популяционно-генетические эффекты действия систем отбора-контротбора	113
11.4.4. Генетический полиморфизм и генетический груз человечества. Генетический полиморфизм	116

ГЛАВА 12. ОРГАНИЧЕСКИЙ МИР КАК РЕЗУЛЬТАТ ПРОЦЕССА ЭВОЛЮЦИИ

122

12.1. Возникновение жизни на Земле	122
12.2. Проблема направленности эволюционного процесса	128
12.3. Биологический и морфофизиологический прогресс, их критерии и генетическая основа	129

12.4. Необратимость эволюции. Принципы эволюции органов	134
12.5. Филогенетические связи в живой природе и естественная классификация живых форм	137
ГЛАВА 13. АНТРОПОГЕНЕЗ	141
13.1. Положение вида Человек разумный (<i>Homo sapiens</i>) в системе животного мира. Качественное своеобразие человека	141
13.2. Стадии (этапы) антропогенеза	144
13.3. Биологические факторы антропогенеза	149
13.4. Специфика действия биологических факторов в современной период антропогенеза	150
13.5. Социальные факторы антропогенеза	150
13.6. «Белые пятна» проблемы антропогенеза	151
13.7. Современные гипотезы происхождения человека	154
13.8. Расы и видовое единство человечества	158
13.9. Биологическое наследство человека, его значение в определении здоровья людей. Критика положений биологизаторских концепций природы человека и факторов развития человечества	160
13.10. Перспективы человечества	162
ГЛАВА 14. ВВЕДЕНИЕ В ЭКОЛОГИЮ. БИОГРАФИЧЕСКИЕ И АНТРОПОГЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ	165
14.1. Экология как наука об отношениях организмов с окружающей средой	165
14.2. Понятие об экологических факторах, экосистеме, биогеоценозе ..	166
14.3. Биогеоценоз как относительно стабильный саморегулирующийся природный комплекс	168
14.4. Антропобиогеоценоз. Специфика среды жизни людей	172
14.5. Предмет экологии человека. Биологический и социальный аспекты адаптации людей, её опосредованный характер	175
14.6. Общая характеристика антропогенных систем	178
14.7. Биологическая изменчивость людей и биогеографическая харак- теристика среды. Экологическая дифференциация человечества ...	179
ГЛАВА 15. ЧЕЛОВЕК И БИОСФЕРА	182
• 15.1. Понятие о биосфере. Современные концепции биосферы	182
15.2. Живое вещество и функции биосферы	183
15.3. Эволюция биосферы	186
15.4. Ноосфера - высший этап эволюции биосферы. Человек как природный объект и активный элемент биосферы	187
15.5. Международные программы по изучению биосферы	190