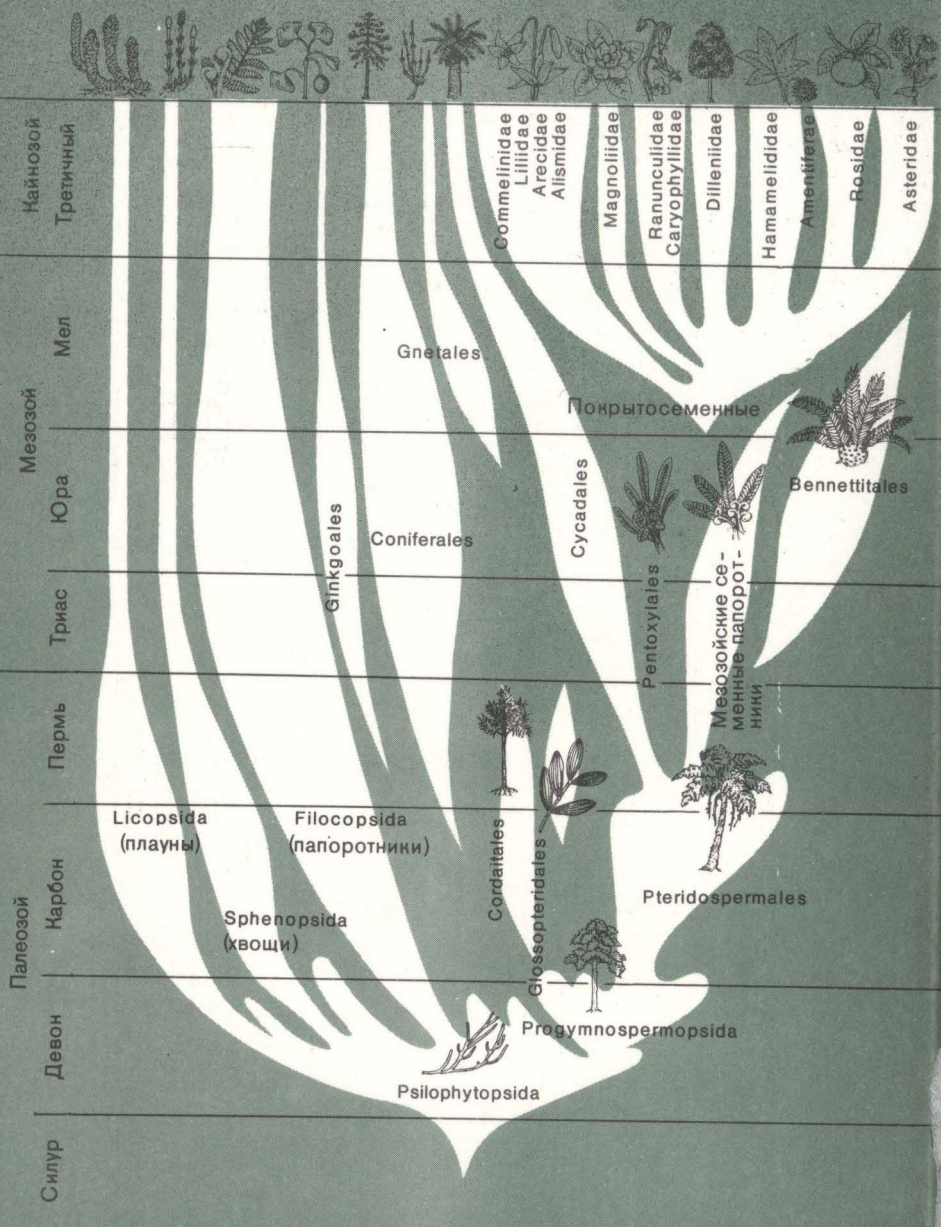


ЭВОЛЮЦИЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»

 e-copу by API



ЭВОЛЮЦИЯ



A SCIENTIFIC AMERICAN BOOK

EVOLUTION

W. H. FREEMAN AND COMPANY
San Francisco

ЭВОЛЮЦИЯ

Перевод с английского

Н. О. ФОМИНОЙ

под редакцией

канд. биол. наук **М. В. МИНЫ**

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР» МОСКВА 1981

57.022

Э 15

УДК 576.1 + 551.7

Авторы: Э. Майр, Ф. Айала, Р. Дикерсон, У. Шопф, Дж. Валентайн, Р. Мэй, Дж. Мэйнард Смит, Ш. Уошберн и Р. Левонтин.

Эволюция.— М.: Мир, 1981.— 264 с.: ил.

Тематический выпуск журнала "Scientific American", целиком посвященный проблемам эволюции, в котором приняли участие видные американские ученые Э. Майр, Ф. Айала и другие и австралийский ученый Р. Мэй. Почти все авторы уже известны советскому читателю по их книгам, вышедшим ранее в издательстве «Мир». В своих обзорах они рассматривают историю эволюционного учения, пути и механизмы эволюции, эволюцию растений, животных, человека и экологических систем, эволюцию поведения и адаптацию. Книга прекрасно иллюстрирована.

Предназначена для биологов всех специальностей, для медиков, физиков, химиков, инженеров, интересующихся общими вопросами биологии, для студентов и аспирантов.

Редакция литературы по биологии

2001000000 57.022

Э $\frac{21001-108}{041(01)-81}$ 108—81, ч. 1

© Scientific American, Inc.

© Перевод на русский язык, «Мир», 1981

ЭВОЛЮЦИЯ

Ст. научн. редактор М. Б. Николаева. Мл. редактор З. Е. Кожанова.
Художник А. Н. Алтунин. Художественные редакторы Б. Н. Юдкин, Л. М. Кузнецова.
Технический редактор И. М. Кренделева. Корректор Т. П. Пашковская.

ИБ № 2191

Сдано в набор 08.07.80. Подписано к печати 14.04.81.

Формат 60 × 90^{1/16}. Бумага офсетная № 1.

Гарнитура гаймс. Печать офсетная.

Объем 8,25 бум. л. Усл. печ. л. 16,50.

Уч.-изд. л. 17,98. Изд. № 4/0763. Усл. кр. отт. 42,48. Тираж 9.000 экз. Зак. 613. Цена 1 р. 60 к.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР» Москва, 1-й Рижский пер., 2.

Можайский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательства, полиграфии и книжной торговли. г. Можайск, ул. Мира, 93.

Предисловие редактора перевода

Журнал *Scientific American* имеет традицию включать в свой сентябрьский выпуск серию статей, освещающих положение дел в определенной области научных исследований. Сентябрьский выпуск 1978 г. был посвящен различным аспектам эволюции жизни. Девять статей, вошедших в состав этого выпуска, превратились затем в главы появившейся в том же 1978 г. в издательстве «Фримен» книги, ныне публикуемой на русском языке. Каждая глава в значительной мере независима от остальных, и все-таки эта книга — не просто сборник статей; расположение глав и общий ход изложения подчинены определенной логической схеме, и тот, кто всерьез интересуется проблемами эволюции, безусловно, прочтет книгу от начала до конца.

Статья, написанная Э. Майром, знакомит с тем, как на основе учения Дарвина создавалась современная «синтетическая теория эволюции». Эта глава, кроме того, служит своего рода введением к книге; в ней определяется круг вопросов, обсуждаемых в последующих главах.

В общем и целом можно сказать, что изучение эволюции идет по двум основным направлениям, имея целью, с одной стороны, установить, какие события и в какой последовательности происходили в процессе возникновения и дальнейшего развития жизни на Земле, а с другой — выяснить причины этих событий. Говоря о событиях, мы имеем в виду как появление и вымирание тех или иных групп организмов, так и появление у организмов каких-либо новых свойств, в результате чего потомки оказываются непохожими на предков, а независимо изменяющиеся потомки одних и тех же предков — друг на друга. Малые изменения, накапливаясь из поколения в поколение, обуславливают в итоге возникновение того разнообразия организмов, которое мы наблюдаем и о котором повествует палеонтологическая летопись. Как происходят эти малые изменения и как их изучают, рассказывается в статье, написанной Ф. Айалой.

Далее следуют статьи, в которых в свете имеющихся сейчас данных рассказывается о возникновении первых органических веществ, их изменениях — химической эволюции — и ее перерастании в эволюцию биологическую (Р. Дикерсон); о появлении одноклеточных организмов (У. Шопф) и эволюции многоклеточных (Дж. Валентайн).

Поскольку предбиологический этап эволюции не находит отражения в палеонтологической летописи, трудности на пути исследователей воз-

никают уже при попытках установить, что именно происходило на этом этапе. При изучении более поздних этапов эволюции жизни все большее значение приобретают палеонтологические данные; судить о том, когда и какие группы организмов появлялись и когда вымирали, становится легче, но каковы были конкретные причины их возникновения и вымирания — выяснить отнюдь не просто. Исследователи химической эволюции проверяют свои предположения в экспериментах, исследователи биологической эволюции, в большинстве случаев, такой возможности лишены, поэтому предлагаемые ими объяснения эволюционных событий проверяются с привлечением косвенных данных, — прежде всего данных, которые можно получить, изучая современные организмы.

Всякий организм в естественных условиях связан множеством разного рода отношений с организмами других видов, обитающими в том же районе. Наличие сложной системы межвидовых связей приводит к тому, что и эволюционные изменения видов оказываются взаимосвязанными, а изменения структуры комплексов взаимосвязанных видов подчиняются определенным закономерностям. Некоторые из этих закономерностей рассматриваются в гл. 6, написанной Р. Мэем.

Говоря об эволюции, чаще всего имеют в виду изменения в строении организмов. Между тем, коль скоро речь идет о животных, надо обратить внимание на чрезвычайно интересные изменения, происходящие в поведении особей. Именно такие изменения в ряде случаев обеспечивают выживание, если не самих особей, обнаруживающих данные формы поведения, то их сородичей. В статье Дж. Мэйнарда Смита показано, как могут формироваться стратегии поведения и как удается оценить ту или иную стратегию, анализируя математические модели (в рассмотренных автором главы случаях — весьма простые).

Со времен Дарвина особый интерес у широкого круга читателей вызвала эволюция человека. Краткий обзор современных представлений по этому поводу дан в статье Ш. Уошберна. Помимо всего прочего, эта глава интересна тем, что в ней наглядно продемонстрировано, как много вопросов, связанных с происхождением человека, до сих пор не получили ответа, хотя об эволюции человека собрано гораздо больше данных, чем об эволюции других видов.

Накопление фактических данных вообще является необходимым, но недостаточным условием прогресса эволюционных исследований. Все сильнее ощущается потребность в разработке системы четких и недвусмысленных определений основных понятий, используемых при анализе эволюционного процесса, все чаще выясняется, что в рамках традиционного подхода не удастся вскрыть сущность эволюционных событий. В статье Р. Левонтина обсужден ряд вопросов, связанных с одним из центральных положений дарвиновской теории, утверждающим, что в ходе эволюции происходит приспособление организмов к условиям обитания, и показано, что это, казалось бы, вполне ясное положение, нуждается в уточнении, как и само понятие «приспособление».

Примечательно, что при переводе книги на русский язык, наибольшие затруднения возникли именно в связи с терминологией, используемой в последней статье. Дело в том, что английские слова *adaptation* и *fitness* принято переводить первое — как «приспособление», второе — как «приспособленность». В результате в тексте возникали трудно различимые выражения, вроде «более приспособленный» и «обладающий большей приспособленностью», «степень приспособления» и «степень приспособленности». Между тем, различать термины, производные от *adaptation* и производные от *fitness* в данном случае весьма важно. Говоря о приспособлении (*adaptation*), обычно имеют в виду либо процесс возникновения у особей признаков, обеспечивающих соответствие этих особей условиям, в которых они обитают, либо результат такого процесса. Под приспособленностью (*fitness*) принято понимать относительную оценку селективной ценности разных генотипов, определяемую по соотношению их вкладов в генофонд следующих поколений. Чтобы избежать путаницы, было решено слово *adaptation* переводить как «адаптация» и, соответственно, писать «более адаптированный», «менее адаптированный», «адаптированность», а слово *fitness* переводить как «приспособленность», считая синонимами такие выражения, как «более приспособленный» и «обладающий большей приспособленностью», «степень приспособленности» и «степень приспособления».

Задача, стоявшая перед авторами книги, — популярно изложить весьма сложные вопросы, — в целом решена ими вполне успешно. Однако все же эта книга — не для развлекательного чтения. Она рассчитана на читателя, готового потратить время и силы на то, чтобы вникнуть в суть рассматриваемых вопросов, располагающего знаниями по биологии, химии и математике в объеме программы средней школы и умеющего мобилизовать эти знания. Книга, несомненно, будет очень полезна студентам-биологам, да и не только студентам. Вряд ли в наше время найдутся люди, одинаково хорошо ориентирующиеся во всех затронутых здесь вопросах, поэтому можно думать, что каждый биолог, ведомый высококомпетентными специалистами — авторами глав, с интересом и с пользой для себя совершит экскурс в области науки, лежащие в стороне от той, где протекает его основная деятельность.

М. В. Мина

Предисловие

В наши дни, когда исследования в области науки о жизни озарены идеями и оснащены приборами, заимствованными у физики, слово «эволюция» пробуждает чуть ли не ностальгические воспоминания о биологии XIX в., о «естественной истории», занимавшейся изучением животных, как таковых. Тем не менее эволюция остается самой центральной проблемой биологических исследований. Значение ставших историческими открытий, сделанных молекулярной биологией за последние 30 лет, определяется прежде всего тем воздействием, которое они оказали на наше понимание процесса эволюции. Как утверждает Э. Майр в первой статье этого выпуска, эволюция в настоящее время служит стержнем, вокруг которого строится вся биология и общая теория жизни.

Современная биология начинает заполнять страницы, которые относятся к первым 3 млрд. лет эволюционной истории и которые до сих пор оставались пустыми. После того как был выяснен биосинтетический аппарат живой клетки, стало возможным воссоздать эру химической эволюции, приведшей к возникновению жизни. Это была удивительно короткая эра и началась она, вероятно, вскоре после образования нашей планеты, т. е. 4,6 млрд. лет назад. Первые ископаемые клетки найдены в породах возрастом почти 4 млрд. лет. Теперь, когда мы начинаем постигать всю удивительную сложность морфологии и физиологии эукариотической клетки, нам становится понятно, почему понадобилось почти 3 млрд. лет для эволюции этой клетки, из которой развиваются все многоклеточные организмы, как растительные, так и животные, и которая представляет собой основную структурную единицу всех живых тканей.

С появлением эукариотической клетки эволюция вступила в эру, хорошо знакомую нам по учебникам. Эта эра охватывает всего лишь одну пятую истории жизни. На протяжении примерно половины этой эры мир принадлежал рептилиям. Судя по тем данным, которыми мы располагаем, господствовавшего в то время динозавра нельзя считать неудачником. Эра млекопитающих началась всего лишь 65 млн. лет назад. Сравнительно недавно эта эра сменилась эрой человека.

Современные исследования в области биологии привели также к коренному пересмотру наших представлений об эволюции человека. Лишь недавно было установлено, что изготовление орудий предшествовало появлению вида *Homo sapiens* и, таким образом, вероятно, играло ре-

шающую роль в эволюции его рук и головного мозга. Изучение стоянок первых существ, выделявавших орудия 3 млн. лет назад, показало, что они, кроме того, делили между собой пищу. Таким образом, уже очень давно началась нравственная эволюция человека, сопровождающая его биологическую эволюцию.

В настоящее время существование всех форм жизни на Земле, в том числе и человека, зависит от его разумности и гуманности. Быть может все то, что излагается на страницах этого выпуска, поможет ускорить нашу нравственную эволюцию, которая столь необходима.

От издательства: Дж. Пил (издатель), Д. Флэнаган (редактор), Ф. Белло (со-редактор), Ф. Моррисон (книгоиздатель), Т. Белл, Б. Хейс, Дж. Б. Пил, Дж. Пёрселл, Дж. Роджерс, А. Шваб, Дж. Такер, Дж. Висновски

Сентябрь 1978 г.



Статья служит вступлением к этой книге, посвященной истории жизни на Земле, которая излагается в соответствии с новейшей «синтетической» теорией эволюции путем естественного отбора, определяющей организацию современной биологии

Изменение представлений человека о Вселенной, о живой природе и о себе самом, имевшее чрезвычайно важные последствия, произошло в связи с тем, что на протяжении 100 лет начиная с XVIII в. получила развитие идея об изменении как таковом, об изменении на протяжении длительных периодов времени, одним словом идея эволюции. В нынешних взглядах человека на окружающий мир главенствующую роль играет понимание того, что Вселенная, звезды, Земля и все населяющие ее живые существа имеют длительную историю, которая не была предначертана или запрограммирована, историю непрерывного постепенного изменения, обусловленного действием более или менее направленных естественных процессов, соответствующих законам физики. В этом проявляется общность эволюции биологической и эволюции биологической.

Вместе с тем биологическая эволюция во многих своих аспектах в корне отлична от эволюции космической. Прежде всего биологическая эволюция сложнее космической, а возникающие в результате этой эволюции живые системы гораздо сложнее любых неживых систем; в дальнейшем мы коснемся и ряда других различий. В этой книге рассматриваются возникновение, история развития и взаимоотношения живых систем в свете принятой в настоящее время общей теории жизни — теории эволюции в результате естественного отбора, предложенной более

Когда Чарлз Дарвин в 1840 г. позировал Джорджу Ричмонду для этого портрета, написанного акварелью, ему был 31 год и он уже успел опубликовать свое «Путешествие вокруг света на корабле Бигль». Судя по записным книжкам, Дарвин к этому времени уже разработал в общих чертах свою теорию эволюции путем естественного отбора. Незадолго до того он женился и поселился в Лондоне, где писал монографию о коралловых рифах; время от времени Дарвин возвращался к своим заметкам о видах, что привело в 1859 г. к созданию «Происхождения видов».



Жан Батист де Ламарк — французский естествоиспытатель и философ, первый последовательный эволюционист. Он понимал, что Земля возникла очень давно, что эволюция происходит постепенно и что организмы способны адаптироваться к окружающим условиям. При этом, однако, Ламарк был убежден в наследовании приобретенных признаков.

100 лет назад Чарлзом Дарвином; эта теория, позднее модифицированная и истолкованная на основе положений генетики, служит сейчас тем стержнем, вокруг которого строится вся современная биология.

В основе легенд первобытных народов о сотворении мира и в основе большинства религиозных учений лежит одна и та же, по существу статичная, концепция, согласно которой Вселенная, после того как она была создана, не изменялась, да и само ее создание — событие не очень давнее. Произведенные епископом Ушером в XVII в. расчеты, по которым выходило, что мир был создан в 4004 г. до н. э. привлекают вни-

мание лишь своей точностью, совершенно неуместной в эпоху, когда возможности истории как науки еще оставались ограниченными вследствие укоренившихся традиционных представлений и малой доступности письменных источников. Расширить эти временные границы выпало на долю естествоиспытателей и философов эпохи Просвещения, которой ознаменовался XVIII в., а также геологов и биологов XIX в.

В 1749 г. французский натуралист Жорж-Луи Бюффон впервые попытался вычислить возраст Земли. По его оценкам этот возраст был равен не менее чем 70 000 лет (в неопубликованных заметках он даже указывал на возраст 500 000 лет). Иммануил Кант в своей «Космогонии», опубликованной в 1755 г., пошел еще дальше: он оперировал миллионами и даже сотнями миллионов лет. Совершенно очевидно, что и Бюффон, и Кант представляли себе физический мир как результат эволюции.

Слово «эволюция» подразумевает изменение, характеризующееся непрерывностью и обычно также направленностью. Биологическую эволюцию лучше всего определить как изменение разнообразия и приспособления популяций организмов. Первая последовательная теория эволюции была предложена в 1809 г. французским натуралистом и философом Жаном Батистом Ламарком, который сосредоточил свое внимание на процессе изменения во времени: на том, что представлялось ему как прогрессивное развитие в природе от мельчайших едва видимых организмов до сложнейших и приближающихся к совершенству растений и животных и, наконец, человека.

Чтобы объяснить, почему эволюция шла именно таким, а не иным путем, Ламарк сформулировал четыре принципа: существование у организмов внутреннего стремления к совершенствованию; способность организмов приспосабливаться к «обстоятельствам», т.е. к окружающей среде; частые акты самозарождения и передача по наследству приобретенных признаков или черт. Представление о наследуемости приобретенных признаков — та ошибка Ламарка, в связи с которой его чаще всего вспоминают, — не было создано им самим. Это было общепринятым в его время убеждением, имевшим глубокие корни в фольклоре (одним из примеров служит библейское сказание о том, как Иаков отделил скот с пятнами от одноцветного скота). Убеждение это было очень прочным. Дарвин полагал, что упражнение или неупражнение какого-либо органа в одном поколении отразится на следующем поколении; подобных же взглядов придерживались многие другие эволюционисты, пока в конце XIX в. немецкий биолог Август Вейсман не продемонстрировал невозможность или по крайней мере очень малую вероятность наследования приобретенных признаков. Предположения Ламарка о стремлении к совершенствованию и о частых актах самозарождения также не подтвердились, однако он был прав в том, что эволюция носит главным образом приспособительный, как это теперь называют, характер. Кроме того, он понимал, что огромное разнообразие живых ор-

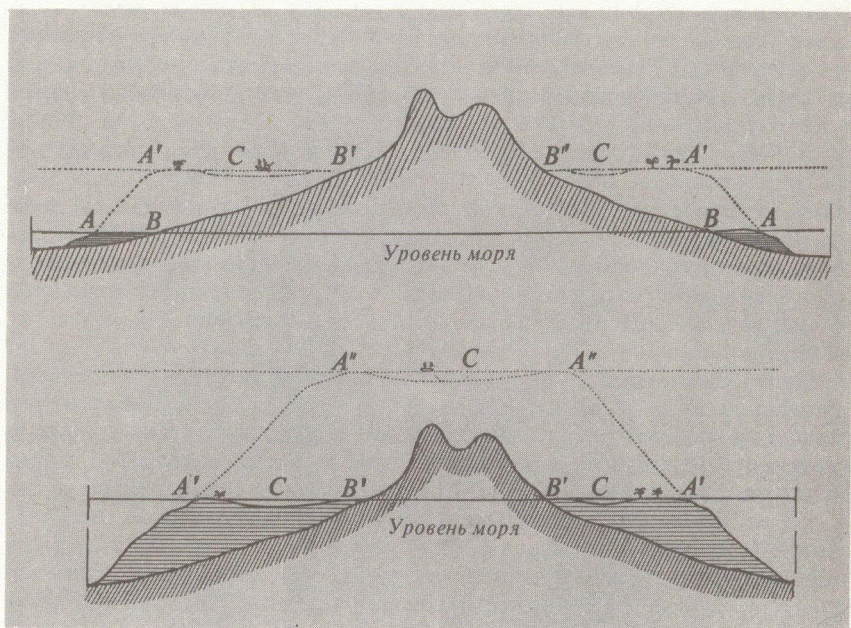


Рис. 1. Рождение атолла в результате опускания морского дна (гравюры на дереве из «Дневника изысканий», опубликованного Дарвином после путешествия на корабле «Бигль»).

Вверху. Первая стадия процесса, при котором вокруг одного из островов в Тихом океане на уровне моря образуется окаймляющий коралловый риф (A-B, B-A). По мере погружения острова в море коралловые полипы, живущие только на мелководьях, продолжают расти вверх, образуя барьерный коралловый риф (A'—B', B'—A'), внутри которого заключена лагуна (C). *Внизу.* Остров продолжает опускаться и в конце концов оказывается ниже уровня моря: барьерный риф, разрастаясь, превращается в атолл (A''—A'').

ганизмов можно объяснить, лишь постулировав длительное существование Земли и что эволюция — процесс постепенный.

Ламарка интересовала главным образом эволюция во времени, так сказать вертикальная эволюция. Дарвина же, напротив, сначала привлекла проблема происхождения разнообразия, а в особенности происхождение видов в результате возникновения их разнообразия в географическом плане, т. е. горизонтальная эволюция. Интерес к возникновению разнообразия и к видообразованию зародился у Дарвина, как известно, во время его кругосветного путешествия в качестве натуралиста на корабле «Бигль», начавшегося в 1831 г. и длившегося пять лет. На Галапагосском архипелаге, например, он обнаружил, что для каждого острова характерны свои собственные формы черепахи, пересмешника

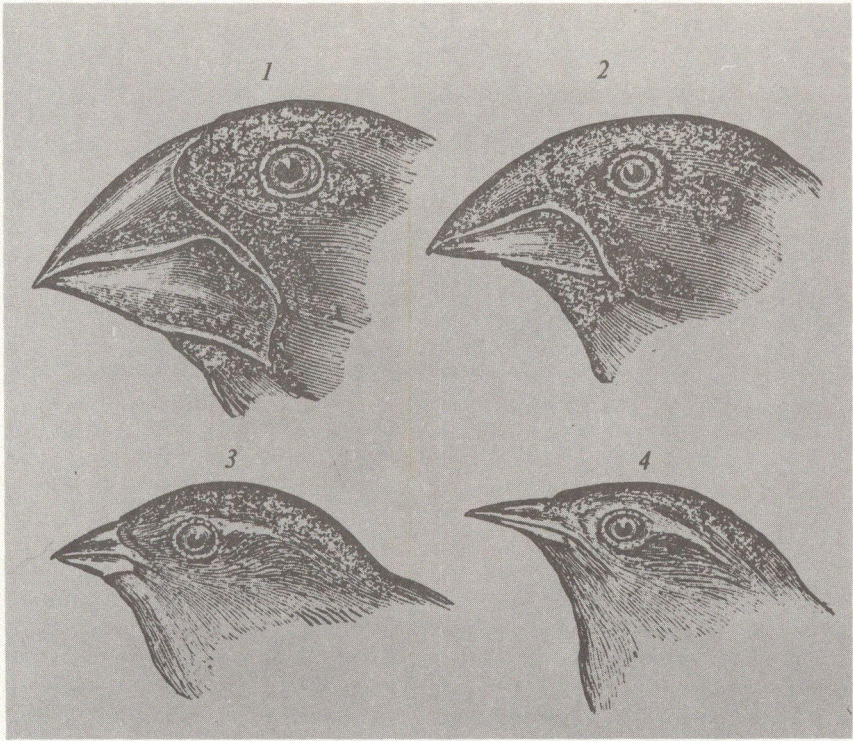


Рис. 2. Гравюра на дереве из «Дневника изысканий» с изображением некоторых из дарвиновых вьюрков. Впервые идея о происхождении видов путем естественного отбора возникла у Дарвина, когда он наблюдал этих птиц на Галапагосских островах. Рассматривая такое широкое разнообразие размеров и формы клюва «в пределах одной небольшой и притом связанной тесными узами родства группы птиц», — писал Дарвин, «можно действительно представить себе, что... был взят один вид и модифицирован для разных целей».

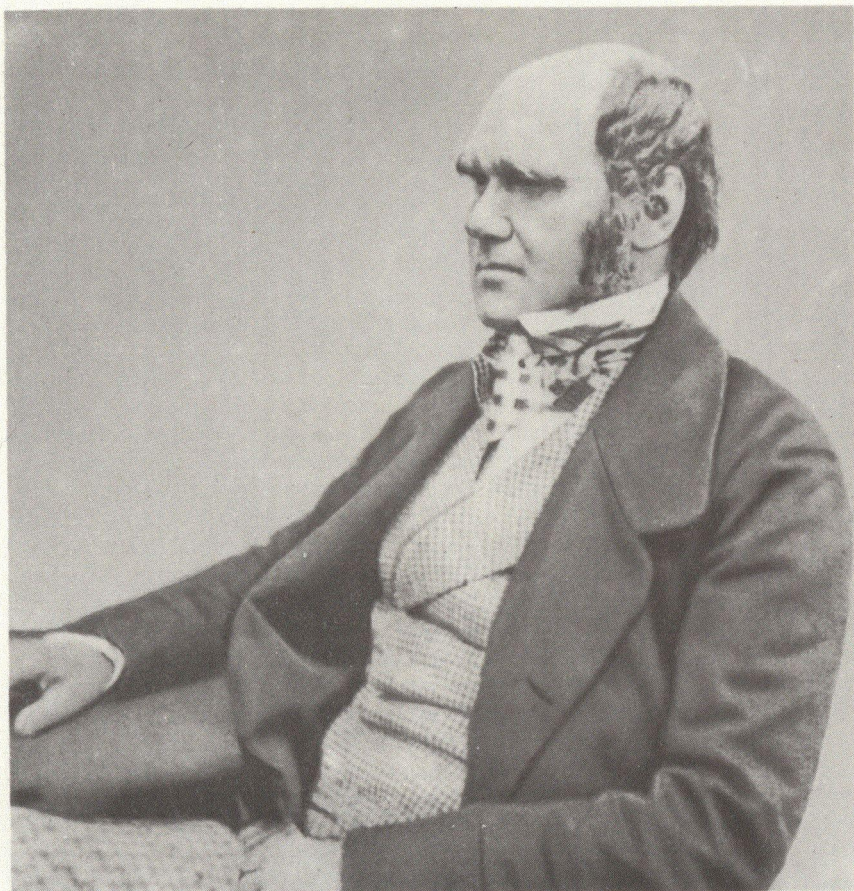
и вьюрка (рис. 2); формы с разных островов близко родственны, но при этом четко отличаются друг от друга. Вернувшись в Англию и размышляя над своими наблюдениями, Дарвин пришел к выводу, что каждая островная популяция — это зарождающийся вид; иными словами, он пришел к концепции «трансмутации», или эволюции, видов. В 1838 г. он постиг механизм, при помощи которого совершается эволюция: естественный отбор. Спустя еще несколько лет, отданных наблюдениям и экспериментам, а также усиленному изучению трудов по геологии, зоологии и другим наукам, Дарвин в 1858 г. на заседании Линнеевского общества в Лондоне сделал предварительное сообщение о своей теории эволюции путем естественного отбора. Независимо от Дарвина к кон-



Альфред Рассел Уоллес, который в дни молодости работал на Малайском архипелаге и самостоятельно разработал теорию естественного отбора; его статья по этому вопросу была зачитана вместе с работой Дарвина в 1858 г. Позднее они с Дарвином разошлись во взглядах относительно механизмов эволюции человека. По мнению Уоллеса, высшие способности человека нельзя объяснить при помощи одного только естественного отбора.

цепции естественного отбора пришел молодой английский натуралист Альфред Рассел Уоллес (Alfred Russel Wallace), проводивший полевые наблюдения на Малайском архипелаге; Уоллес изложил свои мысли в рукописи, которую он отослал Дарвину, и его сообщение было зачитано на том же заседании.

В полном виде теория Дарвина, подкрепленная его многочисленными собственными наблюдениями и тщательно аргументированная, была опубликована 24 ноября 1859 г. в книге «О происхождении видов». В его пространственных объяснениях содержится ряд частных теорий, или



Эта фотография была сделана примерно в 1854 г. — в год опубликования Дарвином большой монографии по усоногим ракам, над которой он работал около 8 лет. Одновременно он продолжал работу над проблемой происхождения видов: читал, вел переписку с другими учеными, собирал в природе необходимый ему материал, экспериментировал и делал заметки для своего главного труда, откладывая его написание до 1856 г. Однако спустя два года выяснилось, что Альфред Рассел Уоллес независимо сформулировал концепцию естественного отбора. Это побудило Дарвина подготовить сжатое изложение своего труда, известное нам как «Происхождение видов».

постулатов; я остановлюсь на четырех из них, которые кажутся мне наиболее важными. Два постулата соответствуют взглядам Ламарка. Один из них гласит, что окружающий нас мир не статичен, а постоянно развивается. Виды непрерывно изменяются, одни виды возникают, дру-

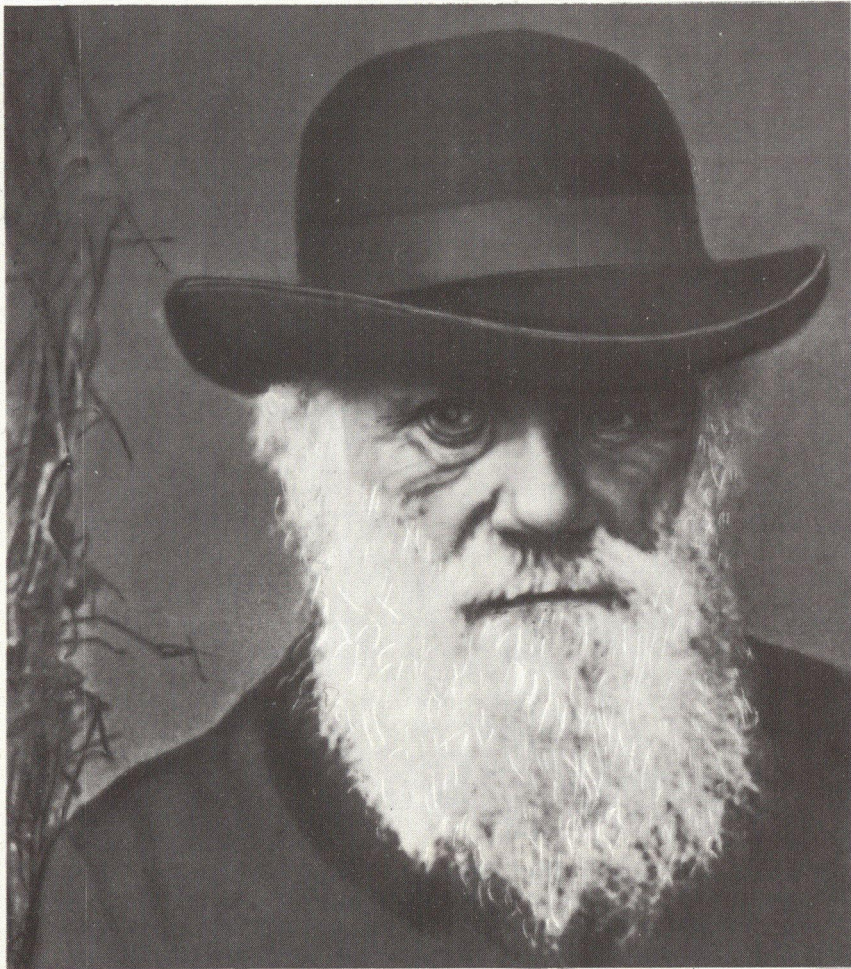
гие вымирают. Как показывает палеонтологическая летопись, биоты изменяются во времени, и чем они старше, тем сильнее заметны отличия входящих в их состав организмов от ныне живущих. Повсюду в живой природе мы встречаемся с явлениями, которые можно объяснить только в свете теории эволюции. Другая ламарковская концепция у Дарвина — это постулат о постепенности и непрерывности эволюционного процесса; о том, что процесс этот не складывается из отдельных скачков или внезапных изменений.

Остальные два главных постулата Дарвина были по существу новыми концепциями. Один из них утверждает общность происхождения живых существ. Ламарк считал, что каждый организм или группа организмов представляют независимую эволюционную линию, возникшую в результате самозарождения и последующего постоянного стремления к совершенствованию. Дарвин же постулировал, что сходные организмы связаны узами родства и происходят от общего предка. Так, все млекопитающие происходят от одного предкового вида; общего предка имеют все насекомые, равно как и все организмы, принадлежащие к любой другой таксономической группе. Фактически Дарвин полагал, что происхождение всех живых существ можно проследить в обратном направлении до некоего единого источника жизни.

Многие считали, что Дарвин нанес непростительное оскорбление человеческой расе, отнеся человека к той же самой эволюционной линии, к которой принадлежат и все другие млекопитающие; это утверждение Дарвина вызвало бурю протестов. Однако идея общего происхождения позволяла так убедительно объяснить все имевшиеся данные и наблюдения, что большинство биологов приняла ее почти немедленно; она объясняла как линнеевскую иерархию таксономических категорий, так и вывод сравнительной анатомии, согласно которому все организмы можно отнести к ограниченному числу морфологических типов.

Четвертый постулат Дарвина — теория естественного отбора — был ключом ко всей его обширной схеме. Эволюционное изменение, писал Дарвин, это не результат какого-то таинственного ламарковского стремления и не просто случайность; это результат отбора. Процесс отбора складывается из двух этапов. Первый этап — создание изменчивости. В каждом поколении, по мнению Дарвина, возникает очень значительная изменчивость. Дарвину не был известен источник этой изменчивости, который не мог быть понят до развития генетики. Все, чем он располагал, — это лишь эмпирические данные о наличии в пределах видов больших и малых различий, запас которых кажется неиссякаемым.

Второй этап — отбор, происходящий в результате выживания одних особей и гибели других в борьбе за существование. У большинства видов животных и растений группа особей — родителей — производит на свет несколько тысяч, а иногда и несколько миллионов потомков. Изучение трудов Томаса Мальтуса убедило Дарвина в том, что лишь очень небольшая доля потомков может выжить. У каких же особей больше



Эта фотография сделана примерно в 1880 г. в доме Дарвина в Дауне (Кент), где он жил и работал начиная с 1842 г. Дарвин скончался в 1882 г. в возрасте 73 лет и похоронен в Вестминстерском аббатстве.

всего шансов выжить? Очевидно, у тех, которые обладают сочетанием признаков, наиболее подходящим для существования в окружающей их среде, причем в понятие среды включаются физические условия, конкуренты и враги; такие особи имеют наивысшие шансы выжить, размножиться и оставить жизнеспособное потомство, через которое их признаки подвергнутся отбору в следующем туре.

Представление о том, что окружающий мир не статичен, а находится в состоянии непрерывного развития, было признано почти всеми



Т. Г. Гексли, известный своими блестящими исследованиями во многих областях биологии, принял на себя, по выражению некоторых современников, роль «агента по рекламе» и «бульдога Дарвина»: высоко оценивая «Происхождение видов», он в рецензии, опубликованной в лондонской «Таймс», и в многочисленных статьях и лекциях разъяснял эту теорию.

серьезными учеными даже еще при жизни Дарвина, скончавшегося в 1882 г., и все те, кто признавал эволюцию, приняли также и концепцию общего происхождения (хотя некоторые настаивали на исключении человека из общей эволюционной родословной). Что же касается двух других постулатов Дарвина, то отношение к ним было совершенно иное, и многие образованные и талантливые люди в течение последующих 50—80 лет оказывали им упорное сопротивление.

Одним из этих постулатов была концепция о постепенности развития. Даже Т. Г. Гексли (Т. Н. Huxley), которого называли «бульдогом Дарвина» за его горячую защиту большинства аспектов новой теории, не мог согласиться с представлением о постепенном возникновении

высших таксономических категорий и новых видов; по его мнению, они возникают скачкообразно. Среди сторонников сальтационной теории (теории скачков) были и такие биологи, как Гуго де Фриз (Hugo de Vries), один из тех, кто вторично открыл законы наследственности, первоначально открытые Грегором Менделем. В 1901 г. де Фриз предложил теорию, согласно которой новые виды возникают в результате мутаций. И даже в 1940 г. генетик Рихард Гольдшмидт (Richard B. G. Goldschmidt) все еще утверждал, что источником возникновения новых высших типов служат «системные мутации».

Ученые в конце концов отказались от всех теорий скачкообразного развития, и произошло это под влиянием трех обстоятельств. Первым из них было постепенное развитие нового отношения к физическому миру и его изменениям. Со времен Платона в науке господствовали взгляды, которые философ Карл Поппер (Karl Popper) назвал «эссенциализмом»: мир состоит из ограниченного числа неизменяемых сущностей («идей», по терминологии Платона), а изменчивые проявления видимого мира — лишь неполные и неточные отражения этих сущностей. Согласно этой точке зрения, истинное изменение может произойти только при появлении новой сущности, возникающей в результате либо акта творения, либо спонтанного скачка (мутации). Классы физических объектов в самом деле состоят из идентичных реальных единиц, а физические постоянные остаются неизменными при одинаковых условиях, поэтому (в XIX в.) между математикой или физическими науками и философией эссенциализма не было противоречий.

Биология же нуждалась в иной философии. Живые организмы характеризуются своей уникальностью; любая популяция организмов состоит из особей, каждая из которых обладает своей отличной от других индивидуальностью. В «популяционном мышлении» средние величины представляют собой абстракции; реальна только отличная от других особь. Значение популяции состоит в том, что она представляет собой фонд вариаций (генофонд — на языке генетики). Популяционное мышление допускает возможность постепенной эволюции, и в настоящее время популяционный подход господствует при рассмотрении всех аспектов эволюционной теории.

Вторым обстоятельством, приведшим к отказу от теории скачков, было обнаружение огромной изменчивости природных популяций и осознание того, что высокая изменчивость дискретных генетических факторов (при условии достаточного числа таких факторов и достаточно малых разрывов между ними) может проявляться в непрерывной изменчивости данного организма. Третье обстоятельство заключалось в том, что процессами постепенной эволюции натуралисты смогли полностью объяснить происхождение таких отдельностей, как новые виды и новые типы, и таких эволюционных новшеств, как крылья птиц и легкие позвоночных.

Другая концепция Дарвина, которую большинство биологов и философов долго отказывались признать, был естественный отбор. Вначале

многие выступали против этой концепции, потому что она не была детерминистской, а следовательно, прогностической, в соответствии с требованиями стиля, принятого в науке в XIX в. Как можно предлагать «закон природы», который, подобно естественному отбору, целиком зависит от случая? Другие ученые возражали против «грубого материализма» концепции Дарвина. В XIX в. объяснение гармонии живого мира произвольным действием естественного отбора означало недооценку используемого представителями естественного богословия «доказательства от предначертанности», согласно которому о существовании Создателя свидетельствует величие замысла, проявляющееся во всех его творениях. Те, кто отказывался признать естественный отбор исходя из религиозных или философских взглядов или просто потому, что он казался им слишком случайным процессом для объяснения эволюции, продолжали в течение многих лет выдвигать альтернативные гипотезы под такими названиями, как ортогенез, номогенез, аристокенез или «принцип омега» Тейара де Шардена (Teilhard de Chardin); каждая из этих гипотез основывается на каком-либо внутреннем стремлении или тенденции к совершенствованию или прогрессу. Все они финалистичны, т. е. постулируют ту или иную форму космической телеологии, наличие цели или программы.

Сторонники телеологических теорий, несмотря на все свои усилия, оказались не в состоянии найти какие-либо механизмы (если не считать сверхъестественных), которые могли бы объяснить постулируемый ими финализм. В наши дни открытия в области молекулярной биологии совершенно исключили саму возможность существования подобных механизмов. Генетический материал неизменен, как это особенно убедительно показал покойный Жак Моно (Jacques Monod); он может измениться только в результате мутации. Финалистические теории опровергаются также палеонтологическими данными, как это ясно показал Джордж Гэйлорд Симпсон (George Gaylord Simpson). При внимательном изучении направления эволюции какого-либо признака, например тенденции к увеличению размеров тела или длины зубов, обнаруживается, что это направление многократно изменяется, причем иногда даже на прямо противоположное. Высокая частота вымирания, обнаруживаемая в любом геологическом периоде, служит еще одним мощным доводом против существования какого-либо финалистического стремления к совершенству.

Что же касается возражений против предполагаемого случайного характера естественного отбора, то их легко опровергнуть. Процесс отбора вовсе не является чисто случайным. Хотя изменчивость порождается случайными факторами, возникшие отклонения сортируются на втором этапе процесса, когда происходит отбор на выживание, который представляет собой в высшей степени антислучайный фактор. И если тем не менее верно, что некоторая доля эволюционных изменений есть следствие случая, то следует указать, что, как теперь известно, вероятност-

ная компонента физических процессов гораздо больше, чем это считалось 100 лет назад.

Но все же может ли теория естественного отбора объяснить весь долгий путь эволюционного развития, начиная от возникновения жизни 3 или 4 млрд. лет назад (см. статью Ричарда Е. Дикерсона «Химическая эволюция и возникновение жизни») и до «наивысших» форм растений и животных, включая человека? Как может естественный отбор обеспечить не только дифференциальное выживание и адаптивные изменения внутри данного вида, но также возникновение новых видов, с иными адаптивными признаками? И снова правильные ответы на эти вопросы дал Дарвин. Отдельный организм конкурирует не только с другими особями того же самого вида, но и с представителями других видов. Новая адаптация или общее усовершенствование физиологической организации повысит шансы данной особи или ее потомков выйти победителями в межвидовой конкуренции и тем самым будет способствовать возникновению разнообразия и специализации. Подобная специализация нередко приводит к эволюционным тупикам, как в случае адаптации к жизни в пещерах или горячих источниках. Однако многие направления специализации, а особенно те, которые были приобретены на ранних стадиях эволюционной истории, открывали совершенно новые уровни адаптивной радиации — от появления мембран и организованного ядра (см. статью Дж. Уильяма Шопфа «Эволюция первых клеток»), а также агрегации клеток с образованием многоклеточных организмов (см. статью Джеймса У. Валентайна «Эволюция многоклеточных растений и животных») до возникновения высокоразвитой центральной нервной системы и длительной заботы о потомстве.

Эволюция, как подчеркнул Симпсон, смело использует всякую представившуюся возможность: она благоприятствует любому изменению, которое обеспечивает данному организму преимущество в конкуренции с другими членами его собственной популяции или с особями другого вида. На протяжении миллиардов лет такая изменчивость автоматически поставляла сырье процессу, который мы называем эволюционным прогрессом. Никакой программы, которая бы регулировала или направляла этот прогресс, не было; он был результатом решений, принимаемых естественным отбором «на данный момент».

Неопределенность высказываний Дарвина относительно источника генетической изменчивости, поставляющей сырье естественному отбору, создавала большой пробел в цепи его рассуждений. Этот пробел заполнила генетика. В 1865 г. Мендель установил, что факторы, передающие наследственную информацию, представляют собой дискретные единицы, получаемые потомками от одной и другой родительских особей; эти дискретные единицы сохраняют свою чистоту и перераспределяются в каждом поколении. Дарвин ничего не знал о работах Менделя, которые вообще оставались почти неизвестными вплоть до их вторичного открытия в 1900 г.

Мы теперь знаем, что ДНК в клеточном ядре организована в много-

численные самовоспроизводящиеся гены (менделевские единицы наследственности), способные мутировать с образованием разных аллелей, или альтернативных форм. Существуют структурные гены, в которых закодирована информация, необходимая для синтеза того или иного белка, и гены-регуляторы, которые включают и выключают структурные гены. Мутации структурного гена приводят к синтезу измененного белка, что в свою очередь ведет к созданию отклоняющегося признака. Гены расположены в хромосомах в линейном порядке и могут рекомбинировать друг с другом во время мейоза — клеточного процесса, предшествующего образованию половых клеток у видов с половым размножением. Разнообразие генотипов (полных наборов генов), которые могут создаваться при мейозе, невообразимо велико, причем большая часть этого разнообразия сохраняется в популяции, несмотря на действие естественного отбора (см. статью Франциско И. Айала «Механизмы эволюции»).

Как это ни странно, первые менделисты не признавали теорию естественного отбора. Они были приверженцами эссенциализма и сальтационной теории и рассматривали мутационный процесс как возможную движущую силу эволюции. Такое положение вещей начало изменяться лишь с развитием в 20-х годах нашего века популяционной генетики. В конце концов в 30-х и 40-х годах был осуществлен некий синтез, который нашел свое отражение в книгах, написанных Феодосием Добржанским (Theodosius Dobzhansky), Джулианом Гексли (Julian Huxley), Бернардом Реншем (Bernhard Rensch), Симпсоном (Simpson), Дж. Ледьярдом Стеббинсом (G. Ledyard Stebbins) и мною, и который в значительной мере был обусловлен именно этими книгами. Новая «синтетическая теория» эволюции дополнила теорию Дарвина на основе данных хромосомной теории наследственности, популяционной генетики, биологической концепции вида и многих других биологических и палеонтологических концепций. Характерные черты этого нового синтеза — полное отрицание наследования приобретенных признаков, подчеркивание постепенности эволюционного процесса, ясное понимание того, что эволюционные явления происходят на популяционном уровне, и подтверждение всеобъемлющего значения естественного отбора.

Понимание эволюционного процесса, достигнутое синтетической теорией, оказало глубокое влияние на всю биологию. Оно привело к осознанию того, что любая биологическая проблема носит эволюционный характер и что относительно любой биологической структуры, функции или процесса совершенно закономерны вопросы: почему они возникли? Каким селективным преимуществом они обладали в то время, когда они появились? Подобные вопросы оказали глубочайшее влияние на все области биологии, и в частности на молекулярную биологию, изучение поведения и экологию (см. статью Роберта М. Мэя «Эволюция экологических систем»).

Не только широкая публика, но даже философы и физики продолжают испытывать затруднения, когда стараются понять современную теорию органической эволюции путем естественного отбора. Рискуя по-

вторить некоторые положения, уже высказанные при обсуждении истории вопроса, я все же позволю себе обрисовать в общих чертах особенности современной теории и, в частности, привлечь внимание к тому, чем отличается органическая эволюция от эволюции Вселенной и других процессов, с которыми имеют дело физики.

Эволюция путем естественного отбора (я повторяю еще раз!) — процесс, происходящий в два этапа. Первый этап — это создание (в результате рекомбинации, мутационного процесса и случайных событий) генетической изменчивости; второй этап — упорядочение этой изменчивости путем отбора. Большая часть изменчивости, возникающей на первом этапе, носит случайный характер, в том смысле что она не вызвана непосредственными потребностями организма или особенностями окружающей его среды и не связана ни с теми, ни с другими.

Естественный отбор может успешно действовать благодаря неисчерпаемым запасам изменчивости, которые оказываются в его распоряжении вследствие высокой степени индивидуальности, присущей биологическим системам. Даже в пределах одного и того же организма нельзя найти двух идентичных клеток; уникальна каждая особь, уникален каждый вид и уникальна каждая экосистема.

Многим небиологам масштабы изменчивости органического мира кажутся ни с чем несообразными. Эти масштабы абсолютно несовместимы с традиционным эссенциалистским мышлением и требуют совершенно иной концептуальной структуры: популяционного мышления. (Характерная для биологических систем индивидуальность в сочетании с наличием множественных решений для почти любой проблемы, создаваемой средой, делает органическую эволюцию неповторимой. Склонные к детерминизму астрономы, привыкшие мыслить статистически, убеждены, что события, происходившие на Земле, должны были происходить не только на планетах, относящихся к Солнечной системе, но и на планетах, обращающихся вокруг других звезд. Биологи, убежденные в чрезвычайно низкой вероятности каждого из отдельных событий, приведших к эволюции человека, считают крайне неправдоподобной возможность того, что Симпсон называет «доминированием гуманоидов».)

Уникальные особи, каждая из которых отлична от всех других, образуют скрещивающиеся популяции и виды. Все представители данного вида составляют его «части», поскольку все они происходят из единого генофонда и вносят в него свой вклад. Популяции или виды в целом представляют собой те «индивидуумы», которые претерпевают эволюцию; их нельзя рассматривать как некий класс, состоящий из отдельных членов.

Каждая биологическая особь имеет своеобразную двойственную природу, слагаясь из генотипа (полного набора имеющихся у данной особи генов, которые не обязательно проявляются у нее все до единого) и фенотипа (организма, получающегося в результате трансляции генов, содержащихся в генотипе). Каждый данный генотип образует часть ге-

нофонда данной популяции; каждый фенотип конкурирует с другими фенотипами за успех в размножении. Этот успех (которым определяется «приспособленность» данной особи) не зависит от каких-то внутренних факторов, а представляет собой результат множественных взаимодействий с врагами, конкурентами, возбудителями заболеваний и другими давлениями отбора. Сочетание этих факторов отбора изменяется в зависимости от времени года, конкретных условий в том или ином году и от географического местоположения.

Второй этап естественного отбора, т.е. собственно отбор,—внешний упорядочивающий принцип. В популяции, состоящей из тысяч или миллионов отличающихся друг от друга особей, некоторые будут содержать наборы генов, лучше соответствующие преобладающим в данной местности сочетаниям экологических факторов. Статистическая вероятность выживания и оставления жизнеспособных потомков для таких особей выше, чем для других членов данной популяции. Именно этот второй этап естественного отбора определяет направление эволюции, повышая частоту тех генов и тех генных сочетаний, которые адаптированы к условиям данного времени и места, повышая приспособленность, способствуя специализации и давая начало адаптивной радиации и тому, что можно несколько вольно назвать эволюционным прогрессом (см. статью Ричарда К. Левонтина «Адаптация»).

Иными словами, эволюцию путем отбора нельзя рассматривать ни как случайное, ни как детерминированное явление; это процесс, состоящий из двух последовательных этапов и совмещающий преимущества явлений того и другого порядка. Как писал один из первых популяционных генетиков Сьюэлл Райт (Sewall Wright): «Дарвиновский процесс непрерывного взаимодействия между случайным и селективным процессами нельзя считать чем-то промежуточным между чистой случайностью и чистым детерминизмом; по своим последствиям он резко отличается в качественном отношении и от одного, и от другого».

Среди известных мне дарвинистов ни один не сомневается в том, что процессы органической эволюции совместимы с законами естественных наук; бессмысленно, однако, говорить, что биологическая эволюция «сведена» к физическим законам. Биологическая эволюция—это результат особых процессов, вторгающихся в особые системы, и ее можно разумно объяснить только на тех уровнях сложности, на которых находятся сами эти процессы и сами эти системы. И классическая теория эволюции вовсе не была сведена к «молекулярной теории эволюции» — утверждение, основанное на таких редуccionистских определениях эволюции, как, например, следующее: «Эволюция — это изменение генных частот в природных популяциях». Из этого редуccionистского определения выпали самые главные аспекты эволюции: изменения в разнообразии и адаптациях. (Однажды в зоопарке я бросил еноту кусок сахара. Схватив сахар, животное побежало с ним к миске с водой и начало энергично мыть его до тех пор, пока от него ничего не оста-

лось. Сложную систему не следует разбирать на части до такой степени, чтобы от нее не оставалось ничего существенного.)

После того как в 30-х и 40-х годах была сформулирована новая синтетическая теория, некоторые противники эволюции стали спрашивать, не означает ли это конец эволюционных исследований и не разрешены ли все проблемы. На оба эти вопроса следует со всей решительностью ответить: «Нет!», о чем ясно свидетельствует число публикаций по эволюционной биологии, возрастающее по экспоненте. Позвольте мне остановиться на некоторых проблемах, привлекающих в настоящее время внимание исследователей эволюции.

Один из главных предметов исследования — роль случайности. Еще в 1871 г. было высказано мнение, что эволюционное изменение, быть может, лишь до некоторой степени определяется отбором, а в остальном обусловлено случайной изменчивостью или тем, что теперь называют нейтральными мутациями; с тех пор подобное мнение неоднократно высказывалось вновь. Проблема эта приобрела новые аспекты, когда благодаря созданию метода электрофореза стало возможным выявление малых различий в составе того или иного фермента у особей, принадлежащих к одной большой случайной выборке, что продемонстрировало огромные масштабы аллельной изменчивости. Какая часть этой изменчивости представляет собой эволюционный «шум», а какая обусловлена отбором? Как можно разделить изменчивость, обусловленную нейтральными и относительно значимыми аллелями?

После того как молекулярные биологи открыли, что существуют не только структурные гены, но и гены-регуляторы, возникли новые эволюционные проблемы. Эволюционируют ли гены этих двух типов с одинаковой скоростью? Подвержены ли они отбору в равной степени? И играют ли гены одного типа более важную роль в видообразовании и возникновении высших таксонов, чем гены другого типа? (Например, структурные гены шимпанзе и человека удивительно сходны. Не определяется ли различие между ними и нами главным образом генами-регуляторами?) Существуют ли, кроме того, и какие-то другие типы генов?

Излюбленная проблема Дарвина — проблема увеличения числа видов — снова оказалась в центре внимания исследователей. В некоторых группах организмов, например у птиц, новые виды, по-видимому, возникают только путем географического видообразования: путем генетической перестройки популяций, изолированных от остального ареала вида, например островных. У растений и у нескольких групп животных существует, однако, и другой способ видообразования — посредством полиплоидии, или увеличения числа хромосом, кратного их основному числу, поскольку полиплоидные особи немедленно оказываются репродуктивно изолированными от родительских особей. Еще один способ видообразования — это «симпатрическое» видообразование, наблюдаемое у паразитов или у насекомых, адаптированных к жизни на определенном растении-хозяине. Время от времени происходит заселение како-

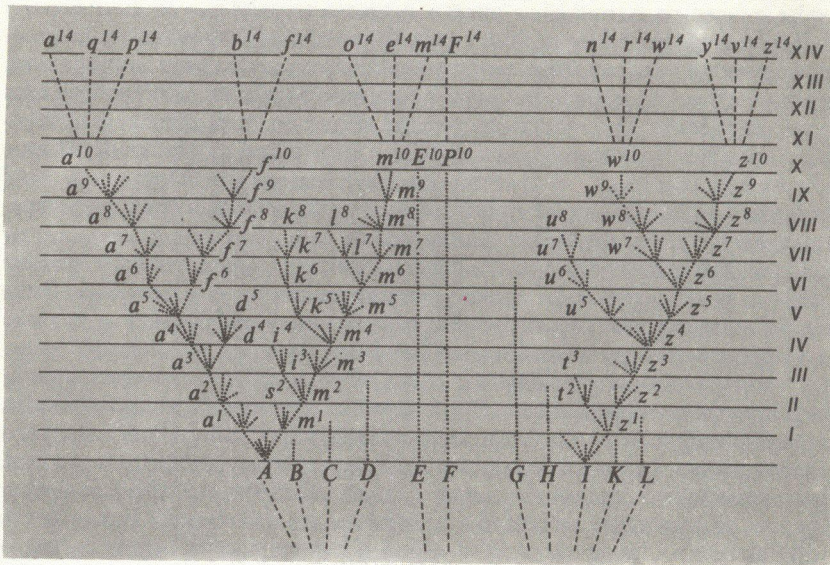


Рис. 3. Схема образования новых видов в результате дивергенции признаков и естественного отбора, приведенная в «Происхождении видов». Заглавными буквами в нижней части схемы обозначены виды, принадлежащие к одному и тому же роду. Горизонтальные линии, обозначенные справа римскими цифрами, проведены через промежутки, соответствующие 1000 или еще большему числу поколений. Ветвящиеся и расходящиеся пунктирные линии изображают изменяющиеся потомков; те из них, которые обладают «полезными» изменениями, «сохраняются или отбираются естественным отбором». Некоторые виды (B, C и т. д.) вымирают; другие (E, F) не претерпевают существенных изменений. Некоторые виды (A, I) очень сильно дивергируют и по прошествии многих поколений дают начало новым разновидностям (a' , m' , z'), которые в свою очередь также дивергируют, давая начало все более расходящимся разновидностям, превращающимся в конце концов в самостоятельные новые виды (a^{14} , q^{14} , p^{14} и т. д.). По прошествии длительных промежутков времени эти виды могут превратиться в новые роды или даже группы более высокого ранга.

го-либо нового вида-хозяина, и потомки такого иммигранта образуют новую хорошо укрепившуюся колонию, чему, возможно, способствует наличие у них соответствующих генов. В таких случаях будет происходить сильный отбор, направленный на сохранение генов, благоприятствующих спариванию с другими особями, обитающими на новом виде-хозяине; в результате этого складываются условия, содействующие возникновению новой расы, адаптированной к новому хозяину, а в конечном итоге нового, специфичного для него вида. Частота симпатрического видообразования остается предметом споров. Разногласия вызы-

вает также вопрос об относительной роли генов и хромосом в процессе видообразования.

Лишь в немногих других областях биологии развитие эволюционно-го мышления оказалось столь плодотворным, как в биологии поведения. Этологи классического направления показали, что те или иные особенности поведения, например использование разного рода сигналов в процессе ухаживания, могут служить такими же показателями таксономической близости, как и морфологические признаки. Системы классификации, в основу которых были положены признаки поведения, хорошо совпадают с системами, основанными на морфологических признаках, причем в тех случаях, когда структурные признаки не позволяют сделать однозначные выводы, решающими аргументами нередко оказываются данные о поведении. Еще более важное значение имеет то, что, как было показано, поведение часто (а может быть, и всегда) служит «лидером» в процессе эволюции. Изменение в поведении, например выбор нового местообитания или источника пищи, вводит в действие новые давления отбора и может привести к серьезным адаптивным сдвигам. Вряд ли можно сомневаться, что некоторые из таких важнейших событий в истории живых существ, как завоевание суши или воздушной среды, начались именно со сдвигов в поведении. Давлениям отбора, которые делают возможными такое эволюционное развитие, сейчас уделяют особое внимание (см. статью Джона Мэйнарда Смита «Эволюция поведения»).

Понимание того, что окружающий мир не статичен, а непрерывно изменяется и что тот вид, к которому принадлежим мы сами, представляет собой продукт эволюции, неизбежно должно было оказать очень сильное влияние на развитие наших знаний о человеке. Теперь мы знаем, что та эволюционная линия, к которой принадлежит человек, возникла от обезьяноподобных предков миллионы лет назад, а наиболее важные события в его эволюции произошли за последний миллион лет (см. статью Шервуда Л. Уошберна «Эволюция человека»). Нам известно, что эволюция человека была обусловлена естественным отбором. Каким образом события прошлого дают нам возможность делать предсказания относительно будущего человечества? Поскольку в органической эволюции отсутствует элемент финализма и приобретенные признаки не наследуются, отбор, очевидно, является единственным механизмом, способным оказывать влияние на биологическую эволюцию человека.

Такой вывод ставит перед нами дилемму. Евгеника, или преднамеренный отбор, несовместима со всеми теми ценностями, которыми особенно дорожит человек. Не говоря уже о моральной стороне этой проблемы, мы сейчас просто не располагаем той информацией, которая могла бы лечь в основу такого отбора. Мы практически ничего не знаем о генетической компоненте тех черт человека, которые не относятся к его физическим признакам. Существует бесчисленное множество очень разнообразных «хороших», «полезных» или адаптированных че-

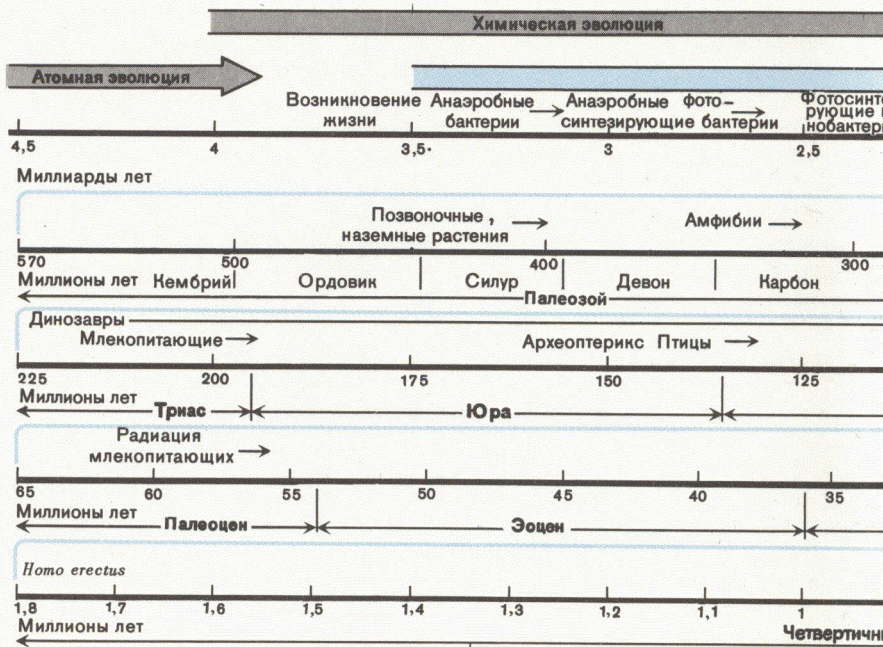
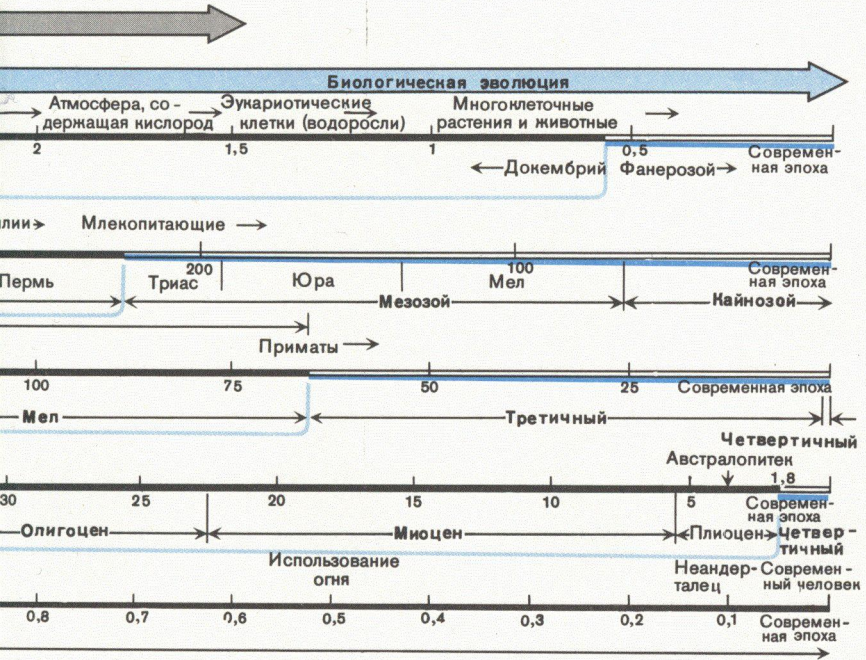


Рис. 4. Геохронологическая схема. Верхняя линия соответствует всему периоду времени от возникновения Земли, происшедшего примерно 4,6 млрд. лет назад, до наших дней. На этой первой линии фанерозою — времени, от которого в палеонтологической летописи сохранилось большое количество ископаемых остатков живых организмов, — соответствует относительно короткий (окрашенный) отрезок. Вторая (сверху) линия изображает этот отрезок в увеличенном виде; аналогич-

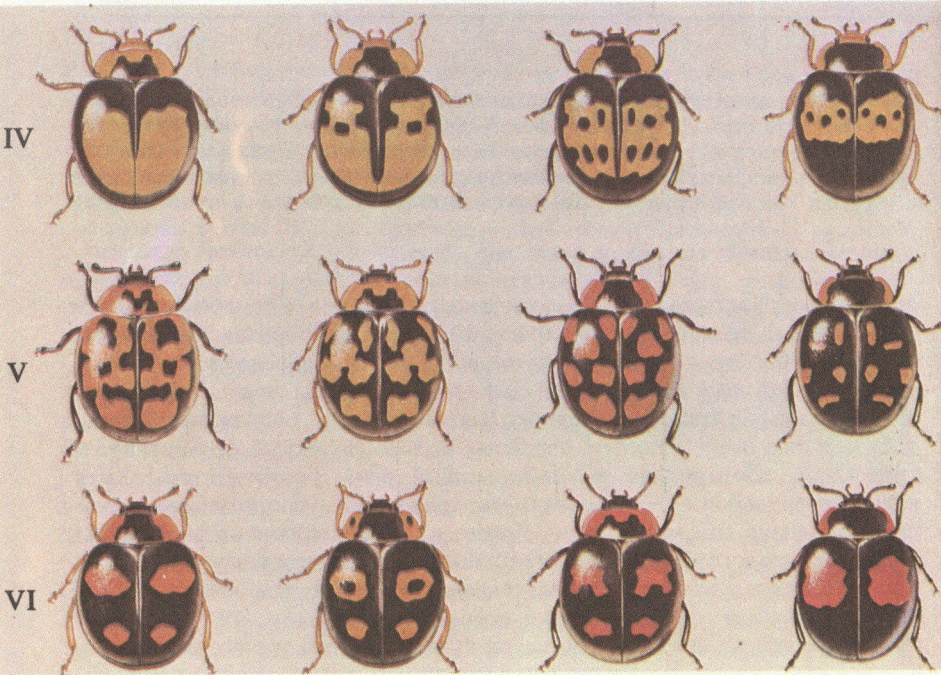
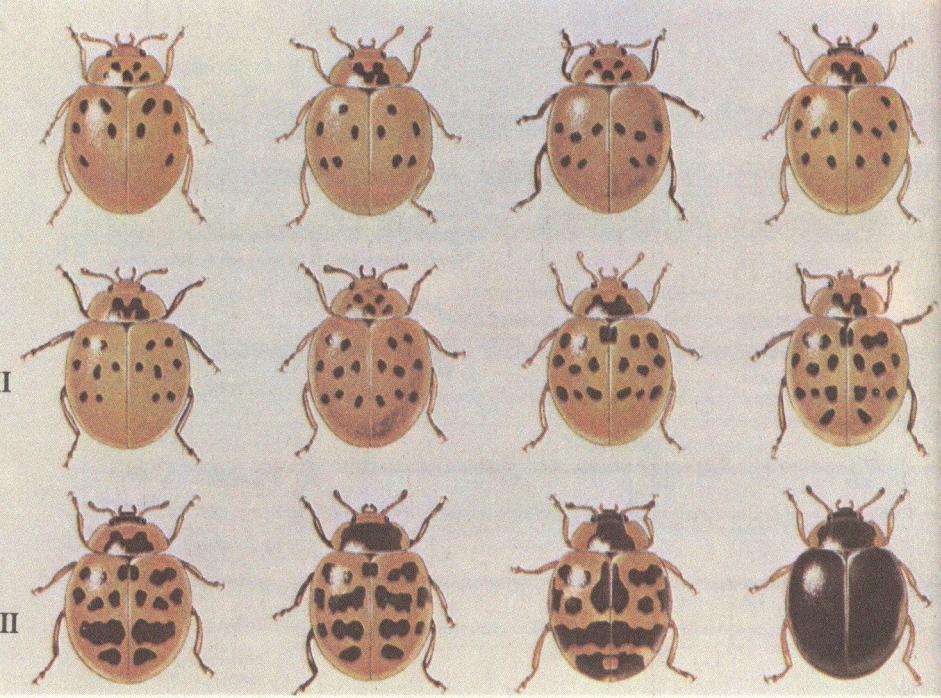
ловеческих личностей. Даже если бы нам удалось отобрать комплекс идеальных для настоящего момента признаков, то ввиду того, что изменения, порождаемые в обществе техническим прогрессом, происходят с огромной быстротой, никто не смог бы предсказать, какое именно сочетание талантов привело бы в будущем к наиболее гармоничному обществу. Как сказал Добржанский, «человечество все еще эволюционирует», но мы не знаем, в каком направлении происходит его биологическая эволюция.

Человек подвержен, однако, эволюции и другого рода — культурной эволюции. Это процесс, который имеет место только у человека и при помощи которого человек до некоторой степени формируется и адаптируется к окружающей его среде. (Как указывает Добржанский, если птицы, летучие мыши и насекомые приобрели способность к полету в результате генетической эволюции, продолжавшейся миллионы лет, то «человек стал хорошим авиатором, построив летающие машины, а не перестраивая свой генотип».) Культурная эволюция — процесс го-



ным образом на следующих трех линиях изображены в увеличенном виде все более короткие периоды (окрашенные отрезки на предыдущих линиях). Стрелки вверх соответствуют трем стадиям эволюции; биологическая эволюция началась примерно 3,5 млрд. лет назад с появлением первых живых клеток. Фанерозой делится на три эры (палеозой, мезозой и кайнозой), которые в свою очередь делятся на 11 периодов. Третичный период делится на пять эпох, а четвертичный — на плейстоцен и современную эпоху.

раздо более быстрый, чем биологическая эволюция. Один из ее аспектов — глубоко заложённая в человеке (и странным образом ламаркистская) способность к культурной эволюции путем передачи от одного поколения другому накопленной информации, в том числе моральных (и аморальных!) критериев оценок. В этой области, безусловно, можно добиться еще очень многого, учитывая весьма скромный уровень нравственности, достигнутый на сегодняшний день человечеством. Хотя у нас нет способов воздействовать на собственную биологическую эволюцию, однако мы, несомненно, можем оказать влияние на свою культурную и нравственную эволюцию. Воздействовать на эту эволюцию в направлениях, являющихся адаптивными для всего человечества, было бы реалистичной задачей, однако не следует забывать, что поскольку вид *Homo sapiens* не подвергается генетическому контролю, возможности его культурной и нравственной эволюции ограничены.



Механизмы эволюции

Быстрое развитие молекулярной генетики за два последних десятилетия позволило объяснить происхождение мутаций и показало, что внутривидовая изменчивость гораздо больше, чем полагал Дарвин

За 119 лет, прошедших после выхода в свет «Происхождения видов», основные положения, высказанные Дарвином, постоянно разрабатывались и уточнялись. Согласно Дарвину, в основе эволюции лежат случайные наследуемые модификации, возникающие время от времени у отдельных представителей какой-либо популяции. Затем в результате действия отбора благоприятные модификации сохраняются, а неблагоприятные отсеиваются: происходит дифференциальное выживание

Внутривидовая генетическая изменчивость узоров окраски надкрылий у божьей коровки *Harmonia axyridis*. Этот вид, эндемичный для Сибири, Японии, Кореи и Китая, представлен рядом дискретных форм, или вариантов, занимающих разные ареалы. У формы 19-*signata* (I—III) встречаются особи с различными типами распределения черных пятен по желтому полю, а иногда даже совершенно черные особи. Для формы *aulica* (IV) характерно наличие двух больших желтых пятен на черном поле. У формы *axyridis* (V) цвет пятен колеблется от оранжево-желтого до светло-оранжевого, а для формы *spectabilis* (VI) типично наличие красных пятен на черном поле. Географическое распространение популяций этого вида четко разграничено: западные и центральные районы Сибири занимает популяция, имеющая довольно однообразную окраску с черным фоном, характерную для формы *axyridis*. В более восточных районах узоры окраски становятся разнообразнее и наблюдается повышение частоты форм с желтым фоном, подобных *signata*. Красные пятна на черном фоне — окраска, типичная для *spectabilis*, — встречается только на Дальнем Востоке. Считается, что эти различные типы окраски обусловлены рядом разных аллелей одного и того же гена. Хотя подобного рода дискретная и хорошо заметная изменчивость, называемая полиморфизмом, встречается редко, менее резко выраженная изменчивость наблюдается у всех существующих на Земле видов, в том числе и у человека. Кроме того, в природных популяциях имеются большие запасы скрытой изменчивости, дающие этим популяциям возможность адаптироваться к изменяющимся условиям среды.

и размножение генетически различающихся особей. Таким образом, эволюционная адаптация представляет собой некую смесь изменчивости и отбора, случайности и необходимости.

Дарвин считал изменчивость преходящим явлением. Он рассуждал следующим образом: поскольку каждая популяция организмов хорошо адаптирована к своей среде, огромное большинство модификаций окажется для нее невыгодным, и отклоняющиеся особи будут поэтому элиминироваться естественным отбором. В тех редких случаях, когда модификация окажется благоприятной, она повысит вероятность выживания и размножения той особи, у которой она возникла. В результате эта благоприятная модификация постепенно, из поколения в поколение, будет все шире распространяться среди членов данной популяции и в конце концов заменит ту форму, которая доминировала прежде.

Дарвиновская теория полагает, что природные популяции состоят из особей более или менее одинакового генетического типа, среди которых встречается несколько редких отклонений. В последние годы были получены данные, опровергающие это положение: обнаружилось, что природные популяции обладают огромным запасом генетической изменчивости, и это заставляет думать, что эволюционный процесс использует гораздо более тонкие механизмы, чем полагал Дарвин. Успехи в области молекулярной биологии, а также статистический подход к изучению эволюции, применяемый в популяционной генетике, позволили биологам лучше понять, откуда берется генетическая изменчивость, как она поддерживается в популяциях и каков ее вклад в эволюционное изменение.

Во времена Дарвина генетика еще не родилась. Существование дискретных единиц наследственности, названных генами, впервые было обнаружено Грегором Менделем еще при жизни Дарвина, однако лишь в XX в. это открытие получило широкое признание. Тем не менее нечеткие, но провидческие представления Дарвина о случайных флуктуациях в наследственном материале были близки к более точной концепции Менделя о генетической изменчивости, так что менделевская генетика без особого труда могла быть включена в теорию естественного отбора. Слияние этих двух наук, происходившее с начала 20-х и вплоть до конца 50-х годов нашего века, нередко называют неodarвинизмом или современным синтезом.

Волнующие открытия, сделанные молекулярной генетикой за последние 20 лет, привели к новому синтезу, включившему в рамки эволюционной теории понимание процессов эволюции на молекулярном уровне. Теперь известно, что ген — это участок одной из чрезвычайно длинных молекул ДНК, которые содержатся в клетке и в структуре которых заключена генетическая информация, определяющая строение и функции данного организма. Последовательность азотистых оснований (их всего четыре — аденин, цитозин, гуанин и тимин) нуклеотидов в каждой цепи двойной спирали ДНК образует линейный код. Инфор-

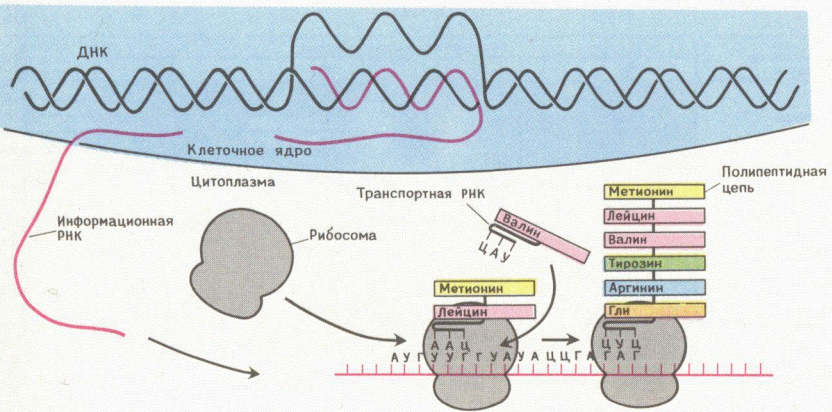


Рис. 2. «Центральная догма» молекулярной генетики утверждает, что генетическая информация передается в направлении ДНК → РНК → белок. Гены — это относительно короткие участки находящихся в клетке длинных молекул ДНК. В молекуле ДНК заключен линейный код, построенный из нуклеотидов четырех типов, которые различаются по входящим в их состав основаниям: А (аденин), Ц (цитозин), Г (гуанин) и Т (тимин). Код реализуется в два этапа: сначала последовательность нуклеотидов в одной цепи двойной спирали ДНК транскрибируется в одиночную комплементарную цепь информационной РНК, построенную из тех же нуклеотидов, что и ДНК, с той разницей, что вместо тимина она содержит очень близкий к нему урацил (У). Затем нуклеотидная последовательность в информационной РНК транслируется в аминокислотную последовательность молекулы белка; в этом участвуют комплементарные молекулы транспортной РНК, которые присоединяют аминокислоты одну за другой к растущему концу полипептидной цепи по мере того, как рибосома движется вдоль цепи информационной РНК. Информация, необходимая для синтеза каждой из 20 аминокислот, из которых построены молекулы белка, заключена в особом «кодоне», состоящем из трех нуклеотидов, расположенных в определенной последовательности в цепи РНК. Гли — глутаминовая кислота.

магия, содержащаяся в этом коде, обеспечивает синтез определенных белков; развитие каждого организма зависит от того, какие именно белки он синтезирует. Белки представляют собой длинные цепи, состоящие из аминокислотных остатков, причем последовательность этих остатков в цепи определяет специфические свойства каждого белка, а эта последовательность в свою очередь определяется последовательностью оснований, входящих в состав нуклеотидов, из которых построена цепь ДНК, являющаяся совокупностью генов.

Генетическая информация, содержащаяся в ДНК, реализуется в два этапа. На первом этапе, называемом транскрипцией, последовательность оснований (нуклеотидов) в одной из цепей ДНК определяет построение цепи РНК с комплементарной последовательностью таких же оснований в нуклеотидах (с той разницей, что содержащийся в ДНК ти-

Первое основание кодона	Второе основание кодона				Третье основание кодона
	У	Ц	А	Г	
Урацил (У)	Фенилаланин	Серин	Тирозин	Цистеин	У
	Фенилаланин	Серин	Тирозин	Цистеин	Ц
	Лейцин	Серин	Стоп	Стоп	А
	Лейцин	Серин	Стоп	Триптофан	Г
Цитозин (Ц)	Лейцин	Пролин	Гистидин	Аргинин	У
	Лейцин	Пролин	Гистидин	Аргинин	Ц
	Лейцин	Пролин	Глутамин	Аргинин	А
	Лейцин	Пролин	Глутамин	Аргинин	Г
Аденин (А)	Изолейцин	Треонин	Аспарагин	Серин	У
	Изолейцин	Треонин	Аспарагин	Серин	Ц
	Изолейцин	Треонин	Лизин	Аргинин	А
	Старт / Метионин	Треонин	Лизин	Аргинин	Г
Гуанин (Г)	Валин	Аланин	Асп	Глицин	У
	Валин	Аланин	Асп	Глицин	Ц
	Валин	Аланин	Глн	Глицин	А
	Валин	Аланин	Глн	Глицин	Г

Нейтральные
 Ароматические
 Основные
 Кислые
 Серусодержащие

Рис. 3. Словарь генетического кода записан на языке информационной РНК. Генетический код универсален: все организмы, от самой простой бактерии до человека, содержат один и тот же набор РНК-кодонов, кодирующих одни и те же 20 аминокислот. Кроме того, кодон АУГ служит старт-сигналом, сообщающим о начале транскрипции, а кодоны УАА, УАГ и УГА служат стоп-сигналами, которые сообщают об окончании транскрипции и вызывают отделение готовой молекулы белка от рибосомы. Код характеризуется вырожденностью, т.е. одна и та же аминокислота кодируется несколькими триплетами. Тем не менее при некоторых точковых мутациях (единичные замены одной пары нуклеотидов в молекуле ДНК другой парой) данный кодон может измениться столь значительно, что будет определять синтез какой-либо другой аминокислоты. На схеме аминокислоты, обладающие одинаковыми химическими свойствами, обозначены одним цветом. Точковые мутации, возникающие в результате замены одной аминокислоты другой, принадлежащей к той же группе («консервативные» мутации), обычно ведут к незначительным изменениям в структуре и функциях соответствующего белка. В отличие от этого точковые мутации, вызванные заменой аминокислоты, принадлежащей к одной группе, аминокислотой из другой группы, могут привести к резким изменениям структуры и свойств белка. Вследствие того что сходные аминокислоты обычно располагаются в тесной близости друг к другу, большинство точковых мутаций приводит к консервативным заменам, а тем самым к незначительным изменениям в свойствах белков. Асп — аспарагиновая кислота, Глн — глутаминовая кислота.

мин замещен в РНК очень близким к нему урацилом). На втором этапе, называемом трансляцией, генетическая программа данного организма последовательно «считывается» с РНК кодон за кодоном; каждый кодон представляет собой группу из трех оснований. Четыре типа азотистых оснований, входящих в состав нуклеотидов, из которых построена РНК, образуют 64 различных кодона, определяющих 20 обычных аминокислот, входящих в состав белков. Несоответствие между числом кодонов (64) и аминокислот (20) обусловлено вырожденностью генетического кода, а также тем, что некоторые кодоны играют роль сигналов «старт» и «стоп».

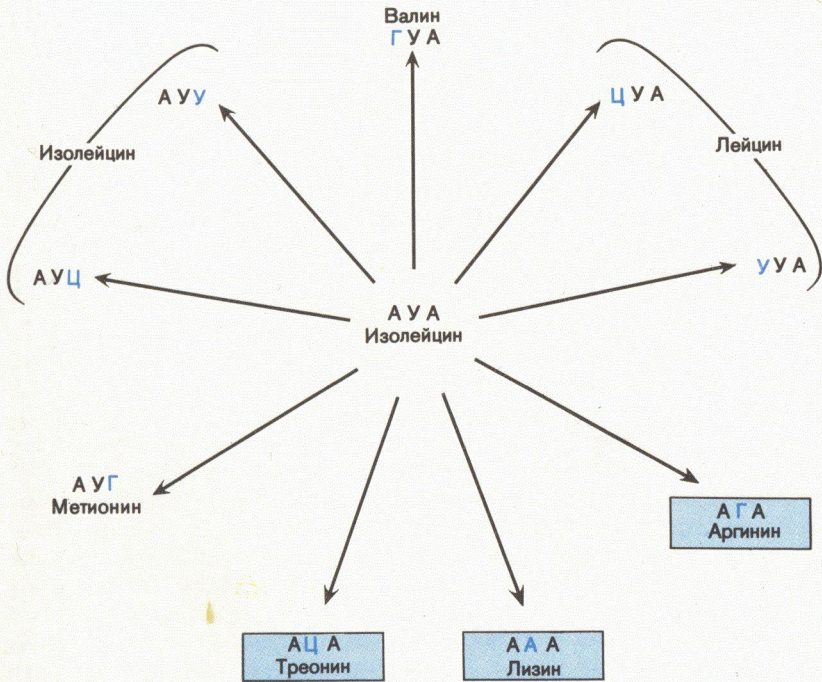


Рис. 4. Точковые мутации возникают случайным образом во время репликации молекул ДНК. Они могут быть индуцированы ионизирующим излучением, нагреванием и различными химическими веществами, а в природе они могут также возникать в результате других воздействий. На этой схеме показано, каким образом вследствие замены первого, второго или третьего нуклеотидов в том кодоне информационной РНК, который кодирует аминокислоту изолейцин, могут возникнуть 9 новых кодонов, кодирующие в общей сложности шесть разных аминокислот. (Из-за вырожденности генетического кода некоторые точковые мутации не вызывают изменений в аминокислотах.) Кодоны, заключенные в рамки, определяют синтез аминокислот, которые резко отличаются по своим свойствам от изолейцина.

При синтезе белка аминокислоты, определяемые линейной последовательностью кодонов в гене, добавляются к растущей белковой цепи по одной. По окончании сборки белок спонтанно приобретает специфическую трехмерную структуру и начинает функционировать в качестве фермента, строительного материала или в какой-либо иной роли. Характерные признаки организмов и их поведение зависят в конечном счете от последовательности аминокислотных остатков в их белках, и эволюция в значительной мере состоит в постепенной замене одних аминокислотных остатков другими.

Новое понимание химической природы гена позволило рассматривать мутационный процесс на молекулярном уровне. Отдельную мутацию можно представить как ошибку в репликации ДНК, происшедшую до ее трансляции в белок. Подобная ошибка чаще всего ограничивается заменой какой-либо одной пары оснований в нуклеотиде другой парой (точковая мутация, рис. 4) и может привести к тому, что в белке, детерминируемом таким геном, одна аминокислота будет заменена на другую. Точковые мутации, в результате которых происходит замена одного аминокислотного остатка, называют мутациями, изменяющими смысл (миссенс-мутации); мутации, превращающие кодон, детерминирующий какую-либо аминокислоту, в стоп-сигнал, называют бессмысленными мутациями (нонсенс-мутации). Другие мутации могут состоять во включении в молекулу ДНК одного нуклеотида или в его выпадении из этой молекулы; такие мутации иногда приводят к более серьезным последствиям, сдвигая «рамку», определяющую начало считывания кода, и могут вызвать ряд миссенс- и нонсенс-замен. Если подобные мутации возникают в ДНК половых клеток, то они передаются следующему поколению.

Помимо мутационных изменений в строении генов в процессе эволюции происходят изменения, затрагивающие число генов и их организацию. В каждой клетке человека содержится во много раз больше ДНК, чем было у его одноклеточных предков, живших миллиард лет назад. Увеличение (или уменьшение) количества наследственного материала в ходе эволюции происходит главным образом за счет удвоения (или выпадения) отдельных участков ДНК; возникающие при удвоении новые участки могут затем эволюционировать в направлении, ведущем к выполнению ими каких-либо новых функций, тогда как существовавшие ранее участки сохраняют свои первоначальные функции.

Силы, вызывающие генные мутации, действуют случайным образом в том смысле, что эти мутации возникают безотносительно к их будущему адаптивному значению в данной среде. Иными словами, вероятность появления мутантной особи в среде, в которой отбор будет ей благоприятствовать, не больше, чем в среде, в которой она подвергнется отрицательному отбору. В случае возникновения благоприятной мутации ее можно рассматривать как проявление «преадаптации» к данной конкретной среде: она не возникла как адаптивная реакция, а просто оказалась адаптированной к той среде, в которой она появилась.

Следует ожидать, что в популяции, состоящей из нескольких миллионов особей, в каждом поколении будет возникать по нескольку мутаций буквально на каждый имеющийся в этой популяции ген. Однако мутации, вызывающие существенные изменения признаков данного организма, вряд ли могут быть благоприятными. Поскольку всякая популяция, как правило, хорошо адаптирована к своей среде, крупные изменения обычно снижают приспособленность, подобно тому как значительные случайные изменения в механизме часов (удаление какой-нибудь пружины)

жины или добавление колесика) вряд ли улучшат их работу. Эволюционные изменения в большинстве случаев происходят путем постепенного накопления малых мутаций, сопровождающегося постепенными изменениями признаков особей в данной популяции.

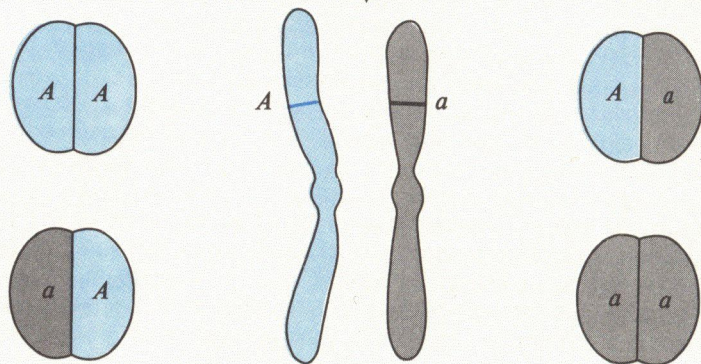
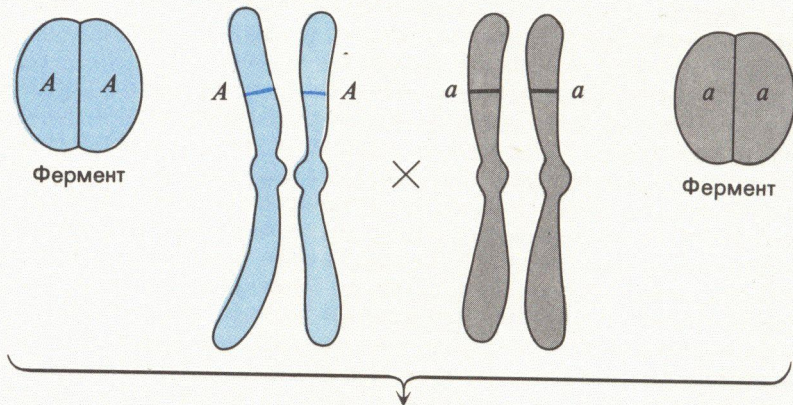
В ядрах высокоорганизованных клеток молекулы ДНК связаны с белком и образуют плотные тельца, называемые хромосомами. Число хромосом в клеточном ядре различно у разных видов: у плодовой мушки (*Drosophila*) их 8, у кукурузы 20, у томатов 24, у домового мыши 40, у человека 46, а у картофеля 48. В результате изменений положения отдельных участков хромосом, каждый из которых содержит сотни или тысячи оснований нуклеотидов, может произойти значительная реорганизация наследственного материала. Общее число хромосом может увеличиваться за счет их удвоения или уменьшаться за счет слияния. Возможны также выпадения отдельных участков, вставки новых участков или инверсии, т.е. повороты участков на 180° . Иногда какой-либо участок одной хромосомы переносится в другую или же хромосомы обмениваются участками, один из которых не соответствует другому. Все эти хромосомные aberrации изменяют организацию генов и поставляют материал для эволюционных изменений.

Из 46 хромосом, имеющих в каждой клетке человека, 23 представляют собой копии хромосом, находившихся в отцовском сперматозоиде, а другие 23 — копии хромосом материнской яйцеклетки. Таким образом, гены обычно бывают парными: один содержится в материнской хромосоме, а другой — в гомологичной, или соответствующей, отцовской хромосоме. Два гена, входящие в каждую пару, занимают определенный локус, или положение, в каждой из гомологичных хромосом. Например, в одной паре гомологичных хромосом имеется локус, кодирующий цвет глаз. Каждая хромосома содержит многие тысячи генных локусов.

Ген, занимающий данный локус, может встречаться в различных формах, известных под названием аллелей. В обширной популяции обычно содержится по нескольку аллелей данного локуса, однако каждая отдельная особь может иметь только два аллеля. Любой аллель возникает путем мутации предсуществовавшего гена и отличается от него по одному или нескольким участкам последовательности оснований в нуклеотидах. Если два аллеля, занимающие определенный локус в гомологичных хромосомах данной особи, идентичны, то такую особь называют гомозиготной по этому локусу; если же эти два аллеля различны, то особь называют гетерозиготной по этому локусу.

Наследственная изменчивость, находящая отражение в существовании в данной популяции множественных аллелей, явно представляет собой необходимую предпосылку для эволюционного изменения. Если все особи данной популяции гомозиготны по одному и тому же аллелю данного локуса, то этот локус не может эволюционировать до тех пор, пока в нем не произойдет мутация и не возникнет новый аллель. Если же в популяции имеются два и более аллелей данного гена, то под дей-

Гомозиготные родительские особи



Гетерозиготные потомки

Рис. 5. Аллели, или варианты гена, располагаются в хромосомах в определенных местах, называемых локусами. На этой схеме особь слева несет в одном из локусов двух гомологичных, или соответствующих одна другой, хромосом один и тот же аллель *A*. Особь справа несет в этом локусе двух своих гомологичных хромосом другой аллель — *a*. Поскольку каждая из этих особей несет по две копии одного и того же аллеля, их называют гомозиготными. Потомки от скрещивания между этими двумя особями несут по одной копии каждого аллеля, в результате чего они оказываются гетерозиготными. Так как эти два аллеля определяют синтез несколько отличающихся друг от друга белков, гетерозиготность данной особи можно выявить по наличию у нее двух вариантов какого-либо белка. Например, в этом случае рассматриваемый локус кодирует синтез фермента, состоящего из двух идентичных белковых цепей, которые спонтанно соединяются. Каждая гомозигота синтезирует либо *AA*-, либо *aa*-форму фермента, тогда как гетерозигота синтезирует *AA*-, *aa*- и *Aa*-формы.

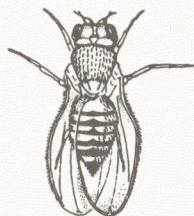
ствием естественного отбора частота одного из них может возрасти за счет другого или других. Разумеется, ни один аллель не обладает фиксированной селективной ценностью. Среда изменяется во времени и в пространстве; одни условия благоприятствуют одному аллелю, другие — другому. А следовательно, популяция, имеющая большие запасы генетической изменчивости, окажется в более благоприятном положении в случае возникновения в будущем изменений в среде.

Как показали лабораторные эксперименты, чем выше уровень генетической изменчивости в данной популяции, тем быстрее она эволюционирует. В одном эксперименте вывели две популяции плодовой мушки (*Drosophila*), в одной из которых генетическая изменчивость была изначально вдвое выше, чем в другой. Затем эти популяции содержали на протяжении 25 поколений в условиях жестокой конкуренции за пищу и жизненное пространство; такие условия обычно стимулируют быстрое эволюционное изменение. Хотя эволюционировали обе популяции, постепенно все лучше адаптируясь к лабораторным условиям, популяция, у которой запас изменчивости был изначально больше, эволюционировала значительно быстрее, чем другая.

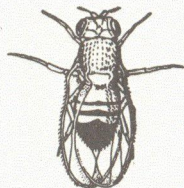
Вопрос о количестве изменчивости, имеющейся в природных популяциях, представляет собой, таким образом, один из наиболее важных для биологов вопросов, поскольку от этого в значительной мере зависит эволюционная пластичность данного вида. Однако оценка количества генетической изменчивости — задача трудная, потому что в каждом поколении большая часть этой изменчивости скрыта и не проявляется в виде хорошо выраженных признаков. Это объясняется тем, что из двух аллелей, имеющих в каждом данном локусе гетерозиготной особи, один бывает обычно доминантным, а другой рецессивным, а в гетерозиготном состоянии проявляется только доминантный аллель. Если, например, у человека имеется доминантный аллель, определяющий карий цвет глаз, и рецессивный аллель, определяющий голубой цвет глаз, то глаза у него будут карие, а то, что он несет ген голубых глаз, никак не проявится.

Подобную скрытую изменчивость можно выявить в экспериментах со скрещиванием близкородственных особей. При таком инбридинге некоторые рецессивные аллели, находившиеся в гетерозиготном и потому скрытом состоянии, перейдут в гомозиготное состояние и смогут проявиться. Например, у плодовой мушки при помощи интенсивного инбридинга было обнаружено несколько рецессивных аллелей, которые в гомозиготном состоянии обуславливают развитие таких резко выраженных аномальных признаков, как крайне укороченные крылья, деформированные щетинки, слепота и другие серьезные дефекты.

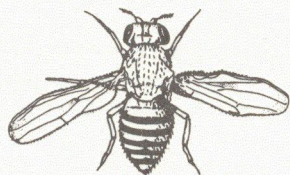
Данные, свидетельствующие о масштабах генетической изменчивости в природных популяциях, были получены также в экспериментах по искусственному отбору. В таких экспериментах из популяции выбирают тех особей, у которых какие-либо ценные в хозяйственном отношении признаки выражены наиболее сильно, и скрещивают этих особей между



Нормальная самка



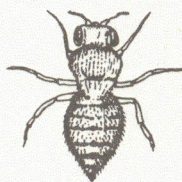
Нормальный самец



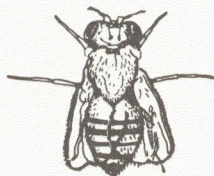
FRINGED



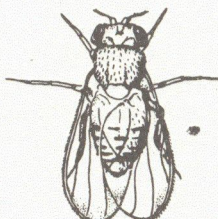
VESTIGIAL



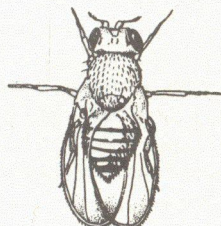
APTEROUS



DUMPY



BOBBED



FRIZZLED

Рис. 6. Неблагоприятные рецессивные аллели в популяции плодовой мушки (*Drosophila melanogaster*) дали начало резким морфологическим отклонениям, представленным на этом рисунке. Эти неблагоприятные аллели (первоначально полученные в лаборатории под действием ионизирующего излучения) проявляются только в гомозиготном состоянии; в гетерозиготном состоянии они обычно не проявляются. Существование этих аллелей было выявлено путем проведения скрещиваний между близкородственными особями; среди потомков от таких скрещиваний было обнаружено много особей, у которых эти аллели оказались в гомозиготном состоянии и поэтому смогли проявиться. Частота подобных рецессивных аллелей в популяции обычно находится на низком уровне; в случае изменения условий среды они могут оказаться благоприятными.

собой для получения следующего поколения. Когда селекционер хочет повысить урожайность какого-нибудь сорта пшеницы, он отбирает в каждом поколении растения, дающие наибольший урожай, и исполь-

зует их семена для выращивания следующего поколения. Если популяция из поколения в поколение изменяется в том направлении, в котором ведется отбор, то это означает, что исходные растения обладали огромным запасом генетической изменчивости в отношении селективируемого признака.

Изменения, которые можно получить в результате искусственного отбора, нередко бывают поистине огромными. В одном стаде кур породы белый леггорн продукция яиц повысилась от 125,6 яйца на 1 курицу за 1 год в 1933 г. до 249,6 в 1965 г., т.е. за 32 года продукция яиц увеличилась почти на 100%! Можно производить успешную селекцию по одному и тому же признаку в противоположных направлениях. Например, селекция на высокое содержание белка у одного сорта кукурузы привела к повышению его содержания от 10,9 до 19,4%, тогда как селекция на низкое содержание белка понизила его от 10,9 до 4,9%. Искусственный отбор с успехом использовался для создания большого числа ценных в хозяйственном отношении признаков у ряда домашних животных и культурных растений — крупного рогатого скота, свиней, овец, домашней птицы, кукурузы, риса и пшеницы, а также у таких экспериментальных видов, как дрозофила, у которой был проведен искусственный отбор более чем по 50 различным признакам. Раз искусственный отбор оказывается эффективным почти во всех случаях, когда к нему прибегают, то следовательно, в популяциях имеется генетическая изменчивость буквально по каждому признаку данного организма.

Подобного рода факты навели биологов на мысль о наличии в природных популяциях больших запасов генетической изменчивости. Тем не менее до самых недавних пор ограниченность традиционных методов генетического анализа не позволяла исследователям точно определить сколь велика имеющаяся в этих популяциях изменчивость. В самом деле, как можно выяснить, какая доля генов у той или иной особи находится в гетерозиготном состоянии? Изучить каждый отдельный генный локус почти невозможно из-за непомерной трудоемкости этой задачи, однако если бы удалось получить случайную выборку из всех генов данного организма, то можно было бы экстраполировать установленные для нее значения на популяцию в целом. Ведь люди, изучающие общественное мнение, в состоянии довольно точно предсказать результаты голосования избирателей на президентских выборах в США всего лишь на основе опроса репрезентативной выборки в 2000 человек, т.е. 0,001% населения. Но факт остается фактом: менделевскими методами невозможно получить случайную выборку из всех генов данной особи, потому что классический генетический анализ (основанный на скрещивании особей, обладающих разными признаками) позволяет выявить только те локусы, которые подвержены изменчивости (т.е. несут разные аллели). Поскольку способы, при помощи которых можно выявить инвариантные локусы, не существует, получить действительно случайную выборку из всех генов было невозможно.

Путь к решению этой дилеммы открыла молекулярно-биологическая

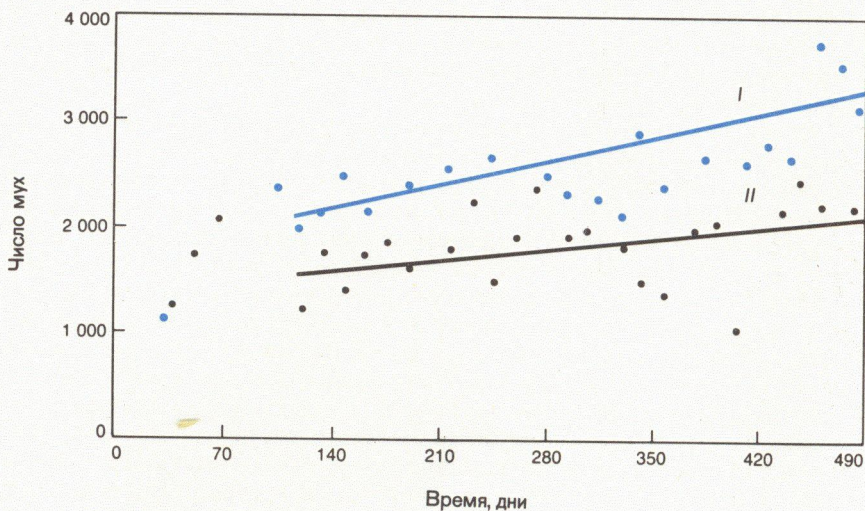


Рис. 7. Влияние генетической изменчивости на скорость эволюции, выявленное автором в экспериментах, проведенных на *Drosophila serrata*. Были изучены две популяции этого вида: одна — выведенная из одной линии, и другая — полученная путем скрещивания двух разных линий, так что генетическая изменчивость в этой последней была вдвое выше. Популяции этих двух типов помещали в закрытые сосуды, где их содержали в течение 25 поколений в условиях интенсивной конкуренции за пищу и пространство, что способствует быстрым эволюционным изменениям. Обе популяции постепенно все больше адаптировались к лабораторным условиям, о чем свидетельствует повышение их численности во времени, однако средняя скорость повышения численности у популяции смешанного происхождения (I) была примерно вдвое выше, чем у популяции, происшедшей от одной линии (II). Чем больше запас генетической изменчивости в данной популяции, тем легче ей адаптироваться к новой среде.

революция, происшедшая за два последних десятилетия. Поскольку многие гены кодируют синтез определенных белков, об изменчивости генетического материала можно судить по различиям в данном белке, синтезируемом отдельными особями. Если у членов данной популяции определенный белок остается неизменным, то, по всей вероятности, ген, кодирующий этот белок, также не изменяется; если же белок изменчив, то, следовательно, ген также подвержен изменчивости. Поэтому, выбрав ряд белков, соответствующих случайной выборке из всех генов, имеющих у данного организма, можно оценить число аллелей в данной популяции и ту частоту, с которой они встречаются.

Биохимики уже в начале 50-х годов научились определять последо-

вательность аминокислот в белках, однако на определение такой последовательности для одного белка обычно приходится тратить несколько месяцев или даже лет, а ведь для получения статистически полноценной выборки понадобилось бы определить последовательности аминокислот для многих тысяч белков. К счастью, существует простой метод — гель-электрофорез, дающий возможность изучать изменчивость белков при весьма умеренной затрате времени и средств (рис. 8). Начиная с конца 60-х годов этот метод использовали для оценки генетической изменчивости в нескольких природных популяциях.

При гель-электрофорезе образцы измельченной ткани или крови, взятые у нескольких особей, помещают в гель, приготовленный из крахмала, синтетического полимера акриламида или какого-нибудь другого вещества, дающего однородный матрикс. Затем через гель пропускают электрический ток, в результате чего содержащиеся в образце белки движутся со скоростью, зависящей главным образом от входящих в их состав аминокислот (хотя величина белковой молекулы и ее конформация также могут оказывать влияние на подвижность белка). Чувствительность метода очень велика; с его помощью можно разделять белки, различающиеся по одной аминокислоте из общего числа в несколько сотен, при условии, что замена одной аминокислоты на другую приводит к изменению суммарного электрического заряда молекулы.

Белки, синтезируемые разными особями данной популяции, сравнивают, разгоняя их в геле в течение определенного времени. Положение каждого белка выявляют, обрабатывая гель красителем, специфичным для изучаемого белка (обычно это фермент; рис. 9). Поскольку каждая аминокислотная цепь в любом белке (некоторые белки содержат более чем одну цепь) представляет собой продукт одного гена, этот подход дает возможность оценить в данной популяции число локусов, несущих множественные аллели, и число инвариантных локусов. Для того чтобы получить примерную оценку изменчивости в природных популяциях, обычно исследуют приблизительно 20 локусов. Одной из удобных мер изменчивости служит степень гетерозиготности, т. е. средняя доля локусов, в которых особь данной популяции несет по два аллеля.

Методы электрофореза впервые были использованы для оценки генетической изменчивости природных популяций в 1966 г., когда были опубликованы три работы, проведенные одна на человеке, а две — на дрозофиле. Впоследствии с помощью этого метода были исследованы многие другие популяции, и число подобных исследований увеличивается с каждым годом. Одна из недавних работ была проведена на *Euphausia superba* — похожем на креветку рачке, в большом количестве населяющем антарктические воды, где он служит главной пищей для китов. На 126 особях были изучены 36 генных локусов, кодирующих различные ферменты. По 15 локусам не было обнаружено никакой изменчивости, однако для каждого из остальных 21 локуса было обнаружено по 3-4 аллельных гена; иными словами, в этой популяции рачков примерно 58% всех локусов имели по два и более ал-

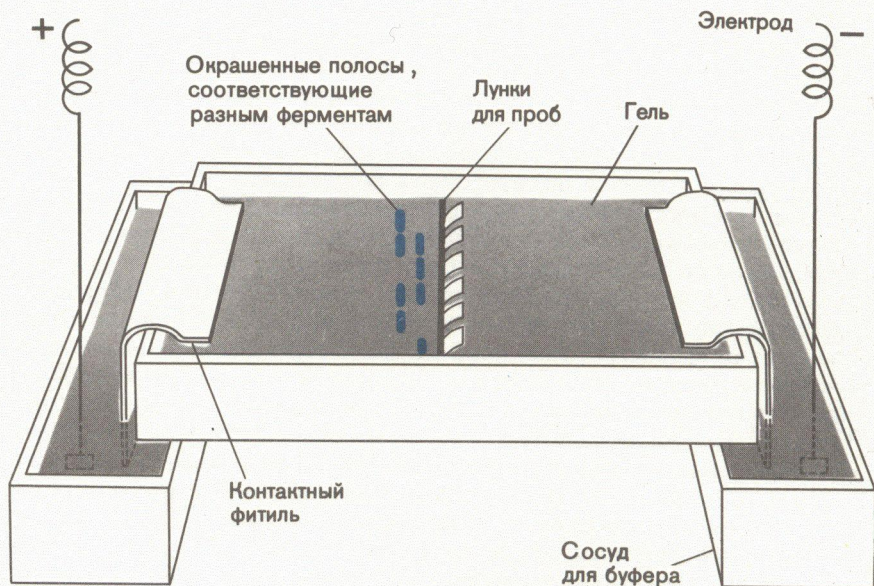


Рис. 8. Метод гель-электрофореза используют для оценки генетической изменчивости природных популяций путем изучения вариантов белков, синтезируемых у разных особей. Сначала у каждого исследуемого организма берут образец ткани и гомогенизируют его, чтобы перевести в раствор содержащиеся в ткани белки; затем этот раствор помещают на крахмальный, агаровый или полиакриламидный гель. Через гель с нанесенными на него образцами пропускают электрический ток, обычно на протяжении нескольких часов. Каждый из содержащихся в образце белков мигрирует в геле в определенном направлении и с определенной скоростью, которые зависят от его суммарного электрического заряда и от величины его молекулы. По окончании миграции гель обрабатывают раствором, содержащим субстрат, специфичный для изучаемого фермента, и какую-либо соль. Фермент катализирует превращение субстрата в продукт ферментативной реакции, который, соединяясь с солью, дает окрашенные полосы в тех точках, до которых мигрировал данный фермент. Поскольку ферменты, определяемые разными аллелями, могут различаться по молекулярной структуре и по заряду (а следовательно, и по подвижности в электрическом поле), на основе числа полос и их положения можно определить для каждой особи генетический состав локуса, кодирующего данный фермент.

леля. В среднем каждая особь оказалась гетерозиготной по 5,8% своих локусов.

У большинства изученных таким образом природных популяций, относящихся к 125 видам животных и 8 видам растений, была обнаружена

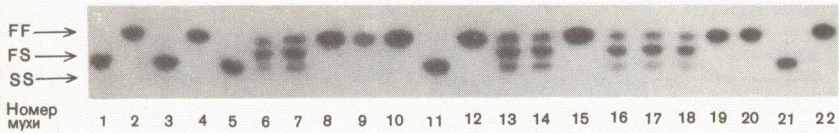


Рис. 9. Электрофореграмма, окрашенная для выявления малатдегидрогеназы — фермента промежуточного обмена. На гель были нанесены экстракты тканей 22 мух, принадлежащих к виду *Drosophila equinoxialis*. В этом эксперименте были выявлены два различающихся полипептида (белковые цепи, продуцируемые двумя аллелями): с высокой (F) и низкой (S) подвижностью. Малатдегидрогеназа состоит из двух полипептидных цепей, спонтанно соединяющихся друг с другом по завершении их синтеза. Поэтому гомозиготные особи содержат одну форму фермента (либо FF, либо SS), тогда как у гетерозиготных особей синтезируются три формы: FF, SS и FS (последняя форма обладает промежуточной электрофоретической подвижностью). Таким образом, белок, синтезируемый гомозиготами, дает только одно пятно, а синтезируемый гетерозиготами — три пятна. Это простой случай, при котором в популяции имеются лишь два аллеля данного гена; для некоторых генных локусов, кодирующих белки, число аллелей в популяции может достигать пяти и более.

Значительная генетическая изменчивость. Среди животных беспозвоночные в общем характеризуются большей генетической изменчивостью, чем позвоночные, хотя имеются некоторые исключения. Средняя степень гетерозиготности для беспозвоночных составляет 13,4%, а для позвоночных — 6,6%. У человека степень гетерозиготности равна 6,7%, т. е. близка к средней для всех позвоночных. Растения подвержены сильной генетической изменчивости: степень гетерозиготности у 8 изученных видов составила в среднем 17%.

Эти данные становятся еще более впечатляющими, если учесть, что оценки степени генетической изменчивости, полученные методом электрофореза, несколько занижены. Одна из причин этого связана с вырожденностью генетического кода: не все происходящие в ДНК мутации или замены приводят к изменениям в аминокислотной последовательности белков. Кроме того, поскольку разделение белков, имеющих различный аминокислотный состав, методом электрофореза основано на их различной подвижности в электрическом поле, те мутации, которые не изменяют электрические свойства молекулы, выявить этим методом не удастся. Если, например, остаток какой-либо положительно заряженной аминокислоты (допустим, глутаминовой) заменен в другом варианте данного белка каким-то другим аминокислотным остатком, также заряженным положительно (скажем, аспарагиновым), то различить два соответствующих белка при помощи электрофореза невозможно. Ясно, что оценки изменчивости, полученные методом электрофореза, занижены, однако пока еще неизвестно, в какой степени. В настоящее время

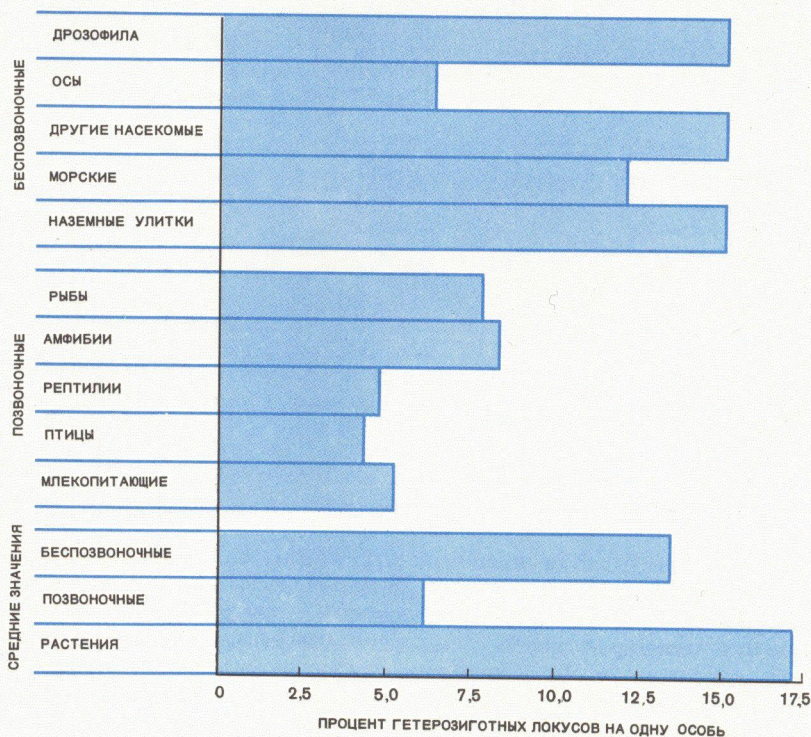


Рис. 10. Генетическая изменчивость в природных популяциях, судя по оценкам, полученным с помощью метода электрофореза в геле, удивительно велика. В общем беспозвоночные более изменчивы, чем позвоночные, а у нескольких изученных в этом отношении растений изменчивость еще выше. Многочисленность аллелей, содержащихся в популяции (в большинстве случаев с низкой частотой), обеспечивают ее эволюционную пластичность.

в нескольких лабораториях пытаются решить эту проблему, с тем чтобы можно было оценивать генетическую изменчивость более точно.

Во всяком случае, уровень изменчивости, наблюдаемый в природных популяциях, гораздо выше, чем это предсказывает классическая дарвиновская теория. Фактически особи не гомозиготны по доминантному аллелю в большинстве локусов, как можно было бы ожидать, а гетерозиготны по значительному числу локусов. Этот факт имеет серьезные последствия, в особенности для тех животных, которые размножаются половым путем.

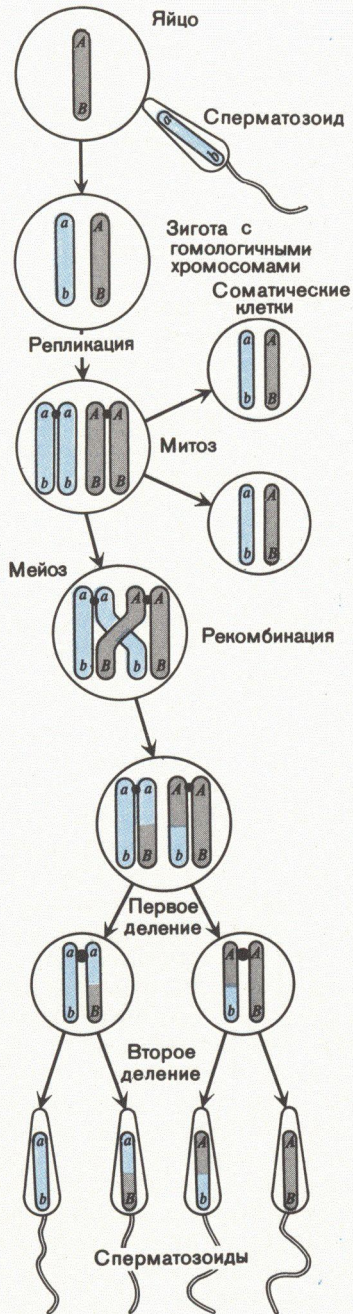


Рис. 11. При половом размножении происходит перетасовка аллелей. Половые клетки образуются в результате мейоза, или редукционного деления, во время которого гомологичные хромосомы обмениваются соответствующими друг другу участками — процесс, называемый рекомбинацией. Затем гомологичные отцовские и материнские хромосомы распределяются между половыми клетками случайным образом, что создает дополнительную возможность для возникновения новых сочетаний аллелей. Чем выше гетерозиготность двух скрещивающихся особей, тем больше число возможных сочетаний аллелей в половых клетках, а следовательно, и у потенциальных потомков. Мейоз не изменяет частоты генов; он лишь создает в каждом поколении новые сочетания аллелей, на которые может воздействовать отбор.

При половом размножении происходит слияние двух половых клеток (у животных это сперматозоид и яйцо), каждая из которых содержит только один набор хромосом, а не два гомологичных набора, имеющих в каждой соматической клетке (рис. 11). Половые клетки образуются в процессе мейоза, или редукционного деления, при котором нормальное для данного вида число хромосом уменьшается вдвое. На первой стадии мейоза число хромосом удваивается, после чего гомологичные хромосомы конъюгируют. На этой стадии конъюгировавшие хромосомы могут разорваться в нескольких местах и обменяться участками — процесс, называемый рекомбинацией. В результате получаются хромосомы, представляющие собой мозаику из гомологичных отцовской и материнской хромосом, а следовательно, несущие новое сочетание аллелей. На второй стадии мейоза каждая клетка делится дважды, образуя четыре половые клетки. Во время второго деления гомологичные хромосомы распределяются случайным образом, так что каждая половая клетка содержит и материнские, и отцовские хромосомы.

Происходящая при рекомбинации перетасовка генов (создающая новые сочетания аллелей в тех же хромосомах) и случайное распределение (приводящее к новым сочетаниям хромосом в половых клетках) сами по себе не изменяют частоты генов в популяции и не обуславливают эволюцию. Как постулировали независимо друг от друга математик Дж. Х. Харди (G. H. Hardy) и биолог У. Вайнберг (W. Weinberg) в 1908 г., рекомбинация и случайное распределение не вызывают изменения в популяции частот аллелей как таковых. В отсутствие отбора частоты генов оставались бы постоянными из поколения в поколение — гипотетическая ситуация, получившая название равновесия Харди — Вайнберга. Действие рекомбинации и случайного распределения сводится лишь к перетасовке имеющихся в данной популяции генов, в результате чего в каждом поколении отбору подвергаются новые сочетания аллелей. Следовательно, половое размножение создает значительное генетическое разнообразие, сильно повышая возможности для эволюции и обеспечивая популяции такие приспособительные возможности, которые недостижимы для бесполовых видов. Быть может, именно по этой причине половой процесс распространен чрезвычайно широко, за исключением таких организмов, как бактерии, которые быстро размножаются и численность которых очень велика, так что за короткое время в генофонд популяции могут включаться новые мутации.

Ясно, что чем выше степень гетерозиготности особей в популяции, размножающейся половым путем, тем больше число возможных сочетаний аллелей в половых клетках, а следовательно, и у потенциальных потомков. Возьмем, например, человека, для которого степень гетерозиготности составляет в среднем 6,7%. Если допустить, что у человека имеется 100 000 генных локусов, то каждый индивидуум будет гетерозиготен примерно по 6700 локусам. Такой индивидуум потенциально может продуцировать 2^{6700} (10^{2017}) различных половых клеток, что значи-

тельно выше числа атомов в известной нам части Вселенной (принято считать, что оно составляет 10^{80}). Конечно, ни один человек, ни даже все человечество в целом никогда не произведет такого множества половых клеток. Отсюда следует, что на свете нет, не было и никогда не будет двух генетически идентичных человеческих существ (за исключением однойцевых близнецов, развившихся из одной зиготы, т.е. из одного оплодотворенного яйца). Такова генетическая основа человеческой индивидуальности. То же самое можно сказать о любом другом организме, размножающемся половым путем.

Таким образом, представляется очевидным, что в противоположность концепции Дарвина большая часть имеющейся в популяциях генетической изменчивости возникает не в результате появляющихся в каждом поколении новых мутаций, а вследствие перетасовки уже накопленных мутаций, происходящей при рекомбинации. Хотя в конечном счете источником всей генетической изменчивости служат мутации, они возникают относительно редко, так что новые аллели втекают лишь очень тонкой струйкой в гораздо более обширный резервуар уже запасенной генетической изменчивости. В сущности, для того, чтобы скрытая в популяции изменчивость подвергалась действию отбора на протяжении многих поколений, достаточно одного лишь процесса рекомбинации, без внесения нового генетического материала за счет мутационного процесса.

Из всего сказанного можно сделать заключение, что в популяциях имеются большие запасы таких аллелей, которые не обладают максимальной приспособленностью в данном месте или в данное время; они сохраняются в популяции, встречаясь с низкой частотой в гетерозиготном состоянии, пока в результате изменения условий среды они вдруг не окажутся адаптивными, после чего под действием отбора их частота начинает постепенно возрастать и в конечном счете они становятся доминирующим генетическим типом. Каким же образом природные популяции сохраняют в себе большие запасы генетической изменчивости, необходимые для того, чтобы реагировать на изменяющуюся среду? Ведь если один аллель лучше адаптирован к условиям данной локальной среды, чем другой, то следовало бы ожидать, что естественный отбор постепенно элиминирует менее благоприятный аллель, способствуя сохранению более благоприятного, пока все локусы не станут гомозиготными. Следовательно, чтобы объяснить сохранение в популяции аллелей, неблагоприятных в данных условиях, приходится постулировать механизмы, которые активно поддерживают разнообразие, несмотря на силы отбора, стремящиеся элиминировать такие аллели.

Один из таких механизмов — это превосходство гетерозигот (рис. 12). Если гетерозигота Aa превосходит в смысле выживания или размножения как одну, так и другую гомозиготы (AA и aa), то ни один из аллелей не может вытеснить другой. Наиболее яркий пример действия этого механизма дает серповидноклеточная анемия. Эта болезнь, широко распространенная в тропической Африке и на Среднем Востоке,

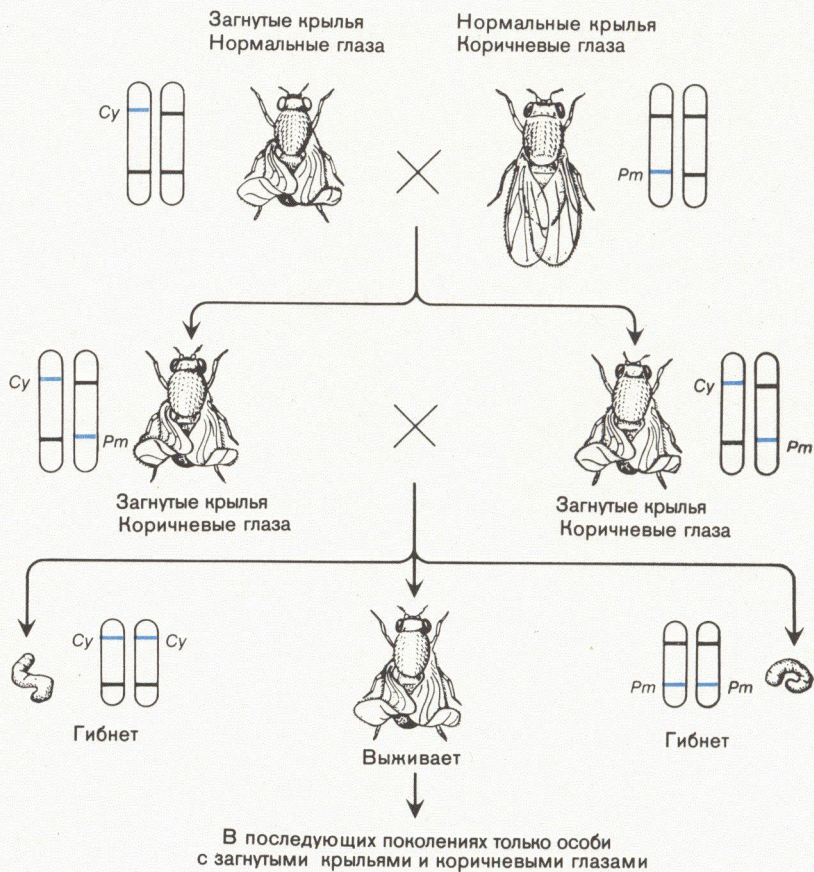


Рис. 12. Превосходство гетерозигот — один из механизмов, при помощи которых естественный отбор может обеспечить сохранение в популяции неблагоприятных аллелей. На схеме представлено образование «сбалансированных леталей» у дрозофилы: гомозиготы по аллелям «загнутые крылья» или «коричневые глаза» гибнут, но гетерозиготы выживают. В результате оба эти летальных аллеля сохраняются в популяции на протяжении неопределенно долгого времени с частотой 50% каждый. Менее выраженным примером этого механизма служит аллель серповидноклеточности у человека, обуславливающий синтез аномальной формы гемоглобина. Индивидуумы, гетерозиготные по аллелю серповидноклеточности, обладают селективным превосходством над обеими гомозиготами, потому что они не страдают от серповидноклеточной анемии (поражающей гомозигот по аллелю серповидноклеточности) и вместе с тем устойчивы к малярии (поражающей гомозигот по нормальному аллелю).

обусловлена аллелем, который детерминирует аномальную форму гемоглобина — белка, содержащегося в эритроцитах и служащего переносчиком кислорода. Как показали биохимические исследования, этот признак в конечном счете определяется заменой одной аминокислоты (валина) на другую (глутаминовую кислоту) в одном положении в двух из четырех цепей (содержащих в общем почти 600 аминокислот) молекулы гемоглобина; этот аномальный гемоглобин можно отличить от обычной формы методом электрофореза. Незначительное изменение в структуре аномального гемоглобина приводит к катастрофическим последствиям: под его влиянием молекулы гемоглобина, содержащиеся в эритроцитах, образуют длинные нити, а сами клетки спадаются и приобретают серповидную форму, что сопровождается очень тяжелой формой анемии, которая обычно приводит к смерти до наступления половой зрелости.

Почему же явно неблагоприятный аллель серповидноклеточности сохраняется у населения тропической Африки с частотой до 30%? Оказывается, индивидуумы, гетерозиготные по этому признаку, устойчивы к тропической малярии, которая отличается высокой летальностью, тогда как гомозиготы по нормальному аллелю восприимчивы к ней. Таким образом, гетерозиготные индивидуумы обладают явным преимуществом по сравнению с обеими гомозиготами: они устойчивы к малярии и не поражаются серповидноклеточной анемией. Это приводит к предпочтительному выживанию и размножению гетерозигот, что в свою очередь поддерживает высокую частоту в популяции аллеля серповидноклеточности.

Сохранение множественных аллелей в популяции может быть также обусловлено прямым действием отбора. Если в ареале какого-либо вида среда характеризуется неоднородностью, то естественный отбор благоприятствует разнообразию генофонда, с тем чтобы в нем содержалось по нескольку аллелей, оптимально адаптированных к тем или иным конкретным условиям. Проведенные недавно исследования действительно показали, что разные варианты данного фермента (кодируемые разными аллелями) могут различаться по своей каталитической активности, по чувствительности к температуре, к кислой или щелочной реакции среды и по своим реакциям на другие факторы среды, в результате чего они подвергаются действию естественного отбора. Так, например, оказалось, что некоторые варианты фермента алкогольдегидрогеназы в популяциях плодовой мушки (*Drosophila melanogaster*) устойчивее к нагреванию, чем другие варианты; такие теплоустойчивые варианты чаще встречаются в популяциях плодовой мушки, обитающих в более теплых районах, чем в популяциях из более прохладных мест. Эти данные служат сильным доводом в пользу того, что сохранение множественных аллелей в некоторых локусах, возможно, обеспечивается «диверсифицирующим» (увеличивающим разнообразие) отбором, происходящим в популяциях, обитающих в неоднородных средах. Особи, гетерозиготные по ряду локусов, бывают обычно более жизнеспособны

и размножаются более успешно, чем особи, гомозиготные по многим локусам; это явление известно под названием гибридной мощности. Быть может, продуцирование гетерозиготой до некоторой степени различных белков, в частности ферментов, дает ей возможность адаптироваться к более разнообразным условиям среды или использовать краевые местообитания.

Еще один механизм, поддерживающий сохранение множественных аллелей в популяции,— это отбор, зависящий от частоты, при котором приспособленности двух разных аллелей не постоянны, а изменяются в зависимости от частоты этих аллелей. Если один аллель, встречаясь в популяции с высокой частотой, менее благоприятен, чем другой, но создает преимущество, когда частота его снижается до некоторого определенного уровня, то частота такого аллеля обычно будет стабилизироваться примерно на этом уровне.

Возможно также, что изменчивости, наблюдаемой у белков, соответствуют на функциональном уровне очень незначительные изменения, не оказывающие влияния на выживание организма или успешность его размножения; такие мутации были бы нейтральными с точки зрения отбора. Так, было обнаружено, что различные формы некоторых ферментов (например, алкогольдегидрогеназы) обладают разными функциональными характеристиками, а формы других могут по этим характеристикам не различаться. Если это так, то возможно, что те немногие гены, которые подвергаются действию отбора, разбросаны по хромосоме вместе с другими генами, которые селективно нейтральны. Хотя некоторым из таких генов отбор будет благоприятствовать, большая их часть будет просто переходить из поколения в поколение, не подвергаясь испытанию отбором. В какой мере эволюция (в частности, эволюция на молекулярном уровне) происходит без участия отбора — вопрос, вызывающий непрекращающиеся дискуссии среди эволюционистов.

С обнаружением значительной изменчивости в популяциях связаны также разногласия по проблеме генетического груза. Если вследствие превосходства гетерозигот в популяциях сохраняется большое число менее приспособленных аллелей, то возникает высокая вероятность появления в каждом поколении особи, гомозиготной в одном или нескольких локусах по какому-либо неблагоприятному аллелю. Это может привести к появлению многочисленных менее приспособленных зигот, создающих вследствие своей высокой смертности и низкой плодовитости слишком тяжелый груз для популяции. При этом, однако, не следует забывать, что каждый локус подвергается отбору не независимо от других и что, следовательно, тысячи селективных процессов нельзя просто суммировать, как если бы это были отдельные независимые события. Единица, на которую действует отбор,— это индивидуальный организм в целом, а не хромосомный локус, и аллели, находящиеся в разных локусах, взаимодействуют между собой сложными способами для создания конечного продукта. Поскольку аллели подвергаются про-

верке отбором не в виде отдельных единиц, а скорее в виде членов неких групп, цена, которую приходится платить за поддержание изменчивости в той или иной популяции, гораздо ниже, чем это считали сначала.

Во всяком случае, не вызывает сомнений, что огромная генетическая изменчивость в природных популяциях создает все возможности для протекания процесса эволюции. Не удивительно поэтому, что при всяком появлении в среде нового фактора — изменении климата, появлении нового хищника или конкурента, загрязнении среды человеком — популяции обычно способны адаптироваться к нему.

Ярким и свежим примером такой адаптации служит эволюция видов насекомых, устойчивых к инсектицидам. События во всех случаях развиваются одинаково: при введении в практику нового инсектицида для успешной борьбы с насекомым-вредителем бывает достаточно небольшого его количества. С течением времени, однако, концентрацию инсектицида приходится повышать, пока, наконец, он не оказывается совершенно недейственным или экономически невыгодным. Первое сообщение об устойчивости насекомого к инсектициду появилось в 1947 г. и касалось устойчивости комнатной мухи (*Musca domestica*) к ДДТ. Впоследствии устойчивость к одному или нескольким инсектицидам была обнаружена не менее чем у 225 видов насекомых и других членистоногих. Генетические варианты, способные обеспечить устойчивость к самым разнообразным инсектицидам, очевидно, имелись в каждой из популяций, подвергшихся действию этих созданных человеком соединений.

Процесс эволюции имеет два аспекта: один из них — это филетическая эволюция, а другой — видообразование. Филетическая эволюция совершается путем постепенных изменений, происходящих во времени в одной филетической линии; как правило, в результате этих изменений приспособленность к среде возрастает, и они нередко отражают изменения, возникающие в среде. Видообразование происходит в тех случаях, когда какая-либо филетическая линия расщепляется на две или более новые линии; именно этот процесс обеспечивает огромное разнообразие органического мира.

У организмов, размножающихся половым путем, вид — это группа скрещивающихся между собой популяций, изолированных в репродуктивном отношении от всех других таких групп. Неспособность к скрещиванию представляет собой важный фактор, потому что она определяет статус каждого вида как обособленной и независимой эволюционной единицы; популяции, принадлежащие к одному и тому же виду, могут обмениваться между собой благоприятными генами, но не могут передавать их особям, относящимся к другим видам. Поскольку разные виды не имеют возможности обмениваться генами, они, очевидно, эволюционируют независимо друг от друга.

Репродуктивная изоляция между видами поддерживается при помощи биологических преград, известных под названием репродуктивных

изолирующих механизмов. Существует два типа таких механизмов: 1) презиготические механизмы, препятствующие спариванию между членами разных популяций и тем самым предотвращающие образование гибридного потомства; 2) постзиготические механизмы, снижающие жизнеспособность или плодовитость гибридного потомства. Как те, так и другие механизмы препятствуют обмену генами между популяциями.

Презиготические репродуктивные изолирующие механизмы подразделяют на пять основных типов: 1) экологическая изоляция, при которой популяции занимают одну и ту же территорию, но различные местообитания, а поэтому не встречаются друг с другом; 2) временная изоляция, при которой спаривание у животных или цветение у растений происходит в разное время года или в разное время суток; 3) этологическая изоляция, при которой взаимная привлекательность самца и самки выражена слабо или отсутствует; 4) механическая изоляция, при которой копуляции у животных или переносу пыльцы у растений препятствуют различия в размерах или форме половых органов или же в строении цветков; 5) гаметическая изоляция, при которой отсутствует взаимное привлечение гамет. Известны также случаи, когда сперматозоиды самца гибнут в половых путях самки или же пыльца гибнет на рыльцах цветков.

Постзиготические изолирующие механизмы относятся к трем основным типам: 1) нежизнеспособность гибридов, которая состоит в том, что гибридные зиготы не развиваются, а если и развиваются, то возникшие особи не достигают половой зрелости; 2) гибридная стерильность, т. е. неспособность гибридов производить функциональные гаметы; 3) разрушение гибридов, обусловленное пониженной жизнеспособностью или пониженной плодовитостью их потомков.

Все эти репродуктивные изолирующие механизмы не функционируют одновременно; обычно репродуктивная изоляция между какими-либо двумя видами бывает обусловлена двумя или несколькими механизмами. Временная изоляция чаще встречается у растений, а этологическая — у животных, но даже между разными парами видов, принадлежащими к одной и той же группе очень близких видов, нередко действуют различные наборы изолирующих механизмов. Эволюционная функция репродуктивных изолирующих механизмов состоит в предотвращении интербридинга, но способы, используемые для достижения этой цели, зависят от лабильности механизмов естественного отбора, действующего в условиях данной конкретной среды и имеющейся генетической изменчивости.

Совершенно очевидно, что репродуктивные затраты, оказавшиеся напрасными, в случае постзиготических механизмов гораздо больше, чем в случае презиготических механизмов. Если образуется гибридная зигота, которая оказывается нежизнеспособной, то напрасно гибнут две гаметы, которые могли быть использованы для негибридного размножения. Если же гибрид оказался жизнеспособным, но стерильным, то к «непроизводительным расходам» приходится отнести не только га-

меты, но и все ресурсы, потребленные гибридной особью в процессе ее развития. Потери становятся еще больше в случае разрушения гибридов, поскольку при этом к ним добавляются все ресурсы, потребленные как самими гибридами, так и их потомками. Хотя гаметическая изоляция также сопряжена с напрасным расходом гамет, а в результате действия некоторых других презиготических механизмов происходят потери энергии, затраченной на безуспешное ухаживание или неудавшееся спаривание, в целом использование презиготических механизмов связано с гораздо меньшими потерями, чем постзиготических. Поэтому во всех случаях, когда две популяции, между которыми уже существует репродуктивная изоляция, обеспечиваемая постзиготическими механизмами, встречаются друг с другом, естественный отбор быстро приводит к развитию презиготических изолирующих механизмов.

Поскольку виды представляют собой группы популяций, изолированных в репродуктивном отношении от других таких групп, вопрос о том, как возникают виды, равносильно вопросу о том, как возникают репродуктивные изолирующие механизмы. Видообразование обычно складывается из двух стадий: на первой стадии возникает репродуктивная изоляция в качестве случайного побочного продукта генетической дивергенции между двумя популяциями, а на второй стадии естественный отбор непосредственно способствует завершению становления этой изоляции (рис. 13).

На первой стадии видообразования обмен генами между двумя популяциями данного вида должен быть прекращен; обычно это происходит в результате географического разделения, например возникновения между ними горной цепи или миграции одной из популяций на какой-либо остров. Отсутствие обмена генами между двумя популяциями создает возможность для их генетической дивергенции, по крайней мере частичной, которая возникает как следствие их адаптации к локальным условиям среды или разному образу жизни. По мере того как эти изолированные популяции становятся генетически все более различными, могут появиться постзиготические изолирующие механизмы, потому что гибридные потомки будут иметь дисгармонирующие генетические конституции, а следовательно, пониженную жизнеспособность или плодовитость.

Первая стадия видообразования обычно протекает очень постепенно, так что часто бывает трудно решить, вступили в нее две данные популяции или нет. Кроме того, эта первая стадия может оказаться обратимой: если ареалы двух популяций, бывших в течение какого-то времени географически изолированными, стали перекрывающимися, то эти две популяции могут вновь слиться воедино при условии, что утрата гибридами своей приспособленности зашла не слишком далеко. Если же жизнеспособность или плодовитость потомков от перекрестных скрещиваний окажется значительно пониженной, то популяции перейдут ко второй стадии видообразования.

На этой второй стадии происходит развитие презиготических изоли-

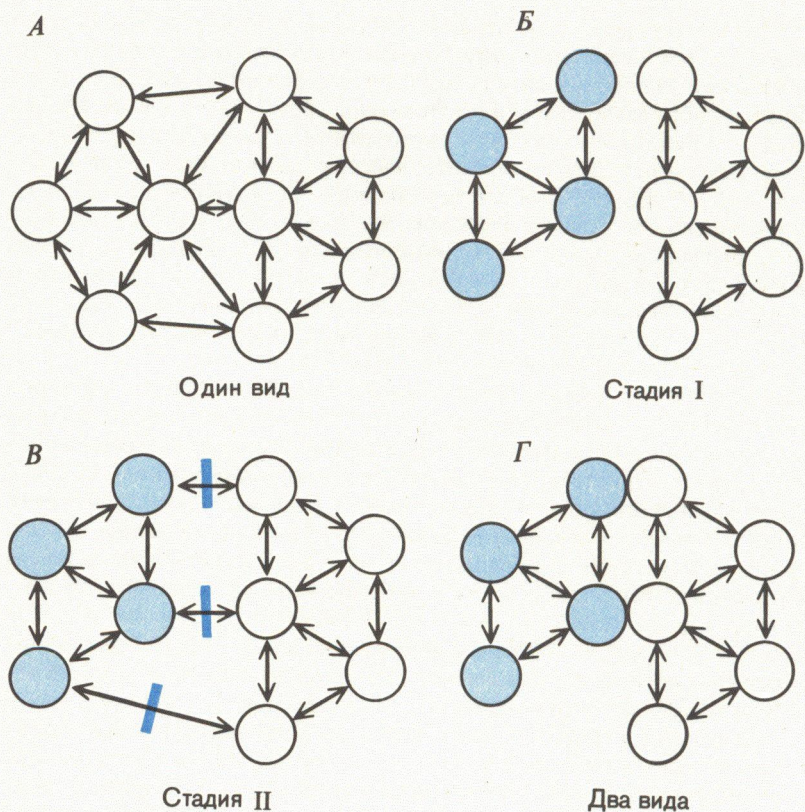


Рис. 13. Географическое видообразование происходит обычно в два этапа. А. Локальные популяции (кружки), принадлежащие к одному и тому же виду; при миграции особей из одной популяции в другую между ними может происходить скрещивание (стрелки). Б. Начало стадии I — две группы популяций становятся географически изолированными, так что обмен генами между ними прекращается. Эти изолированные группы адаптируются к локальным условиям и постепенно дивергируют генетически. В. Стадия II — особи двух изолированных популяций вновь встречаются. Ввиду того что эти две группы генетически дивергировали, скрещивание между ними дает нежизнеспособное или стерильное потомство, поэтому естественный отбор благоприятствует развитию менее расточительных презиготических изолирующих механизмов, препятствующих спариванию между особями этих двух групп. Г. Видообразование завершилось; две группы популяций сосуществуют на одной территории, никогда не обмениваясь генами, а следовательно, эволюционируют независимо друг от друга.

рующих механизмов — процесс, непосредственно поддерживаемый естественным отбором. Рассмотрим следующую упрощенную ситуацию. Допустим, что в некотором локусе имеется два аллеля: аллель *A*, благоприятствующий скрещиванию внутри данной популяции, и аллель *a*, благоприятствующий скрещиванию с особями из других популяций. Если между этими популяциями действуют постзиготические изолирующие механизмы, то аллель *A* будет встречаться с высокой частотой у потомков, обладающих нормальной приспособленностью, а аллель *a* — у гибридных потомков с пониженной приспособленностью. В результате частота аллеля *a* из поколения в поколение будет снижаться. Естественный отбор благоприятствует, таким образом, развитию презиготических изолирующих механизмов, препятствующих формированию гибридных зигот.

Видообразование может обходиться и без второй стадии, если обмен генами между двумя популяциями предотвращается на протяжении достаточно длительного времени, с тем чтобы генетическая дивергенция успела достигнуть значительной степени. Например, предки многих растений и животных, ныне эндемичных для Гавайских островов, проникли на эти острова с материка много миллионов лет назад. Здесь они эволюционировали и адаптировались к локальным условиям. Хотя естественный отбор и не способствовал непосредственно возникновению репродуктивной изоляции между видами, эволюция которых протекала на Гавайских островах, и видами, эволюционировавшими на материке, репродуктивная изоляция многих видов достигла тем не менее полного завершения.

Описанные здесь две стадии видообразования можно наблюдать в группе близкородственных видов *Drosophila*, обитающих в тропическом поясе Америки (рис. 14). В эту группу входит 15 видов, из которых 6 морфологически очень сходны между собой, и поэтому их называют видами-двойниками. Один из них, *D. willistoni*, представлен двумя подвидами (т.е. расами, принадлежащими к одному и тому же виду, но обитающими в разных географических областях): *D. willistoni quechua*, живущим на южноамериканском материке к западу от Анд, и *D. willistoni willistoni*, живущим к востоку от Анд, а также в Центральной Америке, в Мексике и на островах Карибского моря. В природе эти два подвида друг с другом не встречаются: их разделяют Анды, а на больших высотах дрозофила жить не может. Проведенные тесты показали, что между двумя подвидами зарождается репродуктивная изоляция, проявляющаяся, в частности, в форме гибридной стерильности, хотя результаты скрещивания зависят от его направления. При скрещивании самки *willistoni* с самцом *quechua* все потомки как мужского, так и женского пола плодовиты. Но если скрещивать самца *willistoni* с самкой *quechua*, то потомки женского пола будут плодовитыми, а потомки мужского пола — стерильными. Если эти два подвида встретятся в какой-либо географической области, то вследствие их частичной гибридной стерильности естественный отбор будет благоприятствовать разви-

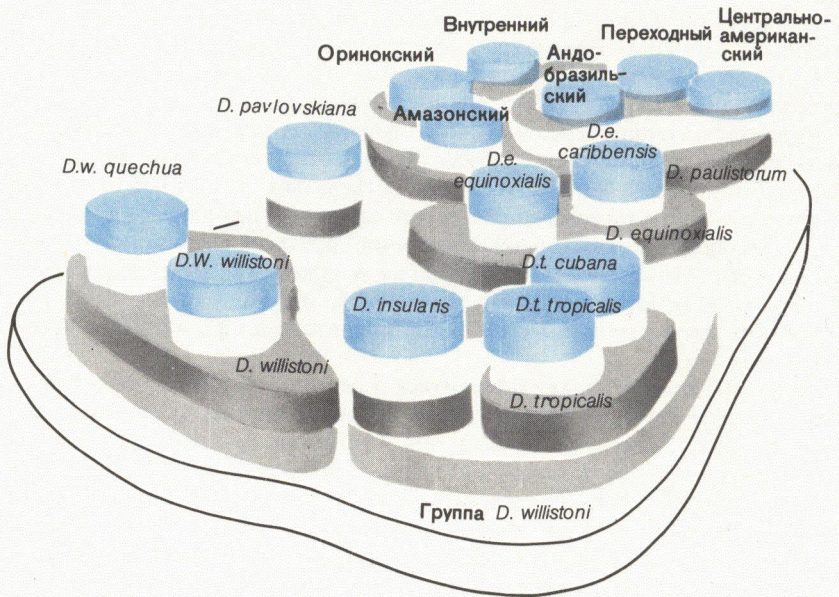


Рис. 14. Образование новых видов в группе *Drosophila willistoni* представлено на этой схеме в виде ряда поперечных срезов через дивергирующие ветви филогенетического дерева, сделанные в разные сроки. Морфологически очень сходные подвиды *D. willistoni* и *D. equinoxialis* соответствуют первой стадии видообразования. У шести полувинов, или зарождающихся видов, *D. paulistorum* проявляется действие презиготических изолирующих механизмов, а следовательно, они находятся на второй стадии видообразования. Там, где два или три полувида *D. paulistorum* обитают в одной и той же местности, видообразование можно считать практически завершенным.

тию между ними механизмов презиготической репродуктивной изоляции. Поэтому считается, что эти два подвида находятся на первой стадии видообразования.

Вид *D. equinoxialis* также состоит из двух географически разделенных подвидов: *D. equinoxialis equinoxialis*, обитающего на южноамериканском материке, и *D. equinoxialis caribbensis*, обитающего в Центральной Америке и на островах Карибского моря (рис. 15). При скрещиваниях между этими двумя подвидами, проводимых в лабораторных условиях, потомки женского пола оказываются плодовитыми, а потомки мужского пола — стерильными независимо от направления скрещивания. Таким образом, репродуктивная изоляция между этими подвидами достигла более высокой степени, чем между двумя подвидами *D. willistoni*. Соответственно естественный отбор, благоприятствующий созданию



Рис. 15. Карты, демонстрирующие возникновение географической изоляции между подвидами у видов *Drosophila willistoni* и *D. equinoxialis*. *D. willistoni willistoni* населяет южноамериканский материк к востоку от Анд, Центральную Америку, Мексику и острова Карибского моря, тогда как *D. willistoni quechua* населяет Южную Америку к западу от Анд. *D. equinoxialis equinoxialis* обитает в Южной Америке, а *D. equinoxialis caribbensis* — в Центральной Америке и на больших островах Карибского моря.

механизмов презиготической репродуктивной изоляции, будет выражен сильнее в случае подвидов *D. equinoxialis*, поскольку у них все гибридные самцы стерильны. Однако нет никаких данных о существовании презиготических изолирующих механизмов между подвидами *D. willistoni* или между подвидами *D. equinoxialis*, а потому эти подвиды пока еще не рассматриваются как самостоятельные виды.

В группе *D. willistoni* можно наблюдать также вторую стадию процесса видообразования. Вид *D. paulistorum* состоит из шести полувидов или зарождающихся видов. Как и у подвидов *D. equinoxialis*, скрещивания между самцами и самками разных полувидов дают плодовитых самок и стерильных самцов. Однако в тех местах, где два или три полувида вступают в географический контакт, эта вторая стадия видообразования оказывается настолько продвинутой, что между ними возникает почти полная этологическая изоляция — наиболее эффективный презиготический изолирующий механизм у дрозофилы и у многих других животных. Представители разных полувидов, пойманные в одной и той же местности, в лабораторных условиях не скрещиваются между собой, тогда как особи разных полувидов из разных местностей скрещиваются друг с другом; это объясняется тем, что гены, обуславливающие этологическую изоляцию, еще не успели полностью распространиться в этих популяциях. Полувиды *D. paulistorum* служат, таким образом, ярким примером действия естественного отбора на второй стадии видообразования. С завершением развития этологической изоляции эти шесть полувидов превратятся в совершенно обособленные виды.

Конечный результат процесса географического видообразования иллюстрируют виды, принадлежащие к группе *D. willistoni*. *D. willistoni*, *D. equinoxialis*, *D. tropicalis* и другие виды этой группы сосуществуют на обширных территориях, никогда не скрещиваясь друг с другом. Гибриды между ними никогда не встречаются в природе, их очень трудно получить в лабораторных условиях, и они всегда полностью стерильны.

Видообразование — это лишь один шаг, хотя и самый основной, в возникновении разнообразия в живом мире. С завершением развития репродуктивной изоляции каждый вновь сформировавшийся вид становится на свой собственный независимый путь эволюции; с течением времени различия между видами неизбежно возрастают. Поскольку эволюция — процесс постепенный, следует ожидать, что организмы, имевшие общего предка в недавнем прошлом, будут обладать большим сходством, чем организмы, имевшие такого предка очень давно. Это простое логическое допущение лежит в основе попыток восстановить эволюционную историю путем сравнительного изучения современных организмов, которое обычно опирается на сравнительную морфологию, эмбриологию, цитологию, этологию, биогеографию и другие биологические дисциплины.

Восстановление эволюционной истории — задача далеко не простая: скорости эволюционных изменений могут варьировать в разные пе-

риоды времени, в разных группах организмов или для разных морфологических признаков. Кроме того, черты сходства, обусловленные общностью происхождения, следует отличать от сходства, возникшего вследствие сходного образа жизни, сходных местообитаний или случайной конвергенции. Иногда изучение ископаемых остатков вымерших организмов дает ключ к эволюционной истории данной группы видов, однако палеонтологическая летопись никогда не бывает полной, а нередко вообще отсутствует.

В последнее время мощным средством для восстановления эволюционной истории стало сравнительное изучение нуклеиновых кислот (ДНК и РНК) и белков. В последовательности составляющих эти молекулы нуклеотидов или аминокислот содержится значительное количество информации об эволюции. Поскольку эволюция на молекулярном уровне происходит путем замещения одного нуклеотида или одной аминокислоты на другую, число различий в последовательности единиц в молекуле какой-либо нуклеиновой кислоты или белка, наблюдаемое между двумя видами, позволяет судить о том, сколь недавно они дивергировали от общего предка. Один из таких хорошо изученных белков — это цитохром *c*, белок, участвующий в клеточном дыхании; другим таким белком является гемоглобин.

Изучение эволюционной истории на молекулярном уровне имеет два важных преимущества по сравнению с ее изучением на уровне сравнительной анатомии и других классических дисциплин. Одно преимущество состоит в том, что полученная на этом уровне информация легче поддается количественной оценке: число различий по аминокислотам или нуклеотидам нетрудно установить, если известна последовательность единиц в данном белке или нуклеиновой кислоте для нескольких организмов. Второе преимущество заключается в возможности сравнивать очень далекие организмы. Сопоставление столь различных организмов, как дрожжи, сосна или какая-нибудь рыба, методами сравнительной анатомии вряд ли окажется продуктивным, однако наличие белков, общих для всех трех видов, позволяет легко сравнивать их.

Например, для нескольких организмов — от бактерий и дрожжей до насекомых и человека — была определена последовательность аминокислот в молекулах цитохрома *c*. Поскольку каждая замена аминокислоты в молекуле белка может быть связана с заменой одного, двух или трех нуклеотидов в соответствующем кодоне ДНК, можно вычислить максимальное или минимальное число нуклеотидных замен, приведших к наблюдаемым заменам аминокислот. Приняв за основу для сравнения 20 различных организмов минимальное число возможных нуклеотидных различий между генами, кодирующими синтез цитохрома *c*, Уолтер М. Фитч (Walter M. Fitch) и Эмануэль Марголиаш (Emanuel Margoliash) из Северо-западного университета сумели построить филогению этих организмов (рис. 16). В целом установленные таким образом родственные отношения хорошо соответствуют отношениям, установленным на основе палеонтологических данных и других традиционных

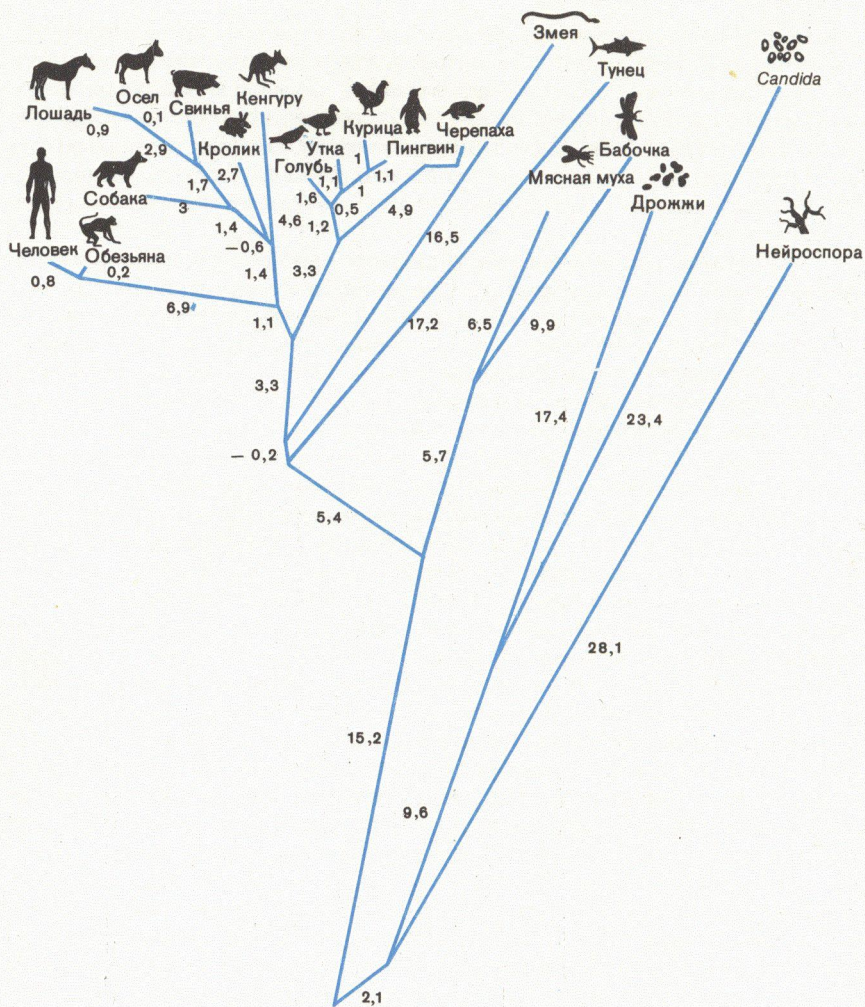
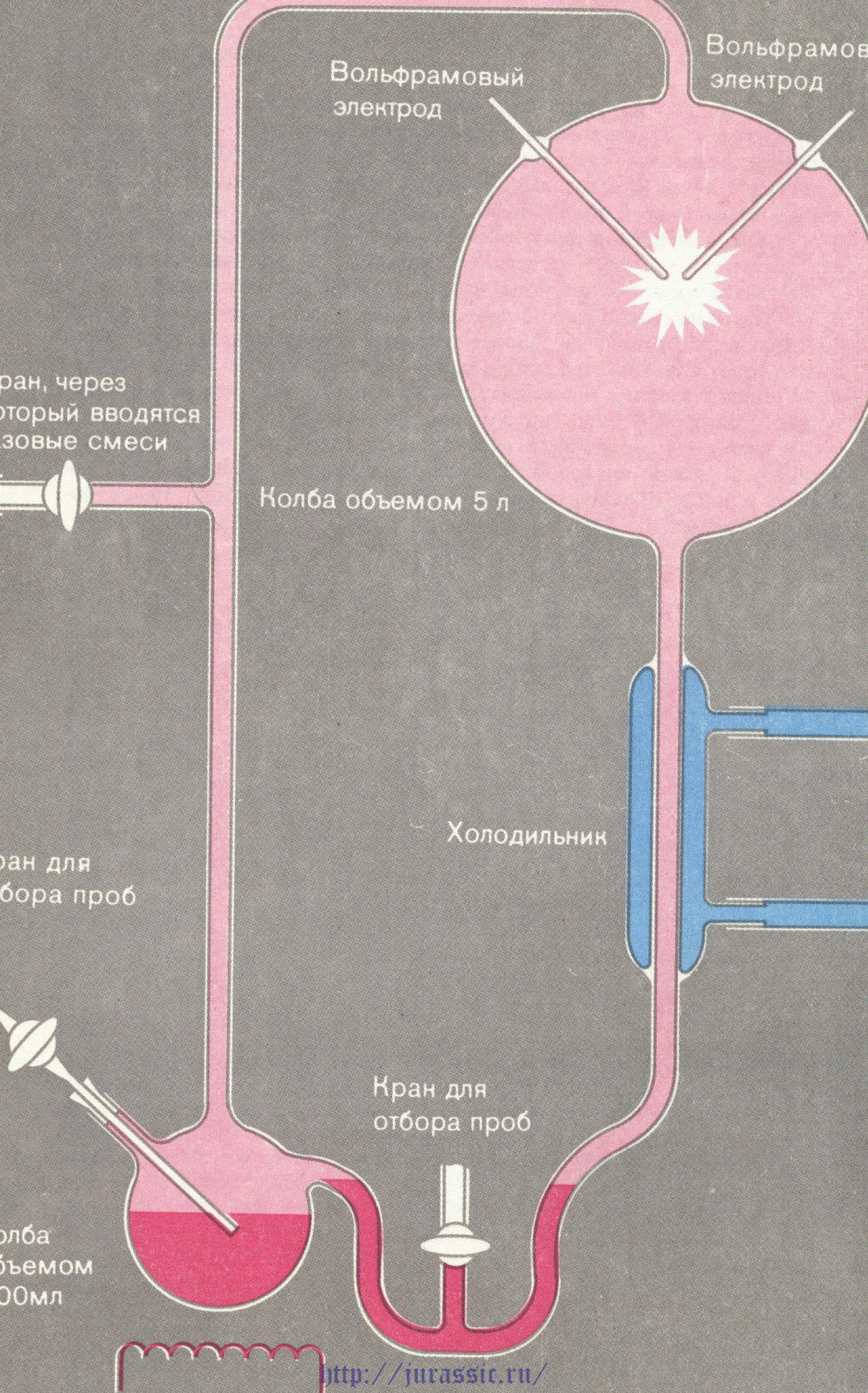


Рис. 16. Схема филогении 20 различных организмов, основанная на различиях в последовательности аминокислот в молекулах цитохрома с у каждого из этих видов, была получена с помощью вычислительной машины Уолтером М. Фитчем (Walter M. Fitch) и Эмануэлем Марголиашем (Emanuel Margoliash) в Северо-западном университете. Она хорошо совпадает с эволюционными отношениями, установленными на основе изучения палеонтологической летописи и других данных. Цифры соответствуют минимальному числу замещений нуклеотидов в генной ДНК, которые могли дать начало различиям, наблюдаемым в аминокислотной последовательности.

методов. Однако по ряду черт филогения, основанная на различиях в цитохроме *c*, отличается от общепринятой филогении; к числу таких различий относятся следующие: курица оказывается более близкой к пингвинам, чем к уткам и голубям; черепаха, относящаяся к рептилиям, оказывается ближе к птицам, чем к гремучей змее, а человек и обезьяны дивергировали от общего ствола млекопитающих до того, как сумчатое — кенгуру — отделилось от плацентарных млекопитающих.

Показательно, что, несмотря на эти ошибки, изучение лишь одного белка дает достаточно точное представление об эволюционной истории 20 различных организмов. Более точную молекулярную филогению этих и других видов, вероятно, удастся получить, когда будут определены аминокислотные последовательности для других белков и нуклеиновых кислот. Изучение информационных молекул с эволюционной точки зрения — молодое направление исследований, возникшее всего каких-нибудь десять лет назад. Это многообещающий подход, вклад которого в наши представления о биологической эволюции будет постоянно возрастать.



Химическая эволюция и происхождение жизни

Примерно через миллиард лет после образования Земли (событие, которое произошло около 4,6 млрд. лет назад) возникли одноклеточные организмы путем эволюции из органических веществ, образовавшихся абиогенно в не содержащей свободного кислорода атмосфере

Пожалуй, самое удивительное в эволюции жизни на Земле это то, как быстро она происходила. Исследование метеоритов различными радиоизотопными методами показывает, что все они имеют возраст около 4,6 млрд. лет. Если принять, что Солнце, планеты, метеориты и другие тела Солнечной системы возникли из одного и того же первичного пылевого облака, то и возраст Земли следует считать равным 4,6 млрд. лет. Ранние этапы геологической истории Земли по большей части скрыты от нас, следы их стертые позднейшими событиями. Среди известных нам самых древних осадочных пород одни из наиболее древних — южноафриканские. Это так называемые отложения Фиг-Три и Онвервахт, возраст которых определяется соответственно в 3,2 и 3,4 млрд. лет. В обоих этих отложениях обнаружены микрокаменелости, напоминающие бактерии. По-видимому, спустя немногим более 1 млрд. лет после образования нашей планеты на ней уже имелаась какая-то примитивная форма жизни.

Вдвое больше времени понадобилось для возникновения эукариотических клеток (т.е. клеток с ядрами) и многоклеточных организмов.

Рис. 1. Органические соединения синтезировались в приборе, который Миллер и Юри сконструировали в Чикагском университете, чтобы имитировать условия в атмосфере первобытной Земли. Различные смеси газов, предположительно присутствовавших в примитивной атмосфере, вводились в прибор через кран в средней части левой трубки. В колбе на 500 мл (внизу слева) кипела вода, благодаря чему газы прогонялись через всю замкнутую систему. В колбе на 5 л (вверху справа) через смесь газов пропускали электрический разряд (показан белым), имитировавший разряды в примитивной атмосфере Земли. Различные соединения, образовавшиеся под действием разряда (см. рис. 6), скапливались в растворе в нижней части прибора.

Переход от небиологического органического вещества к живому произошел, видимо, легче, чем это нам представляется, а от одноклеточных бактерий к многоклеточным организмам, наоборот, труднее. Более поздние процессы изучены лучше, потому что налицо их результаты — в виде ископаемых остатков, тогда как первый миллиард страниц в книге жизни Земли почти полностью отсутствует. Следует попытаться восстановить утраченное, используя сохранившиеся «страницы», сведения о других планетах и общие соображения из области химии. Эта статья как раз и посвящена описанию таких попыток воссоздать эволюцию жизни в течение неисследованного ее периода — первого миллиарда лет существования Земли.

Учеными были предложены более или менее вероятные механизмы, с помощью которых в условиях, характерных для ранних этапов формирования нашей планеты, могли синтезироваться почти все мономеры (т. е. простые молекулы), необходимые живой клетке. Некоторые из этих мономерных единиц объединились в полимеры, принадлежащие к одному из двух крупных классов: нуклеиновым кислотам (носителям наследственной информации) или белкам (из которых одни представляют собой строительный материал, а другие — ферменты — катализируют множество сложных реакций, лежащих в основе метаболизма и воспроизведения живых существ). Показать, как могло бы произойти объединение мономеров в биологически активные полимеры, было особенно трудно, но и для этого удалось наметить некоторые возможные пути. Более того, достоверность этих гипотетических путей удалось в какой-то мере подтвердить экспериментально. Оказалось, что окруженные мембраноподобной пленкой (как бы одетые «кожицей») капли катализируют некоторые реакции, сходные с наблюдаемыми в живой клетке, и демонстрируют преимущество для выживания, создаваемое изоляцией от внешней среды. Это, конечно, было еще весьма далеко от «воспроизведения жизни в пробирке», но вряд ли исследователи ставили себе такую задачу. Главная цель заключается, очевидно, в том, чтобы правдоподобно объяснить, каким образом в первичных условиях Земли из неживой материи постепенно, шаг за шагом, развились разнообразные формы жизни.

Не исключено, конечно, что жизнь возникла вовсе не на Земле. Согласно теории панспермии, завоевавшей популярность в XIX в., жизнь могла распространяться от одной солнечной системы к другой в виде спор микроорганизмов. Фрэнсис Крик и Лесли Оргель высказали недавно еще более смелое предположение. По их мнению, Земля и, возможно, другие первоначально лишённые жизни планеты могли быть «засеяны» намеренно какими-то разумными существами, обитателями тех солнечных систем, которые в своем развитии опередили нашу на миллиарды лет. Такая «направленная панспермия» (как называют ее Крик и Оргель) могла бы, например, объяснить, почему молибден — довольно редкий на Земле элемент — совершенно необходим живым существам как кофактор многих важных ферментов.

В настоящее время мы не в состоянии ни подтвердить, ни опровергнуть эти различные варианты теории панспермии, но в сущности ни одна из них не имеет прямого отношения к интересующему нас вопросу. Земля хорошо приспособлена для жизни, которая на ней существует, и, стало быть, если эта жизнь развилась не на Земле, то она несомненно возникла на какой-то другой планете, не слишком отличающейся от Земли по температуре и по составу. В действительности вопрос должен формулироваться так: каким образом могла возникнуть и эволюционировать жизнь на планете, сходной с нашей Землей?

Допустим все же, что жизнь в ее земном виде возникла на Земле. Какой же в то время была наша планета? Одно по крайней мере не подлежит никакому сомнению: первоначально в атмосфере Земли почти или совсем не было кислорода и, значит, земная атмосфера не обладала столь сильной окислительной способностью, какой она обладает теперь. Ясно, что в окислительной атмосфере органическое вещество не могло бы сохраняться, не разрушаясь, а для того, чтобы жизнь возникла, прежде всего должны были накопиться запасы этого вещества, иными словами, должно было накопиться необходимое для построения всего живого «сырье». Мы склонны забывать, что кислород — ядовитый, все разъедающий газ и что наш организм, как и все прочие организмы, защищен от него различными сложными химическими и физическими механизмами. У многих бактерий и у всех высших форм пища «сжигается» путем соединения с кислородом, так как выход энергии на 1 г горячего при этом намного выше, чем при простом анаэробном (бескислородном) брожении. В процессе эволюции возникли особые ферменты — каталаза, пероксидаза и пероксид-дисмутаза, которые защищают организмы, потребляющие кислород, от побочных токсических эффектов. Анаэробные бактерии таких защитных систем лишены. Для них кислород не просто бесполезен; для них он смертелен.

Английский биохимик Дж. Холдейн, по-видимому, первым осознал, что предпосылкой для возникновения жизни из неживого органического вещества могла явиться восстановительная атмосфера, т. е. атмосфера, не содержащая кислорода. До появления в атмосфере кислорода в ней не было того слоя озона, который, располагаясь на большой высоте, поглощает теперь большую часть ультрафиолетового излучения Солнца. Ультрафиолетовые лучи, беспрепятственно достигавшие поверхности нашей планеты, поставляли энергию, способную обеспечить синтез многих органических веществ из воды, двуокиси углерода и аммиака. В отсутствие свободного кислорода (который бы их разрушил) такие вещества должны были накапливаться в первобытном океане до тех пор, пока сам океан не стал, наконец, похожим на жидкий горячий бульон.

Свои представления Холдейн развил в статье, напечатанной в *Rationalist Annual* в 1929 г. В то время, однако, они привлекли очень мало внимания. Столь же слабый отклик вызвала и опубликованная пятью годами ранее небольшая монография советского биохимика А. И. Опарина, в которой высказывались довольно близкие идеи. «Пра-

воверные» биохимики были слишком твердо убеждены, что Пастер раз и навсегда доказал невозможность самопроизвольного зарождения жизни. Вопрос о происхождении жизни попросту не был в их глазах законным научным вопросом. Они не улавливали, что Холдейн и Опарин предлагают нечто совершенно новое, допускают возникновение жизни из неживой материи не в наше время (как это допускала классическая теория самозарождения, опровергнутая Пастером), а в условиях первобытной Земли и при отсутствии конкуренции со стороны других живых организмов.

Чарлз Дарвин был на верном пути (как и во многих других случаях), когда в 1871 г. писал своему другу: «Часто говорят, что все условия для первого появления живого организма, какие могли когда-то существовать, существуют и в наше время. Но если даже представить себе (а это весьма большое «если»!), что в каком-нибудь небольшом теплом водоеме, содержащем все необходимое (аммиак, соли фосфорной кислоты и проч.), а также получающем свет, тепло, электрическую энергию и т. д., мог бы химическим путем образоваться белок, способный претерпевать дальнейшие более сложные превращения, то разве не ясно, что в наше время он был бы немедленно кем-нибудь съеден или поглощен, тогда как до появления живых существ этого не могло бы случиться».

Гарольд Юри в 1952 г. в своей книге “The Planets” вновь обратился к гипотезе Опарина — Холдейна, а затем он и Стенли Л. Миллер провели в Чикагском университете ряд лабораторных экспериментов с целью выяснить, могли ли источники энергии, существовавшие в условиях первобытной Земли, обеспечить синтез каких-нибудь органических соединений из газов, предположительно содержащихся в примитивной атмосфере. Оказалось, что при пропускании искровых разрядов через смеси, состоявшие из водорода, метана, аммиака и водяных паров, синтезируются альдегиды, карбоновые кислоты и аминокислоты (рис. 1). Сходные результаты получались и со смесями других газов, в том числе таких, как окись и двуокись углерода и азот. Эти опыты и начавшиеся в 60-х годах исследования космического пространства возродили интерес к вопросу о происхождении жизни и о возможности существования жизни в других уголках Вселенной.

Холдейн и Опарин с самого начала придерживались разных точек зрения относительно исходных условий, имевших наибольшее значение для эволюции жизни. Расхождение это сохраняется и поныне среди исследователей, занимающихся проблемой происхождения жизни. У живой клетки два главных «таланта»: способность к метаболизму и способность к репродукции. Клетка обеспечивает себе кратковременное выживание, расщепляя молекулы пищи и строя из их обломков молекулы, которые ей необходимы для того, чтобы поддерживать свое существование; а чтобы обеспечить себе долговременное выживание, она замещает самое себя, т. е. воспроизводит себя в потомках, обладающих теми же биохимическими потенциями. Что появилось раньше — метабо-

лизм, защищенный какой-то мембраной от разбавления и разрушения под действием внешней среды, или та макромолекула, которая сохраняется, копируя самое себя, т. е. строя свои собственные копии из материалов внешней среды? Другими словами, что старше — «пробионт» или «голый ген»? Холдейн считал более вероятным второе предположение. Опарина же всегда больше интересовали химические реакции, протекавшие в каплях, каким-то образом изолированных от внешней среды, и конкуренция за выживание, которая должна происходить между этими каплями. До самых последних дней жизни А. И. Опарин возглавлял в Москве исследования, связанные с вопросами происхождения жизни. Для Опарина весь репродуктивный аппарат клетки и ее ДНК — это всего лишь завершающие биохимические детали, с появлением которых метаболические конкурирующие друг с другом пробионты превратились в живые клетки.

В конце концов, очевидно, выяснится, что этот спор на тему «метаболизм или репродукция» (иными словами, «белок или нуклеиновая кислота») столь же бесплоден, как и дебаты прошлых поколений о том, что было раньше — курица или яйцо, и что важнее — наследственность или среда. В наше время нуклеиновые кислоты не могут реплицироваться без ферментов, а ферменты не синтезируются без нуклеиновых кислот. На вопрос: «Что появилось раньше — ферменты или нуклеиновые кислоты?» ответ может быть только один: «Они развивались параллельно». Катализаторы, необходимые для ускорения реакций, благоприятствовавших выживанию определенных капель в примитивном холодейновском бульоне, и копирующий механизм, предотвращавший утрату этих катализаторов, когда капли распадались и рассеивались под ударами волн и в результате иных механических воздействий, должны были эволюционировать одновременно. Более древние системы не выживали, потому что они не выдерживали конкуренции за сырье с более совершенными системами, возникшими позднее. В настоящее время ферментативный катализ и репликация ДНК так тесно переплетены между собой в живых клетках, что мы уже не в состоянии представить себе какую-то более простую систему. Но если говорить о ранних этапах, то нельзя не вспомнить Дж. Бернала, писавшего, что одинокая молекула ДНК, породившая некогда на берегу первобытного океана всю остальную жизнь, выглядит, пожалуй, еще менее правдоподобно, чем Адам и Ева в райском саду.

Гигантский шаг отделяет образовавшиеся абиогенным путем альдегиды и аминокислоты от живой клетки. Одно дело сочинять сценарии о происхождении жизни, рассуждая о том, как это могло быть, и совсем другое — суметь доказать, что нарисованная картина приемлема или правдоподобна. В качестве доказательств мы располагаем скудными ископаемыми остатками микроорганизмов, сведениями о геологической истории Земли, результатами лабораторных экспериментов, демонстрирующих возможность тех или иных примитивных реакций, сведениями об органических веществах внеземного происхождения, найденных в ме-

теоритах и выявленных в спектрах межзвездной материи, и, наконец, надеждами на то, что на других планетах будет обнаружена жизнь, эволюционировавшая независимо от нашей.

Проблему происхождения живых клеток из неживого вещества можно разбить на пять отдельных проблем: 1) образование планеты с атмосферой, содержащей газы, которые могли бы служить «сырьем» для возникновения жизни; 2) синтез биологических мономеров, например аминокислот, сахаров и органических оснований; 3) полимеризация этих мономеров с образованием примитивных белковых и нуклеиновокислотных цепей в водной среде, где термодинамические условия благоприятствуют деполимеризации; 4) вычленение отдельных капель холодноводного бульона, их превращение в пробионты с собственным химизмом и собственной «индивидуальностью»; 5) возникновение некоего репродуктивного аппарата, гарантирующего передачу дочерним клеткам всех химических и метаболических потенций родительских клеток. Кратко все это можно сформулировать как проблемы сырья, мономеров, полимеров, изоляции и репродукции.

Вселенная в целом состоит почти целиком из водорода (92,8%) и гелия (7,1%); азот, кислород, неон и прочие элементы присутствуют в ней лишь как незначительные примеси. При рассмотрении рис. 2 и 3 бросаются в глаза два обстоятельства: 1) с увеличением атомного номера элемента (равного числу протонов в ядре) его относительное обилие, как правило, снижается; 2) атомы с четными номерами встречаются чаще, чем с нечетными. Объясняется это тем, что более тяжелые элементы синтезируются в недрах звезд из более легких и что этот синтез, по крайней мере для элементов с атомным номером не выше, чем у железа, сопровождается захватом альфа-частиц, т. е. ядер гелия, содержащих два протона. Атомов с четными номерами больше, потому что именно они и образуются, так сказать, в главном русле синтеза; атомы с нечетными номерами возникают при побочных реакциях и их соответственно меньше.

Когда-то предполагалось, что Солнце и планеты Солнечной системы образовались в результате конденсации и охлаждения облака горячих газов. Теперь представляется более вероятным, что вначале было облако холодного газа, содержавшее частицы пыли и более крупные частицы. В результате вращения это облако уплотчалось и в центре его возникло уплотненное ядро — протосолнце. Постепенно происходил разогрев облака благодаря высвобождению гравитационной энергии, а также в какой-то мере вследствие естественной радиоактивности некоторых атомов. После того как в центре вращающегося плоского облака образовалось Солнце, на разных расстояниях от него возникли местные очаги неоднородности — центры конденсации, или места образования планет. Состав больших внешних планет — Юпитера, Сатурна, Урана и Нептуна, — по-видимому, достаточно хорошо воспроизводит состав первичной туманности, поскольку он близок к составу Вселенной в целом. Эти планеты состоят в основном из водорода, гелия, метана, ам-

Элемент	Символ	Атомный номер	Вся Вселенная	Вся Земля	Земная кора	Морская вода	Человеческое тело
Водород	H	1	92 714	120	2882	66 200	60 583
Гелий	He	2	7 185	—	—	—	—
Литий	Li	3	—	—	9	—	—
Бериллий	Be	4	—	—	—	—	—
Бор	B	5	—	—	—	—	—
Углерод	C	6	8	99	55	1,4	10680
Азот	N	7	15	0,3	7	—	2 440
Кислород	O	8	50	48 880	60 425	33 100	25 670
Фтор	F	9	—	3,8	77	—	—
Неон	Ne	10	20	—	—	—	—
Натрий	Na	11	0,1	640	2554	290	75
Магний	Mg	12	2,1	12 500	1784	34	11
Алюминий	Al	13	0,2	1300	6251	—	—
Кремний	Si	14	2,3	14000	20 475	—	—
Фосфор	P	15	—	140	79	—	130
Сера	S	16	0,9	1400	33	17	130
Хлор	Cl	17	—	45	11	340	33
Аргон	Ar	18	0,3	—	—	—	—
Калий	K	19	—	56	1374	6	—
Кальций	Ca	20	0,1	460	1878	6	37
Скандий	Sc	21	—	—	—	—	230
Титан	Ti	22	—	28	191	—	—
Ванадий	V	23	—	—	4	—	—
Хром	Cr	24	—	—	8	—	—
Марганец	Mn	25	—	56	37	—	—
Железо	Fe	26	1,4	18870	1858	—	—
Кобальт	Co	27	—	—	1	—	—
Никель	Ni	28	0,1	1400	3	—	—
Медь	Cu	29	—	—	1	—	—
Цинк	Zn	30	—	—	—	—	—
			99 999,5	99 998,1	99 999	99 994,4	99 999

Рис. 2. Распределение главных элементов сильно колеблется в зависимости от природы образца. Здесь указано относительное содержание первых тридцати элементов периодической системы (выраженное числом атомов данного элемента на 100 000 атомов) для всей Вселенной, для Земли в целом, земной коры, морской воды и человеческого тела. Прочерк означает, что на 100 000 атомов приходится менее 0,1 атома данного элемента. Из данных видно, что Земля по своему составу очень резко отличается от Вселенной в целом. Состав человеческого тела типичен для всех живых организмов. Известно, что для жизни необходимо 24 элемента. Из них 20 отмечены здесь цветными полосами. Кроме этих двадцати требуются еще: селен (ат. н. 34), молибден (ат. н. 42), олово (ат. н. 50) и йод (ат. н. 53).

миака и воды. Небольшие внутренние планеты — Меркурий, Венера, Земля и Марс — богаче тяжелыми элементами и содержат сравнительно мало таких газов, как гелий и неон; гравитационное поле небольших планет оказалось, очевидно, слишком слабым, чтобы удержать эти газы, и они улетучились.

Сочетание слабой гравитации с высокой температурой привело к тому, что большая часть летучих веществ была утрачена Землей и вскоре после образования планеты перекечевала в межпланетное пространство.

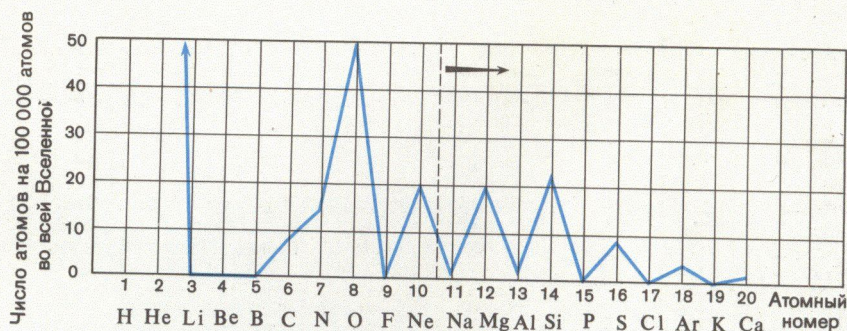


Рис. 3. График, показывающий относительное обилие элементов во Вселенной, свидетельствует о преобладании элементов с четными атомными номерами, т. е. с четным числом протонов в ядре. Объясняется это тем, что при синтезе более тяжелых элементов в недрах звезд (по крайней мере элементов с атомным номером не выше, чем у железа) «строительными блоками» служат ядра гелия. Бериллий встречается редко, потому что условия благоприятствуют слиянию трех ядер гелия с образованием углерода, а не двух (при котором образуется бериллий). Начиная от пунктирной линии в направлении, указанном стрелкой, масштаб по вертикальной шкале увеличен в 10 раз.



Рис. 4. Условные обозначения атомов на рисунках, иллюстрирующих эту статью. «Радикал» означает боковую цепь, которая при данной последовательности реакций не претерпевает изменений.

При этом сильно возросло относительное обилие кислорода, связанного в нелетучих минералах — силикатах. Значительная же часть азота была утрачена, поскольку нитриды не столь стабильны и легче улетучиваются. В целом можно сказать, что Земля состоит из железо-никелевого ядра и мантии, приближающейся по своему составу к минералу оливину (FeMgSiO_4). Углерода на нашей планете не более 0,034%.

С увеличением массы Земли за счет аккреции происходило выделение тепла. Вследствие этого процесса сформировались земное ядро, мантия и кора. Первоначально температура на поверхности планеты была, очевидно, слишком высока, так что вода не могла оставаться жидкой. Но после того как температура упала ниже точки кипения, водяные пары, выделяющиеся из недр Земли, например при извержении вулканов, должны были конденсироваться. Так возникли первобытные

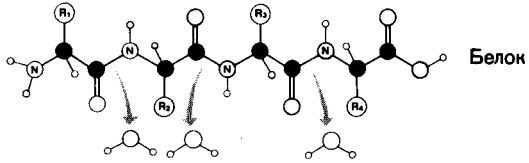
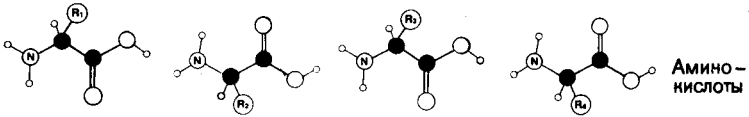
океаны. Высвобождение газов из магматических расплавов привело к появлению вторичной атмосферы. Она состояла из водяных паров (выделившейся гидратной воды минералов), метана (CH_4), двуокиси углерода (CO_2), окиси углерода (CO), образовавшейся при распаде карбидов металлов, аммиака (NH_3), азота (источник — нитриды) и сероводорода (H_2S ; источник — сульфиды). Именно эта вторичная атмосфера — не окислительная, а восстановительная — и дала, очевидно, начало жизни (рис. 4). Как отмечает Холдейн, кислород, присутствующий в настоящее время в атмосфере, представляет собой почти целиком продукт деятельности живых организмов, научившихся использовать солнечную энергию для того, чтобы расщеплять молекулы воды и связывать двуокись углерода с образованием глюкозы. В этом процессе в качестве побочного продукта и образуется кислород. Жизнь, появившаяся на Земле, изменила планету и уничтожила те условия, которые сделали возможным ее появление.

Какие же соединения могли синтезироваться в примитивной атмосфере и в океанах в качестве предшественников живого вещества? Очевидно, должны были появиться аминокислоты — для белков; сахара, фосфаты и органические основания — для нуклеиновых кислот; липиды — для мембран и, наконец, ряд других органических соединений специального назначения, таких, как флавины. Для того чтобы из мономеров-предшественников могли образоваться полимерные цепи белков и нуклеиновых кислот, в каждом звене цепи должна отщепиться одна молекула воды. Поэтому трудно представить себе, как могла происходить полимеризация в первобытном океане, т.е. в водной среде; ведь присутствие воды должно было, напротив, способствовать деполимеризации. Эту трудность нам еще предстоит обсудить. Однако сначала мы займемся вопросом о том, как могли возникнуть мономеры (рис. 5).

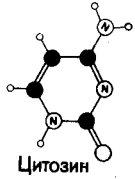
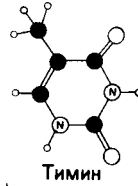
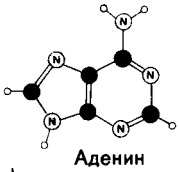
Именно об этом этапе, т.е. об образовании мономеров из газов, присутствовавших в примитивной атмосфере, известно больше всего, потому что эти реакции можно воспроизвести и изучить в лабораторных условиях. Миллер и Юри первые свои опыты ставили с искусственной атмосферой, состоявшей из водорода и полностью восстановленных форм углерода, азота и кислорода, т.е. из метана, аммиака и воды. Первоначально Миллер предполагал использовать ультрафиолетовые лучи, однако это оказалось затруднительным: колбы для таких опытов приходилось делать с окошками, а их никак не удавалось поддерживать чистыми, поскольку в колбах происходила полимеризация и накапливались органические вещества. По этой причине в первых своих экспериментах Миллер применил электрический искровой разряд, имитировавший молнию.

Разряды пропускали через циркулирующую смесь газов в течение недели и за ходом синтеза следили, отбирая для анализа пробы из колбы, в которой кипела вода. Результаты оказались неожиданными: среди синтезированных веществ обнаружили некоторые обычные аминокислоты и другие соединения, известные как компоненты живого вещества (рис. 6). С тех пор, однако, эти опыты многократно повторялись

Белки

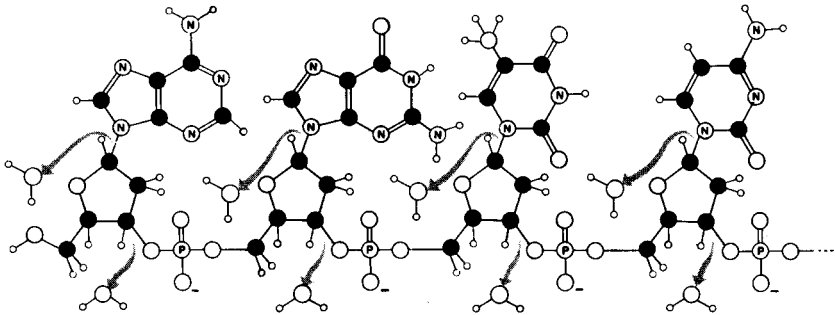
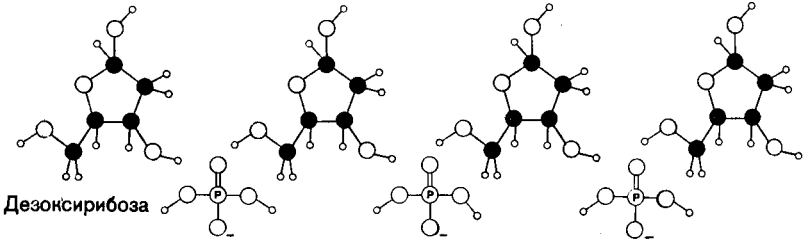


Нуклеиновые кислоты



Пурины

Пиримидины



(как самим Миллером, так и другими исследователями) с различными модификациями, например с заменой метана окисью или двуокисью углерода, с заменой аммиака азотом или искрового разряда ультрафиолетовым излучением (рис. 7). Среди продуктов синтеза обнаруживались многие природные аминокислоты, в том числе лейцин, изолейцин, серин, треонин, аспарагин, лизин, фенилаланин и тирозин. Опыты Миллера и Юри показали, что аминокислоты легко могли синтезироваться в примитивной атмосфере Земли.

Следует, впрочем, отметить два обстоятельства. В экспериментах, имитирующих условия примитивной атмосферы, действительно удавалось получить многие аминокислоты, содержащиеся в белках живых организмов, но в них было также получено немало родственных соединений, которые в белках никогда не встречаются. Так, в этих опытах синтезировались, например, три изомера аминокислоты с общей формулой $C_3H_7NO_2$: аланин, бета-аланин и саркозин, хотя в белки живых организмов включается, как известно, только аланин. Из трех других синтезированных изомеров — валина, изовалина и норвалина — в белках современных организмов обнаружен один только валин. Аминокислота с суммарной формулой $C_4H_9NO_2$ образовывалась под действием искрового разряда в виде смеси семи изомеров, но ни один из этих изомеров «не записан» в качестве компонента белка в универсальном генетическом коде земной жизни. Ясно, что выбор 20 аминокислот для генетического кода не был предопределен наличием данного набора аминокислот на первобытной Земле. Одна из чрезвычайно интересных побочных проблем в биохимических исследованиях, посвященных происхождению жизни, заключается именно в том, как был «выбран» действующий в настоящее время набор из 20 аминокислот. Быть может,

Рис. 5. Главные полимеры живого — белки и нуклеиновые кислоты. Белки выполняют структурную функцию и служат катализаторами, направляющими течение биохимических реакций. В нуклеиновых кислотах закодирована генетическая информация, т.е. инструкции по синтезу каждого содержащегося в организме белка. Скелет молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) состоит из чередующихся остатков дезоксирибозы (сахара) и фосфорной кислоты. К каждому остатку дезоксирибозы присоединено одно из четырех органических оснований: аденин (А), гуанин (Г), тимин (Т) или цитозин (Ц). Генетическая информация записана триплетами оснований (например, АТЦ, ГЦА или ГТА), представляющими 20 различных аминокислот, т.е. тех мономеров, из которых построены белковые полимеры. Таким образом, триплеты оснований в ДНК определяют последовательность аминокислот в белке. Боковые цепи, отличающие одну аминокислоту от другой, обозначены здесь как R_1 , R_2 , R_3 и т.д. При объединении аминокислот в полимеры образование каждой пептидной связи сопровождается отщеплением одной молекулы воды. Такой полимер называется полипептидом. Белки представляют собой полипептиды биологического происхождения. При образовании нуклеиновокислотных цепей возникновение связи между каждыми двумя ее звеньями также сопровождается отщеплением молекулы воды. В условиях первобытной Земли этот этап требовал особых условий.

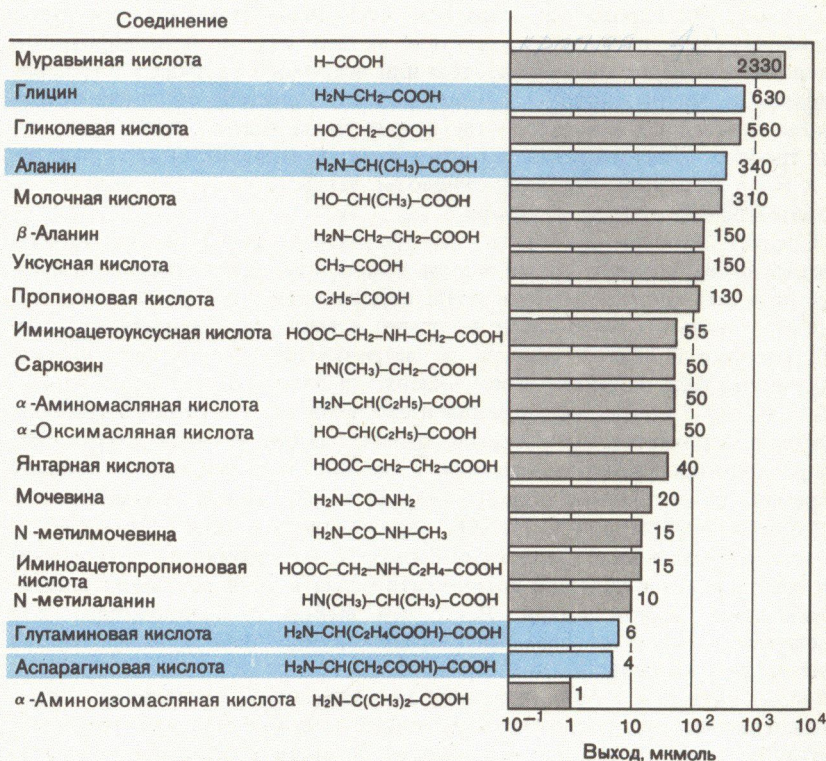


Рис. 6. Молекулы, характерные для живого вещества, синтезировались в ходе экспериментов, проведенных Миллером и Юри. Перечисленные здесь соединения образовались в одном из таких экспериментов при многократном пропускании искровых разрядов через газовую смесь, содержащую водород, метан, аммиак и пары воды. В исходной смеси присутствовало 710 мг, или 59 000 мкмоль, углерода в форме метана. Около 15% этого количества углерода включилось в указанные соединения. Значительно больше углерода попало в смолистый осадок, не поддающийся анализу. В данном эксперименте образовались четыре аминокислоты из числа тех, которые входят в состав белков (показаны голубым). Структурные формулы перечисленных здесь соединений приведены на рис. 23.

существовали и другие генетические коды, определявшие иные наборы аминокислот, но соответствующие им эволюционные линии оборвались, не оставив следа, не выдержав конкуренции с другими линиями, которым удалось выжить? Есть основания думать, что это именно так и было.

Другая оговорка связана с тем, что в лабораторных экспериментах, имитирующих предбиологические реакции, образуются в равных количествах обе формы оптически активных молекул, т.е. молекулы, спо-



Рис. 7. Источники энергии для химических синтезов в примитивной атмосфере Земли были весьма разнообразными. Более 98% солнечного излучения приходится на те области спектра, в которых энергия фотонов недостаточна для того, чтобы вызвать образование или разрыв химических связей. Только ультрафиолетовые лучи с длиной волны < 200 нм (что составляет менее 1,2% всего ультрафиолетового излучения) могли бы, очевидно, с высокой эффективностью запускать химические реакции. Энергия электрических разрядов оценена в 168 кДж на 1 м² земной поверхности в год, исходя из современных погодных условий; возможно, что на первобытной Земле она достигала более высокого уровня.

способные вращать плоскость поляризации света в противоположных направлениях, поскольку они имеют разные (зеркально-противоположные) конфигурации. Конфигурации эти принято обозначать буквами D или L (от лат. dextro — правый и levo — левый). У всех современных живых организмов встречаются только L-аминокислоты (если не учитывать некоторые специальные приспособления, такие, как оболочки бактерий и биохимические защитные механизмы). Такое предпочтение одного оптического изомера пытались объяснить разными способами. Указывалось, в частности, на асимметрию кристаллической структуры минералов, поверхность которых могла играть роль катализатора, и на естественную поляризацию космических лучей, а также кориолисовых сил (возникающих вследствие вращения Земли и различающихся в южном и северном полушариях). Представляется вероятным, что первоначальный отбор L-изомеров был делом случая. Мы знаем, например, что

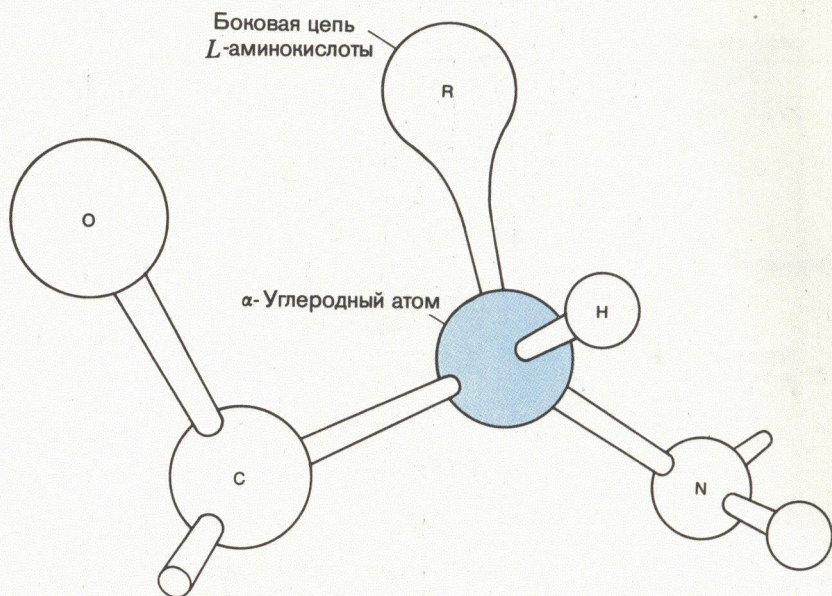


Рис. 8. Stereoisomers — это молекулы, представленные в двух конфигурациях, из которых одна является зеркальным отображением другой. Stereoisomers органических молекул возникают, когда в молекуле имеется атом углерода, соединенный с четырьмя разными атомами или группами атомов. Такой углеродный атом называют асимметрическим. α -Углерод аминокислоты (показан синим) асимметричен. Аминокислота, у которой боковая цепь (R) располагается слева от воображаемого мостика, связывающего карбонильную группу (CO) с α -углеродом и с атомом азота (N), принадлежит к L-ряду. У D-аминокислоты боковая цепь R обращена вправо. В живых организмах белки синтезируются только из L-аминокислот.

при ферментативном катализе субстрат должен присоединиться к поверхности фермента и что катализ протекает более эффективно, если фермент связывает лишь один из двух его оптических изомеров. Возможно, что некогда существовали какие-то примитивные формы жизни или предшественники живого, в состав которых входили как L-, так и D-аминокислоты, и что в то время шансы на преобладание одного из двух изомеров были еще равны.

Через какие этапы проходит синтез аминокислот, образующихся под действием искрового разряда или ультрафиолетовых лучей? Проследивая появление и исчезновение отдельных промежуточных продуктов синтеза (длившееся неделями), Миллер и Юри убедились, что концентрация аммиака неуклонно снижалась, а азот аммиака обнаруживался прежде всего в цианистом водороде (HCN) и цианогене (C_2N_2). Это

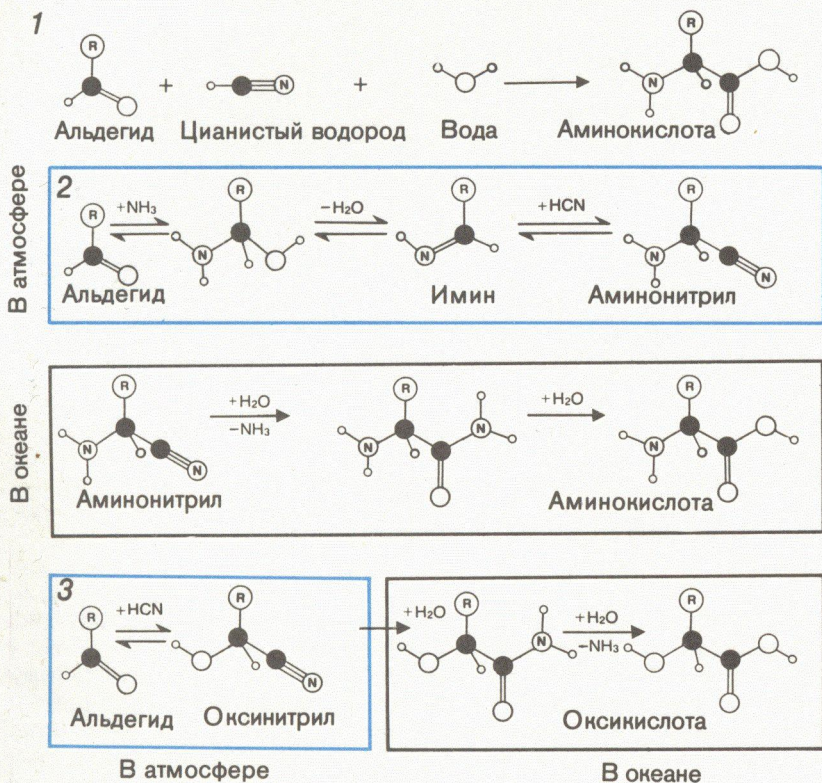


Рис. 9. Исходными веществами для синтеза аминокислот в опытах, имитировавших условия первобытной Земли, служили альдегиды, цианистый водород (HCN) и вода (1). Боковая цепь альдегида (R) включается при таком синтезе в качестве боковой цепи в молекулу аминокислоты. Реакция, по-видимому, идет через те же стадии, что и известная химикам-органикам реакция Штрекера (2). Первые три стадии (цветная рамка), связанные с удалением воды, могли протекать в примитивной атмосфере. Если затем образовавшийся аминонитрил попадал в океан, то здесь процесс мог завершаться гидролизом. Оксикислоты, например молочная или гликолевая, содержащие дополнительную гидроксильную группу (ОН), также могут образовываться в реакции Штрекера (3).

и были наряду с альдегидами первые синтезированные соединения. Аминокислоты синтезировались позднее из цианистого водорода и альдегидов. Такой ход синтеза позволяет предположить, что аминокислоты образовывались из альдегидов путем, который хорошо известен химикам-органикам под названием реакции Штрекера (рис. 9, реакции 1, 2 и 3).

Сначала к альдегиду присоединяется аммиак и отщепляется молеку-

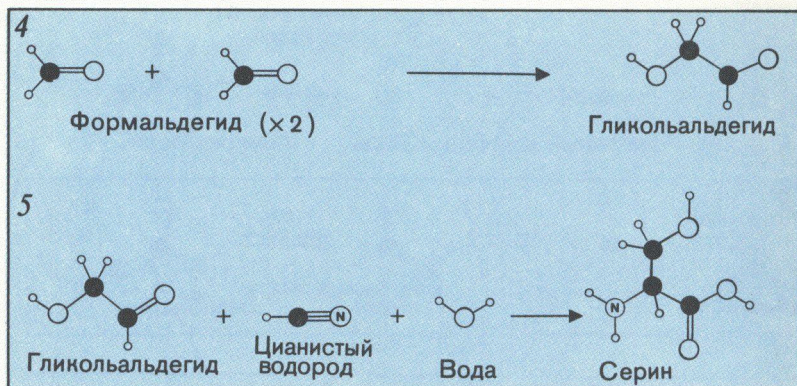


Рис. 10. Синтез аминокислоты серина в примитивной атмосфере, возможно, начинался с конденсации двух молекул формальдегида, приводящей к гликольальдегиду (4). В реакции Штрекера гликольальдегид мог превращаться в серин, у которого в боковой цепи имеется гидроксильная группа (5).

ла воды с образованием имина; имин, присоединяя цианистый водород, превращается в аминонитрил. Эти две стадии легко обратимы. Аминокислота образуется в результате необратимого гидролиза аминонитрила, при котором происходит присоединение двух молекул воды и отщепляется аммиак. На первобытной Земле аминонитрилы, вероятно, могли синтезироваться в атмосфере и, попав в океан, подвергаться здесь гидролизу. В лаборатории при синтезе по Штрекеру гидролиз проводят в кислой или щелочной среде, потому что в нейтральной он протекал бы слишком медленно. В условиях первобытной Земли этот гидролиз, вероятно, растягивался на десятки тысяч лет, поскольку в то время не было кислорода, способного разрушать аминонитрилы. При реакции Штрекера образуются также оксикислоты. Формальдегид (CH_2O) превращается в гликолевую кислоту ($\text{C}_2\text{H}_4\text{O}_3$) и аминокислоту глицин ($\text{C}_2\text{H}_5\text{NO}_2$), а из ацетальдегида ($\text{C}_2\text{H}_4\text{O}$) образуются молочная кислота ($\text{C}_3\text{H}_6\text{O}_3$) и аминокислота аланин ($\text{C}_3\text{H}_7\text{NO}_2$). Для синтеза некоторых более сложных аминокислот требуются альдегиды более сложного строения. Однако, например, серин ($\text{C}_3\text{H}_7\text{NO}_3$)—аминокислота, содержащая гидроксильную группу (ОН),—может образоваться в результате конденсации двух молекул формальдегида и последующей реакции Штрекера (рис. 10, реакции 4 и 5). Предложены и другие возможные механизмы синтеза почти для всех встречающихся в природе аминокислот.

Не следует думать, что единственными источниками энергии для предбиологических синтезов могли быть электрические разряды и ультра-

трафиолетовое излучение. Вероятно, имелись и другие источники, например распад радиоактивных элементов в поверхностных слоях скальных пород или ударные волны, порождаемые молниями и метеоритами. Разумеется, главным источником энергии на Земле служит Солнце, однако значительная часть солнечного излучения приходится на те области спектра (видимую и инфракрасную), в которой энергия фотонов недостаточна для того, чтобы вызвать разрыв или образование химических связей. Кроме того, большая часть ультрафиолетового излучения, вероятно, вообще неэффективна в смысле запуска химических синтезов, поскольку метан и прочие малые углеводородные молекулы, а также вода, окись и двуокись углерода поглощают только излучение с длиной волны < 200 нм, что составляет менее 1,2% всего ультрафиолетового излучения (около 1720 кДж из общего количества 143 000 кДж на 1 м^2 земной поверхности за 1 год). Из всех газов, предположительно присутствовавших в примитивной атмосфере Земли, только аммиак и сероводород обладают способностью поглощать лучи с большей длиной волны: аммиак до 220 нм, а сероводород до 240 нм. Очевидно, именно за счет этих двух газов и происходило накопление солнечной энергии в примитивной атмосфере.

Если погода на первобытной Земле не сильно отличалась от нынешней, то приток энергии за счет молний и коронных разрядов должен был составлять около 170 кДж на 1 м^2 земной поверхности за 1 год. За счет естественной радиоактивности поступало, очевидно, около 117 кДж (если экстраполировать современные данные на ранние периоды истории Земли). Ударные волны в атмосфере могли поставлять около 46 кДж, опять-таки при условии, что погода была примерно такой же, как в наше время. Солнечный ветер и вулканическая деятельность обеспечивали совместно около 14 кДж или немногим более, если тектоническая активность первобытной Земли была выше, чем сейчас. Из всех возможных источников энергии для предбиологических синтезов самыми важными были, очевидно, электрические разряды как по количеству поставляемой энергии, так и вследствие того, что эта энергия высвобождалась непосредственно над поверхностью океана и продукты синтеза могли сразу же растворяться в воде.

В качестве строительных блоков для синтеза белков необходимы 20 аминокислот. Для образования нуклеиновых кислот требуются два вида сахаров (рибоза для РНК и дезоксирибоза для ДНК), фосфаты и азотистые основания, принадлежащие к двум классам — пуринам и пиримидинам. Сахара могут образовываться в результате конденсации формальдегида. Этот процесс складывается из ряда этапов, но суммарная реакция проста: из пяти молекул формальдегида образуется одна молекула рибозы (рис. 11, реакция 6). Механизм этот не может быть принят безоговорочно. Приходится считаться с тем, что образующаяся рибоза неустойчива в водной среде и что экспериментальные условия недостаточно хорошо воспроизводят условия первобытной Земли. Однако ка-

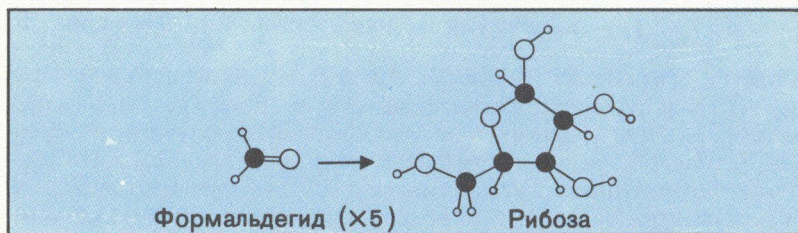


Рис. 11. Синтез сахара рибозы (компонента нуклеиновой кислоты) может осуществляться в результате многостадийной реакции, при которой пять молекул формальдегида, соединяясь, образуют одну молекулу рибозы.

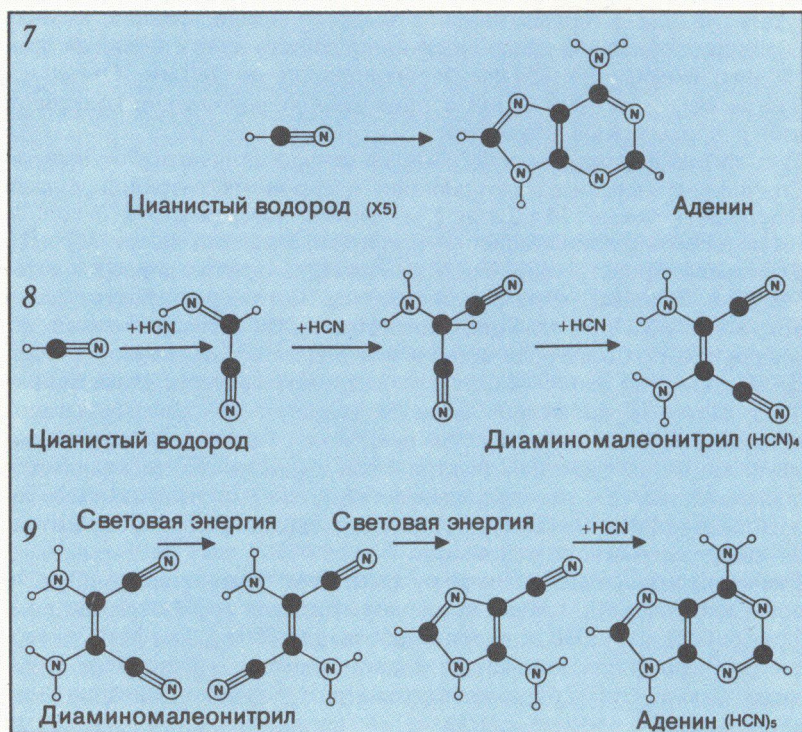


Рис. 12. Аденин, пентамер цианистого водорода (7), синтезируется легче трех других органических оснований, также играющих роль букв в молекуле ДНК. По всей вероятности, четыре молекулы цианистого водорода, соединяясь, образуют тетрамер диаминомалеонитрил (8). В результате перестройки молекулы тетрамера замыкается одно пятичленное кольцо. После добавления пятой молекулы цианистого водорода замыкается второе кольцо (9).

кая-то аналогичная реакция, очевидно, могла поставлять необходимую рибозу.

Среди органических оснований легче всех прочих синтезируется аденин, относящийся к классу пуринов. Молекула аденина представляет собой не что иное, как пентамер цианистого водорода: из пяти молекул HCN образуется одна молекула $C_5H_5N_5$. Представляется вероятным, что первоначально из четырех молекул цианистого водорода возникает его тетрамер, диаминомалеонитрил. Это соединение является важным промежуточным продуктом во многих реакциях, ведущих к синтезу оснований. Под действием света может происходить перестройка молекулы диаминомалеонитрила и присоединение еще одной молекулы цианистого водорода, в результате чего образуется аденин (рис. 12, реакции 7, 8 и 9). Этот синтез протекает в условиях, которые, как можно предполагать, были свойственны первобытной Земле. Другой входящий в нуклеиновые кислоты пурин — гуанин — может образоваться из диамино-малеонитрила в результате гидролиза с участием цианогена. Были также выдвинуты гипотезы о возможных механизмах синтеза пиримидинов (тимина, урацила и цитозина), правда менее убедительные.

В результате присоединения аденина к рибозе образуется нуклеозид аденозин. Из него в свою очередь — после присоединения к молекуле «хвоста», состоящего из трех фосфатных групп, — образуется аденозинтрифосфат (АТФ), играющий роль «разменной монеты» в реакциях энергетического обмена у всех живых существ (рис. 13, реакция 10). Примечательно, что для соединения с трифосфатом был выбран именно аденозин, а не какой-нибудь другой нуклеозид — гуанозин, цитидин или уридин. Нет никаких явных указаний на то, что АТФ приспособлен для хранения энергии лучше, чем ГТФ, ЦТФ или УТФ. Возможно, что аденин присутствовал в первичном холдейновском бульоне в более высокой концентрации, поскольку синтез его относительно прост. Использование АТФ в таком случае тоже не более чем случайность — свидетельство того, как в свое время выпали кости в космической игре.

Итак, нетрудно представить себе, каким образом на первобытной Земле появились основания и сахара для построения нуклеиновых кислот. Однако неожиданное затруднение подстерегает нас, когда мы пытаемся понять, почему основания и сахара соединены в нуклеозидах именно данным способом, т.е. так, как соединены рибоза и аденин в молекуле аденозина (рис. 12, реакция 11).

Дело в том, что в молекуле рибозы имеются четыре гидроксильные группы и аденин мог бы, очевидно, присоединиться к любой из них. Кроме того, три из этих четырех гидроксиллов находятся при «асимметрических» атомах углерода (1', 2' и 3'), так что в этих трех случаях присоединение могло бы привести к двум различным конфигурациям: α и β . Никому еще до сих пор не удалось предложить метод, обеспечивающий хороший выход β -1'-конфигурации, а между тем именно β -1'-связь между аденином и рибозой неизменно обнаруживается во всех образцах ДНК и РНК.

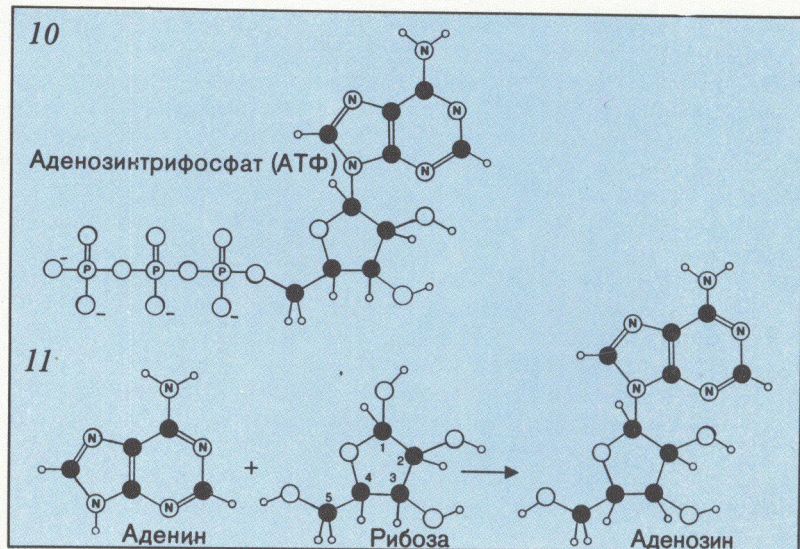


Рис. 13. Аденозинтрифосфат (АТФ), главный посредник в процессах накопления и обмена энергии у всех живых существ, образуется из аденина, рибозы и трифосфатного «хвоста» (10). Проблема небιологического синтеза аденозина представляетcя особенно трудной, поскольку аденин мог бы, очевидно, присоединяться к любому из четырех атомов рибозы (1', 2', 3' и 5'), несущих гидроксильную группу (11). Кроме того, три из этих четырех атомов углерода (1', 2' и 3') асимметричны, так что в результате присоединения к любому из них могли бы возникнуть α - и β -формы молекулы. У современных организмов аденин и рибоза соединены β -1'-связью.

Однако, несмотря на все эти оговорки, наши знания о химических механизмах, которые на первобытной Земле могли бы приводить к синтезу аминокислот, оснований, сахаров и прочих мономеров живого, представляются довольно внушительными. Хотя мы еще и не можем дать окончательных ответов, мы уже в состоянии сформулировать проблемы, которые, очевидно, относятся к разряду химических проблем и, по всей вероятности, поддаются разрешению при достаточно упорном исследовании. Проблема синтеза мономеров не включает в себе каких-либо фундаментальных трудностей или трудностей философского порядка. Как мы сейчас увидим, примерно то же самое можно сказать и о синтезе биологических полимеров (рис. 14—16).

Для того чтобы понять, каким образом эти полимеры могли синтезироваться на первобытной Земле, нужно прежде всего уяснить себе, как могли протекать в океане реакции, требующие одновременно притока энергии и отщепления воды. При построении цепи полимера присоединение каждого нового звена сопровождается отщеплением элементов воды от соединяющихся концов (рис. 14, реакция 12). Поскольку такого

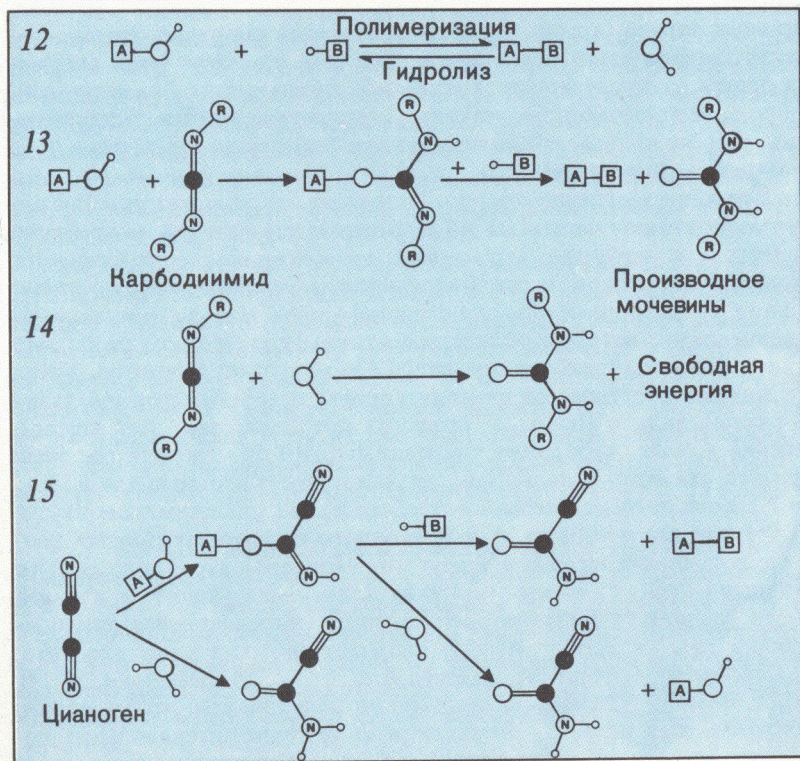


Рис. 14. При образовании и удлинении полимерной цепи должно происходить отщепление элементов воды от концов двух соединяющихся субъединиц. Здесь эти субъединицы (ими могут быть мономеры или полимеры) обозначены как А и В (12). В присутствии воды равновесие реакции сдвинуто влево, в сторону разделения субъединиц. Чтобы сдвинуть равновесие вправо, требуется не только удаление воды, но еще и приток энергии. На первобытной Земле такие реакции полимеризации могли происходить с участием сопрягающих агентов, например карбодимида (13). Присоединение воды к карбодимиду сопровождается высвобождением свободной энергии, необходимой для реакции (14). Полимеризация, однако, может прерываться в присутствии воды (15). В данном примере сопрягающим агентом является цианоген. На любой стадии термодинамически более выгодны реакции с водой.

рода реакции обратимы, избыток воды должен сдвигать равновесие влево, т.е. в сторону гидролиза, а не в сторону полимеризации. Кроме того, при сравнимых концентрациях всех реагентов и продуктов гидролиз должен сопровождаться высвобождением свободной энергии и, следовательно, должен быть спонтанным, тогда как интересующая нас реакция полимеризации будет требовать свободной энергии, т.е. вправо

реакцию что-то должно «толкать». Есть два способа сдвинуть равновесие реакции вправо (в сторону полимеризации); для этого нужно либо повысить концентрации реагентов и добиться удаления воды (являющейся одним из продуктов реакции), либо обеспечить сопряжение данного процесса с какой-либо реакцией, сопровождающейся выделением энергии, что позволит вести полимеризацию вплоть до завершения. Обе эти возможности исследуются.

У современных организмов роль источника энергии для реакций полимеризации играют молекулы АТФ. Сопряжение реакций, потребляющих энергию, с реакциями, служащими ее источником, осуществляется при помощи ферментов. В предбиологических условиях, когда ферментов еще не существовало, обе эти функции могли выполняться какими-то соединениями, которые обладали большим количеством свободной энергии и непосредственно сопрягались с молекулами реагентов. Химикам-органикам подобные соединения хорошо известны. Это так называемые сопрягающие агенты. У типичных представителей этой группы, соединений класса карбодимидов, один из атомов углерода соединен высокоэнергетическими двойными связями с двумя атомами азота ($N = C = N$). Если последовательно воздействовать карбодимидом на два мономера или два полимера, А и В, у одного из которых имеется концевая гидроксильная группа, а у другого — концевой атом водорода, то карбодимид отнимет от них молекулу воды и два мономера или два полимера соединятся конец-в-конец. Энергии, выделяющейся при присоединении воды к карбодимиду, оказывается достаточно для того, чтобы обеспечить соединение молекул А и В (рис. 14, реакции 13 и 14).

Карбодимиды упомянуты здесь лишь для примера, чтобы проиллюстрировать сам принцип сопряжения. В качестве потенциальных сопрягающих агентов в экспериментах по изучению предбиологического синтеза могут, очевидно, выступать такие соединения, как цианоген ($N \equiv C - C \equiv N$), цианамид ($N \equiv C - NH_2$), цианоацетилен ($N \equiv C - C \equiv C - H$) и диаминоmaleонитрил. Во всех этих соединениях углерод связан с атомами азота высокоэнергетическими тройными связями. Цианоацетилен получают, пропуская электрический разряд через смесь, содержащую цианистый водород; цианоген образуется из цианистого водорода под действием электрических разрядов или ультрафиолетового излучения; энергия электрической искры или фотонов запасается при этом в виде свободной химической энергии тройных связей образующегося продукта. Позднее она, высвобождаясь, используется в реакциях сопряжения. Именно таким косвенным путем могла, очевидно, использоваться в процессах предбиологической полимеризации энергия молний или ультрафиолетового излучения, подобно тому как в наше время организмы, питающиеся растительной пищей, косвенно зависят от энергии Солнца.

Одна из главных проблем при рассмотрении возможных механизмов сопряжения в предбиологических условиях сводится к тому, чтобы

объяснить, что же собственно мешало сопрягающим агентам непосредственно соединяться с водой (имевшейся в избытке), т.е. что препятствовало «короткому замыканию» интересующей нас реакции полимеризации. В лаборатории реакции сопряжения с участием карбодимидов проводят в неводных растворителях, но, разумеется, такая модель непригодна для первобытной Земли. Ясно, что если бы, например, в условиях первобытной Земли роль сопрягающего агента играл цианоген, то вода могла бы прервать реакцию полимеризации либо на первой, либо на второй стадии (рис. 14, реакция 15).

Указывалось, что предбиологические реакции сопряжения могли, вероятно, идти и в водной среде, если молекулы, подвергавшиеся полимеризации, предварительно присоединяли отрицательно заряженные ионы, например фосфат-ион (HPO_4^{2-}). Органические фосфаты способны весьма успешно конкурировать с водой за богатые энергией связи сопрягающих агентов. Реакция конденсации фосфатов с успехом применяется для получения дипептидов из аминокислот или аденозинмонофосфата из аденозина и фосфата, а также для построения рибозофосфатного скелета нуклеиновых кислот и при получении полифосфатов из фосфат-ионов.

Этот неббиологический синтез полифосфатов — длинноцепочечных полимеров фосфата — мог сыграть большую роль в эволюции жизни. АТФ имеет столь важное значение для живых клеток в качестве носителя энергии именно потому, что при его гидролизе до аденозиндифосфата (АДФ) и неорганического фосфата высвобождается большое количество свободной энергии. Источником этой энергии частично служит отталкивание между отрицательно заряженными частями молекулы. Допустимо, что сравнимые большие количества энергии высвобождаются и при гидролизе полифосфатов до фосфата (рис. 15, реакции 16 и 17). АТФ с этой точки зрения может рассматриваться как низкомолекулярный полифосфат, снабженный адениновой «меткой», для того чтобы его могли узнавать ферменты. В цитоплазме некоторых современных бактерий имеются полифосфатные гранулы, в которых запасена необходимая клеткам энергия. Быть может, именно полифосфаты, образовавшиеся под действием конденсирующих агентов, послужили тем первым источником энергии, который живые организмы или их непосредственные предшественники научились улавливать и сохранять.

Самым универсальным и, вероятно, древнейшим механизмом извлечения энергии у современных живых существ является гликолиз, называемый также анаэробным брожением. При гликолизе происходит разрушение глюкозы или родственных ей молекул и высвобождающаяся энергия запасается в форме «меченого полифосфата», т.е. в форме АТФ. Гликолитический путь мог, видимо, возникнуть лишь при нехватке природных полифосфатов, иными словами, в том случае, когда уровень образования полифосфатов путем конденсации не мог уже более удовлетворять энергетические потребности растущей популяции примитивных организмов. Если сопрягающие агенты синтезировались, потре-

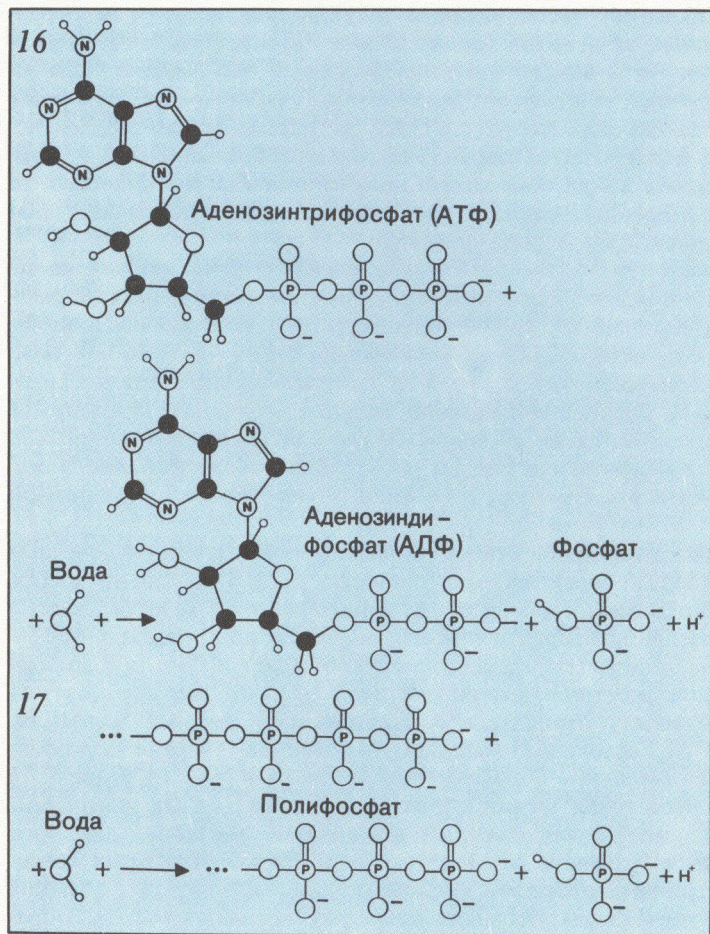


Рис. 15. В АТФ может эффективно запасаться свободная энергия, потому что большие количества энергии высвобождаются, когда АТФ в результате гидролиза распадается на АДФ и фосфат-ион (16). Источником этой энергии служит частично отталкивание между двумя отрицательно заряженными фосфатными группами в молекуле АТФ, которое ослабевает, когда одна из связей между этими группами разрывается. По той же причине энергия может запасаться и в полифосфатной цепи (17). Для первых организмов источником энергии служили, возможно, абиогенные полифосфаты.

бля энергию ультрафиолетового излучения или электрических разрядов, если эти сопрягающие агенты осуществляли синтез полифосфатов и если именно гидролиз полифосфатов служил источником энергии для

примитивных форм жизни, то тогда мы вправе сказать, что первые организмы на Земле существовали за счет энергии молний и ультрафиолетового излучения, которую они получали, так сказать, из третьих рук.

Трудность проблемы, связанной с необходимостью исключить конкуренцию со стороны молекул воды в реакции сопряжения, заставила биохимиков искать механизмы, которые могли бы уменьшать количество воды в непосредственной близости от полимеризующихся соединений. Естественно напрашивается мысль об испарении. Можно представить себе, что у берегов первобытного океана при нагревании воды солнцем какая-то часть холоднейшего бульона должна была в результате испарения концентрироваться. Еще эффективнее такой процесс мог бы идти в каком-нибудь водоеме с пресной водой, так как здесь испарение воды не сопровождалось бы кристаллизацией соли. Предположение это, однако, наталкивается на одно препятствие. Дело в том, что некоторые важные предшественники биомолекул, в частности цианистый водород, цианоген, формальдегид, ацетальдегид и аммиак, сами летучи, так что влияние испарения в смысле концентрирования мономеров для полимеризации было, возможно, более эффективным, чем его влияние на синтез самих мономеров.

По-видимому, более привлекательным представляется другой возможный механизм концентрирования предбиологических соединений, впервые отмеченный Берналом, а именно адсорбция молекул на поверхности широко распространенных минералов. Известно, что слюды и глины образуют упакованные стопкой силикатные пластины, удерживаемые вместе положительно заряженными ионами. Между пластинами располагаются слои воды. Благодаря этим водным слоям обе стороны пластин оказываются доступными для молекул, диффундирующих в толщу глин, что безмерно увеличивает общую адсорбирующую поверхность. В каолиновых глинах силикатные пластины отделены одна от другой промежутком всего в 0,71 нм, а это значит, что в 1 см³ такой глины общая адсорбирующая поверхность равна приблизительно 2800 м² (примерно две трети поверхности футбольного поля!). Кроме того, сами силикатные пластины заряжены отрицательно, поэтому ионы алюминия, несущие тройной положительный заряд, связываются с ними. Скопления положительных и отрицательных зарядов не только способствуют связыванию заряженных молекул с пластинами, но могут также выступать и в качестве примитивных каталитических центров для определенных реакций.

Арон Качальский из Вейцмановского института в Израиле показал, что аденилаты аминокислот в присутствии минералов группы монтмориллонита полимеризуются с образованием белковоподобных полипептидных цепей. Эти аденилаты представляют собой сложные эфиры аминокислот и аденозинмонофосфата. Поскольку они богаты энергией и содержат фосфат-ионы, они способны эффективно полимеризоваться даже в водной среде (рис. 16, реакция 18). Из аденилатов, адсорбированных глинами, строятся полипептидные цепи, содержащие 50 и более

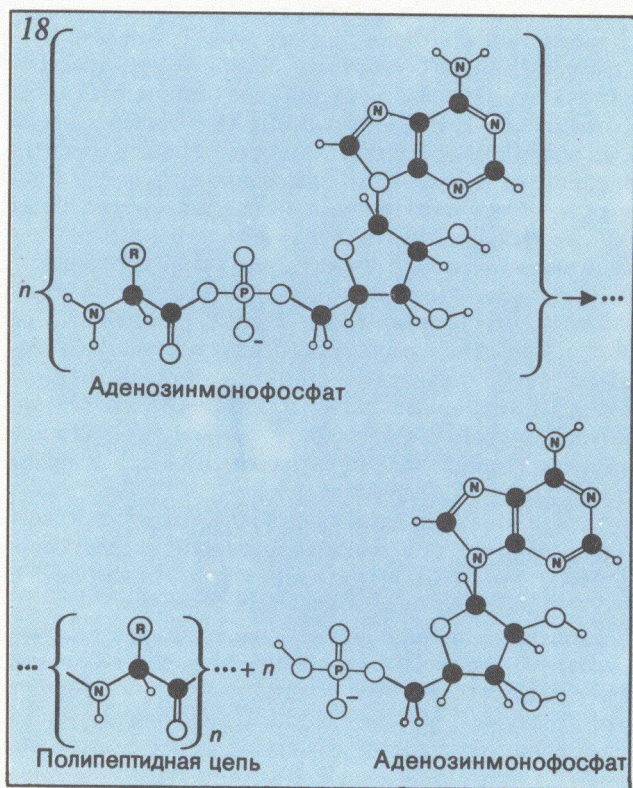


Рис. 16. Образование полипептидных цепей может происходить, как это было показано, на поверхности глинистых частиц. В типичном опыте такого рода минералы из группы монтмориллонита катализировали образование полипептидов из аденилатов аминокислот (сложных эфиров, образующихся в результате реакции аминокислоты с аденозинмонофосфатом). Энергия, высвобождаемая фосфатонами, обеспечивает образование полимера в присутствии воды.

аминокислот, причем эффективность включения достигает почти 100%. У всех живых организмов аденилаты аминокислот играют роль предшественников в белковом синтезе. Заманчиво поэтому предположить, что полимеризация тех же предшественников на поверхности глин явилась одним из ранних этапов в эволюции биологического белкового синтеза. Образовавшиеся полимеры могли, очевидно, десорбироваться, попадать в раствор и на протяжении нескольких геологических эр накапливаться в нем для дальнейших реакций.

Можно представить себе и еще два способа концентрирования и полимеризации предбиологических веществ, а именно вымораживание

и высушивание при нагревании. Миллер и Оргель указывают, что концентрация растворов повышается при вымораживании из них воды (в виде кристаллов льда). Это явление многим хорошо знакомо: таким способом из крепкого сидра получают яблочное бренди. В предбиологическую эпоху на Земле в результате такого вымораживания воды мог, вероятно, из первоначально разбавленного раствора цианистого водорода образоваться в конце концов 75%-ный (по весу) раствор, замерзающий при -21°C .

Сидней У. Фокс из университета в Майами использовал иные условия — другой конец температурной шкалы. Работая с сухими смесями чистых аминокислот, он наблюдал при 130°C спонтанную полимеризацию, завершавшуюся через несколько часов образованием «термальных протеиноидов» (так он назвал эти продукты). В присутствии полифосфатов аналогичные результаты удавалось получать нагреванием смеси аминокислот примерно в течение суток всего лишь до 60° . Если в смеси преобладали кислые или щелочные аминокислоты с заряженными боковыми цепями, то протеиноиды, полученные методом Фокса, содержали до 200 и более аминокислот. Почти все пептидные связи были при этом обычными, но обнаруживалось и небольшое количество «неправильных» связей с участием боковых цепей. Ничего удивительного в этом нет. Трудно было бы ожидать от предбиологического полимера той же степени совершенства, какой обладают продукты метаболизма живых существ. Фокс полагает, что образовавшиеся в океане аминокислоты, попав на конусы вулканического пепла, должны были здесь подвергаться высушиванию, а затем (в результате нагревания) полимеризоваться. Продукты полимеризации — протеиноиды — вновь смывало водой в океан, где они могли вступать в другие предбиологические реакции.

Проблема образования «правильных» связей при небиологической полимеризации для нуклеиновых кислот еще важнее, чем для белков. Как мы уже говорили, у каждой молекулы рибозы имеются четыре гидроксильные группы, к которым может присоединиться пурин или пиримидин и с которыми при полимеризации могут связываться фосфатные мостики. Если даже будет найден какой-нибудь надежный неферментативный метод получения нуклеотидов (основание + рибоза + фосфат) со всеми «правильными» связями, то и тогда останется еще решить проблему правильного связывания нуклеотидов в полимерную цепь нуклеиновой кислоты. Небиологическую полимеризацию нуклеотидов можно осуществить путем их нагревания приблизительно до 55°C в присутствии полифосфатов. Однако при этом связи чаще всего образуются между 5'-гидроксильной группой одного остатка сахара и 2'-гидроксильной группой другого, тогда как во всех современных образцах ДНК и РНК обнаруживаются 5',3'-связи. Очевидно, 5',3'-связь имеет какое-то существенное преимущество перед 5',2'-связью, в силу которого именно она и была выбрана в процессе эволюции для хранения генети-

ческой информации, хотя в химическом смысле условия для ее образования менее благоприятны.

Изучение молекулярных моделей показало, что двойную спираль ДНК со спаренными основаниями, вообще говоря, можно построить и на основе 5',2'-связей, однако она оказывается менее стабильной, чем при наличии 5',3'-структуры. Возможно поэтому, что генетическая информация, закодированная в 5',2'-спирали, была бы менее надежной. Один из способов избежать образования 5',2'-спирали заключается в удалении 2'-гидроксила. Именно этим и отличается РНК от ДНК. Из этих двух полимеров, выполняющих функцию носителей генетической информации, более примитивной, быть может, является ДНК. РНК появилась лишь после возникновения ферментов, которое сделало невозможным присоединение к 2'-гидроксильной группе.

Живые организмы, обитающие вместе с другими организмами в некоей среде, должны быть, естественно, отделены от нее какой-то поверхностью раздела, в противном случае среда их попросту размочет. Возникновение в растворе капель, обогащенных растворенным веществом (такие капли могли быть, очевидно, предшественниками живого), исследовали главным образом Опарин и Фокс со своими сотрудниками

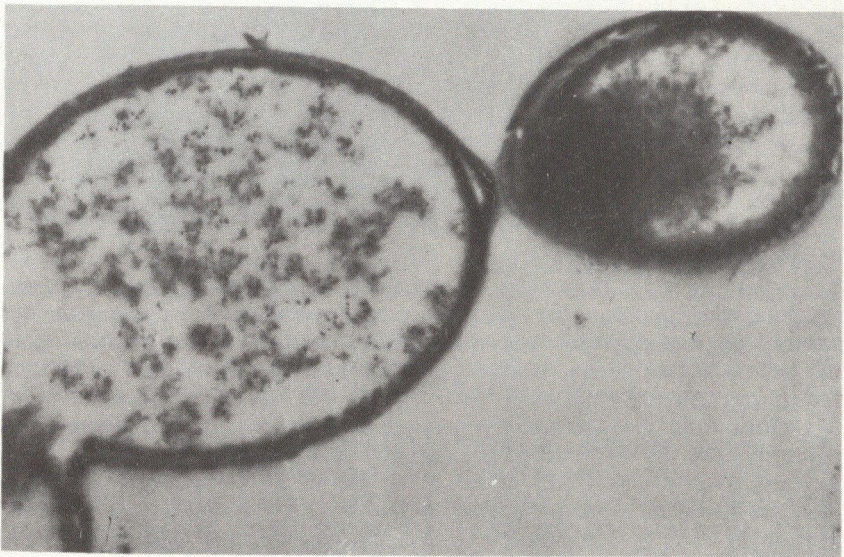


Рис. 17. Коацерваты, обогащенные полимером коллоидные капли, изучались в московской лаборатории А. И. Опарина в качестве возможной модели предбиологических образований. Здесь изображены коацерватные капли, образовавшиеся в водном растворе протамина и полиадениловой кислоты. Опарин нашел, что такие капли сохраняются дольше, если они оказываются способными осуществлять реакции полимеризации.

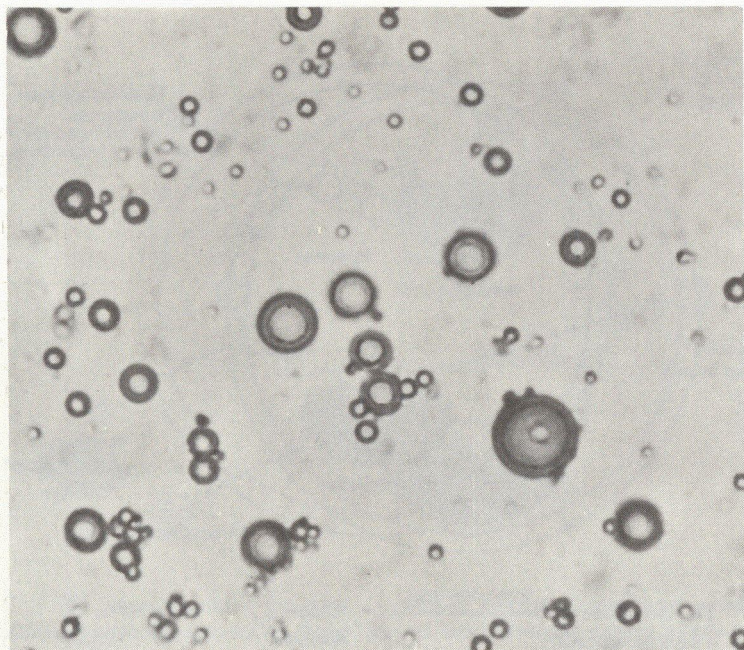


Рис. 18. Другой вид микросферических образований изучался Сиднеем У. Фоксом из университета в Майами. Такие микросферы образовывал «термальный протеиноид» — полимер, полученный путем умеренного нагревания сухих смесей аминокислот. При подходящих условиях термальный протеиноид образует микросферы диаметром в несколько микрометров. Они растут и через некоторое время начинают почковаться. По-видимому, у этих микросфер имеется двуслойная мембрана, напоминающая мембрану бактерий.

(рис. 17 и 18). Опарин на протяжении многих лет изучал способность водных растворов высокомолекулярных веществ спонтанно образовывать коацерваты — обогащенные полимером коллоидные капли, взвешенные в среде, богатой водой. Коацерваты возникают и в смесях полимеров. При этом возможны различные комбинации: белок с углеводом (гистон и гуммиарабик), белок с белком (гистон и альбумин) или белок с нуклеиновой кислотой (гистон или клупеин с ДНК или РНК). Поскольку полимеры, использованные в экспериментах Опарина, никак нельзя считать примитивными, эти коацерваты следует рассматривать не как «предков» живых клеток, а как аналогов тех неизвестных нам систем со сложным химическим поведением, которые могли возникнуть под действием естественных сил.

Диаметр коацерватных капель колеблется от 1 до 500 мкм. Многие из них, по-видимому, отделены от окружающей среды чем-то вроде мембраны — более плотным наружным слоем, который в первую оче-

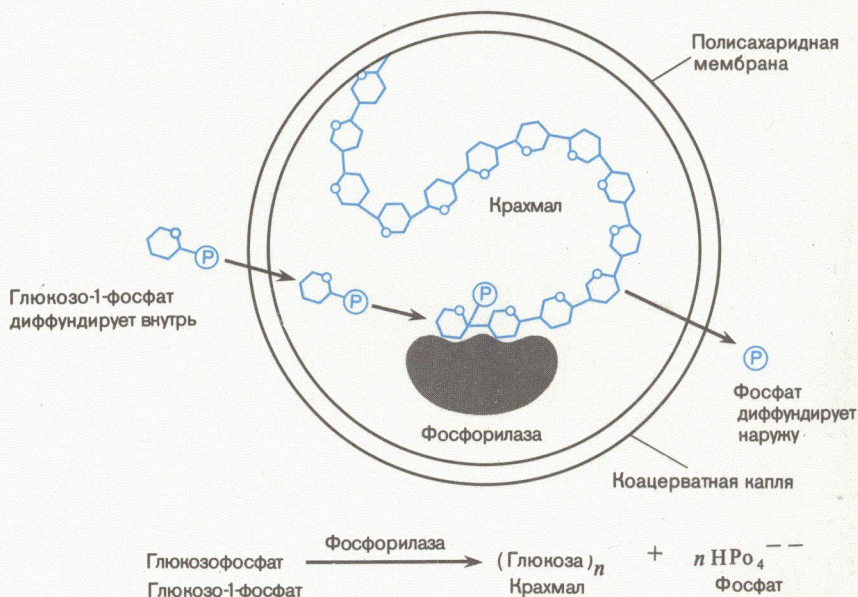


Рис. 19. Полимеризация внутри коацерватной капли приводит к утолщению мембраны и росту капли. Данная капля, состоящая из белка и полисахарида, содержит фермент фосфорилазу. Глюкозо-1-фосфат диффундирует в каплю, и здесь под действием фермента происходит полимеризация: глюкоза превращается в крахмал. Образовавшийся крахмал мигрирует к мембране, отлагается тут и тем самым увеличивает объем капли.

редь и служит границей между каплями и средой. Некоторые коацерватные системы нестабильны: уже через несколько минут капли оседают на дно и, сливаясь, образуют неводный слой. Опарин с сотрудниками пытались выявить условия, способные стабилизировать суспензии коацерватных капель на несколько часов или даже недель. Любопытно, что один из способов стабилизации заключается в том, чтобы вызвать в этих каплях своего рода примитивный метаболизм.

Коацерваты, как и любая другая двухфазная система, обладают одним важным свойством: соединения, у которых растворимость в двух данных фазах различна, концентрируются преимущественно либо в одной, либо в другой из них. Добавляя фермент фосфорилазу к раствору, содержавшему гистон и гуммиарабик, Опарин нашел, что фермент концентрируется в коацерватных каплях. Если к воде, окружающей коацерватные капли, добавить глюкозо-1-фосфат, то он диффундирует в капли и, полимеризуясь под действием фермента, превращается здесь в крахмал (рис. 19). Поскольку гуммиарабик и сам принадлежит

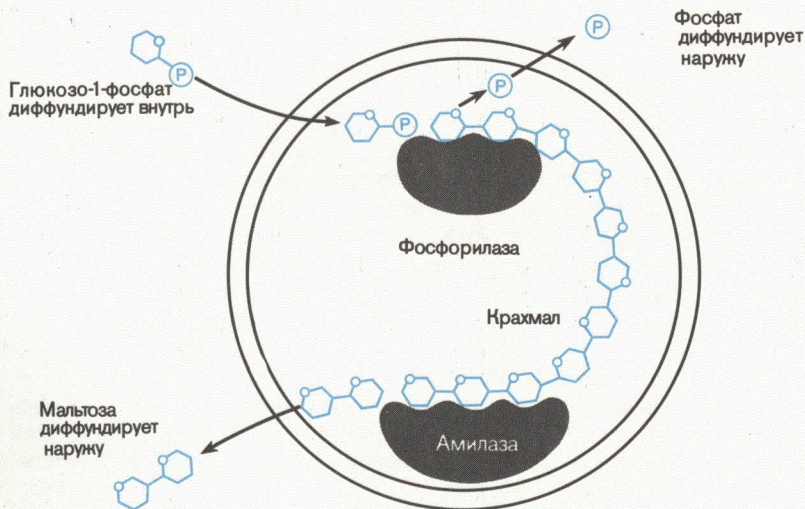


Рис. 20. Двухстадийная реакция протекает внутри белково-углеводной капли, содержащей два фермента. Фосфорилаза катализирует синтез крахмала из глюкозо-1-фосфата, а амилаза — распад крахмала до мальтозы. В этом случае капля не растет, потому что крахмал исчезает с той же скоростью, с какой он образуется. Мальтоза диффундирует обратно в окружающую среду.

к полимерам углеводной природы, образовавшийся крахмал увеличивает общую массу капли, так что капля растет. Необходимую для полимеризации энергию поставляет богатая энергией фосфатная связь глюкозо-1-фосфата. Отщепляющийся неорганический фосфат («отход» этого процесса) диффундирует из коацерватной капли в раствор.

Достигнув слишком больших размеров, коацерватные капли обычно сами распадаются на несколько дочерних капель. Однако те из них, в которые попали молекулы фосфорилазы, могут продолжать расти, хотя и медленно (потому что введенное количество фермента распределилось между многими каплями). Если бы капли каким-то путем могли создавать новые молекулы фосфорилазы (но в этом и заключается одна из главных трудностей!), то такие коацерваты могли бы служить примером самовоспроизводящихся протоорганизмов с одноэтапным энергетическим обменом. Они могли бы жить, расти и размножаться на весьма скудном рационе, состоящем из одного только глюкозо-1-фосфата.

При добавлении к коацерватной системе двух ферментов — фосфорилазы и амилазы — оба фермента концентрируются в коацерватных каплях и реакция идет в две стадии (рис. 20). Глюкозо-1-фосфат диффундирует внутрь капель и под действием фосфорилазы превращается в крахмал. После этого амилаза расщепляет образовавшийся крахмал

до мальтозы, которая представляет собой димер глюкозы. Мальтоза вместе с неорганическим фосфатом диффундирует обратно в раствор. Таким образом, коацерваты ведут себя как крошечные фабрики, вырабатывающие димер глюкозы — мальтозу — за счет энергии фосфатной связи глюкозо-1-фосфата.

Опарин сообщил также и о другой способной к росту системе — системе с коацерватными каплями из гистона и РНК. В такие капли вводят фермент РНК-полимеразу, а в окружающую их жидкость добавляют АДФ, играющий в этой системе роль «пищи». Проникнув в капли, АДФ встречает здесь РНК-полимеразу и под ее действием полимеризуется в полиадениловую кислоту. Энергия, необходимая для полимеризации, содержится в самом АДФ. Новосинтезированная полиадениловая кислота увеличивает общую массу РНК в коацерватах. Капли постепенно растут и со временем распадаются на дочерние капельки. В конечном итоге такие системы исчерпывают себя, потому что количество молекул фермента, необходимых для полимеризации АДФ, не увеличивается, тогда как общая масса коацерватных капель растет. Мы, однако, уже говорили о том, что нуклеиновые кислоты могут синтези-

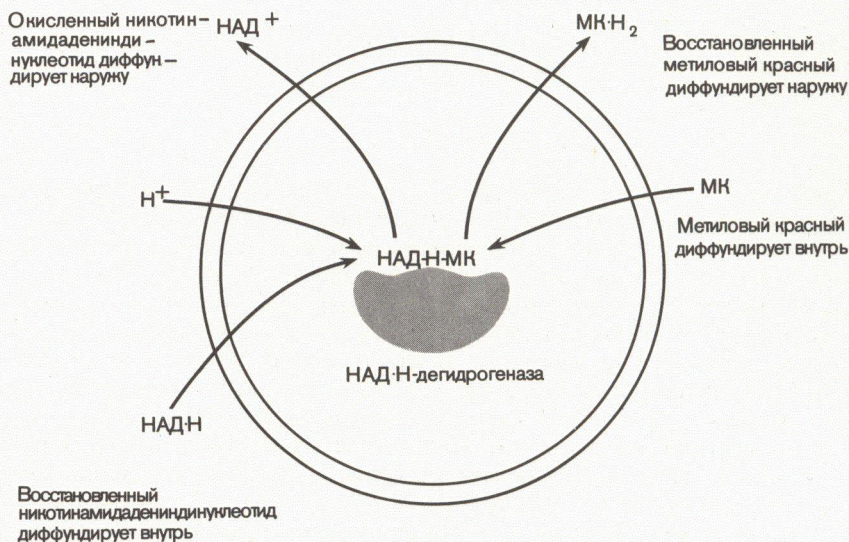


Рис. 21. Перенос электронов имитировался в эксперименте Опарина, в котором коацерватные капли содержали фермент НАД·Н-дегидрогеназу бактериального происхождения. В среду вводили краситель метиловой красный и никотинамидадениндинуклеотид в восстановленной форме (НАД·Н). Когда оба эти вещества проникали в каплю, фермент начинал катализировать перенос водорода от НАД·Н к метиловому красному (который при этом восстанавливался). Продукты реакции диффундировали из капли наружу.

роваться и неферментативным путем в присутствии некоторых малых богатых энергией молекул, например такого сопрягающего агента, как цианоген. По-видимому, если приготовить коацерватные капли из РНК и белка, а затем снабжать их достаточным количеством АДФ и какого-нибудь подходящего сопрягающего агента, то капли будут расти и размножаться до тех пор, пока они будут получать эти «питательные вещества».

Эксперименты с коацерватными каплями Опарин ставил также с целью имитировать процесс переноса электронов (рис. 21). В этих случаях капли содержали фермент никотинамидадениндинуклеотиддегидрогеназу бактериального происхождения. К среде добавляли восстановленный никотинамидадениндинуклеотид (НАД·Н) и краситель метиловый красный. Они диффундировали в капли, и здесь НАД·Н в активном центре фермента отдавал водород, который использовался для восстановления красителя. Восстановленный краситель и окисленный никотинамидадениндинуклеотид (НАД⁺) диффундировали из капель обратно в среду.

Аналогичная система с восстановлением красителя использовалась

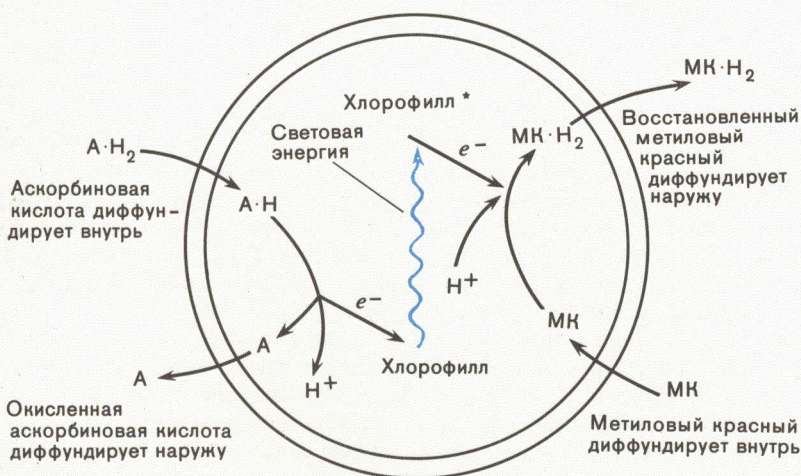


Рис. 22. Фотосинтез имитировался в другом эксперименте Опарина — с коацерватными каплями, содержащими хлорофилл. И в этом случае роль восстанавливаемого вещества играл краситель метиловый красный. Аскорбиновая кислота, диффундирующая в капли, не является достаточно сильным восстановителем и не может сама восстановить краситель. Однако если осветить капли, то возбужденные электроны из молекул хлорофилла будут восстанавливать метиловый красный, а замещать их в молекулах хлорофилла будут электроны, поступающие от аскорбиновой кислоты. Аскорбиновая кислота таким образом окисляется, после чего она диффундирует из капли в окружающую среду.

для имитации фотосинтеза (рис. 22). В капли при этом вводили хлорофилл, а к среде в качестве «питательных веществ» добавляли метиловый красный и аскорбиновую кислоту. Сама по себе аскорбиновая кислота недостаточно сильный восстановитель и не может восстановить метиловый красный. Однако если освещать капли, то возбужденные электроны молекул хлорофилла будут восстанавливать краситель, а замещать их в молекулах хлорофилла будут электроны, поставляемые аскорбиновой кислотой. Этот процесс, в котором аскорбиновая кислота восстанавливает метиловый красный при помощи энергии фотонов, напоминает восстановление НАДФ⁺ в НАДФ·Н при фотосинтезе у зеленых растений, осуществляемое молекулами воды также за счет световой энергии.

Фокс заинтересовался коацерватными каплями после того, как он получил свои «термальные протеиноиды». Они, как выяснилось, обладали удивительным свойством: при нагревании в концентрированном водном растворе до 130—180°С происходила спонтанная их агрегация с образованием микросфер диаметром 1—2 мкм. Хотя липиды в таких растворах отсутствовали, у многих микросфер появлялся уплотненный внешний слой, сходный с двойным липидным слоем клеточной мембраны. При подходящих условиях такие микросферы росли за счет протеиноида из раствора и почковались или делились точно так же, как это делает большинство бактерий.

В то время как Опарин включал катализаторы в свои системы, Фокс попробовал выяснить, не обладают ли каталитической активностью сами микросферы. Оказалось, что препараты микросфер катализируют расщепление глюкозы и могут функционировать как эстеразы и пероксидазы. В сущности было бы удивительным, если бы полипептидные цепи с положительными и отрицательными зарядами на боковых цепях не обнаруживали хоть какой-то общей кислотно-основной каталитической активности. Возможно, что ферменты, отличающиеся специфичностью действия, возникли в процессе эволюции именно из таких неупорядоченных полимеров благодаря постепенному совершенствованию расположения электронодонорных и электроноакцепторных боковых цепей в области активных центров, приспособленных как раз для того, чтобы благоприятствовать той или иной конкретной реакции.

В экспериментах Опарина и Фокса мы находим, конечно, лишь аналогию живого, но эти эксперименты будят мысль. Они показывают, в какой мере поведение, напоминающее жизненные процессы, коренится в физико-химических особенностях, и иллюстрируют идею выживания в результате химического отбора. Ясно, что это единственный вид естественного отбора и эволюции, который мог существовать до появления молекул, играющих роль носителей информации, а вместе с ними и генетического отбора. Из таких экспериментов вытекает, что образование коацерватных суспензий или микросфер типично для полимеров в растворе, что подобные системы неодинаково стабильны и что их шансы на «выживание» повышаются, если сами они обладают способностью

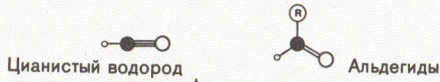
катализировать какие-либо простые реакции, в результате которых увеличивается их масса или возрастает прочность барьера, отделяющего их от внешней среды.

Можно представить себе, что до появления живых клеток первобытный океан буквально кишел такими «каплями», обладавшими своим особым химизмом. Капли существовали какой-то срок, а затем снова распались. Те из них, в которых случайно оказывались катализаторы, способные стимулировать «полезные» процессы полимеризации, должны были существовать дольше; продолжительность выживания, видимо, находилась в прямой зависимости от сложности и эффективности их «метаболизма». На протяжении долгих геологических эр действовал, по-видимому, мощный химический отбор, сохранявший те типы капель, которые были способны извлекать из окружающей среды энергию и вещество и включать их в соединения, обеспечивавшие выживание не только самих этих капель, но и тех дочерних капель, на которые они распались, когда становились чересчур большими. Это еще не жизнь, но что-то уже близкое к ней. Недостаёт лишь упорядоченного механизма, гарантирующего, что все дочерние капли получают катализаторы, необходимые для всех реакций, от которых зависит их выживание. Такая характеристика есть не что иное, как прагматическое определение генетического аппарата, о котором и пойдет теперь речь.

Эволюция генетического аппарата — это тот этап эволюции, для которого лабораторных моделей не найдено, поэтому рассуждать о ней можно бесконечно, не смущаясь никакими неудобными фактами. Сложный генетический аппарат современных организмов настолько универсален, что почти нет способа представить себе, как он мог выглядеть в своих наиболее примитивных формах.

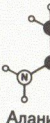
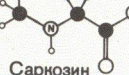
Около 30 лет назад Норман Х. Горовиц из Калифорнийского технологического института высказал плодотворную мысль: он предположил, что метаболические системы эволюционировали, так сказать, задом наперед. Если в наше время какая-нибудь метаболическая последовательность ведет, например, от вещества А к веществу Б и далее к веществам В, Г и Д, то можно думать, что в самом начале возникла потребность в веществе Д и самой древней реакцией была реакция получения Д из Г, а Г было «сырьем», запас которого имелся в окружающей среде. Лишь после того, как этот запас начал иссякать, возникло давление отбора в пользу способности получать Д из другого сырья, т. е. из В. Затем недостаток В породил конкуренцию, исход которой определился способностью получать В из другого предшественника, Б, и таким образом медленно и постепенно эволюционировала наконец — в обратном порядке — вся метаболическая цепь.

С этой точки зрения фотосинтез развился как способ обеспечения организмов, живших за счет анаэробного сбраживания высокоэнергетических соединений, каким-то другим источником глюкозы, причем начало этому было положено в то время, когда естественные запасы таких соединений в процессе конкуренции были исчерпаны. Само анаэробное



Гликолевая кислота

Глицин

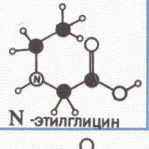
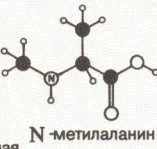
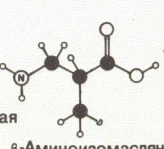


Саркозин

Аланин

β-Аланин

Молочная кислота



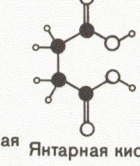
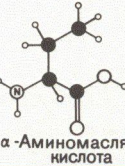
β-Аминомасляная кислота

β-Аминоизомасляная кислота

N-метилаланин

N-этилглицин

α-Оксимасляная кислота



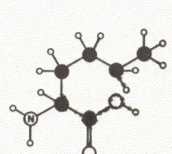
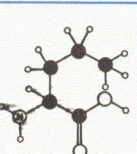
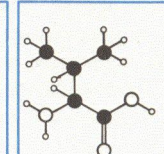
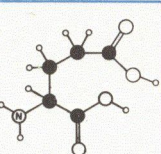
α-Аминомасляная кислота

α-Аминоизомасляная кислота

γ-Аминомасляная кислота

Янтарная кислота

Аспарагиновая кислота



Глутаминовая кислота

Валин

Норвалин

Норлейцин



Имино-ацетоуксусная кислота

Имино-ацетпропионовая кислота

Изовалин

Пролин

Пипекотиновая кислота

брожение (гликолиз) могло возникнуть как альтернативный путь получения АТФ у более примитивных организмов, для которых ранее источником энергии служили нуклеотиды и полифосфаты, поступающие из внешней среды. В таком случае можно представить себе, что известные последовательности реакций, а именно 1) фотосинтез, ведущий к образованию глюкозы, 2) гликолиз с запасанием энергии в молекулах АТФ и 3) использование энергии АТФ для различных видов клеточной активности — все это есть результат той эволюции «задом наперед», которую постулировал Горовиц.

На еще более ранней стадии сами ферменты, возможно, не были нужны, поскольку активированные мономеры и конденсирующие агенты имелись в изобилии (рис. 23). Ферменты служат не только катализаторами. Они осуществляют также функции управления и сопряжения, т. е. отвечают за то, чтобы химическая свободная энергия, высвобождающаяся в одной реакции, использовалась для другой реакции, а не рассеивалась в виде тепла. Как только запас свободной энергии становится ограниченным и возникает необходимость направить его по определенным каналам, т. е. использовать лишь для нескольких из многих возможных реакций, необходимым становится и направленный катализ, осуществляемый ферментами.

Первыми протоферментами были, возможно, полимерные цепи, сами себя строившие. Некоторым реакциям полимеризации свойствен аутокатализ: присутствие данного полимера стимулирует образование новых порций этого же полимера. Прекрасный пример такой аутокаталитической полимеризации — образование двойной спирали ДНК, и уже по одной только этой причине ДНК может претендовать на центральную роль в живых организмах. Когда реакция перестает быть строго аутокаталитической, т. е. когда катализатор для данной реакции не является уже более просто ее продуктом, возникает проблема увеличения количества катализатора и передачи его потомкам пробионта.

Первые пробионты, которым удалось стабилизироваться, представляли собой, быть может, аутокаталитические нуклеиновокислотные коацерваты, сходные с теми, которые создавал Опарин, но зависящие не от полимера, а от активированных мономеров и сопрягающих агентов.

Рис. 23. Продукты, образовавшиеся в экспериментах с искровыми разрядами, включают много соединений, обнаруживаемых в живых организмах. Кроме них синтезируются и другие родственные им соединения, которые, однако, в настоящее время в живых организмах не встречаются. Исходные материалы для этих экспериментов показаны в верхней части рисунка. В качестве первых промежуточных продуктов образуются цианистый водород и альдегиды. Перечисленные здесь соединения сгруппированы таким образом, что число входящих в их состав атомов углерода возрастает слева направо и сверху вниз. Изомеры (молекулы с одними и теми же атомами, но в разной конфигурации) показаны в цветных рамках. Среди 30 типичных продуктов приведены и 20 соединений, перечисленных на рис. 6. Шесть представленных здесь аминокислот обнаруживаются в белках.

Если нуклеиновая кислота могла служить матрицей для полимеризации белковых цепей, хотя бы и со случайной аминокислотной последовательностью, то, вероятно, такой белок мог, наподобие некой «кожицы», защищать нуклеиновокислотные коацерваты. Следовательно, некое кооперативное взаимодействие между нуклеиновой кислотой и белком существовало, возможно, с самого начала: нуклеиновая кислота выступала как аутокатализатор и матрица, а белок играл структурную и защитную роль. Если при этом какой-либо тип расположения отрицательных и положительных зарядов вдоль полипептидной цепи способствовал полимеризации нуклеиновой кислоты или полипептида, то из этого мог родиться первый белковый катализатор, иными словами, могла быть впервые осуществлена ферментная функция. Мощное давление отбора должно было затем обеспечивать сохранение тех нуклеиновокислотных последовательностей, которые благоприятствовали постоянному воспроизведению именно данного типа расположения отрицательно и положительно заряженных боковых цепей аминокислот. Репликация нуклеиновых кислот на матрице и ферментативный катализ, осуществляемый полипептидами, могли бы при этом эволюционировать совместно, так что, быть может, вообще не было такого времени, когда существовала бы «жизнь без ДНК» или одни только «голые гены».

Все эти рассуждения предполагают какую-то способность к взаимному распознаванию или комплементарности на молекулярном уровне между аминокислотными последовательностями белков и нуклеотидными последовательностями нуклеиновых кислот. Неоднократно предпринимались попытки найти некое естественное соответствие между аминокислотными и нуклеотидными последовательностями, которое могло бы связывать их еще до того, как появился современный сложный аппарат с транспортными РНК, рибосомами и ферментами, функция которых состоит в том, чтобы нагружать транспортную РНК аминокислотой. Ни одна из этих попыток, однако, не дала вполне убедительных результатов. У всех современных живых организмов специальный фермент присоединяет определенную аминокислоту к молекуле транспортной РНК, у которой на другом конце имеется антикодон для этой аминокислоты. (Антикодоном называется триплет оснований, комплементарный кодону, т.е. триплету, кодирующему данную аминокислоту.) Соответствие аминокислот кодонам определяется не кодоном и не транспортной РНК, а именно упомянутым ферментом. Как же, однако, это соответствие могло существовать в то время, когда самих ферментов еще не было? По-видимому, мы сталкиваемся здесь снова со знакомым парадоксом типа «курица и яйцо», поскольку сами ферменты синтезируются тем же самым аппаратом трансляции, часть которого они составляют. Разбирая вышеупомянутый парадокс, мы уже сказали, что ответ на него может быть только один: нет смысла спорить о том, что было раньше, курица или яйцо,—они возникли одновременно как результат эволюции из более примитивных форм жизни. Тот же ход рассуждений применим и к генетическому аппарату: весь этот аппарат

эволюционировал согласованно в процессе своего развития из более простых систем, позже исчезнувших, вытесненных конкуренцией. Ископаемые остатки предков современных кур мы находим, но на ископаемые остатки ферментов рассчитывать, конечно, не приходится. Нам остается лишь гадать о том, что было раньше, и, по правде говоря, воображение здесь пока еще оказывается не слишком плодотворным.

Из всех современных систем наилучшим ключом к пониманию примитивной взаимосвязи между нуклеиновой кислотой и процессом синтеза белка может, очевидно, служить система генетического контроля, основанная на действии репрессора и оператора. Хотя прямое узнавание нуклеотидных последовательностей боковыми цепями аминокислот уже не участвует в считывании генетического сообщения, однако у бактерий при выключении некоторых генов молекула белка с определенной аминокислотной последовательностью (репрессор) узнает определенную последовательность нуклеотидных пар в ДНК (оператор) и связывается с ней. Природу этого процесса узнавания пытаются сейчас исследовать во многих лабораториях. Когда мы, наконец, вполне поймем, каким образом белковый репрессор узнает нуклеотидную последовательность оператора, т. е. определенного участка ДНК, мы сможем строить более или менее обоснованные гипотезы о том, как данная нуклеотидная последовательность могла создавать специфическую полипептидную цепь в то время, когда не было еще ни транспортной РНК, ни рибосом, ни ферментов, нагружающих транспортные РНК аминокислотами.

Через какие-то промежуточные этапы (о них мы можем только строить догадки) шла эволюция, в результате которой из ассоциации нуклеиновой кислоты и белка (так сказать, «прописи» и рабочего катализатора) развился, наконец, тот сложный аппарат генетической транскрипции и трансляции, который мы находим в наше время у всех живых существ. Теперь уже все биохимические потенции протоклетки могли быть переданы ее потомству. Однако само генетическое сообщение должно было со временем меняться как из-за постепенного накопления «ошибок», так и вследствие прямых мутаций, вызванных ионизирующим излучением и прочими факторами. Окружающая среда стала теперь выступать в роли «сита», задерживающего или пропускающего те или иные формы, т. е. начал действовать отбор в пользу обладателей измененного сообщения или против них. С этого момента и могла, очевидно, начаться в дарвиновском смысле эволюция путем естественного отбора.

Этапы, которые я наметил выше, или близкие к ним, вероятно, и привели к тому, что на Земле появились первые живые организмы. Можно думать, что это были одноклеточные организмы, напоминавшие современных бактерий, живущих за счет брожения, таких, как *Clostridium*. Они уже обладали совершенным генетическим аппаратом, но при этом могли существовать только за счет распада богатых энергией соединений, образовавшихся абиогенно. Вероятно, они играли роль «мусорщиков», уничтожая органические вещества, синтезировавшиеся под

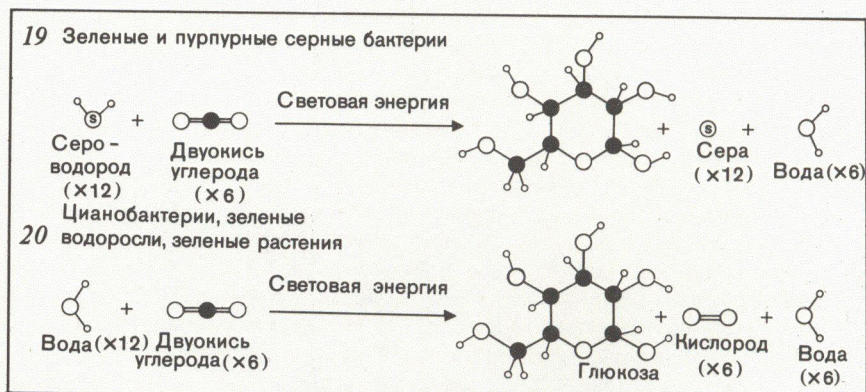


Рис. 24. Появление фотосинтеза превратило живые организмы, бывшие до того лишь потребителями абиогенно образовавшихся органических веществ, в производителей высокоэнергетических соединений. Первые организмы, осуществлявшие фотосинтез, вероятно, использовали сероводород (H_2S) в качестве источника атомов водорода для превращения двуокиси углерода (CO_2) в глюкозу (19). Позже предки сине-зеленых водорослей, зеленых водорослей и высших растений научились добывать водород из воды. При этом более сложном двухстадийном процессе (20) высвобождается кислород, что изменило характер земной атмосферы. В новой, окислительной, атмосфере и развилась вся последующая жизнь.

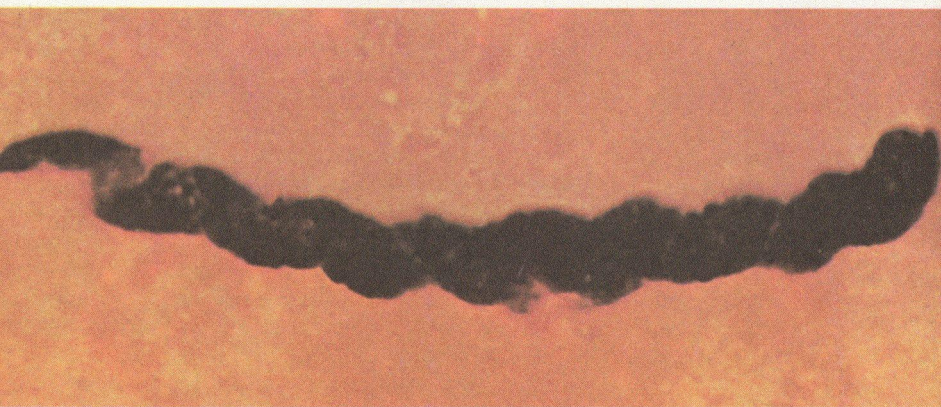
действием электрических разрядов или ультрафиолетовых лучей. Это значит, что общее количество биомассы, которую Земля могла в то время «прокормить», ограничивалось интенсивностью абиогенного образования органических веществ. В ту эпоху живые организмы были еще не производителями органических веществ, а исключительно их потребителями.

Способность нашей планеты поддерживать существующую на ней жизнь необычайно возросла после появления фотосинтеза. Этот процесс дал возможность живым организмам улавливать солнечную энергию и запасать ее в синтезируемых органических веществах. Первые фотосинтезирующие организмы сразу же оказались свободными от конкуренции за все уменьшавшиеся природные запасы богатых энергией соединений. Эти организмы явились первичными продуцентами. По-видимому, нет никакого сомнения в том, что фотосинтез, в котором источником атомов водорода для восстановления углекислоты служит сероводород (к такому фотосинтезу способны современные зеленые и пурпурные серные бактерии), предшествовал по времени более сложной двухстадийной форме фотосинтеза, в которой атомы водорода поставляются водой; именно такой фотосинтез свойствен сине-зеленым водорослям (цианобактериям) и зеленым растениям (рис. 24, реакции 19 и 20). Сероводород на первобытной Земле присутствовал в избытке

и потому вполне мог использоваться как восстановитель. Однако воды было, конечно, гораздо больше, так что организмы, которые приобрели способность получать необходимый им для фотосинтеза водород из воды, приобрели тем самым и большое преимущество перед своими сородичами, использовавшими сероводород.

Весь изложенный выше ход событий на Земле привел, таким образом, к появлению цианобактерий. Ископаемые остатки их предков обнаруживаются в отложениях, возраст которых исчисляется в 3,2 млрд. лет. Ясно, что не только жизнь вообще, но и жизнь, способная к фотосинтезу, уже развилась на Земле примерно через миллиард лет после образования этой планеты. Правда, у нас нет полной уверенности в том, что эти древние организмы в процессе фотосинтеза расщепляли воду и выделяли в атмосферу свободный кислород. Однако такое предположение представляется достаточно вероятным.

В последующие 2 млрд. лет атмосфера нашей планеты претерпела коренные изменения: из восстановительной, почти или совсем не содержащей кислорода, она превратилась в окислительную, и теперь в ней одна из каждых пяти молекул — молекула кислорода. Одним из последствий этого явилось возникновение озонового экрана в верхней части атмосферы, благодаря чему резко уменьшилось количество ультрафиолетового излучения, достигающего поверхности Земли. В результате практически прекратился небиологический синтез органического вещества, но биологический фотосинтез — с использованием видимого света — компенсировал эту недостачу с лихвой. На Земле прочно утвердился тип жизни, зависящий от солнечной энергии. Теперь наконец была подготовлена почва для настоящей биологической эволюции.



Эволюция первых клеток

На протяжении примерно трех миллиардов лет единственными живыми обитателями Земли были примитивные микроорганизмы. Эти первые клетки создали биохимические системы и обогащенную кислородом атмосферу, которые необходимы для существования современных живых организмов

Когда в 1859 г. вышло в свет «Происхождение видов», историю жизни на Земле можно было проследить лишь до начала кембрийского периода, до первых ископаемых остатков форм, которые, как теперь известно, жили более 500 млн. лет назад. Однако за прошедшие с тех пор годы было обнаружено, что жизнь имеет гораздо более длительную предысторию: она простирается в глубь геологического времени еще почти на 3 млрд. лет. На протяжении большей части этого долгого докембрийского времени единственными обитателями Земли были простые микроскопические организмы, многие из которых по величине и сложности сравнимы с современными бактериями (рис. 1). Условия среды, окружавшей эти организмы, во многом отличались от условий,

Рис. 1. Микроскопические ископаемые, изображенные на рисунке, представляют собой остатки организмов, которые некогда были доминирующей формой жизни на Земле. Эти ископаемые найдены в богатых кремнеземом породах формации Биттер-Спрингс в центральной части Австралии, образовавшихся примерно 850 млн. лет назад, т. е. в конце докембрия. Эти породы имеют слоистую структуру строматолитов — осадочных отложений, образованных пленочными сообществами микроорганизмов. Среди докембрийских ископаемых эти экземпляры исключительно хорошо сохранились; их литифицированные клеточные стенки состоят из органического вещества и сохранили свою трехмерную структуру. По величине, строению и экологической обстановке они сходны с ныне живущими цианобактериями, или сине-зелеными водорослями. Подобно их современным копиям, ископаемые микроорганизмы были, вероятно, способны к фотосинтезу, а примерно на 1 млрд. лет раньше сходные с ними цианобактерии обусловили, очевидно, быстрое поступление кислорода в атмосферу Земли. Представленные на этой микрофотографии микроорганизмы имели приблизительно 60 мкм в длину.

преобладающих в настоящее время, но механизмы эволюции были теми же самыми. Благодаря генетической изменчивости некоторые особи оказались лучше приспособленными к выживанию и размножению в данной среде, чем другие, а поэтому в последующих поколениях наследственные признаки этих более приспособленных особей были представлены с более высокой частотой. Новые формы живых существ, возникавшие под действием естественного отбора, в свою очередь вызвали значительные изменения физической среды, изменяя тем самым условия, в которых протекала эволюция.

Одним из важных событий эволюции в докембрии было развитие биохимического аппарата фотосинтеза — процесса, в результате которого выделяется кислород. Кислород, высвобождающийся при фотосинтезе в качестве побочного продукта, накапливался в атмосфере и привел в действие новый цикл биологической адаптации. Первые организмы, появившиеся в ответ на это изменение в среде, были способны лишь выжить в присутствии кислорода; позднее развились клетки, которые могли активно использовать кислород для своего метаболизма, что давало им возможность извлекать больше энергии из пищевых веществ.

Другим важным событием в докембрийской истории было появление клеток нового типа, у которых генетический материал собран в ясно выраженное ядро и окружен мембраной. Такие ядерные клетки более высоко организованы, чем клетки, не имеющие ядра. И что самое важное, лишь ядерные клетки способны к половому размножению — процессу, при помощи которого генетические вариации родительских особей могут передаваться их потомкам в новых сочетаниях. Поскольку половое размножение создает возможность для быстрого распространения в популяции новых приспособлений, его появление ускорило ход эволюционного изменения. Крупные сложные многоклеточные формы жизни, появившиеся и быстро достигшие разнообразия в начале кембрийского периода, все без исключения состоят из ядерных клеток.

История жизни на ее более поздних стадиях, с начала кембрийского периода, восстанавливалась главным образом на основе изучения ископаемых остатков, сохранившихся в осадочных породах. В XVIII и XIX в. постепенно стало выясняться, что палеонтологическая летопись в значительной мере непрерывна как во времени, так и в пространстве. Ископаемые остатки образуют хорошо различимые слои, которые можно идентифицировать в геологических формациях, находящихся в пунктах, далеко отстоящих друг от друга. Границы между такими слоями, где одна характерная ассоциация ископаемых уступает место другой, служат основой для разделения геологического времени на эры, периоды и эпохи.

Одна из самых резко выраженных границ в геологической истории — та, которая отделяет кембрийский период от всего, что было до него. Одиннадцать периодов геологического времени, прошедшие от начала кембрия, объединяют под общим названием фанерозоя, что в пере-

воде с греческого означает «эра явной жизни». Предшествующее время называют просто докембрийским.

Сама по себе геологическая шкала не может служить для определения времени формирования тех или иных отложений; она лишь позволяет указать их последовательность. Абсолютный возраст отложений можно, однако, вычислить исходя из скорости распада содержащихся в земной коре радиоактивных изотопов, которая постоянна. Определяя, какая часть данного изотопа распалась с тех пор, как выкристаллизовались минералы в каких-либо горных породах, можно определить возраст этих пород и соседних слоев, содержащих палеонтологический материал. Подобного рода исследования методом радиоактивных изотопов, проведенные на породах из многих частей земного шара, позволили довольно точно установить дату начала фанерозоя: он начался примерно 570 млн. лет назад. По оценке, сделанной тем же методом, возраст Земли и остальной Солнечной системы равен 4,6 млрд. лет. Таким образом, докембрийское время составляет примерно семь восьмых всей истории Земли.

Традиционно считалось, что граница между докембрием и кембрийским периодом представляет собой четко выраженный разрыв. В кембрийских отложениях имеются обильные ископаемые остатки морских растений и животных: водорослей, червей, губок, моллюсков, плеченогих и, что, наверное, наиболее характерно для этого периода, ранних членистоногих, называемых трилобитами. В течение многих лет считалось, что в докембрийских отложениях нет совершенно никаких остатков организмов. Казалось, что кембрийская фауна возникла внезапно, без всяких предшественников.

Жизнь не могла начаться с таких сложных организмов, как трилобиты. В «Происхождении видов» Дарвин писал: «Трудность подыскать какое-нибудь подходящее объяснение отсутствию мощных скоплений слоев, богатых ископаемыми, ниже кембрийской системы все-таки весьма велика... Этот факт нужно пока признать необъяснимым и на него можно справедливо указывать как на сильное возражение против защищаемых здесь взглядов». Возражение это теперь утратило силу, однако определенное объяснение указанному факту было найдено лишь за последние 20 лет.

Частичный ответ дало обнаружение примитивных ископаемых животных в породах, лежащих ниже основания кембрийских отложений. Среди этих окаменелостей имеются остатки медуз, различных червей и, возможно, губок; все вместе они образуют фауну, совершенно отличную от кембрийской, которая состояла в основном из животных, имевших раковину. Эти открытия, однако, отодвигают начало палеонтологической летописи всего на каких-нибудь 100 млн. лет, т. е. менее чем на 4% всей продолжительности докембрия. Мы все еще можем спросить: а что же было прежде?

В 50-х годах нашего века начало вырисовываться объяснение, имевшее далеко идущие последствия. Оказалось, что остатки организмов со-

держатся не только во многих докембрийских отложениях, но что их можно найти даже в некоторых самых древних среди известных осадочных пород. Эти ископаемые организмы не удавалось обнаружить раньше главным образом потому, что они представляют собой остатки микроскопических форм жизни.

В поисках докембрийской жизни важную роль могло бы сыграть открытие, сделанное в начале XX в., но его значение было оценено в полной мере лишь гораздо позднее. Открытие это сделал Чарлз Дулиттл Уолкотт (Charles Doolittle Walcott), обнаруживающий в докембрийских слоях на западе Северной Америки массы тонкослоистого известняка в виде холмов или столбов, образованных многочисленными горизонтальными слоями и напоминающие стопки блинов. Эти структуры теперь называют строматолитами — от греческих слов *stroma*, что означает ложе или покрывало, и *литос*, что означает камень (рис. 2 и 3).

По мнению Уолкотта, эти строматолиты представляли собой fossilized рифы, возможно образованные различными водорослями. Другие исследователи отнеслись к такой интерпретации скептически, и в течение многих лет строматолитам приписывали то или иное небιологическое происхождение. Первые убедительные данные, подтверждавшие гипотезу Уолкотта, были получены в 1954 г., когда Стэнли А. Тайлер (Stanley A. Tyler) из университета штата Висконсин и Элсо С. Баргхоорн (Elso S. Barghoorn) из Гарвардского университета сообщили о том, что ими были обнаружены в обнажении докембрийских пород формации Ганфлинт-Айрон близ озера Верхнего в провинции Онтарио ископаемые микроскопические растения. Большая часть ископаемых формации Ганфлинт, образующих слои строматолитов в форме куполов или колонн, сходны с современными сине-зелеными водорослями и бактериями. Сравнительно недавно живые строматолиты были обнаружены в нескольких прибрежных местообитаниях, в частности в одной из лагун залива Шарк у западных берегов Австралии. Они действительно образованы сообществами сине-зеленых водорослей и бактерий и удивительно сходны по форме с fossilized докембрийскими структурами.

В настоящее время микроископаемые обнаружены в 45 строматолитовых отложениях. (Все эти fossilized сообщества, за исключением трех, были открыты за последние 10 лет.) Микроорганизмы во многих случаях хорошо сохранились, благодаря литификации своих клеточных стенок они не утратили трехмерной формы и служат основным источником сведений о ранних периодах в истории жизни. В последние годы поиски докембрийских микроископаемых в других типах пород, таких, как прибрежноморские глинистые сланцы, также увенчались успехом. В этих породах ископаемые в общем не так хорошо сохранились, как в строматолитах, потому что многие из них расплющились под тяжестью лежащих выше слоев. Зато они дают представление о докембрийской жизни в местообитании, не имевшем ничего

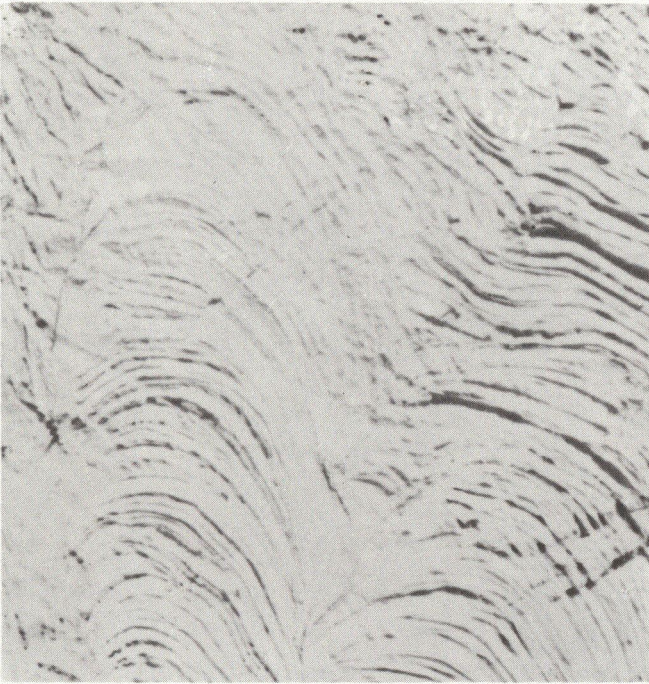


Рис. 2. Ископаемые строматолиты в типичном случае имеют форму холмов или колонн, слагающихся из многочисленных тонких слоев, лежащих друг над другом. Эти строматолиты были образованы сообществами цианобактерий и других прокариотов (клетки, не имеющие ядра) на мелководьях; каждый слой соответствует одной из стадий в процессе роста сообщества. Формирование строматолитов происходило на протяжении большей части докембрийской эры. Они представляют собой важный источник докембрийских ископаемых. Данные образцы находятся в известняках возрастом более 1300 млн. лет в Национальном парке Глейшер.

общего с теми мелководными районами, в которых происходило образование строматолитов.

Ископаемые остатки какого-либо микроорганизма могут дать удивительно много сведений. Наиболее легко различимы такие его признаки, как величина, форма и степень морфологической сложности, однако при благоприятных обстоятельствах удается различить даже внутреннее строение клеток. Пытаясь воссоздать пути докембрийской эволюции, мы не должны ограничиваться исключительно данными палеонтологической летописи. Есть еще один, совершенно независимый архив, сохранившийся в метаболизме и биохимических особенностях современных живых клеток. Ни один из ныне живущих организмов не идентичен



Рис. 3. Эти живые строматолиты были сфотографированы в заливе Шарк в Австралии. В других местах строматолиты встречаются редко, потому что их выедают беспозвоночные. В заливе Шарк беспозвоночных нет, так как вода здесь для них слишком соленая, а в докембрийскую эру их еще просто не существовало. По величине и форме современные строматолиты очень сходны с ископаемыми и создаются в результате роста цианобактерий и других пленкообразующих прокариотов. Обнаружение этих живых строматолитов подтвердило биологическое происхождение ископаемых строматолитов.

в биохимическом отношении своим докембрийским предкам, но у всех у них сохраняются остатки древних биохимических механизмов. Изучая распространение этих остаточных биохимических признаков среди современных организмов, иногда удается сделать вывод о том, в какой момент в процессе эволюции возникла та или иная биохимическая особенность.

Есть еще один независимый источник сведений о ранних стадиях эволюционного развития, который не имеет отношения ни к ныне живущим, ни к ископаемым организмам, а основывается на геологической истории самих пород. Особенности находимых в этих породах минералов отражают физические условия, существовавшие в то время, когда происходило образование минералов, а на эти условия могли оказать

влияние изменения в биологическом мире. Например, для того, чтобы объяснить появление кислорода в атмосфере примитивной Земли, необходимо привлечь данные из всех трех областей исследования. Минералогические данные сообщают нам о времени, когда произошло то или иное изменение, палеонтологическая летопись — об организмах, обусловивших такое изменение, а распространение различных биохимических свойств среди современных организмов позволяет рассматривать все эти события в должном эволюционном контексте.

Начиная с 60-х годов XX в. постепенно становилось ясно, что в мире живых организмов наиболее резкая грань проходит не между растениями и животными, а между организмами, клетки которых содержат ядра, и теми, которые их лишены. В отношении биохимии, метаболизма, генетики и внутриклеточной организации растения и животные очень сходны; однако все эти высшие организмы резко отличаются по названным аспектам от бактерий и сине-зеленых водорослей — основных типов безъядерных живых существ. Осознание этого резкого различия имеет важное значение для понимания ранних стадий биологической истории (рис. 4).

Организмы, клетки которых содержат ядра, называют эукариотическими, от греческих корней *эу*, что означает «хороший» или «настоящий», и *карион*, что означает «зернышко» или «орешек». Клетки, не имеющие ядер, называют прокариотическими, где префикс *про* означает «до». Все зеленые растения и все животные относятся к эукариотам; к ним относятся также грибы, в том числе плесневые грибы и дрожжи, а также простейшие, как, например, туфелька или эвглена. К прокариотам относятся только две группы организмов — бактерии и сине-зеленые водоросли. Последние продуцируют кислород в процессе фотосинтеза, подобно другим водорослям и высшим растениям, но в остальном у них гораздо больше общего с бактериями, чем с эукариотическими организмами. Поэтому здесь для обозначения сине-зеленых водорослей я пользуюсь их альтернативным названием — цианобактерии, которое лучше отражает их природу.

Эукариоты отличаются от прокариотов по нескольким важным признакам. В ядре эукариотической клетки ДНК собрана в хромосомы и заключена во внутриклеточную мембрану, тогда как у многих прокариотов имеется лишь одна петля ДНК, свободно лежащая в цитоплазме клетки. Прокариоты размножаются бесполом путем, при помощи сравнительно простого процесса деления надвое. В отличие от этого у эукариотов бесполое размножение происходит при помощи сложного процесса, называемого митозом; большинство же эукариотов размножаются также половым путем — при помощи мейоза и последующего слияния половых клеток. («Парасексуальное» размножение, наблюдаемое у некоторых прокариотов, заметно отличается от сложного процесса полового размножения эукариотов.) Эукариотические клетки, как правило, крупнее, чем прокариотические, хотя диапазоны размеров обеих групп перекрываются; почти все прокариоты — одноклеточные

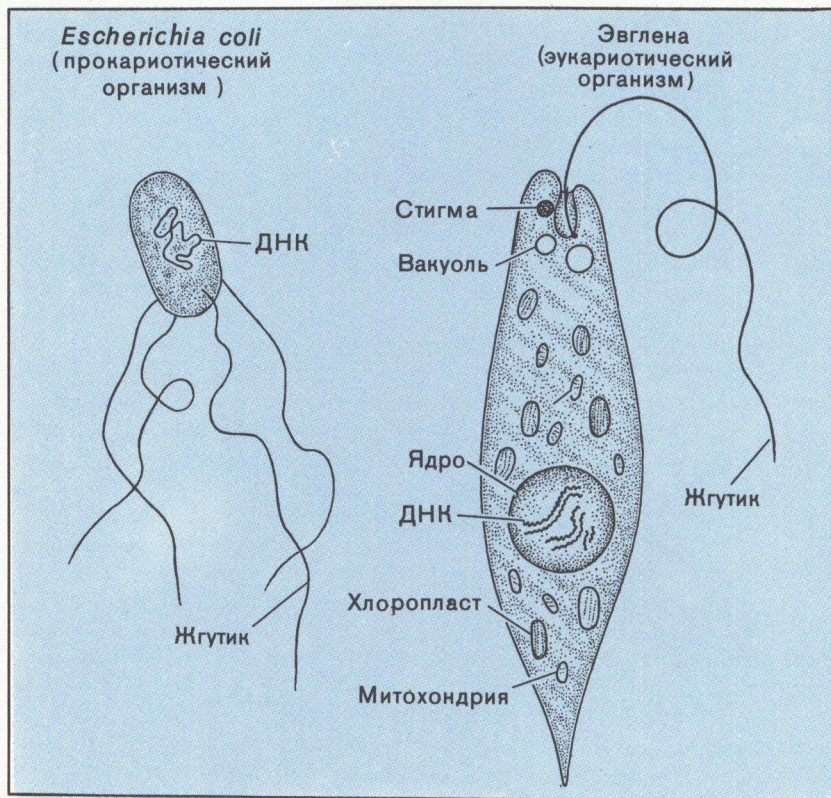


Рис. 4. Наибольшее различие, существующее между живыми организмами, это различие между клетками, имеющими ядра (эукариотами), и клетками, не имеющими их (прокариотами). К прокариотам относятся только бактерии и цианобактерии, представленные здесь кишечной палочкой *Escherichia coli*. Все другие организмы, в том числе высшие растения и животные, грибы и простейшие, в частности изображенная здесь эвглена, относятся к эукариотам. Эукариотические клетки во многом гораздо сложнее прокариотических, а некоторые из со-

организмы, тогда как большинство эукариотов — формы крупные, сложные и многоклеточные. Так, например, организм млекопитающего может состоять из нескольких миллиардов клеток, высоко дифференцированных как в структурном, так и в функциональном отношении.

Одна из любопытных черт эукариотических клеток состоит в том, что они содержат в себе мелкие окруженные мембраной субъединицы, или органеллы, среди которых наибольший интерес представляют митохондрии и хлоропласты. Митохондрии имеются у всех эукариотов и играют главную роль в энергетике клетки. Хлоропласты имеются

	Прокариоты	Эукариоты
Группы организмов	Бактерии и цианобактерии	Простейшие, грибы, зеленые растения, животные
Размеры клетки	Мелкие, обычно от 1 до 10 мкм	Крупные, обычно от 10 до 100 мкм
Метаболизм и фотосинтез	Анаэробные или аэробные	Аэробные
Подвижность	Неподвижные или со жгутиками, состоящими из белка флагеллина	Обычно подвижные; реснички или жгутики состоят из микротрубочек
Клеточные стенки	Из определенных сахаров и пептидов	Из целлюлозы или хитина; у животных отсутствуют
Органеллы	Органеллы, ограниченные мембранами, отсутствуют	Митохондрии и хлоропласты
Генетическая организация	Петля ДНК, лежащая в цитоплазме	ДНК организована в хромосомы и окружена ядерной мембраной
Размножение	Расщепление надвое	Митоз или мейоз
Клеточное строение	Главным образом одноклеточные	Главным образом многоклеточные с дифференциацией клеток

державшихся в них органелл, такие, как митохондрии и хлоропласты, возможно, произошли от прокариотов, вступивших в симбиотические отношения с клеткой-хозяином. Прокариоты широко варьируют в отношении своей устойчивости к свободному кислороду или потребности в нем, и предполагается, что они возникли в период, когда содержание кислорода в атмосфере колебалось. Всем эукариотам для метаболизма и для синтеза различных веществ необходим кислород, и они, по всей вероятности, появились на Земле после возникновения богатой кислородом атмосферы.

у некоторых простейших и у всех зеленых растений и обеспечивают фотосинтетическую активность этих организмов. Высказывалось предположение, что митохондрии и хлоропласты представляют собой изменившиеся в процессе эволюции микроорганизмы, которые когда-то были свободноживущими; такая точка зрения особенно активно обсуждалась Линн Маргулис (Lynn Margulis) из Бостонского университета. Возможно, например, что хлоропласты современных растений образовались из цианобактерий, которые были поглощены другими клетками и затем вступили с ними в симбиотические взаимоотношения. В каче-

стве довода, подтверждающего эту гипотезу, указывается, что как митохондрии, так и хлоропласты содержат небольшие количества ДНК, организация которой несколько сходна с ДНК прокариотических клеток. В результате проверки симбиотической гипотезы, проводившейся в течение нескольких последних лет, было накоплено много данных по сравнительной биохимии современных микроорганизмов, и эти данные также служат ключом к раскрытию эволюции жизни в докембрийское время.

Между прокариотами и эукариотами есть еще одно различие, имеющее особенно важное значение для изучения их эволюции: отношение организмов этих двух групп к кислороду. Прокариотов можно разделить на несколько групп, сильно различающихся по своим потребностям в кислороде. Некоторые бактерии не могут расти или размножаться в присутствии кислорода — их называют облигатными анаэробами. Другие устойчивы к кислороду, но могут также жить в его отсутствие — их называют факультативными анаэробами. Есть также прокариоты, которые лучше всего растут в присутствии кислорода, но только при концентрациях, гораздо более низких, чем в современной атмосфере. Наконец, существуют прокариоты, которые совершенно не могут жить без кислорода — их называют облигатными аэробами.

В отличие от такого разнообразия приспособлений прокариотов у эукариотов наблюдается большое единообразие: за очень немногими исключениями, всем им абсолютно необходимо наличие в среде кислорода; даже те организмы, которые составляют эти исключения, по-видимому, произошли в процессе эволюции от форм, не способных обходиться без кислорода. Это наблюдение ведет к простой гипотезе: прокариоты возникли в период, когда содержание в среде кислорода претерпевало изменения; что же касается эукариотов, то ко времени их возникновения содержание кислорода в среде было стабильным и относительно высоким.

Одним из указаний на то, что эукариотические клетки всегда были аэробными, служит их деление путем митоза — процесса, который можно считать одной из неотъемлемых черт этой группы. Многие эукариотические клетки могут переносить временное отсутствие кислорода и даже могут выполнять при этом некоторые метаболические функции; однако не существует, по-видимому, ни одной такой клетки, в которой может произойти митоз, если среда не содержит кислорода хотя бы в низкой концентрации.

Изучение самих метаболических путей — биохимических механизмов, при помощи которых организм извлекает энергию из пищевых веществ, — дает более подробные сведения (рис. 5). У эукариотов центральный процесс метаболизма — это дыхание, которое в общем виде можно описать как сгорание сахара (глюкозы) в кислороде, в результате чего образуются двуокись углерода, вода и свободная энергия. Некоторые прокариоты (аэробы или факультативные аэробы) также способны к дыханию, но многие из них получают энергию только в резуль-

тате более простого процесса брожения. При бактериальном брожении глюкоза не соединяется ни с кислородом, ни с каким-либо другим веществом, находящимся вне клетки, а просто распадается на более мелкие молекулы. Как при дыхании, так и при брожении часть энергии, освобождающейся в результате разложения глюкозы, запасается в богатых энергией фосфатных связях, обычно в молекулах аденозинтрифосфата (АТФ). Остальную энергию клетка теряет в виде тепла.

Дыхательный метаболизм складывается из двух главных компонентов: короткой последовательности химических реакций, известных под общим названием гликолиза, и более длинной последовательности, называемой циклом трикарбоновых кислот (а также циклом лимонной кислоты, или циклом Кребса). При гликолизе молекула глюкозы, содержащая шесть атомов углерода, распадается на две молекулы пирувата, каждая из которых содержит по три атома углерода. Процесс гликолиза не требует наличия в среде кислорода, но зато в результате этого процесса высвобождается лишь небольшое количество энергии и образуются в конечном итоге всего лишь две молекулы АТФ.

Горючим, используемым в цикле трикарбоновых кислот, служит пируват, образующийся в процессе гликолиза. В результате ряда ферментативных реакций углеродные атомы пирувата окисляются, и это окисление сопряжено с другими реакциями, приводящими к синтезу АТФ. При этом на каждые две молекулы пирувата (а следовательно, на каждую молекулу глюкозы, вступающую в цикл) образуется 34 добавочные молекулы АТФ. Таким образом, в целом цепь дыхательных реакций гораздо более эффективна, чем один гликолиз. При дыхании доля энергии, запасаемой в форме, доступной для использования организмом (в виде АТФ), выше, чем при брожении, и составляет примерно 38% вместо всего лишь 30%, а суммарное количество энергии, получаемой клеткой, примерно в 18 раз выше. В результате происходящего при дыхании расщепления глюкозы до простых неорганических молекул (двуокиси углерода и воды) освобождается практически вся биологически полезная энергия, запасенная в химических связях этого сахара.

Изучение метаболизма прокариотов сразу наводит на мысль об эволюционной связи между ними и эукариотами: вплоть до некоторой точки процесс брожения ничем не отличается от гликолиза. При бактериальном брожении молекула глюкозы расщепляется на две молекулы пирувата и в конечном счете образуются две молекулы АТФ. Этот процесс, так же как и гликолиз, не нуждается в кислороде. У анаэробных прокариотов, однако, метаболический путь, по существу, заканчивается образованием пирувата. Происходящие в дальнейшем реакции сводятся к превращению пирувата в такие соединения, как молочная кислота, этиловый спирт и двуокись углерода, которые выделяются клеткой в качестве продуктов распада.

Сходство брожения у прокариотов с гликолизом у эукариотов слишком велико, чтобы считать это простым совпадением, а допущение эволюционной связи между двумя данными группами позволяет легко

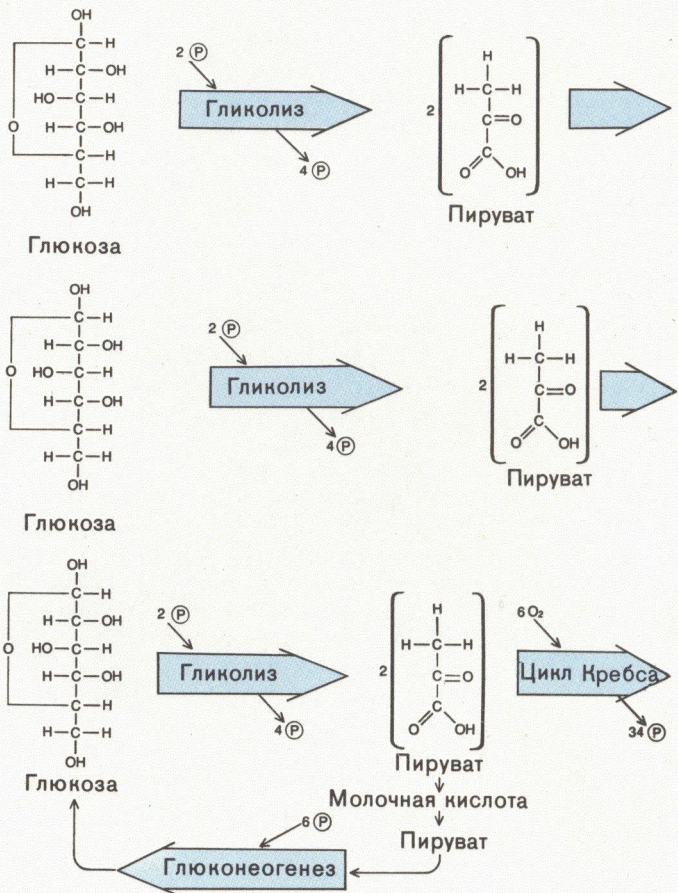
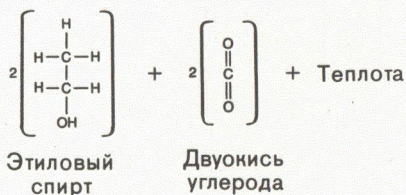
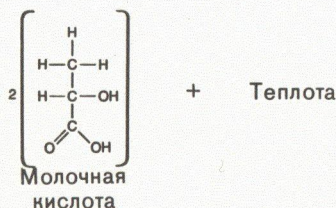


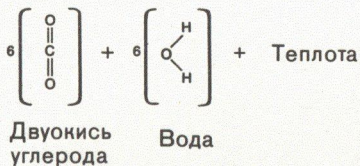
Рис. 5. Метаболические процессы, при помощи которых клетки извлекают энергию из пищевых веществ, по-видимому, возникли в ответ на повышение содержания в атмосфере свободного кислорода. Все организмы способны использовать лишь часть энергии, получаемой в результате распада таких углеводов, как глюкоза, а именно ту ее часть, которая заключена в макроэргических фосфатных связях, обозначаемых символом ~P; остальная энергия рассеивается в виде тепла. У анаэробных организмов (тех, которые обходятся без кислорода) распад глюкозы происходит в результате брожения: каждая молекула глюкозы расщепляется на две молекулы пирувата в процессе, носящем название гликолиза; при этом в конечном итоге клетка получает две фосфатные связи. При бактериальном брожении пируват в результате процесса, не поставляющего энергию в пригодной для использования форме, превращается в такие продукты, как молочная кислота или этиловый спирт и двуокись углерода, которые выделяются в виде отходов. Метаболизм аэробных организмов (тех, которым необходим кислород) осуществляется при помощи дыхания. Он начинается с гликолиза, но



Увеличение числа фосфатных связей	Суммарная высвобождаемая энергия фосфатных связей + тепловая энергия, ккал	Доступная энергия фосфатных связей, ккал	Вычисленная эффективность, %
2	57	14,6	26



2	47	14,6	31
---	----	------	----



36	686	262,8	38
----	-----	-------	----

пируват выступает при этом не как продукт отхода, а как субстрат для дальнейшего ряда реакций, составляющих цикл лимонной кислоты (цикл трикарбоновых кислот, цикл Кребса). В этих реакциях пируват постепенно распадается, причем каждый отщепляющийся от него атом углерода соединяется с кислородом, так что конечными продуктами цикла оказываются двуокись углерода и вода. В процессе дыхания высвобождается гораздо больше энергии, чем при брожении, и относительное количество энергии в форме, доступной для использования, также больше; в результате при дыхании образуются не две, а 36 фосфатных связей. Дыхательный метаболизм мог возникнуть, однако, лишь после того, как стал легко доступен свободный кислород; по-видимому, он возник просто в результате добавления к гликолизу цикла трикарбоновых кислот. Когда аэробные клетки оказываются лишенными кислорода, многие из них становятся на путь брожения, извлекая энергию путем превращения пирувата в молочную кислоту. У позвоночных животных молочная кислота переносится из мышечных клеток в печень, где она снова превращается в пируват, а в конечном итоге в глюкозу.

объяснить его. Представляется вероятным, что анаэробное брожение в качестве процесса, поставляющего энергию, возникло на ранних стадиях развития жизни. Когда же в атмосфере появился кислород, в процессе метаболизма стало возможным извлекать из углеводов в 18 раз больше биологически полезной энергии: суммарный выход АТФ стал составлять 36 молекул вместо двух. Это, однако, произошло не путем простой замены анаэробных реакций аэробными, а путем присоединения последних к уже существовавшему анаэробному пути.

Дальнейшие доводы в пользу такой предполагаемой эволюционной последовательности дает изучение поведения некоторых эукариотических клеток в бескислородных условиях. Так, мышечным клеткам при продолжительном напряжении может потребоваться больше кислорода, чем могут предоставить легкие и кровь. В таких условиях цикл трикарбоновых кислот приостанавливается, однако клетка продолжает функционировать, хотя и менее эффективно, за счет одного только гликолиза. В условиях кислородной задолженности клетка не способна поглощать пируват, но в печени он может вновь превращаться в глюкозу (за счет расходования энергии шести молекул АТФ). Существенно, что при этом не происходит транспортировки в печень пирувата как такового; пируват сначала превращается в молочную кислоту, которая затем в печени вновь превращается в пируват. Такое использование молочной кислоты, возможно, представляет собой рудимент более раннего бактериального пути, который в аэробных условиях оказался подавленным. В сущности, создается впечатление, что мышечная клетка, оказавшись в состоянии кислородного голодания, возвращается к более примитивной, полностью анаэробной форме метаболизма.

Развитие метаболизма, нуждающегося в кислороде, можно также проследить, рассмотрев последовательность реакций, происходящих при синтезе различных биологических молекул. Здесь опять-таки можно ожидать, что те стадии процесса синтеза, которые возникли в начале докембрия, не требуют наличия кислорода; а те стадии, которые ближе к конечному продукту и которые, по всей вероятности, добавились в более позднее время, все в большей мере нуждаются в кислороде. Распространенность среди различных организмов стадий, требующих наличия кислорода, возможно, также имеет эволюционное значение. Если в процессе эволюции был создан лишь один путь для синтеза данного класса биохимических соединений, то следует ожидать, что у примитивных форм жизни будут обнаружены только начальные анаэробные стадии, тогда как у организмов, появившихся позднее, должны наблюдаться все более длинные последовательности реакций, нуждающихся в кислороде (рис. 6—9).

На первый взгляд может показаться, что у аэробных организмов буквально все процессы биосинтеза требуют наличия кислорода; в отсутствие кислорода эукариотические клетки проявляют относительно слабую биосинтетическую активность. В большинстве случаев, однако, потребность в кислороде связана с метаболизмом: биологическим мо-

лекулам в силу их строения необходима энергия в форме АТФ, а большую часть АТФ поставляет цикл трикарбоновых кислот, нуждающийся в кислороде. Если АТФ будет поступать из какого-либо иного источника, то многие процессы синтеза могут продолжаться без всяких нарушений.

Но кислород необходим не только для метаболизма, но и для некоторых процессов синтеза. Молекулярный кислород необходим, например, для синтеза желчных пигментов у позвоночных животных, хлорофилла *a* у высших растений, а также для синтеза таких аминокислот, как оксипролин и (у животных) тирозин.

Особенно подробно была изучена зависимость от кислорода двух биосинтетических путей. Один из них — синтез класса соединений, к которому относятся стерины и каротиноиды, а другой — синтез жирных кислот (рис. 6 и 7).

Стерины, в том числе холестерин и стероидные гормоны, имеют плоские молекулы, происходящие из сквалена — соединения, содержащего 30 атомов углерода. Каротиноиды являются производными фитоена, содержащего 40 углеродных атомов; это пигменты, такие, как каротин (оранжево-желтое соединение, содержащееся в моркови), и их можно обнаружить буквально во всех организмах, способных к фотосинтезу. Синтез соединений обеих этих групп имеет общую исходную точку, начинаясь с изопрена — пятиуглеродной молекулы, которая представляет собой также мономерную единицу, повторяющуюся в синтетическом каучуке. При биосинтезе две изопреновые единицы соединяются «голова к хвосту»; затем к ним добавляется третий изопрен, так что образуется 15-углеродный полимер — фарнезилпирофосфат. В этой точке пути биосинтеза разветвляются: в одной ветви две цепи фарнезила соединяются, образуя сквален — 30-углеродный предшественник стерина, в другой ветви к фарнезилу сначала добавляется четвертая изопреновая субъединица и лишь после этого происходит соединение двух цепей фарнезила. В этом случае продуктом синтеза оказывается фитоен — 40-углеродный предшественник каротиноидов и таких других пигментов, являющихся их производными, как ксантофиллы.

Вплоть до этой стадии биосинтетического пути ни одна из реакций не требует участия молекулярного кислорода. Следующий шаг в синтезе стерина состоит, однако, в превращении линейной молекулы сквалена в 30-углеродное кольцо, а для этого превращения необходим кислород; необходим он и для большей части последующих стадий синтеза стерина. В другую ветвь биосинтетического пути входит еще несколько анаэробных реакций, и, в сущности, каротиноиды могут образовываться из фитоена без участия кислорода. Однако для некоторых других превращений каротиноидов, например для образования пигментов, называемых эпоксиксантофиллами, кислород необходим.

Здесь уместно сделать два замечания относительно эволюции этих путей биосинтеза. Даже в тех группах организмов, которые давно уже стали аэробными, первые стадии синтеза не зависят от наличия кисло-

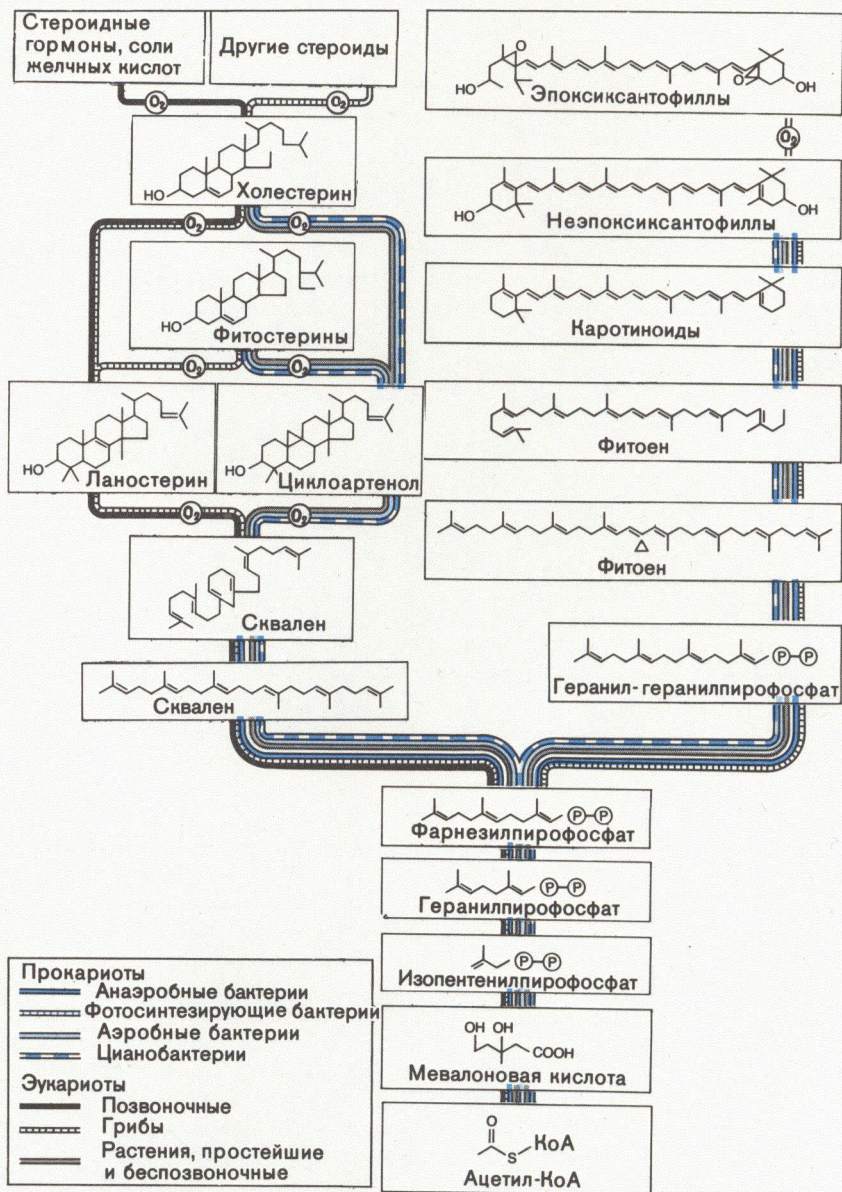


Рис. 6. При синтезе стерина и таких родственных им соединений, как каротиноидные пигменты растений, наличие молекулярного кислорода (O_2) необходимо только для конечных стадий процесса. Зависимые от кислорода стадии возможны лишь у аэробных организмов, которые возникли сравнительно поздно в докембрии. Органические молекулы изображены схематически; большая часть атомов углерода и водорода опущена.

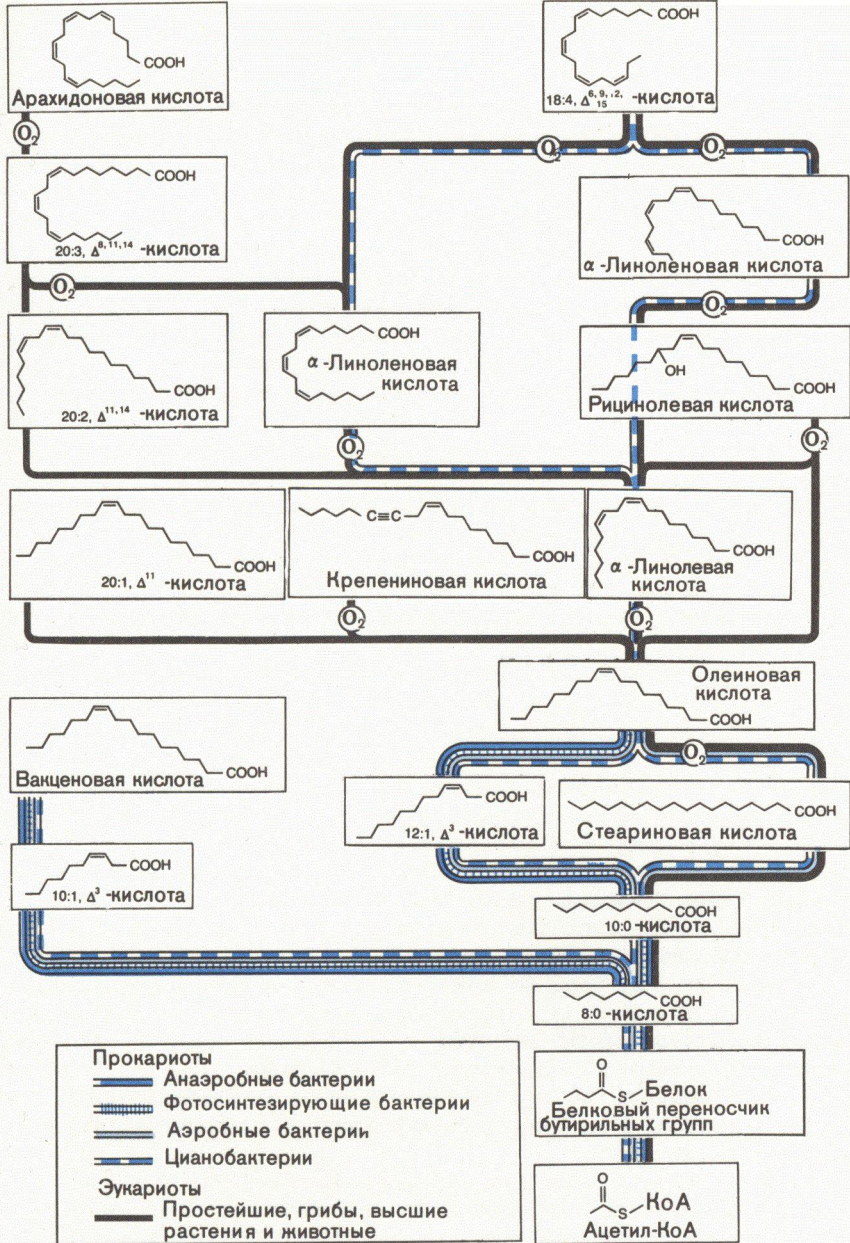


Рис. 7. Путь синтеза жирных кислот также позволяет считать, что зависимые от кислорода стадии представляют собой сравнительно позднее добавление. Большинство прокариотов способно синтезировать моноеновые (мононенасыщенные) жирные кислоты (имеющие одну двойную связь) путем образования в молекуле двойной связи во время ее удлинения. Эукариоты и некоторые прокариоты сначала создают полностью насыщенную молекулу (стеариновую кислоту), а затем вводят в нее двойные связи в процессе окислительной десатурации.

рода; молекулярный кислород принимает участие в последовательности реакций лишь на более поздних стадиях. Аналогичным образом наиболее примитивные из ныне живущих организмов — анаэробные бактерии — способны осуществлять только первые, анаэробные, этапы биосинтетического пути. У более сложных аэробных бактерий и фотосинтезирующих цианобактерий последовательность реакций синтеза длиннее, и некоторые из этих реакций требуют наличия кислорода. У таких высокоорганизованных эукариотов, как позвоночные животные и высшие растения, биосинтетические пути длинные и разветвленные и многие их этапы требуют наличия молекулярного кислорода.

Аналогичная картина выявляется при изучении синтеза жирных кислот и их производных. Молекула жирных кислот представляет собой неразветвленную углеродную цепь с карбоксильной группой ($-COOH$) на одном конце. Жирная кислота называется насыщенной, если между углеродными атомами цепи нет двойных связей; она насыщена водородом, который заполняет все имеющиеся валентные орбитали. У ненасыщенной жирной кислоты имеется двойная связь между двумя углеродными атомами или таких двойных связей может быть несколько; при образовании каждой двойной связи от молекулы отщепляются два атома водорода.

При синтезе жирных кислот рост молекулы происходит путем добавления к цепи единиц, состоящих из двух углеродных атомов. Первые несколько этапов синтеза протекают одинаково у всех организмов и приводят к образованию полностью насыщенных жирных кислот. Первое разветвление биосинтетического пути возникает на том этапе, когда строящаяся цепь содержит 8 углеродных атомов. На этой стадии у многих прокариотов может образовываться двойная цепь, тогда как эукариоты к этому неспособны. Второе разветвление возникает на следующем этапе синтеза, когда насыщенная цепь содержит 10 углеродных атомов; на этой стадии аналогичным образом у многих прокариотов может образоваться двойная связь, но у эукариотов этого не происходит. Независимо от того, по какому пути пойдет синтез, рост цепи заканчивается на стадии 18 углеродных атомов. На этой стадии жирные кислоты, синтезируемые многими прокариотами, содержат двойную связь, но эукариоты всегда продуцируют полностью насыщенную молекулу — стеариновую кислоту. Ни у прокариотов, ни у эукариотов ни для одной из реакций в этой последовательности не требуется наличия молекулярного кислорода.

Если бы не были возможны последующие превращения жирных кислот, эукариотические клетки были бы способны синтезировать только полностью насыщенные формы и ничего более. Однако благодаря процессу окислительной десатурации, состоящему в образовании двойных связей за счет удаления двух атомов водорода, которые соединяются с кислородом и дают воду, эти насыщенные жирные кислоты могут претерпевать значительные модификации. Окислительная десатурация возможна только в присутствии молекулярного кислорода (O_2). При по-

мощи этого механизма цианобактерии продуцируют ненасыщенные жирные кислоты с двумя, тремя или четырьмя двойными связями, а эукариоты — полиеновые (полиненасыщенные) жирные кислоты (со многими двойными связями).

Как и в случае синтеза стероидов и каротиноидов, анализ путей синтеза жирных кислот свидетельствует о той чрезвычайно важной роли, которую играла в процессе биохимической эволюции все возрастающая доступность атмосферного кислорода. Первые этапы в последовательности биосинтетических реакций одинаковы у всех организмов, способных продуцировать жирные кислоты, и у наиболее примитивных организмов никаких дальнейших реакций не происходит. Таким образом, реакции, составляющие первые этапы биохимической последовательно-

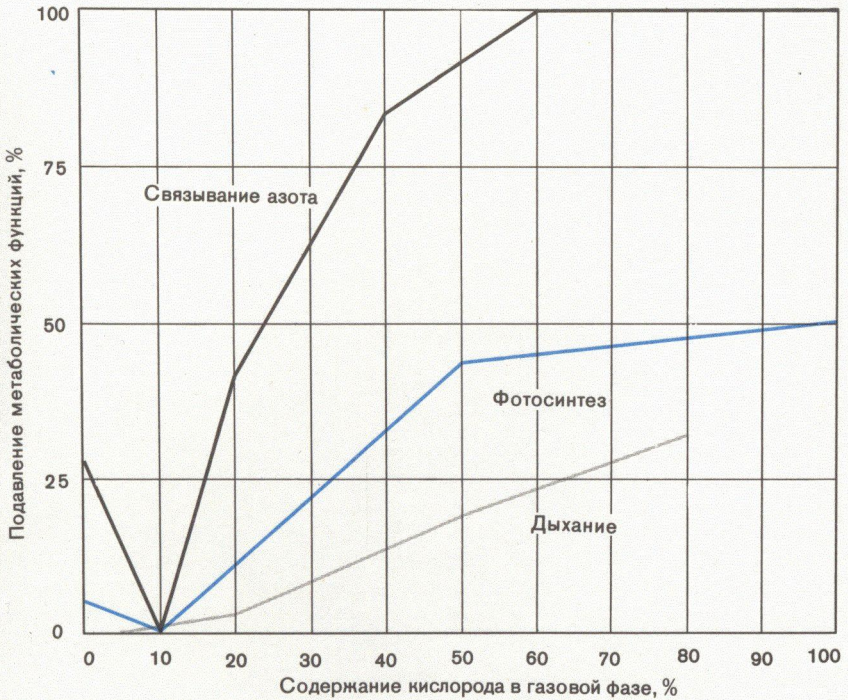


Рис. 8. Тормозящее действие кислорода на метаболические функции цианобактерий приводит к выводу, что оптимальное для этих аэробных прокариотов содержание кислорода в среде равно 10%, или примерно половине содержания его в современной атмосфере Земли. При высоком содержании кислорода фиксация азота полностью подавлена, и даже процесс дыхания, для которого необходим кислород, может быть частично подавлен. Приведенные здесь данные получены на цианобактерии *Anabaena flos-aquae*, образующей гетероцисты.

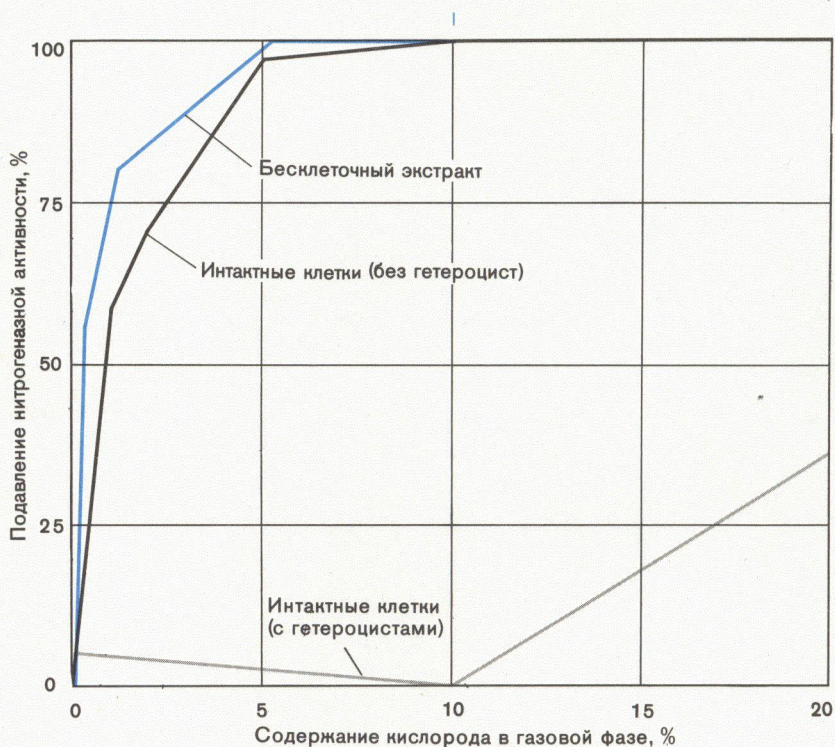


Рис. 9. Торможение фиксации азота в присутствии кислорода обусловлено инактивацией нитрогеназы. В бесклеточных экстрактах цианобактерии *Plectonema boryanum* нитрогеназы подавляются самыми ничтожными количествами кислорода, а интактные клетки этого вида, не образующего гетероцисты, по сути дела не защищают от подобного торможения. Такие организмы способны связывать азот только в бескислородном местообитании. Благодаря толстым клеточным стенкам и другим особым чертам, имеющимся у гетероцист таких видов, как *Nostoc muscorum*, эти клетки могут продолжать фиксацию азота в полностью аэробной среде. Эти данные свидетельствуют о том, что способность к фиксации азота возникла до накопления в атмосфере значительных количеств кислорода.

сти, возникли, по-видимому, на ранних стадиях развития жизни; все эти первые этапы являются анаэробными. У организмов, которые, вероятно, появились несколько позднее (таких, как аэробные бактерии и цианобактерии), пути биосинтеза длиннее и включают несколько этапов окислительной десатурации. У более высокоорганизованных эукариотов значительная доля биосинтетических реакций требует наличия кислорода.

Сравнение метаболизма и биохимии прокариотов и эукариотов дает,

таким образом, веские аргументы в пользу того, что эукариоты возникли лишь после того, как в атмосфере накопилось значительное количество кислорода. Поэтому интересно выяснить, когда же впервые появились эукариотические клетки. По всей видимости, богатая кислородом атмосфера не могла образоваться позднее, чем произошло это выдающееся событие в процессе эволюции.

В определении времени возникновения эукариотов главную роль играют палеонтологические данные. Однако ввиду новизны этой области исследований данные, которыми мы располагаем, очень скудны и к тому же зачастую их трудно интерпретировать. Лишь в редких случаях удается непосредственно определить микроскопический одноклеточный организм как эукариотический на основе изучения его фоссилизированных остатков. И если даже твердо установлено, что данные ископаемые остатки принадлежат эукариотам, редко бывает возможно точно определить их возраст с помощью доступных нам изотопных методов датировки. В лучшем случае точность таких методов составляет всего лишь $\pm 5\%$. Дело еще больше затрудняется тем, что определение возраста обычно производят на породах, которые некогда находились в расплавленном состоянии, таких, как вулканические лавы, а остатки организмов сохраняются в осадочных породах. Поэтому обычно бывает невозможно определить возраст того слоя, в котором содержится данное ископаемое; такому слою просто приписывается возраст, промежуточный между возрастом ближайших подстилающих и ближайших покрывающих пород установленного возраста.

Несмотря на все эти трудности, в настоящее время собрано довольно значительное количество данных о наличии ископаемых эукариотов в породах, возраст которых на сотни миллионов лет превышает возраст самых ранних фанерозойских отложений. Эти данные делятся на две группы: 1) микроископаемые, морфологическая или организационная сложность которых рассматривается как указание на их принадлежность к эукариотам; 2) фоссилизированные клетки, которые, судя по их размерам, могут быть только эукариотическими (рис. 10).

Среди относительно сложных микроископаемых имеются следующие: 1) ветвящиеся нитчатые структуры, состоящие из клеток с ясно выраженными поперечными стенками и напоминающие современные грибы или зеленые водоросли, из Олхинской формации в Сибири, т. е. из слоев, возраст которых оценивают примерно в 725 млн. лет (но с установленным возрастом между 680 и 800 млн. лет); 2) сложные колбовидные микроископаемые из формации Квагант в западной части Большого Каньона, возраст которой оценивается примерно в 800 (от 650 до 1150) млн. лет; 3) ископаемые остатки одноклеточных водорослей, содержащих внутриклеточные мембраны и мелкие плотные тельца, возможно представляющие собой сохранившиеся органеллы, из формации Биттер-Спрингс в центральной части Австралии, возраст которой считается равным 850 (или 740—950) млн. лет; 4) группа из четырех споровидных клеток, расположенных в форме

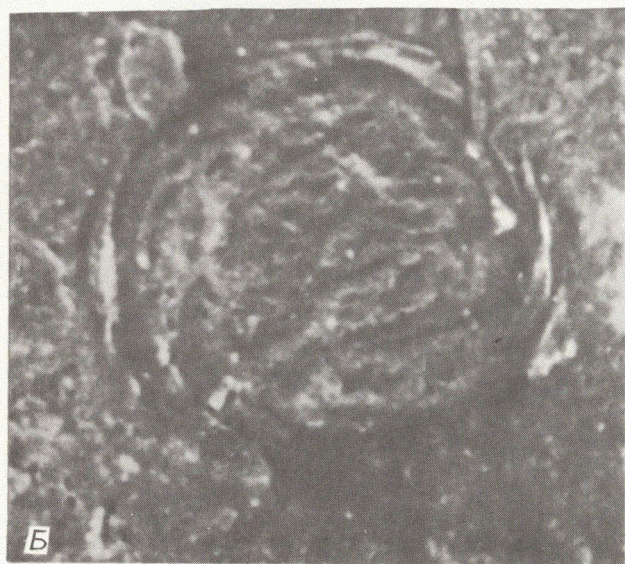
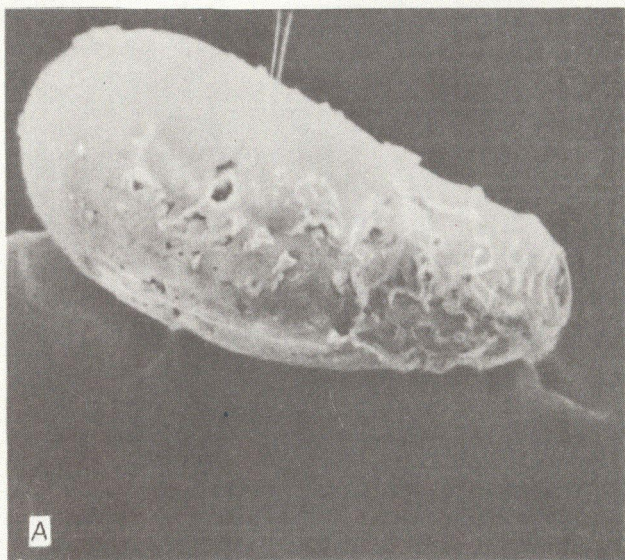
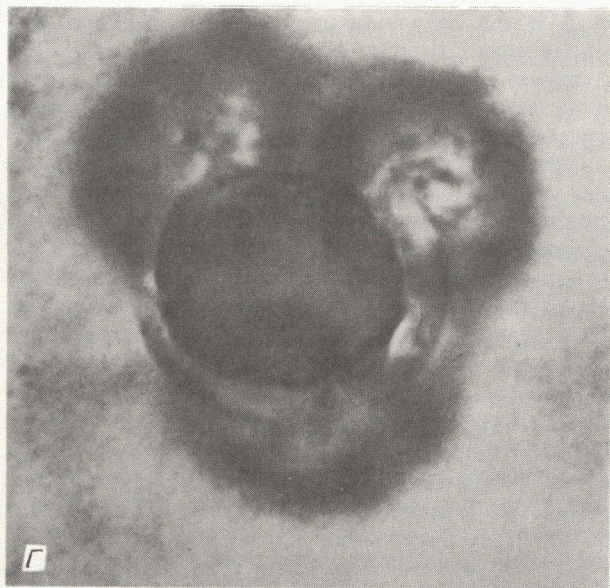
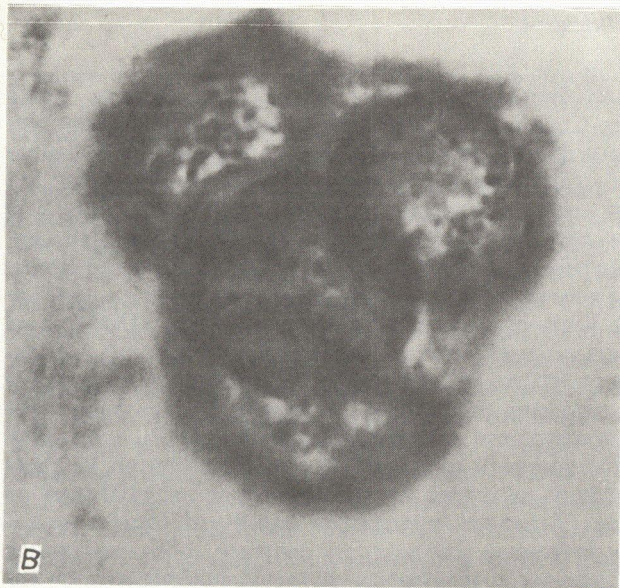


Рис. 10. Среди докембрийских микроскопаемых, возможно, имеются примитивные эукариотические клетки. А. Клетка, имеющая форму тыквы, из глинистых сланцев Большого Каньона, возраст которых предположительно оценивается в 800 млн. лет, морфологически сложнее, чем какие-либо из известных прокариотов; кроме того, она крупнее, достигая 100 мкм в длину. Б. Клетка диаметром около 2 мм, т.е. в 30 раз превосходящая по величине самые крупные сферические прокариоты; обнаружена в штате Юта в сланцах возрастом



950 млн. лет. В и Г. Группа клеток, снятая в двух ракурсах. Найдена в центральной Австралии в отложениях, возраст которых предположительно оценивается в 850 млн. лет. Диаметр этих клеток равен всего 10 мкм, но их расположение в виде тетраэдра позволяет предполагать, что они образовались в результате митоза или, возможно, мейоза — процессов клеточного деления, известных только у эукариотов.

тетраэдра, что могло быть результатом митоза или мейоза, также из формации Биттер-Спрингс; 5) покрытые шипами клетки или цисты водорослей диаметром в несколько сотен микрометров, обладающие несомненным сходством с эукариотическими организмами, из сибирских глинистых сланцев, возраст которых считается равным 950 (от 750 до 1050) млн. лет; 6) сильно разветвленные нити большого диаметра с редкими поперечными перегородками, сходные в ряде отношений с некоторыми зелеными или золотистыми водорослями из доломита Бек-Спринг в юго-восточной части Калифорнии (возраст 1300 или от 1200 до 1400 млн. лет) и из доломита Скиллоджалли в южной Австралии (возраст 850 или от 740 до 867 млн. лет); 7) шаровидные микроископаемые, имеющие, согласно описаниям, двухслойные стенки и «срединные щели» на поверхности и представляющие собой, возможно, инцистированную стадию какой-то эукариотической водоросли, из сланцев формации Мак-Минн на севере Австралии возрастом 1400 (или от 1280 до 1450) млн. лет; 8) группа из четырех маленьких клеточек, расположенных в форме тетраэдра, сходная со спорами, образующимися при митотическом делении у некоторых зеленых водорослей, из доломита Амелия на севере Австралии, возраст которого приближается к 1500 (или от 1390 до 1575) млн. лет; 9) одноклеточные ископаемые, которые, очевидно, исключительно хорошо сохранились и которые, согласно сообщениям, содержат мелкие, ограниченные мембранами структуры, возможно представляющие собой остатки органелл, из доломита Бангль-Бангль, находящегося в том же районе, что и доломит Амелия, и имеющего примерно тот же возраст.

Итак, возраст самых древних из этих сходных с эукариотами ископаемых остатков составляет несколько менее 1500 млн. лет. В более древних отложениях обнаружены многочисленные типы микроископаемых, но ни один из них, по-видимому, не может претендовать на принадлежность к эукариотам. Например, хорошо изученные канадские ископаемые остатки из железистых формаций Ганфлинт и Бельчер-Айленд, возраст которых равен примерно 2 млрд. лет, все без исключения были отнесены к прокариотам.

Сведения, которые дает изучение подобных пока еще редких и необычных экземпляров, можно сопоставить со статистическими данными относительно размеров известных докембрийских микроископаемых (рис. 11). Диапазоны размеров прокариотов и эукариотов перекрываются, так что каждую отдельную окаменелость не всегда можно твердо отнести к той или другой группе на основе одних лишь размеров; однако, объединив результаты измерений по большой выборке ископаемых остатков, иногда оказывается возможным определить, имеются ли среди них эукариотические клетки. Среди современных видов сферических цианобактерий примерно 60% составляют очень мелкие клетки, диаметром менее 5 мкм; из остальных видов лишь несколько имеют более 20 мкм в диаметре и ни один не превышает 60 мкм. Такие одноклеточные эукариоты, как зеленые и красные водоросли, бывают гораздо

крупнее. Типичные для них размеры колеблются от 5 до 60 мкм, но размеры небольшой доли ныне живущих видов (несколько процентов) превышают 60 мкм, а несколько видов еще крупнее — более 1000 мкм.

Были проведены систематические измерения примерно 8000 фоссилизированных клеток из докембрийских отложений в 18 пунктах, расположенных далеко друг от друга. На основе этих данных можно сделать некоторые предварительные заключения. В породах древнее 1450 млн. лет не было найдено клеток крупнее 100 мкм, т.е. таких клеток, которые по размерам можно было бы твердо отнести к эукариотам. Буквально все одноклеточные ископаемые из отложений этого возраста независимо от того, были ли они найдены в мелководных строматолитах или в прибрежных сланцах, имеют размеры, типичные для прокариотов.

Клетки, превышающие по величине современных прокариотов (т.е. имеющие более 60 мкм в диаметре), впервые становятся многочисленными в отложениях возрастом около 1400 млн. лет. Водоросли этого типа, по-видимому, были свободноплавающими, а не образовывали донные пленки; поэтому они особенно часто встречаются в глинистых сланцах, т.е. осадках, накапливавшихся на большей глубине. Такие ископаемые остатки, имеющие размеры, характерные для эукариотов, известны уже в течение нескольких лет из сланцев этого возраста в Китае и СССР. Недавно в известняке Ньюленд в Монтане были обнаружены клетки диаметром более 100 мкм, а в формации Мак-Минн в Австралии — клетки размером свыше 600 мкм (т.е. в 10 раз больше самых крупных сферических прокариотов); возраст этих двух отложений, содержащих ископаемые, равен примерно 1400 млн. лет.

В несколько более молодых докембрийских отложениях найдены еще более крупные клетки, диаметром свыше 1 мм (некоторые из них достигали 8 мм в диаметре). Они были впервые описаны в 1899 г. Уолкоттом (Walcott), который обнаружил их в породах из Большого Каньона. Позднее они были найдены в десятке других толщ по всему земному шару. Самые древние из них, возрастом около 950 млн. лет, были открыты в штате Юта и в Сибири, а экземпляры из северных областей Индии, возможно, еще древнее (от 910 до 1150 млн. лет).

На основе морфологии одноклеточных ископаемых и их размеров можно, таким образом, сделать вывод, что в палеонтологической летописи имеется некий перерыв в возрастном интервале от 1400 до 1500 млн. лет. Ниже этого горизонта клетки, сходные по своим признакам с эукариотами, встречаются редко или вовсе отсутствуют, а выше него они становятся все более обычными (рис. 10). Кроме того, полученные данные позволяют предполагать, что возникновение разнообразия среди эукариотов началось вскоре после появления клеток этого типа, по-видимому, в течение следующих сотен миллионов лет. Примерно 1 млрд. лет назад значительно увеличились размеры клеток, их морфологическая сложность и видовое разнообразие. Все это указывает также на то, что аэробный метаболизм, высоко развитый даже у самых примитивных эукариотов, уже существовал примерно 1,5 млрд. лет назад.

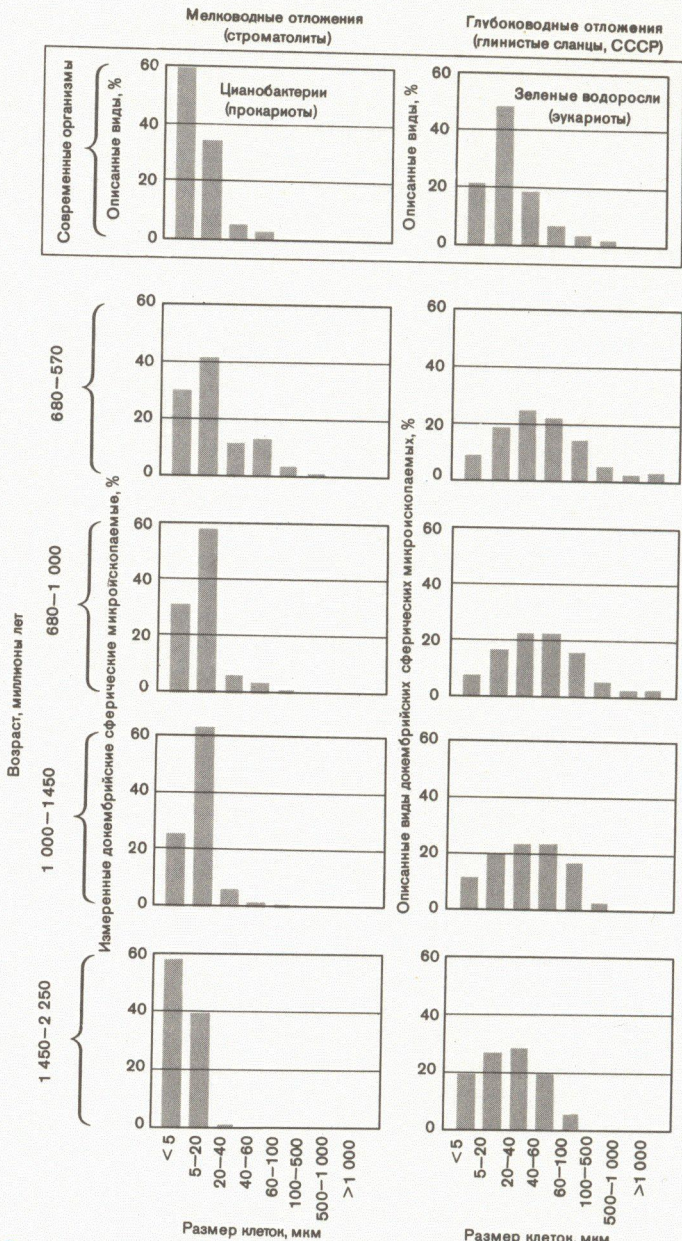


Рис. 11. Размеры ископаемых клеток позволяют судить о времени возникновения эукариотов. Сферические микроископаемые разного возраста измерили и разбили на восемь размерных классов; аналогичную процедуру произвели с двумя группами современных микроорганизмов — прокариотическими цианобактериями и эукариотическими зелеными водорослями. Диапазоны размеров

Прокариоты, которые, очевидно, были единственными обитателями Земли до появления эукариотических клеток, характеризовались меньшим разнообразием форм, но, возможно, сильнее варьировали в отношении метаболизма и биохимии, чем их эукариотические потомки. Подобно современным прокариотам, древние виды, вероятно, широко варьировали по своему отношению к кислороду — от полной неспособности переносить наличие кислорода до абсолютной зависимости от него. Особый интерес в этом плане представляет одна группа прокариотов, а именно цианобактерии, которые сыграли главную роль в создании атмосферы, богатой кислородом.

Подобно высшим растениям, цианобактерии осуществляют аэробный фотосинтез — процесс, который по своему суммарному эффекту (но не по механизму) представляет собой прямую противоположность дыханию. Энергия солнечного света используется для синтеза углеводов из воды и двуокиси углерода, а в качестве побочного продукта выделяется молекулярный кислород. Цианобактерии устойчивы к продуцируемому ими кислороду и способны использовать его как для своего метаболизма (при аэробном дыхании), так и для биосинтетических реакций, которые, по-видимому, требуют наличия кислорода (как синтез хлорофилла *a*). Тем не менее цианобактерии отличаются от зеленых эукариотических растений по своей биохимии, и характер различий позволяет предполагать, что эта группа возникла в то время, когда содержание кислорода в атмосфере Земли колебалось. Так, например, хотя многие цианобактерии способны синтезировать ненасыщенные жирные кислоты в процессе окислительной десатурации, некоторые из них могут также использовать анаэробный механизм для образования двойной связи во время удлинения цепи. Аналогичным образом некоторые цианобактерии способны к зависимому от кислорода синтезу ряда стериннов, однако количества создаваемых таким способом стериннов ничтожны по сравнению с теми количествами, в которых они обычно синтезируются эукариотами. У других цианобактерий эти стерины отсутствуют вовсе и биосинтетические пути заканчиваются на последней анаэробной стадии — на образовании сквалена. Следовательно, по своей биохимии цианобактерии, по-видимому, занимают промежуточное положение между анаэробами и эукариотами.

Такое же промежуточное положение цианобактерии занимают и

современных видов перекрываются, однако самые крупные клетки встречаются только среди эукариотов. В древнейших исследованных отложениях распределение клеток по размерам очень сходно с их распределением среди современных прокариотов, но в породах докембрия, имеющих возраст менее 1450 млн. лет, встречаются более крупные клетки, возможно, относящиеся к эукариотам, и в более поздние периоды доля таких крупных клеток возрастает. Эти крупные клетки более обильны в глинистых сланцах, чем в строматолитовых породах. Поскольку сланцы обычно отлагаются дальше от берега, такое преобладание крупных клеток можно было бы объяснить, если бы оказалось, что эукариоты были в основном свободноплавающими, а не образующими донные пленки формами.

в отношении метаболизма. В настоящее время они хорошо себя чувствуют при обилии кислорода, но, как показывают физиологические эксперименты, у многих видов оптимальный рост происходит при содержании в среде 10% кислорода, что вдвое ниже его содержания в современной атмосфере. По мере того как содержание кислорода начинает превышать этот оптимальный уровень, и фотосинтез, и дыхание все больше подавляются (рис. 8). Недавно было обнаружено, что некоторые цианобактерии способны включать и отключать механизмы аэробного метаболизма клетки в зависимости от доступности кислорода. В отсутствие кислорода эти виды не только прекращают дыхание, но и переходят на анаэробный способ фотосинтеза, используя сероводород (H_2S) вместо воды и высвобождая серу вместо кислорода. Возможно, такая способность к анаэробному метаболизму представляет собой рудимент, сохранившийся от какой-то более ранней стадии в эволюционном развитии данной группы.

Другой вид активности некоторых цианобактерий, по-видимому, отражающий одну из более ранних адаптаций к бескислородным условиям,— это связывание азота. Азот представляет собой один из главных элементов, необходимых для жизни, но организмы способны использовать его только в том случае, если он находится в «связанной» форме, например соединен с водородом, образуя аммиак (NH_3). Только прокариоты способны связывать азот (хотя нередко они делают это, находясь в симбиотических взаимоотношениях с высшими растениями). Комплекс ферментов, необходимых для связывания азота,— нитрогеназы — чрезвычайно чувствителен к кислороду. В бесклеточных экстрактах нитрогеназы частично подавляются даже при таком ничтожном содержании в среде свободного кислорода, как 0,1%; если же концентрация кислорода достигает всего лишь 5%, то они необратимо инактивируются в течение нескольких минут (рис. 9).

Подобный комплекс ферментов мог возникнуть только в условиях отсутствия кислорода, а в настоящее время он может действовать только в том случае, если защитить его от влияния атмосферы. У многих азотфиксирующих бактерий эта защита обеспечивается тем, что они живут в анаэробных местообитаниях, однако цианобактерии прибегли к иной стратегии: нитрогеназы находятся у них в специализированных клетках, называемых гетероцистами, внутренняя среда которых не содержит кислорода. Эти гетероцисты лишены некоторых ферментов, необходимых для фотосинтеза, так что они не способны сами высвободить кислород. Их толстые клеточные стенки покрыты слизистой оболочкой, замедляющей диффузию кислорода в клетку. И наконец, они содержат дыхательные ферменты, быстро поглощающие несвязанный кислород, если он случайно проникнет в клетку.

Благодаря толстым клеточным стенкам гетероцисты должны быть сравнительно легко различимы в ископаемых остатках. И в самом деле имеются сообщения о нахождении остатков, возможно представляющих собой гетероцисты, в нескольких подразделениях докембрия, среди ко-

торых самые древние достигают возраста около 2,2 млрд. лет. Если эти клетки действительно являются гетероцистами, то их можно считать доказательством того, что в те далекие времена в атмосфере уже содержался свободный кислород, по крайней мере в небольших концентрациях.

Связывание азота требует больших затрат энергии, а поэтому способность к нему, очевидно, дает селективное преимущество только в таких условиях, когда количество связанного азота ограничено. В настоящее время связанный азот поступает в атмосферу как из биологических, так и из индустриальных источников, однако нитрат (NO_3^-), пригодный для использования организмами, образуется в результате реакции между атмосферным азотом и кислородом. Совершенно очевидно, что в лишенной кислорода атмосфере раннего докембрия такой механизм действовать не мог. Отсутствие атмосферного кислорода должно было также косвенным путем снизить содержание аммиака до очень низкого уровня. Аммиак распадается на азот и водород под действием ультрафиолетовых лучей, большая часть которых задерживается в настоящее время озоном (O_3) в верхних слоях атмосферы; в отсутствие свободного кислорода озона не могло быть много, а без такого защитного зaslona атмосферный аммиак должен был быстро разрушаться.

Представляется вероятным, что способность к связыванию азота возникла в раннем докембрии среди примитивных прокариотических организмов, причем происходило это в среде, содержавшей лишь небольшие запасы связанного азота. Чувствительность нитрогеназ к кислороду в то время не играла роли, поскольку в атмосфере содержалось мало кислорода. Позднее, по мере того как в результате фотосинтетической активности цианобактерий содержание в атмосфере кислорода повышалось, некоторые азотфиксирующие организмы заняли анаэробные местообитания, а у других возникли гетероцисты. Ко времени появления эукариотов, что произошло, по-видимому, спустя более чем полмиллиарда лет, кислорода стало много и количество связанного азота (в форме NH_3 и NO_3^-), вероятно, было уже не столь ничтожным, так что у эукариотов ферменты, необходимые для связывания азота, вообще не возникли.

В настоящее время синтез большей части органических веществ на земном шаре обеспечивается зелеными растениями, цианобактериями и некоторыми простейшими, осуществляющими процесс фотосинтеза, при котором высвобождается кислород. Существуют, однако, и другие типы фотосинтеза. Они наблюдаются у нескольких групп бактерий, и в мировом масштабе их значение в настоящее время, по-видимому, невелико, однако возможно, что в прошлом они играли гораздо более важную роль.

Эти несколько групп фотосинтезирующих бактерий отличаются друг от друга по своей пигментации, но между ними имеется одно существенное сходство: в отличие от фотосинтеза, происходящего у цианобактерий и эукариотов, бактериальный фотосинтез — процесс пол-

ностью анаэробный: он не сопровождается выделением кислорода в качестве побочного продукта и не может происходить в присутствии кислорода. И если для синтеза хлорофилла *a* у зеленых растений кислород необходим, то синтез бактериальных хлорофиллов в присутствии кислорода подавляется.

Анаэробная природа фотосинтеза у бактерий кажется парадоксальной: фотосинтезирующие организмы обычно процветают при обилии света, но для таких условий, как правило, характерно также высокое содержание кислорода, при котором бактериальный фотосинтез происходить не может. Эти противоречивые потребности можно объяснить, если допустить, что анаэробный фотосинтез возник у примитивных бактерий в раннем докембрии, когда атмосфера была практически лишена кислорода. Поэтому фотосинтезирующие организмы могли образовывать пленочные сообщества на ярко освещавшихся солнцем мелководьях.

Несколько позднее такие бактерии дали начало первым организмам, способным к аэробному фотосинтезу, — предшественникам современных цианобактерий. Для анаэробных фотосинтезирующих бактерий молекулярный кислород, выделяемый этой мутантной линией, был ядом, в результате чего аэробные фотосинтезирующие организмы сумели вытеснить анаэробных из верхних частей пленочных сообществ. Анаэробные виды адаптировались к жизни в нижних частях этого сообщества, где было меньше света, но зато и меньше кислорода. Многие фотосинтезирующие бактерии занимают подобные местообитания и в настоящее время.

Фотосинтезирующие бактерии несомненно были не первыми живыми организмами, но история жизни в период, предшествовавший их появлению, все еще плохо известна. Те немногие сведения, которые удается получить косвенными путями об этом раннем периоде, совместимы, однако, с представлением о том, что окружающая среда в то время практически была лишена кислорода. Одна из попыток получить соответствующие доказательства основана на допущении, что среди современных организмов наиболее близки к самым ранним формам жизни те, которые обладают наиболее простым строением и наипростейшей биохимией. Такими простейшими организмами представляются бактерии, принадлежащие к группам клостридий и метанобразующих бактерий; как те, так и другие являются облигатными анаэробами.

Есть даже основания считать, что в период возникновения жизни на Земле преобладали бескислородные условия. Подобное предположение подтверждается многочисленными лабораторными экспериментами по синтезу органических соединений в условиях, моделирующих условия первобытной Земли. Эти синтезы подавляются даже ничтожными количествами молекулярного кислорода. Таким образом создается впечатление, что жизнь, вероятно, не возникла бы вовсе, если бы примитивная атмосфера была богата кислородом. Примечательно также, что в число исходных материалов для таких экспериментов часто входят сероводо-

род и окись углерода (CO), а промежуточным продуктом во многих реакциях оказывается цианистый водород (HCN). Все эти три соединения — ядовитые газы, и кажется парадоксальным, что они могли быть предшественниками первых биохимических соединений. Ядовиты они, однако, только для аэробных форм жизни, а для многих анаэробов сероводород не только безвреден, но и служит одним из важных метаболитов.

Приведенные выше рассуждения позволяют считать, что ко времени появления первых эукариотических клеток, происшедшего, вероятно, 1400—1500 млн. лет назад, кислорода должно было быть достаточно. Следовательно, бурное развитие цианобактерий, которые выделяли кислород, должно было происходить в более раннем докембрии. Насколько более раннем — остается неясным. Наиболее надежные данные по этому поводу дает изучение минералов осадочных пород, поскольку на некоторые из них могла оказать влияние концентрация свободного кислорода в то время, когда они формировались. За последние годы изучением этой возможности занимается ряд исследователей, среди которых следует особо отметить Престона Е. Клода-младшего (Preston E. Cloud, Jr.) из Калифорнийского университета в Санта-Барбара, а также Геологическая служба США.

Один из важных минералов в этом плане — уранинит (UO_2), обнаруженный в нескольких отложениях, образовавшихся в руслах докембрийских потоков. В присутствии кислорода зерна уранинита легко окисляются (до U_3O_8) и таким образом растворяются. Дэвид Э. Грендштафф (David E. Grandstaff) из Темпльского университета показал, что отложения этого минерала в руслах потоков, вероятно, не смогли бы накапливаться, если бы концентрация кислорода в атмосфере была выше чем примерно 1%. Содержащие уранинит породы этого типа встречаются в отложениях возрастом свыше 2 млрд. лет, но не в более молодых слоях; это позволяет считать, что изменение концентрации кислорода произошло примерно в это время.

В противоположность этому отложения другого типа — обогащенные железом формации, называемые красноцветами, — встречаются в осадочных сериях, которые моложе 2 млрд. лет, но не встречаются в отложениях более древних. Красноцветы состоят из зерен, покрытых окислами железа (главным образом гематита — Fe_2O_3); считается, что многие из них сформировались под действием кислорода в континентальной обстановке, а не под водой. Высказываются предположения, что кислород этот был биологического происхождения. Такая гипотеза подтверждается несколькими группами данных, но встречает и ряд возражений. Например, большинство красноцветов континентального, а не морского происхождения, а следовательно, они подвержены эрозии; возможно, таким образом, что они формировались как раньше, чем 2 млрд. лет назад, так и позднее, но что более древние породы затем разрушились. Возможно также, что содержащийся в красноцветах кислород образовался не биологическим путем, а освободился в результате

расщепления воды под действием ультрафиолета. Именно такой процесс, по-видимому, произошел на Марсе, вследствие чего на поверхности этой планеты, в атмосфере которой свободный кислород имеется лишь в следовых количествах и нет никаких признаков жизни, возникла обширная широтная зона красноцветов.

Быть может, самые интригующие минералогические сведения относительно времени изменения концентрации кислорода в атмосфере дает изучение другой богатой железом породы — формации полосчатого железняка. Эти отложения содержат несколько десятков миллиардов тонн железа в виде окислов, заключенных в высококремнистую основную массу; они составляют главные промышленные запасы железа на земном шаре. Большая часть полосчатых железняков образовалась за сравнительно короткий период в несколько сотен миллионов лет, начавшийся немногим менее 2 млрд. лет назад.

Этот основной момент в накоплении железа можно объяснить изменением концентрации кислорода, допустив некую гипотетическую последовательность событий. В первобытном океане, лишенном кислорода, железо содержалось в закисной (двухвалентной) форме, и в этой форме оно было растворимо в морской воде. С развитием аэробного фотосинтеза кислород в небольших концентрациях стал диффундировать в верхние слои океана, где он взаимодействовал с растворенным железом. Железо при этом переходило в окисную форму (трехвалентную), в результате чего стали осаждаться водные окислы железа, которые, накапливаясь вместе с кремнеземом, образовали на дне океана слои окисленной породы. По мере продолжения этого процесса буквально все железо, растворенное в океанических бассейнах, перешло в осадок: за несколько сотен миллионов лет океаны земного шара «проржавели».

Как и в отношении отложений красноцветов, можно предположить, что входящий в формации полосчатых железняков кислород — неорганического происхождения; вполне возможно, что при образовании некоторых таких формаций, относящихся к очень раннему докембрию, кислород поступал из неорганических источников. Что же касается обширных железистых формаций, образовавшихся примерно 2 млрд. лет назад, то в этом случае такие неорганические процессы, как фотохимическое расщепление воды, кажутся неадекватными; за счет этих процессов вряд ли могло произойти высвобождение необходимого количества кислорода и притом в сроки, достаточно короткие, чтобы обеспечить создание той огромной массы железных руд, которые сформировались примерно в это время. Известен лишь один механизм, который мог бы продуцировать кислород с необходимой скоростью: аэробный фотосинтез с последующим осаждением и погребением образующегося органического вещества. (Погребение — необходимое условие, так как аэробное разложение органических остатков потребовало бы расхода всего того количества кислорода, которое высвобождается в результате фотосинтеза.)

В связи с этой гипотезой интересно отметить, что ископаемые строматолиты впервые становятся обильными в отложениях, образовавшихся примерно 2300 млн. лет назад, незадолго до основной эпохи накопления железных руд. Поэтому возможно, что начало широкого распространения строматолитов знаменует собой появление продуцирующих кислород цианобактерий и самые первые этапы возникновения среди них разнообразия. Даже в этот ранний период своего развития цианобактерии, возможно, высвобождали кислород с высокой скоростью, однако в течение нескольких сотен миллионов лет растворенное в океанах железо могло играть роль буфера, препятствующего накоплению кислорода в атмосфере путем взаимодействия с этим газом; в результате кислород осаждался в виде окислов железа почти с такой же скоростью, с какой он выделялся. Лишь после того как в океанах были исчерпаны все запасы неокисленного железа и других подобных веществ, могло начаться накопление кислорода в атмосфере вплоть до его современного уровня.

Несмотря на то что еще многое остается неясным, данные палеонтологии, современной биохимии, геологии и минералогии позволяют обрисовать в общих чертах историю докембрийской жизни. Самыми примитивными формами жизни, обнаруживающими заметную близость к современным организмам, были, вероятно, шаровидные прокариоты, возможно сравнимые с современными бактериями, принадлежащими к группе клостридий. Во всяком случае, на первых порах они, быть может, получали необходимую им энергию, сбраживая вещества, органические по природе, но небиологические по происхождению. Эти вещества синтезировались в примитивной атмосфере, лишенной кислорода, и относились к числу тех, которые в эпоху химической эволюции положили начало развитию первых клеток (рис. 12).

Первые фотосинтезирующие организмы, по-видимому, возникли несколько ранее 3 млрд. лет назад. Это были анаэробные прокариоты — предшественники современных фотосинтезирующих бактерий. Большинство из них, вероятно, создавали пленочные сообщества в мелких водах, и они, возможно, обусловили образование самых древних среди известных нам ископаемых строматолитов, возраст которых оценивается примерно в 3 млрд. лет.

Возникновение аэробного фотосинтеза в середине докембрия внесло в существовавшие на земном шаре условия такое изменение, которому суждено было повлиять на всю последующую эволюцию. Повышение в результате этого процесса концентрации кислорода привело, вероятно, к вымиранию многих анаэробных организмов, а остальные были вынуждены приспособиться к жизни в краевых местообитаниях, таких, как нижняя граница сообществ пленкообразующих бактерий. Азотфиксирующие организмы также отступили в лишенные кислорода местообитания или же развили гетероцисты. Благодаря слабой конкуренции в областях с оптимальной освещенностью цианобактерии имели возможность быстро распространиться и заняли господствующее положение

Примерно три миллиарда лет назад

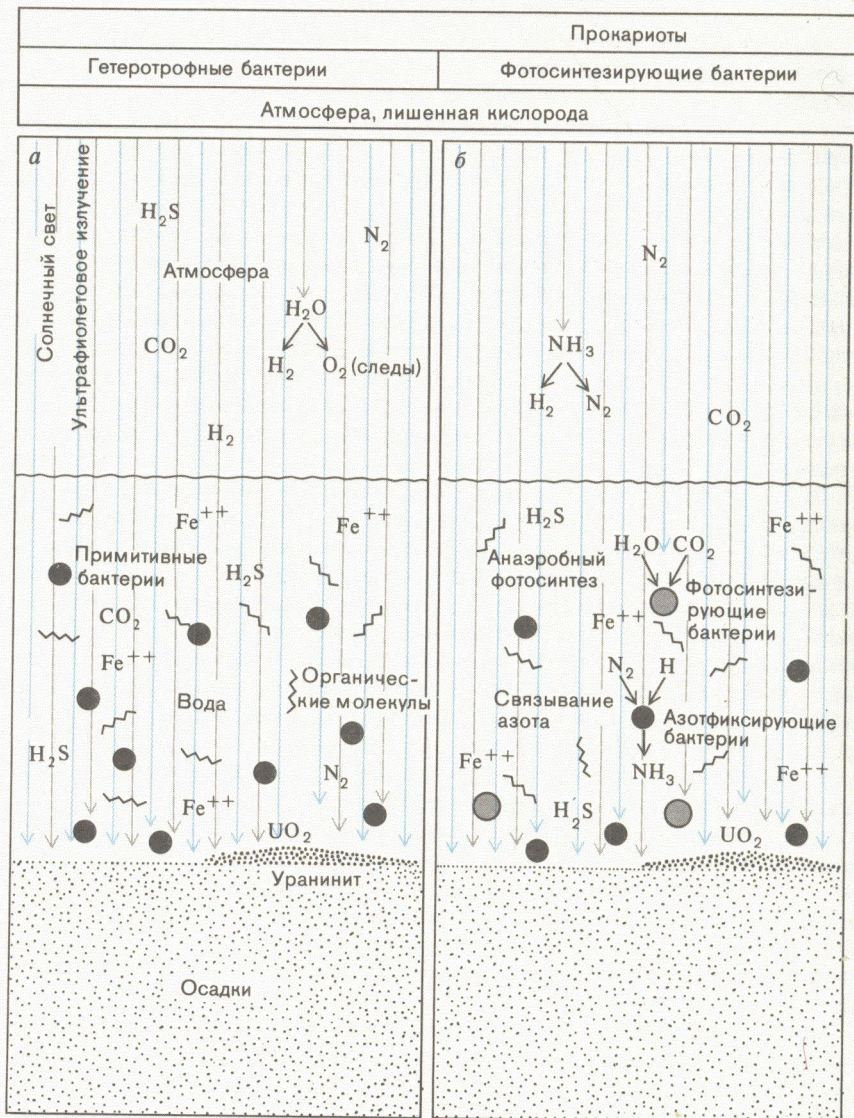
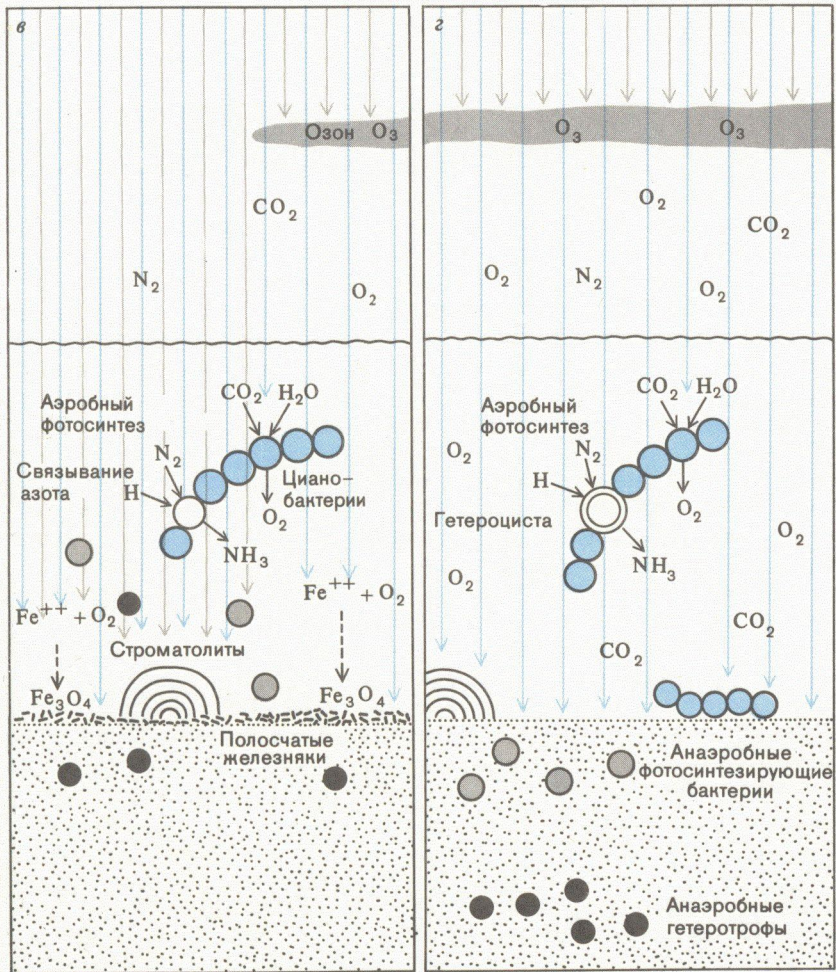


Рис. 12. Во время докембрия организм и среда развивались в тесной взаимозависимости. Первыми живыми клетками (а) были, по-видимому, мелкие шаровидные анаэробы. Кислород содержался в среде лишь в следовых количествах. Анаэробные клетки жили за счет сбраживания органических веществ, образуемых небологическим путем в бескислородной среде. Роль таких готовых к использованию пищевых веществ уменьшилась, однако, с появлением первых фотосинтезирующих организмов (б). Самый ранний тип фотосинтеза был пол-

Цианобактерии

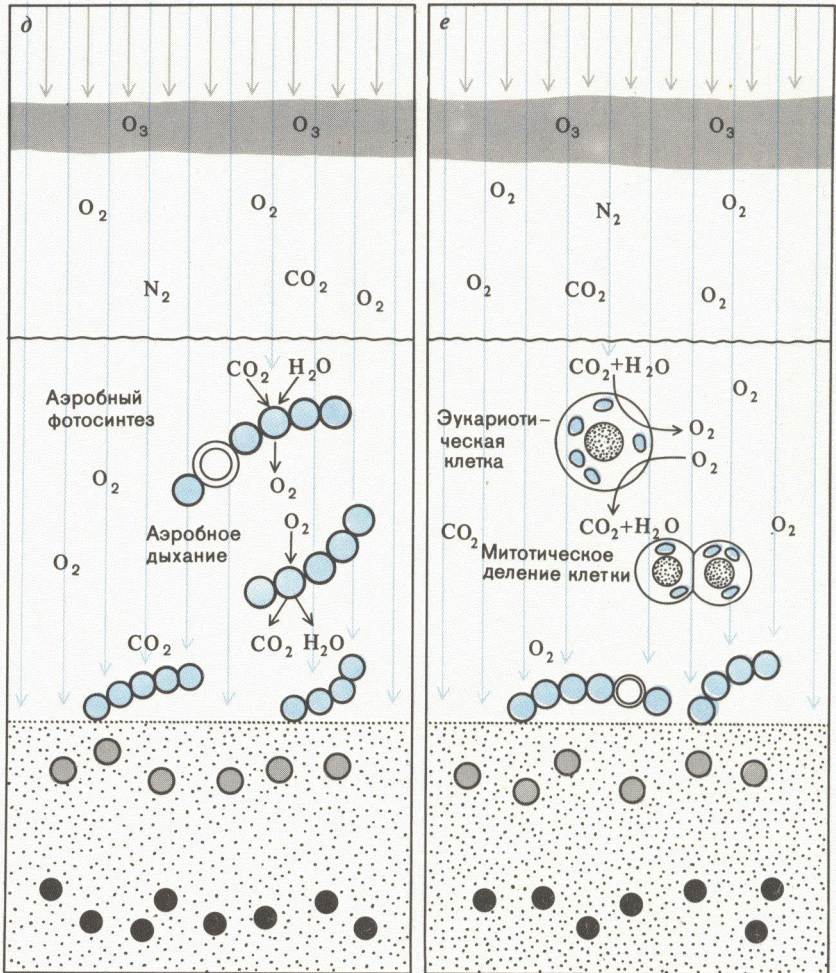


ностью анаэробным. Другим рано возникшим процессом было связывание азота, необходимое, в частности, потому, что ультрафиолетовое излучение, которое в то время свободно проходило сквозь атмосферу, быстро разрушило бы все наличные запасы аммиака (NH_3). Немногом более 2 млрд. лет назад (в) возник аэробный фотосинтез у предшественников современных цианобактерий. Эти микроорганизмы, образующие строматолиты, выделяли кислород, однако на протяжении примерно 100 млн. лет этот кислород практически не накапливался

Примерно полтора миллиарда лет назад

Эукариоты (водоросли)

Атмосфера, содержащая кислород



в атмосфере, а взаимодействовал с растворенным в океанах железом, которое затем осаждалось, образуя мощные формации полосчатого железняка. Лишь после того как из океанов полностью были удалены железо и сходные с ним вещества (2), началось повышение концентрации свободного кислорода вплоть до современного уровня. Это биологически вызванное изменение условий оказало ряд воздействий на биологическую эволюцию. Анаэробные организмы были вынуждены удалиться в местообитания, лишенные кислорода, уступив наилучшие

ние буквально во всех доступных местообитаниях. Развитие цикла трикарбоновых кислот, обеспечивающего более эффективное извлечение энергии из пищевых веществ, закрепило преобладание аэробных организмов в биологических сообществах. После того как примерно 1800 млн. лет назад закончился основной период образования формаций полосчатого железняка, тенденция к повышению концентрации кислорода стала необратимой.

Когда 1500—1400 млн. лет назад возникли эукариотические клетки, на Земле уже в течение долгого времени существовала богатая кислородом атмосфера. Эукариотам, которые с самого начала были полностью аэробными, не нужна была вся та адаптивная стратегия, к которой приходилось прибегать более древним организмам, чтобы справляться с колебаниями уровня кислорода. Разнообразие типов эукариотических клеток, существовавшее примерно 1 млрд. лет назад, позволяет предполагать, что к тому времени уже, вероятно, появилась какая-то форма полового размножения. Быстрое развитие разнообразия среди эукариотических организмов в течение последующих 400 млн. лет привело к появлению многоклеточных форм жизни, и в некоторых из них можно распознать предков современных растений и животных.

По своему характеру и темпам эволюция в докембрии резко отличалась от эволюции в более позднее фанерозойское время (рис. 13). Господствующими формами докембрия были микроскопические и прокариотические организмы, и почти до конца этого времени скорость эволюционного изменения оставалась ограниченной вследствие отсутствия развитого полового размножения. Главные вехи в истории докембрийской жизни были результатом новшеств в биохимии и метаболизме, а не в морфологии. Кроме всего прочего, в докембрии влияние, оказываемое живыми организмами на среду, было по меньшей мере столь же значительным, как и влияние среды на живые организмы. В сущности, метаболизм всех растений и животных, возникших в процессе последующей эволюции, стал возможным благодаря фотосинтетической активности примитивных цианобактерий, живших примерно 2 млрд. лет назад.

для фотосинтеза места цианобактериям. Подобным же образом азотфиксирующим организмам пришлось приспособиться к анаэробному образу жизни или же выработать защитные гетероцисты. Кроме того, содержащийся в атмосфере кислород образовал слой озона (O_3), который задерживал большую часть ультрафиолетового излучения. После возникновения богатой кислородом атмосферы (*D*) стали развиваться клетки, способные не только выжить в атмосфере кислорода, но и использовать его для дыхания. Результатом этого было значительное повышение эффективности метаболизма. Наконец, примерно 1450 млн. лет назад появились первые эукариотические клетки (*E*), которые с самого начала были приспособлены к полностью аэробной среде. Новые способы воспроизведения, возможные у эукариотов, в частности появившиеся позднее сложные формы полового размножения, привели к быстрому увеличению разнообразия в этой группе.



Рис. 13. Хронологическая последовательность главных событий в докембрийской эволюции по данным палеонтологии, петрографии и геохимии и сравнительного изучения метаболизма и биохимии современных организмов. Хотя сделанные здесь выводы носят предварительный характер, представляется ве-

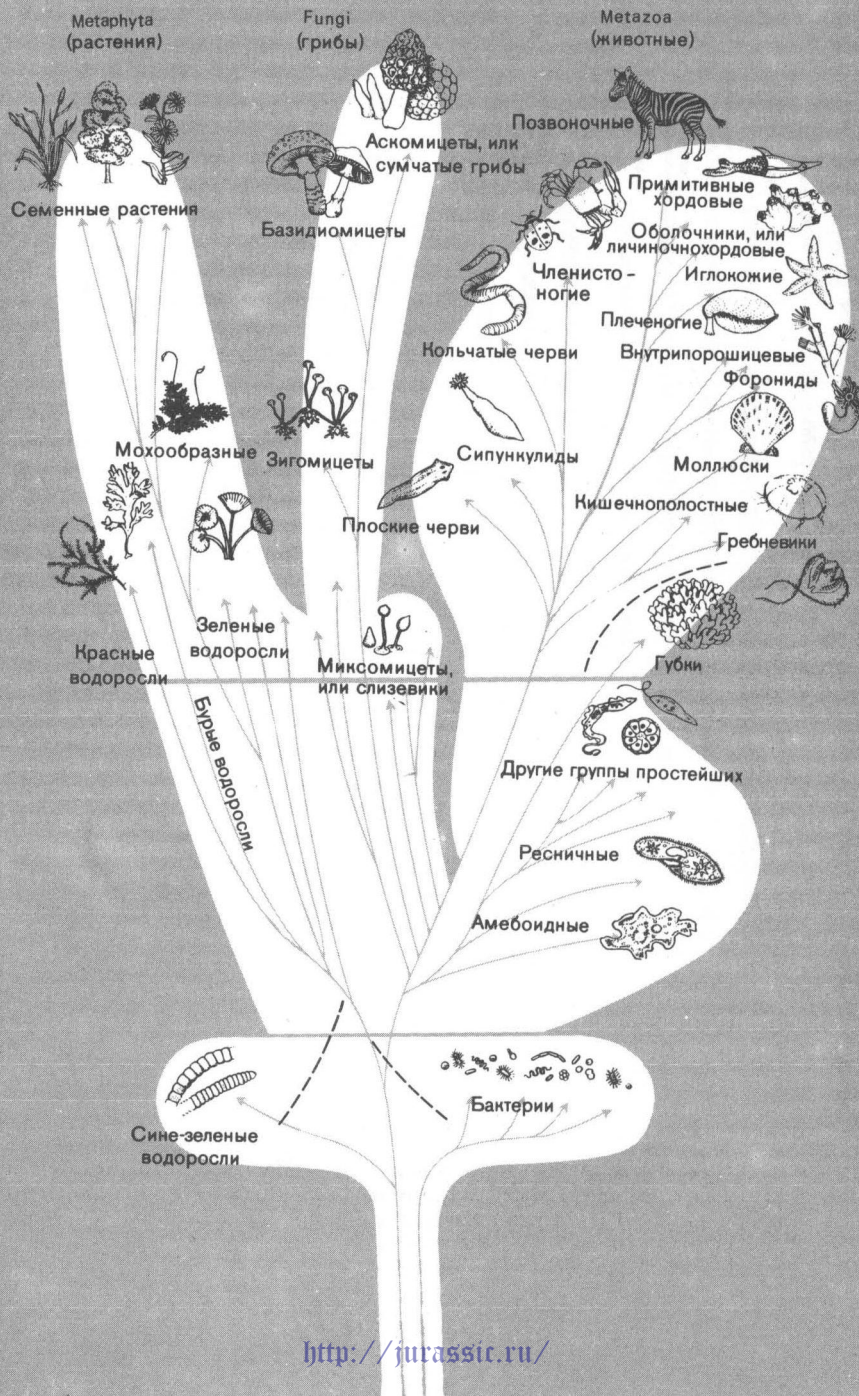


роятным, что жизнь началась более 3 млрд. лет назад (когда возраст Земли составлял немногим более 1 млрд. лет), что возникновение богатой кислородом атмосферы произошло примерно 2 млрд. лет назад и что эукариоты появились около 1,5 млрд. лет назад.

Уровень многоклеточных

эукариотов

Уровень прокариотов



Эволюция многоклеточных растений и животных

Многоклеточные организмы появились лишь по истечении четырех пятых всего времени существования жизни на Земле. Они, по-видимому, возникали из одноклеточных организмов и притом не один, а много раз.

Все животные и все растения, которых можно видеть на суше, в воздухе и в воде, относятся к многоклеточным организмам, состоящим из миллионов, а иногда и миллиардов отдельных клеток. Даже самые простые многоклеточные построены из клеток нескольких типов, а у более сложных число различных типов клеток достигает 200. Все многоклеточные растения и животные возникли в процессе эволюции из одноклеточных эукариотов, подобных тем, которые описаны Дж. Уильямом Шопфом (J. William Schopf) в предыдущей статье. По мнению Дж. Ледьярда Стеббинса (G. Ledyard Stebbins) из Калифорнийского университета в Девисе, многоклеточные организмы независимо эволюционировали от одноклеточных предков по крайней мере 17 раз. Число существующих в настоящее время видов многоклеточных составляет не менее 2 млн., не говоря уже о множестве других, которые возникали и исчезали в прошлом.

Совершенно очевидно, что многоклеточное строение дает ряд преимуществ и обеспечивает успех. Главные преимущества многоклеточности обусловлены тем, что все клеточные механизмы оказываются повторенными много раз. А отсюда следует возможность прожить дольше (поскольку возможно замещение отдельных клеток), оставить больше потомков (поскольку для выполнения функции размножения

Рис. 1. Схема царств живого мира в соответствии с концепцией, предложенной Робертом Х. Уиттэкером (Robert H. Whittaker) из Корнельского университета. Относительно простые одноклеточные Monera, принадлежащие к прокариотам (т. е. организмам, не имеющим оформленного ядра), дали начало более сложным одноклеточным Protista, от которых возникли все три царства многоклеточных организмов. Многоклеточные организмы относятся к царствам Metaphyta, Fungi и Metazoa в зависимости от того, каким способом они добывают необходимую им энергию.

может быть выделено большое число клеток), иметь более крупные размеры, а тем самым и более высокую физиологическую стабильность внутренней среды организма и, наконец, большее разнообразие в строении тела. Кроме того, при многоклеточности становится возможной дифференцировка клеток (специализация их для выполнения какой-либо определенной функции, например специализация нервных или мышечных клеток), что влечет за собой повышение функциональной эффективности. Конкретное преимущество, дававшее толчок эволюции к многоклеточности, было, по-видимому, в разных случаях различным.

Самые крупные категории, используемые в системах классификации организмов,— это царства (рис. 1). Многоклеточные организмы делят на три царства на основе их образа жизни в широком смысле слова и, в частности, способа добывания энергии. Растения, которые относятся к автотрофам (это означает, что им необходимы в качестве питательных веществ только неорганические соединения), используют энергию солнечных лучей для создания в процессе фотосинтеза органического вещества; они образуют царство *Metaphyta*. Грибы (которые сходны с растениями, но питаются за счет потребления органических веществ) образуют царство *Fungi*. Животные, также потребляющие органические вещества, образуют царство *Metazoa*. В каждом из этих царств имеется по нескольку эволюционных линий, развивавшихся независимо от царства *Protista*, к которому относятся одноклеточные эукариотические организмы.

Почти все, что мы знаем относительно эволюции многоклеточных организмов, основано на палеонтологических данных. Ископаемые остатки грибов настолько скудны, что их эволюция остается неясной, однако два других царства очень хорошо представлены в палеонтологической летописи.

Всевозможные типы адаптаций, существующих в настоящее время, позволяют в полной мере оценить эффективность эволюции, формирующей организмы в соответствии с той средой, в которой они обитают. В каждой среде обитают животные, способные особенно хорошо использовать предоставляемые ею условия; каждый вид организмов развивается под действием отбора таким образом, чтобы играть определенную роль в биосфере. Если в среде происходят изменения, то естественный отбор вызывает соответствующее изменение имеющихся адаптаций; иногда при этом возникают новые формы, играющие новые роли в среде. История жизни отражает взаимодействие между изменениями среды, с одной стороны, и эволюционным потенциалом организмов—с другой. Интересно поэтому вкратце рассмотреть главные причины наиболее важных в биологическом отношении изменений среды.

Особенно существенное значение среди них имеют процессы, обусловленные тектоникой литосферных плит. Материки лежат на огромных плитах литосферы, которые перемещаются со скоростью нескольких сантиметров в год, распадаются на части или сталкиваются друг с другом, причем иногда такие столкновения приводят к их слия-

нию воедино. Соответственно материки могут распадаться на части или увеличиваться в размерах, число материков может становиться больше или меньше, а их география может коренным образом изменяться. Бассейны океанов также изменяются по размерам, числу, местоположению и характеру. Все это может оказывать глубокое влияние на живые организмы.

Рассмотрим лишь один из возможных результатов тектоники литосферных плит: столкновение двух, некогда сильно разобщенных материков и объединение их в один более крупный материк. Сопровождающие это событие изменения биологической среды имеют далеко идущие последствия. Наиболее очевидное изменение состоит в разрушении преград, препятствовавших миграции, в результате чего биоты двух материков вступают в борьбу за существование на одном материке. Многие наземные животные во внутренних районах материка оказываются при этом удаленными от моря, и смягчающее влияние морского воздуха и температуры уменьшается. Образующиеся вдоль шовных линий горы еще больше разнообразят среду, создавая области дождевой тени, а возможно, и пустыни, если они преграждают путь главным воздушным потокам, насыщенным влагой.

Таким образом могут возникнуть совершенно новые условия среды. Они, так же как и общее увеличение разнообразия среды, сопровождающее столкновение плит, создают возможности для изменения образа жизни многих организмов. Биоты двух прежних материков вынуждены конкурировать друг с другом и существовать в условиях, к которым они не были адаптированы, но в то же время перед ними открываются новые возможности. Можно ожидать, что эволюция приведет к значительным изменениям флоры и фауны. Все эти события окажут также влияние на морские организмы, населяющие мелководные континентальные шельфы, где в настоящее время живет 90% морских видов. Для многих из них увеличение площади материков означает снижение стабильности среды, требующее новых адаптивных стратегий. В общем следует считать, что вокруг одного большого материка имеются возможности для существования меньшего числа морских видов, чем вокруг двух отдельных материков меньших размеров.

С расширением океанического дна, дрейфом континентов в более прохладные или более теплые зоны, с изменением направлений ветров и морских течений изменяется характер среды обитания организмов. Изменения среды во многих случаях происходят медленно ввиду низкой скорости расширения дна океана — явления, которое обуславливает дрейф континентов и возникновение океанов. В других случаях можно ожидать более быстрых и резких изменений, как, например, тогда, когда материки, сблизившиеся друг с другом на протяжении миллионов лет, наконец, сталкиваются или когда морское течение навсегда отклоняется от своего прежнего пути.

Точно так же как изменения в среде могут оказывать влияние на организмы, деятельность организмов оказывает влияние на среду, изменяя

ее условия. Важнейшим примером такого влияния служит повышение содержания в атмосфере свободного кислорода, главным образом за счет фотосинтеза. Первые организмы не могли бы существовать при наличии в среде свободного кислорода, большинство же современных организмов не может жить без него. Следует также постоянно помнить о том, что любой организм представляет собой одну из составных частей среды многих других организмов, которые в свою очередь входят в состав его среды, и что организмы взаимодействуют друг с другом многими различными способами: как хищники и жертвы, как конкуренты, как паразиты и хозяева; наконец, одни организмы могут служить местообитанием для других. При увеличении, уменьшении или каких-либо других изменениях популяций тех или иных организмов среда также изменяется.

В процессе увеличения разнообразия в царствах многоклеточных организмов, происходившего в течение последних 700 млн. лет, возникали новые крупные группы организмов, а в уже существовавших группах совершилось несколько революционных изменений. Во многих случаях удается установить, на какого рода благоприятные возможности, возникающие в среде (или, в случае вымирания, на исчезновение возможностей), реагирует биота. История животных известна лучше всего. Они возникали по крайней мере дважды: губки от какого-то одного предка, принадлежавшего к простейшим, а остальные многоклеточные животные от какого-то другого. Самые крупные категории, на которые делятся животные,— это типы; на протяжении геологического времени возникло по меньшей мере 35 типов, из которых 26 существуют до сих пор, а 9 вымерли.

Палеонтологические данные, позволяющие выяснить кое-что об условиях, в которых жили ранние представители какого-либо типа, не всегда одинаково полноценны; качество их зависит от типа ископаемых остатков (рис. 2—4). Некоторые следы деятельности животных сохраняются в ископаемом состоянии лучше всего, в частности ходы в грунте и следы перемещения, оставленные в мягком осадке. Затем идут фрагменты твердых скелетов, такие, как раковины морских животных и кости позвоночных. Наконец, в редких случаях сохраняются ископаемые остатки целых мягкотелых животных, обычно в виде отпечатков или пленок на древних донных осадках.

Самые ранние ископаемые остатки животных— это ходы, которые начинают появляться в породах возрастом менее 700 млн. лет, т. е. в конце докембрия. Встречаются как длинные горизонтальные, так и короткие вертикальные ходы, сравнимые по размерам с ходами, которые проделывают многие современные морские организмы. Способность прорывать ходы свидетельствует о возникновении у этих животных в процессе эволюции гидравлических скелетов, представляющих собой наполненные жидкостью полости, которые создавали опору мышцам, что и давало животному возможность зарываться в грунт. Некоторым просто организованным животным, например актиниям, удается ис-

Таблица 1

Хронология основных событий в эволюции многоклеточных организмов в течение последних 700 млн. лет (в основном по палеонтологическим данным)

Время, млн лет	Эра	Период	Эпоха	События
0	Кайнозойская	Четвертичный	Плейстоценовая	Эволюция человека
50		Третичный	Плиоценовая Миоценовая Оligоценовая Эоценовая Палеоценовая	Радиация млекопитающих
100	Мезозойская	Меловой		Последние динозавры Первые приматы Первые цветковые растения
		Юрский		Динозавры Первые птицы
200		Триасовый		Первые млекопитающие Господство терапсид
250	Палеозойская	Пермский		Великое вымирание морских организмов Господство пеликозавров
300		Каменноугольный (карбон)	Пенсильванская	Первые рептилии
			Миссисипская	Лепидодендроны, семенные папоротники
350		Девонский		Первые амфибии Увеличение разнообразия челюстноротых рыб
400		Силурийский		Первые наземные сосудистые растения
450		Ордовикский		Взрыв разнообразия в семействах Metazoa
500 550		Кембрийский		Первые рыбы Первые хордовые
600 650 700		Докембрийская	Эдиакарский	
			Первые следы животных (вторичнополостных)	

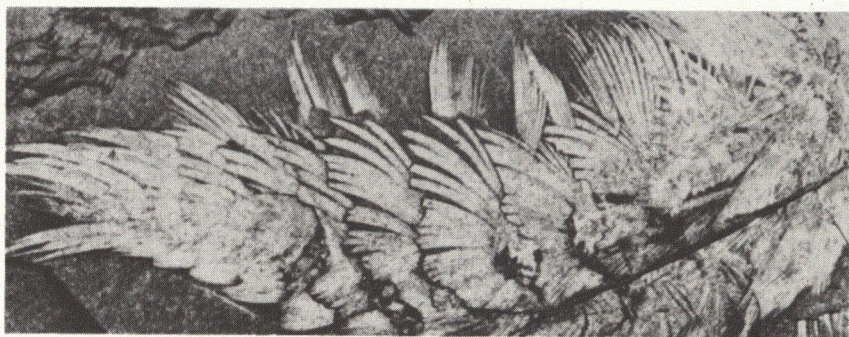


Рис. 2. Отпечаток, оставленный мягкотелым животным в среднекембрийских сланцах Бергесс в Колумбии. Это был, вероятно, многощетинковый червь с многочисленными пучками щетинок, которые здесь отчетливо видны. Отпечаток сфотографирован в ультрафиолетовом свете с увеличением примерно в 5 раз; фотография сделана С. Конуэем Моррисом (S. Conway Morris) из Кембриджского университета. Лампа была помещена под прямым углом к образцу.

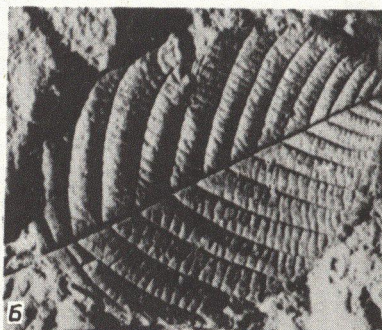
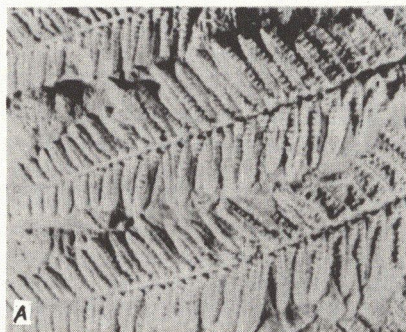


Рис. 3. Ископаемые остатки растений: древовидный папоротник из юры (А) и лист березы из миоцена (Б). Папоротники принадлежат к наиболее древним наземным растениям и составляли часть наземной флоры, господствовавшей в девоне. Береза относится к более высоко организованной группе сосудистых наземных растений.

пользовать в качестве гидравлического скелета наполненную водой кишку и прорывать небольшие ходы, однако длинные горизонтальные ходы, вероятно, принадлежат более активным животным, у которых имелся целом, или вторичная полость тела. Это довольно высокий уровень организации для форм, обнаруживаемых у самого основания палеонтологической летописи многоклеточных животных. Ранее чем 570 млн. лет назад фоссилизированные следы встречаются довольно

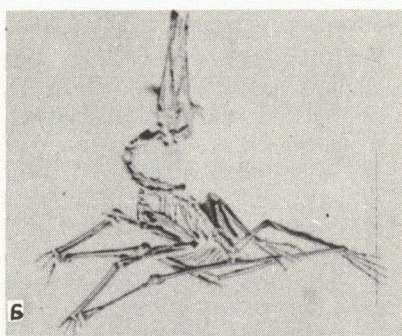
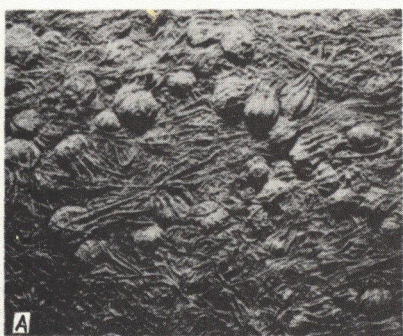


Рис. 4. Ископаемые остатки животных, имевших скелет: скопление морских лилий из верхнего мела (А) и птеродактиль из поздней юры (Б). Морские лилии — одна из групп морских иглокожих, к которым принадлежат такие ныне живущие формы, как морские звезды и морские ежи. Птеродактиль — рептилия, летавшая при помощи перепончатых крыльев, лишенная перьев. Данный экземпляр был найден в Германии.

редко, но позднее этого срока как разнообразие, так и количество их заметно возрастают.

Следующие по времени ископаемые остатки животных, как это ни странно, принадлежат мягкотелым формам, жившим в период от 680 млн. до 580 млн. лет назад; это эдиакарская фауна, названная так по той местности на юге Австралии, откуда она главным образом известна. Все те формы, которые явно можно отнести к одному из современных типов, принадлежат к медузам и их родичам, имевшим относительно простую организацию. Остальные ископаемые формы классифицировать труднее; некоторые, возможно, близки ныне существующим типам (одна напоминает кольчатых червей), а другие нет. По всей вероятности, некоторые из них имели вторичную полость тела.

Наконец, в породах возрастом окло 580 млн. лет появляются остатки прочных скелетных образований. Самые ранние из них представляют собой мелкие фрагменты, зубчики и пластинки неясного происхождения, вероятно, принадлежавшие крупным животным. Затем в течение периода, начавшегося примерно 570 млн. лет назад и продолжавшегося в течение последующих 50 млн. лет, в палеонтологической летописи один за другим, притом довольно быстро (в эволюционном масштабе времени), появляются почти все типы вторичнополостных животных, обладающих прочным скелетом. Исключение составляют тип Chordata (тем не менее находимый в виде бесскелетных форм) и тип Bryozoa, который в конце концов появился в летописи менее 500 млн. лет назад. Эти хорошо сохранившиеся животные, снабженные скелетом, имеют одну общую черту: все они первоначально жили на морском дне, а не зарыва-

лись в грунт, хотя представители одной группы (вымершие трилобиты), по-видимому, довольно активно вскапывали морское дно, прорывая в поисках пищи неглубокие ямки или, возможно, ходы.

Очень ценные комплексы ископаемых, относящиеся примерно к середине кембрийского периода, найдены в Колумбии, в отложениях, получивших название сланцев Бергесс. Большую часть фауны из этих глинистых сланцев составляют мягкотелые животные, погребенные в быстро осаждавшихся илах и сохранившиеся в виде минеральных пленок в результате процесса, остающегося пока неизвестным. Здесь найдены также разнообразные более или менее хорошо сохранившиеся скелеты беспозвоночных вместе с мягкотелыми представителями таких типов, как Annelida (группа, к которой относятся ныне живущие дождевые черви), Priapulidae (черви, обладающие своего рода целомом) и Chordata. Сланцы Бергесс содержат также некоторое число животных, относящихся к ранее неизвестным типам. Только один из таких типов, возможно, является предком одного из ныне существующих типов; остальные представляют собой совершенно самостоятельные линии, которые возникли от неизвестных предков в конце докембрия и впоследствии вымерли.

На основе всех этих данных, а также огромного количества сведений, полученных путем изучения сравнительной эмбриологии и морфологии ныне живущих представителей групп, к которым принадлежали эти ископаемые формы, можно создать картину возникновения основных групп животных. О самых ранних из них, которые положили начало всем многоклеточным животным, известно меньше всего, хотя предположений о том, как они выглядели, более чем достаточно.

Поскольку эволюция новых организмов сопряжена с приспособлением к новым или прежде не использовавшимся условиям, можно вообразить те давления среды, с которыми пришлось столкнуться самым первым многоклеточным формам, и в соответствии с этим представить себе разнообразные типы животных, возникшие в результате адаптивной радиации от некой стволовой линии и принявшие тот или иной оказавшийся доступным образ жизни. Донные животные поглощают пищу, взвешенную в толще воды или осевшую на дно. Животные, потребляющие взвешенную в воде пищу, стремятся максимально увеличить объем воды, из которой они получают эту пищу. Форма тела в виде купола, выдающегося в воду и создающего вокруг себя завихрения отбегающих струй, увеличивала объем воды, омывающей животное, и была для него выгодной. В спокойных водах форма тела в виде высокого цилиндра или наличие отростков, возможно в виде нитей или шупалец, позволили бы увеличить область, из которой черпается пища. Для видов, питающихся бентосом, уплощенная форма тела приводила бы к максимально увеличению области контакта с морским дном.

У таких животных должно было рано начаться разделение функций между клетками. Так, например, у форм, питающихся бентосом, клетки, образующие нижнюю поверхность тела, которые, очевидно, поглощали

пищу, могли легко специализироваться на выполнении функции пищеварения; возможно, что они при этом переместились в глубь тела, что привело к увеличению их числа и стабилизировало процесс пищеварения. Клетки, покрывающие верхнюю часть тела, приняли на себя опорные и защитные функции. Клетки, расположенные по бокам, могли специализироваться для выполнения локомоторной функции, а клетки, окружающие пищеварительную область и получающие обильное питание,— для функции размножения.

У организмов с иной формой тела характер дифференцировки был, вероятно, также иным. Возможно, что у обитателей спокойных вод, питавшихся взвешенными в воде органическими частицами, пищеварительные клетки располагались над всеми другими. У парящих в воде животных тело могло иметь шаровидную или лучистую форму. Любая из этих простых форм животных могла послужить предковой для остальных типов. Такие животные по своей организации находились в общем на том же уровне, что и губки, однако ни одно из них не дожило до наших дней. (Процесс развития губок столь своеобразен, что они, возможно, возникли от каких-то одноклеточных организмов независимо от всех других типов животных.)

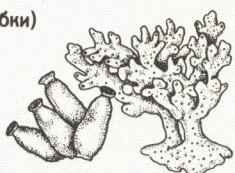
Невозможно установить, насколько раньше, чем 700 млн. лет назад, возникли первые животные— быть может, всего на 50 млн. лет, а быть может, и на целых 500. Во всяком случае, ряд эволюционных направлений в дифференцировке органов и тканей привел к появлению довольно сложно организованных беспозвоночных, большая часть которых возникла как роющие морские донные формы. План строения представителей ныне существующих типов, впервые возникших в кембрийском периоде, дает возможность судить о том, какие планы строения были представлены среди животных позднего докембрия. Например, главными среди кембрийских вторичнополостных животных были метамерные и олигомерные формы.

У метамерных форм целом разделен поперечными перегородками— септами— на множество отсеков, как, например, у дождевых червей. Мышечная активность, связанная с зарыванием в грунт, оказывает влияние только на те сегменты, которые находятся в непосредственной близости от места сокращения, так что при таком строении эффективность рытья возрастает. У олигомерных форм целом делится только на три (иногда лишь на два) отсека, разделенных поперечными септами. Разные отделы целома несут различные функции. У особенно примитивных форм, примером которых служат форониды, один отдел образует длинное туловище, где целом способствует рытью грунта, а второй увенчан щупальцами и используется для добывания пищи.

Создается впечатление, что в промежутке между развитием (возможно, происходившим не однажды) целома, имевшим место примерно 700 млн. лет назад, и появлением животных с прочными скелетами— примерно 570 млн. лет назад— среди вторичнополостных червей возникло значительное разнообразие в пределах их адаптивных зон.

PORIFERA (губки)

А



CNIDARIA (актинии, медузы, кораллы)

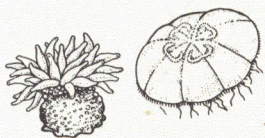
GASTROTRICHA (брюхооресничные черви)

Г



KINORHYNCHA (киноринхи)

Б



STENOPHORA (гребневники)

NEMATODA (круглые черви)

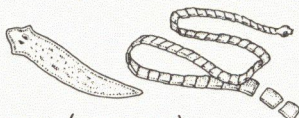


PLATYHELMINTHES (плоские черви)

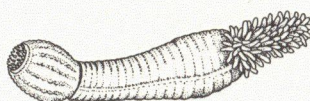


PRIAPULIDA (приапиды)

В



NEMERTINA (немертины)



ACANTHOCEPHALA (скребни)

ENTOPROCTA (стебельчатые животные, снабженные щупальцами)



Г



ROTIFERA (коловратки)

ANNELIDA (дождевые черви, сабеллиды)

Д

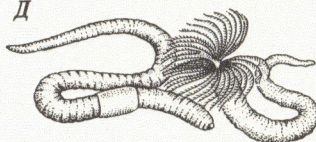
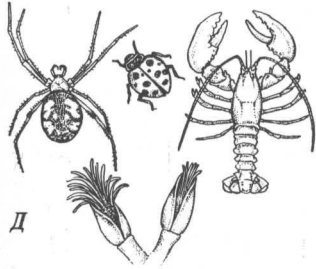


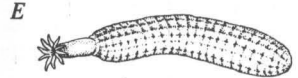
Рис. 5. ныне живущие типы животных сгруппированы здесь в соответствии с планом их строения и для каждого типа приведено изображение одного из его представителей. А. Простые многоклеточные формы, состоящие из тканеобразного слоя, окружающего центральную полость. Б. Формы, имеющие два слоя ткани, один из которых окружает хорошо выраженный кишечник. В. Червеобразные формы, состоящие из трех различных слоев, из которых средний образует как бы основной стержень тела, окружающий кишечник. Г. Небольшие обычно паразитические формы, имеющие три слоя ткани и примитивную полость тела. Д — 3. Четыре группы с «истинной» полостью тела, изолированной от внешней среды; форма этой полости несколько различается в разных группах. Всего в настоящее время на Земле живет 26 типов, а вымерло не менее 9 типов.

ARTHROPODA (насекомые,
ракообразные,
морские желуди)

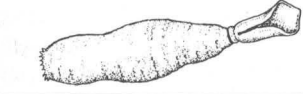


Д

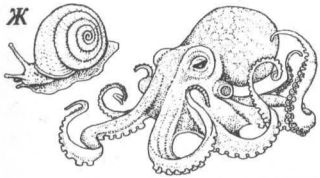
SIPUNCULIDA (сипункулиды)



ECHIUROIDEA (эхиуриды)

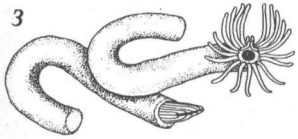


MOLLUSCA (улитки,
осьминоги, кальмары)



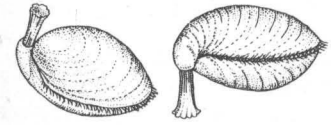
Ж

PHORONIDA (форониды)

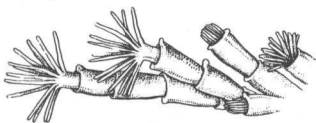


З

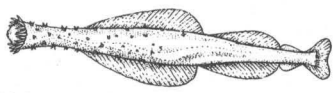
BRACHIOPODA (плеченогие)



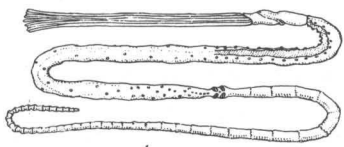
ECTOPROCTA (мшанки)



CHAETOGNATHA (щетинкочелюстные)



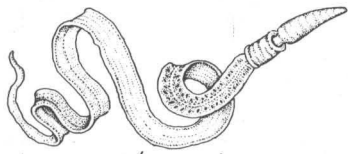
POGONOPHORA



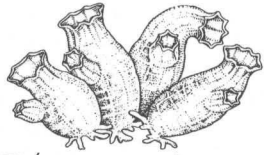
ECHINODERMATA (морские звезды,
морские ежи)



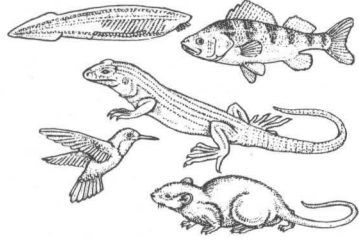
HEMICHORDATA (баланоглосс)



UROCHORDATA (асцидии)



CHORDATA (ланцетник, рыбы, амфибии,
рептилии, птицы, млекопитающие)



Большинство этих групп жило в норах, которые они прорывали в мягком грунте, покрывавшем дно первобытного океана. Затем, примерно 570 млн. лет назад, появилась богатая фауна, представители которой обладали прочными скелетами. Эти животные жили на поверхности морского дна, где условия значительно отличаются от условий в донном грунте. Большая часть эволюционных линий претерпела изменения, приспособляясь к этой новой зоне. У животных, происходивших от олигомерных форм, питавшихся взвешенными в воде органическими частицами, эволюция пошла в направлении развития скелетов, которые служили для защиты и укрепления их ротового аппарата. У некоторых из наиболее подвижных роющих форм, таких, как метамерные черви, развился сегментированный наружный скелет с членистыми придатками, которые действовали главным образом как системы рычагов. К происходящим от них ныне живущим формам относятся насекомые и ракообразные (тип *Arthropoda*).

В этих и в других случаях развитие прочного скелета сопровождалось многочисленными коадаптивными изменениями в строении мягких частей тела. Например, у членистоногих целом редуцировался, так как наружный скелет принял на себя двигательные функции и движение при помощи конечностей заменило волнообразные перистальтические сокращения всего тела. Перегородки между сегментами стали ненужными, и они исчезли. О прежнем метамерном строении свидетельствуют ряды парных внутренних органов, унаследованных от сегментированных предков.

Все эти данные указывают на то, что примерно в начале палеозойской эры возникло большое разнообразие животных на уровне типов. В это время появились как типы, существующие до сих пор, так и вымершие типы мягкотелых животных, представленные в сланцах Бергесс. Некоторые ранние ныне вымершие формы, имевшие скелет, вероятно, также представляли собой самостоятельные типы. Один такой тип был сходен с губками, а другой, возможно, был близок к моллюскам. Судя по ископаемым остаткам, в палеозое существовала по крайней мере треть того числа типов, которые существуют в настоящее время, а возможно, что их было еще больше.

Условия среды, создавшие основу для такой радиации, остаются неясными. Высказывались предположения, что содержание кислорода в среде, наконец, достигло достаточно высокого уровня, чтобы поддерживать существование животных, ведущих активный образ жизни, и что это стимулировало эволюционный взрыв. Согласно другому предположению, причиной послужила стабилизация среды.

Среди многих линий, развивавшихся в различных направлениях в соответствии с принятым ими новым образом жизни, была одна, которая специализировалась к плаванию и сильно отклонилась от других групп животных. Это были олигомерные животные, питавшиеся взвешенными в воде органическими частицами; у них развилась довольно твердая, но гибкая спинная струна и характерные массы мышц в форме шевронов,

способные изгибать эту струну из стороны в сторону при плавании. В конечном счете у этих животных образовались прочные структуры: наружная броня из пластинок, служивших для защиты, и осевой скелет из подвижно соединенных между собой позвонков с длинными боковыми отростками, поддерживавшими стенки тела. Это были самые первые рыбы. Челюстей у них не было, а плавники были непарными. Они питались, заглатывая воду через расположенный на переднем конце тела рот, переваривая взвешенные в ней органические частицы, служившие им пищей, и выбрасывая отфильтрованную воду через жабры.

Ранние бесчелюстные «рыбы» — *Agnatha* — впервые встречаются среди позднекембрийских ископаемых остатков. Эта группа довольно успешно развивалась до середины палеозойской эры, но достигла относительно небольшого разнообразия. В какой-то момент в девоне в эволюции рыб произошло два крупных события: превращение передней пары жаберных дуг в челюсти и появление парных плавников. Связанное с этим значительное расширение выбора пищи, повышение способности к сохранению равновесия и маневренности при плавании обусловили резкое увеличение разнообразия челюстноротых рыб. (Бесчелюстные в основном вымерли, хотя от них до сих пор сохранились такие формы, как миноги.)

Челюстноротые рыбы были представлены двумя главными группами — лучеперых и лопастеперых. Преобладающее большинство ныне живущих рыб происходит от лучеперых. Лопастеперые рыбы сами по себе оказались гораздо менее удачливыми (в современной фауне они представлены только двоякодышащими и несколькими реликтовыми морскими формами), но в их плавниках имелись костные опорные элементы, из которых впоследствии развились конечности. Самые первые амфибии возникли из примитивной группы лопастеперых (*Rhipidistia*) и, таким образом, все четвероногие позвоночные (*Tetrapoda*) и их потомки также происходят от этой исчезнувшей группы рыб.

Энергию, необходимую для существования этих морских животных, поставляли сначала фотосинтезирующие одноклеточные организмы (они продолжают поставлять ее и до сих пор), но в какое-то время в позднем докембрии появились многоклеточные морские водоросли. О том, сколь велико было разнообразие этих растений или их обилие, известно мало; они, вероятно, поставляли детрит сообществам беспозвоночных, а кроме того, возможно, непосредственно служили им пищей. Возможно также, что к кембрийскому периоду сушу заселили почвенные бактерии, грибы и низшие растения, а на края болот и изрезанные заливами прибрежные участки стали выходить выносливые полуводные растения. Однако первые линии неводных растений, потомки которых образуют главные элементы наземной флоры, появились в силуре. Первые растения стали распространяться из прибрежных низменностей и болот на более сухие возвышенные места. По мере расширения зеленого пояса на берег стали выходить животные; это были членистоногие и, возможно, черви, питавшиеся сначала остатками рас-

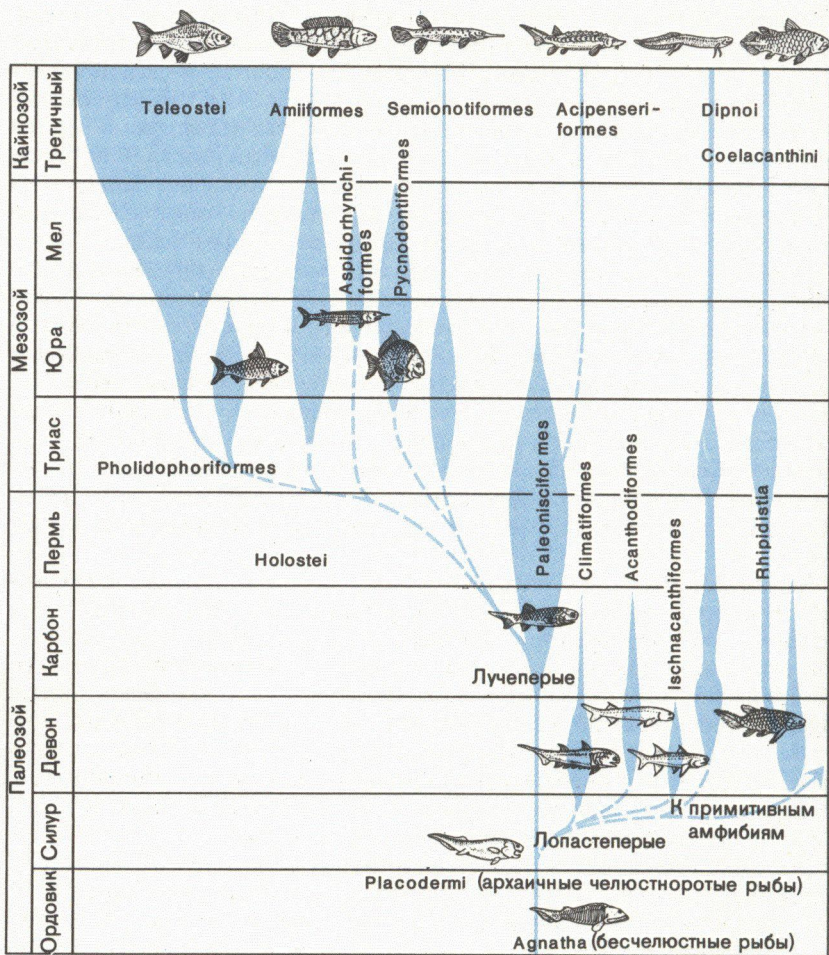


Рис. 6. Эволюция рыб началась с появления в кембрийский период бесчелюстных форм, произошедших от более просто организованного многоклеточного морского животного. В девоне произошло развитие челюстей из первой пары жаберных дуг и появление парных плавников. Одна мощная линия эволюции челюстноротых рыб — лучеперые — была предковой для большинства ныне живущих видов рыб. Другая линия — лопастеперые — была не столь мощной, но в конце концов дала начало первым амфибиям — предкам всех четвероногих позвоночных. Первые амфибии смогли выйти на сушу главным образом благодаря развитию наземных многоклеточных растений, которые обеспечили их существование, а позднее от амфибий произошли полностью наземные животные.

тений, а затем и самими растениями. Таким образом, на суше уже обитали виды, которые могли служить пищей для популяций крупных четвероногих, появившихся в девонском периоде.

Многие линии первых амфибий достигали довольно крупных размеров и заняли все имевшиеся местообитания; среди них были как растительноядные формы, так и хищники, и они питались разнообразной пищей в водной, полуводной и наземной среде. Хотя эти амфибии, вероятно, были довольно выносливыми, быть может, соперничая в этом отношении с рептилиями, они все еще оставались связанными с водой, где они размножались, подобно нынешним лягушкам и саламандрам. Современные амфибии совершенно не похожи на те крупные формы, которые господствовали на суше в течение почти 75 млн. лет. Предки современных видов возникли, по-видимому, в конце палеозойской эры; это были мелкие формы, адаптированные к жизни в краевых местообитаниях и к использованию ресурсов, которыми пренебрегали их более крупные родичи. Вероятно, таким образом они избежали конкуренции с другими позвоночными, появившимися позднее.

Рептилии возникли от линии примитивных амфибий, ставших независимыми от водной среды благодаря появлению у них в процессе эволюции яйца, способного развиваться на суше. Рептилии быстро достигли разнообразия, расселились по всем местобитаниям, которые занимали их крупные земноводные родичи, и начали успешно охотиться на них и конкурировать с ними. Крупные амфибии вымерли в конце триаса. Уже к концу пермского периода рептилии значительно продвинулись на пути к господству. Наиболее успешно развивались две группы: пеликозавры (известные своими огромными спинными плавниками) и терапсиды, которые, вероятно, были более активны и более агрессивны, судя по тому, что в начале триаса они затмили пеликозавров по разнообразию.

Терапсиды в свою очередь уступили место в качестве господствующей группы рептилий динозаврам, появившимся в триасе и вымершим лишь спустя 150 млн. лет. За это время они пережили несколько волн массового вымирания, уносивших в основном крупные виды, но всякий раз динозавры вновь радиировали от выживших более малорослых линий, что давало им возможность сохранять свое доминирующее положение. Наконец в самом конце мелового периода, примерно 65 млн. лет назад, они исчезли.

В течение большей части своего владычества динозавры делили наземный мир с группой мелких, подвижных покрытых шерстью животных — млекопитающих, которые возникли от одной из линий хищных терапсид. Эволюция млекопитающих особенно хорошо запечатлена в палеонтологической летописи, в которой можно проследить постепенную замену в строении скелета признаков, характерных для рептилий, признаками, характерными для млекопитающих. К сожалению, о многих других признаках млекопитающих, как правило, по ископаемым остаткам судить невозможно. К ним относятся: теплокров-

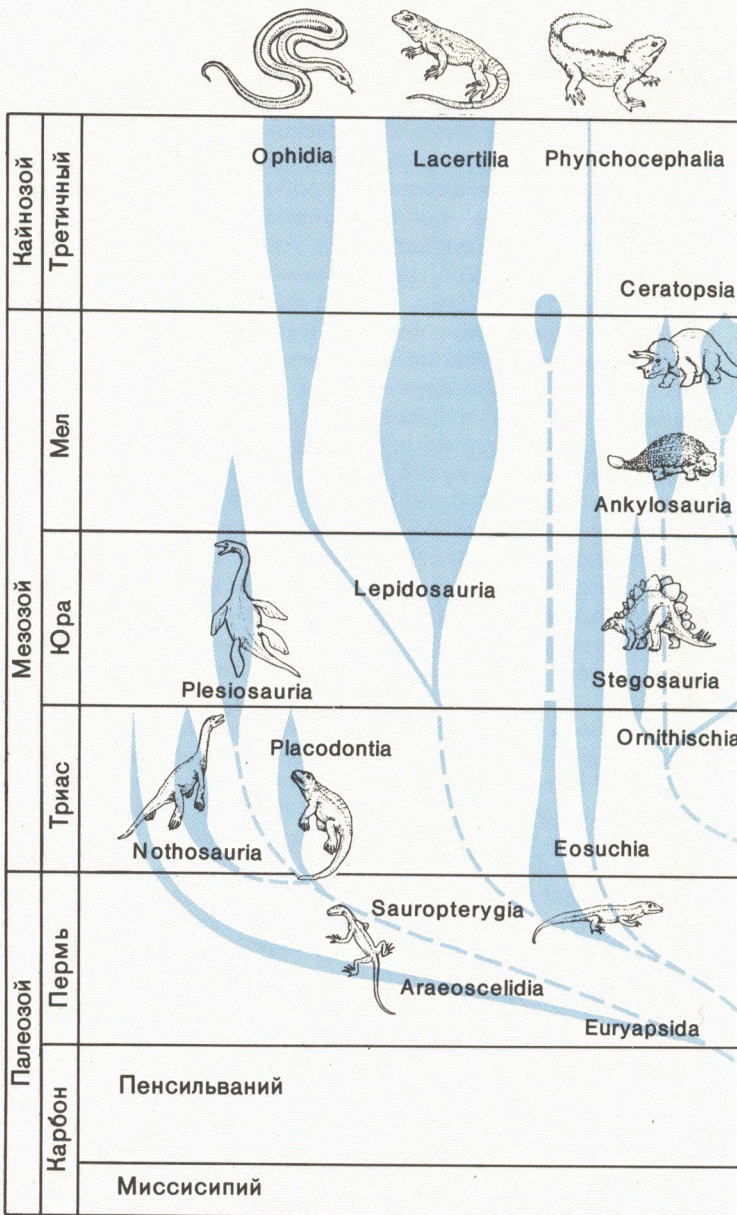


Рис. 7. Рептилии возникли от примитивной линии амфибий, которые уже не были привязаны к воде благодаря появлению у них яиц, способных развиваться в наземных условиях. Наибольшего успеха достигли две группы рептилий — пеликозавры и терапсиды, причем последние постепенно превзошли пеликозавров по



разнообразию. В триасе среди рептилий возникла группа динозавров, которые затем на протяжении 150 млн. лет господствовали на суше. На этой и на других схемах, изображающих эволюцию различных групп животных и растений, толщина линии или ширина полосы указывают на относительную величину данной группы в соответствующий геологический период.

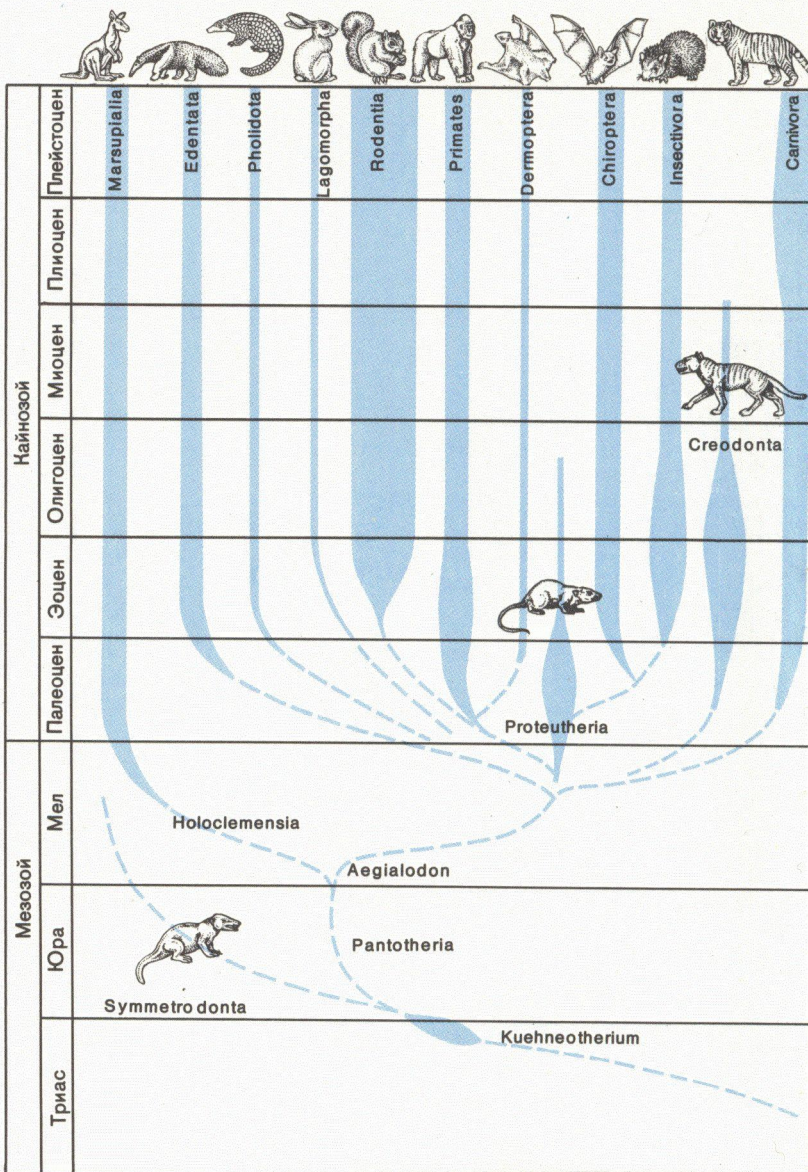
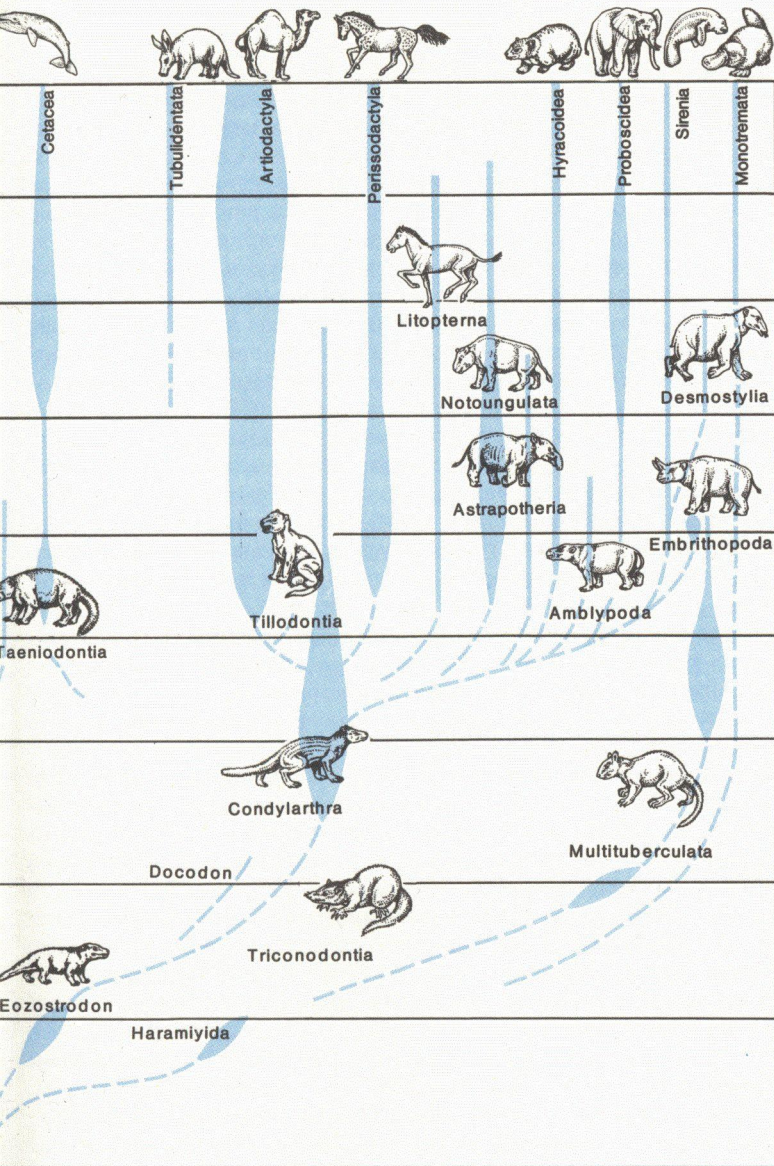


Рис. 8. Эволюция млекопитающих началась с группы хищных терапсид. Первые млекопитающие были очень мелкими; те из них, которые пережили массовое вымирание наземных животных в конце мелового периода, весили менее 9 кг. Несколько линий млекопитающих пережили динозавров, и в течение кайнозойской эры эта группа достигла большого разнообразия. Первые приматы появились в то вре-



мя, когда динозавры еще господствовали на суше; это были мелкие существа, обитавшие на деревьях и сходные по своему образу жизни с белками. Линия млекопитающих, которая в конечном счете привела к возникновению человека, перешла к жизни на земле; представители этой линии вначале, вероятно, занимались только собирательством, а позднее стали весьма успешно охотиться.

ность, волосяной покров, наличие диафрагмы, повышенная подвижность и строение лицевых мышц, делающее возможным сосание. Млекопитающие, вероятно, разделяли по крайней мере некоторые из этих признаков со своими терапсидными предками. У млекопитающих они образуют единственный в своем роде приспособительный комплекс.

После того как динозавры вымерли, началась адаптивная радиация млекопитающих, которые заняли освободившиеся местообитания и в свою очередь стали господствовать на суше. Ввиду активности и подвижности млекопитающих по сравнению с рептилиями приходится удивляться тому, что радиация их не произошла раньше и что они так поздно бросили вызов динозаврам. По-видимому, объяснить это можно тем, что динозавры сами были активными, проворными и теплокровными. Положение тела динозавров свидетельствует об их высокой подвижности; если сравнить их кости с костями теплокровных и холоднокровных четвероногих, живущих в настоящее время, то оказывается, что в костях динозавров имеются каналы, позволяющие считать этих животных теплокровными; кроме того, соотношение хищников и жертв, установленное на основе палеонтологических данных, указывает, что динозавры, подобно теплокровным млекопитающим и в отличие от холоднокровных рептилий, поглощали много пищи.

Если подтвердится предположение о том, что динозавры были теплокровными, то это поможет объяснить их длительное господство. Динозавры характеризовались большими размерами тела, чем их современники-млекопитающие; даже только что вылупившиеся из яйца динозавры были крупнее большинства млекопитающих. Очевидно, млекопитающие играли роль мелких, а динозавры — крупных животных. Даже после нескольких волн вымирания, сокративших разнообразие динозавров, их выжившие формы все еще оставались крупнее млекопитающих, могли сохранять свои позиции и давать начало линиям, на основе которых эволюция воссоздавала крупных животных.

Причина окончательного вымирания динозавров остается загадочной, но, по всей вероятности, она связана с емкостью среды в меловой период. Только мелкие животные весом не более 9 кг пережили ту волну вымирания на суше, которой завершился меловой период; а млекопитающие были даже мельче.

За время длительного сосуществования с динозаврами у млекопитающих развился ряд усовершенствований, сослуживших им хорошую службу. В течение мелового периода возникли и достигли умеренного разнообразия млекопитающие, имеющие плаценту. Приматы — отряд, к которому относится человек, — появились еще во время господства динозавров. Таким образом, несколько линий млекопитающих пережили динозавров. В кайнозое млекопитающие достигли значительного разнообразия. Ряд возникших в этот период линий затем вымер, так что число отрядов ныне живущих млекопитающих меньше, чем оно было в некоторые промежутки времени в кайнозойскую эру.

Эволюционная активность млекопитающих достигла своей вершины

за последние 2 млн. лет, быть может, вследствие очень большого разнообразия климатических условий, возникших в связи с последним кайнозойским оледенением. Самым последним эпизодом в эволюции млекопитающих была волна вымирания, особенно тяжело сказавшаяся на крупных представителях этой группы, в том числе на человекоподобных формах.

Приматы, жившие в раннем кайнозое, были мелкими формами, по образу жизни, вероятно, близкими к белкам. Многие характерные черты приматов (перекрывание зрительных полей двух глаз, слабо выступающая вперед лицевая часть, хватательные передние конечности, сильное развитие головного мозга и ловкость), по-видимому, представляют собой адаптации к древесному образу жизни. Представители линии, которая в конечном счете привела к человеку, спустились в лесу с деревьев на землю сначала для собирания пищи, а затем и для охоты и, возможно, поселились на лесных опушках, проникая в умеренно открытые места. Длительная адаптация к жизни на земле привела к тому, что тело приматов приняло вертикальное положение. Возникали группы, состоявшие из охотников и собирателей; возможно, что своеобразное строение зубов человека с его редуцированными клыками было связано с изменением характера питания, сопровождавшим такого рода социальную эволюцию. Высказывалось предположение, что окончательное становление вида *Homo sapiens* было связано с дальнейшим переходом к охоте на крупную дичь, при которой возросла ценность таких его качеств, как хитрость, разум и способность к сотрудничеству.

История эволюции наземных растений сходна с историей наземных позвоночных; для нее также были характерны волны вымирания и замещения и происходивший время от времени расцвет новых форм, которые становились господствующими. В девонский период, когда возникли первобытные леса, стали распространяться примитивные сообщества хвощей, плаунов и папоротников, занявшие господствующее положение в наземной флоре. Эти растения размножаются при помощи спор и предпочитают влажную среду.

Растения, продуцирующие семена и пыльцу, появились уже в девоне. В каменноугольный период они достигли значительного разнообразия, а в перми начался расцвет одной их линии — хвойных, приведший к тому, что в мезозойской флоре они заняли господствующее положение. Этот сдвиг был связан с наступлением более сухого климата.

Другой сдвиг произошел в конце мелового периода, когда в результате эволюционного взрыва цветковые растения (покрытосеменные) завоевали господство на суше. (Число видов ныне живущих покрытосеменных достигает почти четверти миллиона). Самые первые цветковые растения были представлены хилыми видами, готовыми поселиться где придется и адаптированными к быстрому размножению. Репродуктивная специализация, включающая развитие цветков и появление системы опыления насекомыми, создала им ряд преимуществ, определивших их превосходство над хвойными, растущими более медленно.

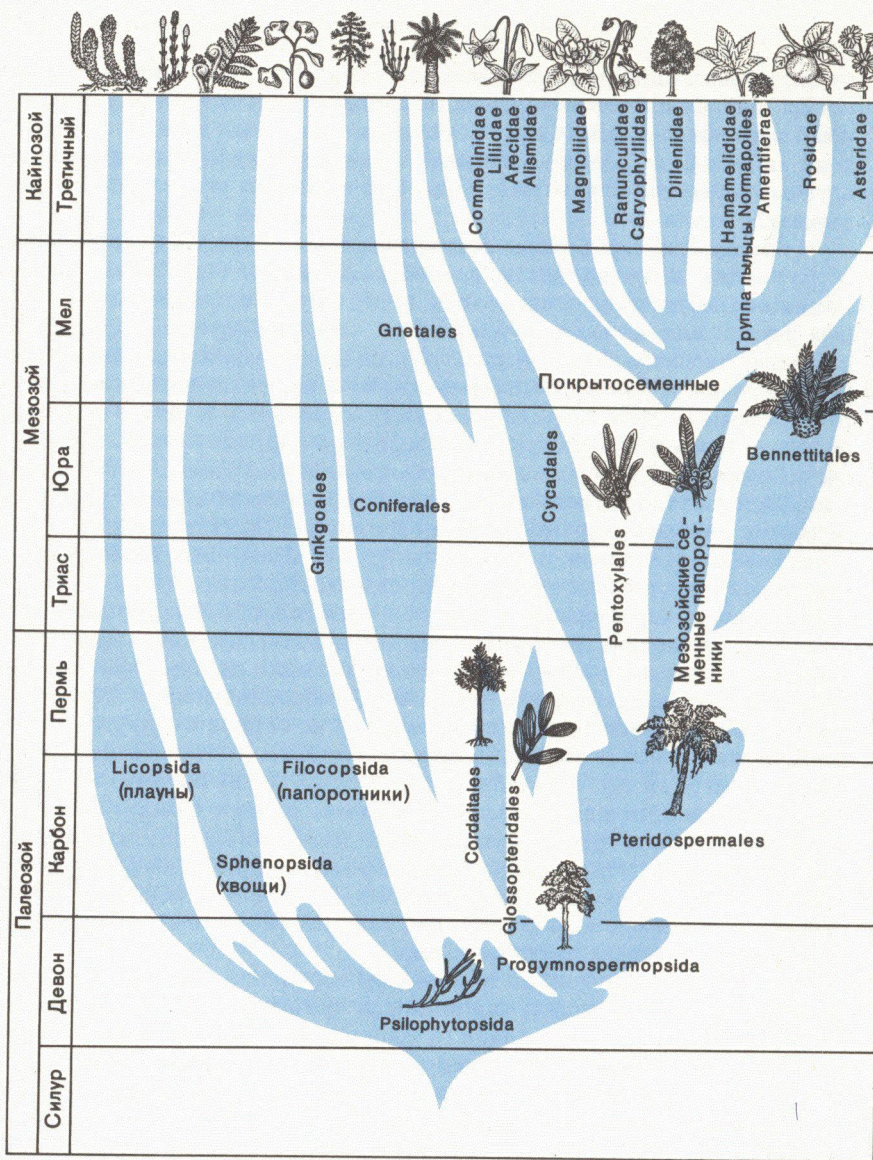
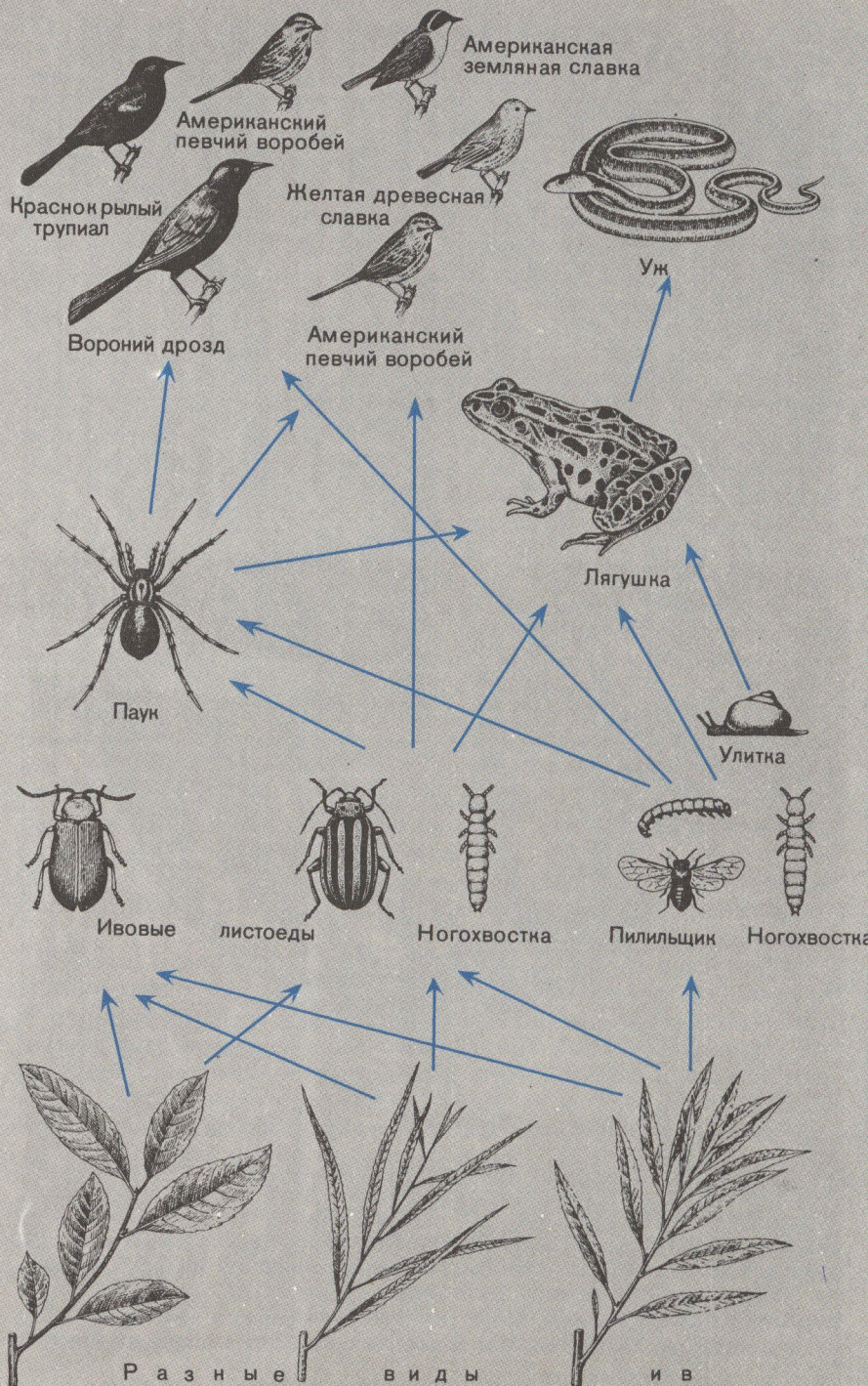


Рис. 9. Эволюция сосудистых наземных растений, вероятно, происходила так, как показано на этой схеме. В девонской флоре господствовали примитивные сообщества хвощей, плаунов и папоротников. Эти формы размножаются спорами и предпочитают влажные условия. Растения, производящие семена и пыльцу, возникли в девоне, а к перми появились хвойные и начался их расцвет, так что в мезозойскую эру они стали господствующей группой. В конце мелового периода произошел эволюционный взрыв в группе покрытосеменных (цветковых растений), которые в свою очередь заняли господствующее положение.

Подробные данные о разнообразии и обилии видов растений на протяжении палеозойской и мезозойской эры в общем отсутствуют. Главные смены доминирующих элементов флоры сходны с теми, которые происходили у наземных животных, но, насколько можно судить, они не были связаны с событиями, оказывавшими влияние на животных. Так, например, покрытосеменные прочно обосновались на суше задолго до вымирания динозавров. Кроме того, как это сейчас известно, несколько волн вымирания четвероногих в мезозое не нашли отражения в истории наземных растений.

Эволюционная история животных и растений, начиная с возникновения этих царств и их основных подразделений и до происхождения современных видов, предстает в виде ряда биологических реакций на возможности, предоставляемые средой. В результате увеличения разнообразия в ранние периоды примерно в начале кембрия в животном мире появилось несколько различных планов строения, каждый из которых был адаптирован к определенному образу жизни. Многие из этих планов строения оказались преадаптированными к тому или иному образу жизни, сложившемуся позднее, и достигли огромного разнообразия; на сегодня они соответствуют таксономическим категориям, которые мы называем типами. Другие рано или поздно вымерли. Вымирание представляет собой в некотором роде меру того, сколь успешно эволюция сумела справиться с адаптацией организмов к данным условиям среды. С исчезновением определенных условий исчезают и адаптированные к ним организмы. Тем самым отбор получает возможность развивать среди оставшихся в живых новые типы организмов. Эти новые формы иногда оказываются необычайно удачными, особенно в тех случаях, когда имеющиеся у них адаптации открывают им доступ в относительно свободные ниши. Исчезающие группы замещаются не совершенно новыми группами, а ветвями, отходящими от сохранившихся линий. Поэтому с течением времени число различных типов организмов уменьшается, тогда как оставшиеся группы в среднем становятся более разнообразными.

Исчезнувшие группы вовсе не обязательно были в целом менее адаптированы или структурно менее совершенны, чем те, которые выжили; они просто оказались менее адаптированными к происходившим на Земле изменениям условий. Последовательность изменений этих условий, определяемая в конечном счете физическими изменениями, возникающими в процессе развития Земли, не зависит от того, какие именно живые организмы пытаются адаптироваться, чтобы выжить на материках и в океанах. Если бы в среде произошли другие изменения, то выжившими оказались бы другие организмы. Никто не может сказать, какие формы жизни населяли бы в настоящее время Землю, если бы ее физическая история протекала иначе. Можно лишь утверждать, что эти формы отличались бы от тех, которые обитают на ней сегодня.



Эволюция экологических систем

Козволюция видов в пределах отдельных экосистем приводит к интересным последствиям, определяя общее число видов, населяющих данную область, их относительное обилие и общее строение локальной пищевой сети.

Строго говоря, экологические системы как таковые не эволюционируют. Как неоднократно подчеркивалось в этом сборнике, естественный отбор почти неизменно действует на особь или на группу родственных особей. Популяции, а тем более сообщества взаимодействующих популяций не могут рассматриваться как единицы, подверженные эволюции в дарвиновском смысле. И все же остается справедливым, что в число факторов, определяющих естественный отбор среди особей данного вида, входят всевозможные биологические взаимодействия с другими видами: взаимодействия цветковых растений с опыляющими их насекомыми, плодов — с животными, распространяющими их семена, неприятных на вкус насекомых — с теми видами, которые подражают их предупреждающей окраске. Поэтому в известном смысле можно считать, что по общепринятой дарвиновской схеме совместно эволюционируют группы видов. Признание того, что эволюция создает определенную структуру на уровне экологических систем, не имеет ничего общего с грубым представлением о «групповом отборе». Подобные структуры

Рис. 1. На этой идеализированной схеме пищевой сети оказано, «кто кого ест» в одной из ивовых рощ в Канаде. Такие пищевые сети можно грубо представить в виде иерархии, состоящей из нескольких «трофических уровней» (в данном случае их четыре), хотя обычно не все имеющиеся в данном местообитании виды хорошо укладываются в схему. Изображенная здесь пищевая сеть состоит из следующих трофических уровней: первичные продуценты (сами ивы), растительоядные (ряд различных насекомых), хищники первого порядка (пауки и лягушки) и хищники второго порядка (птицы и змеи). Однако путь от растений к змеям может проходить либо через два (насекомые, лягушки), либо через три (насекомые, пауки, лягушки) промежуточных звена; аналогичным образом путь от растений к птицам может быть либо прямым, с одним промежуточным звеном (насекомые), либо непрямым — через два звена (насекомые, пауки).

неразрывно связаны с системой биологических взаимоотношений, в результате которых отдельные организмы получают те или иные преимущества или оказываются в невыгодном положении,— концепция, отраженная в запоминающемся названии одной из книг Дж. Ивлина Хатчинсона (G. Evelyn Hutchinson) «Экологическая сцена и эволюционный спектакль».

Каким образом эволюционные силы сочетаются с физической средой, формируя сообщество живых существ? Почему, например, на Британских островах постоянно живут 60 видов бабочек, а на Новой Гвинее почти 1000? Отвлекаясь от общего числа видов, можно задать более конкретные вопросы относительно типов организации сообществ. Чем определяется относительное обилие особей среди различных видов, населяющих данную область? Почему некоторые сообщества состоят из нескольких широко распространенных видов и нескольких очень редких, тогда как в других сообществах все составляющие их виды представлены примерно равным числом особей? Почему буквально во всех сообществах число видов мелких животных значительно выше, чем число крупных? Почему пищевые цепи, как правило, состоят всего из трех или четырех звеньев (растение — растительноядное животное — хищник первого порядка — хищник второго порядка), несмотря на большие различия в количестве протекающей через них энергии и в физических особенностях образующих эти цепи организмов?

Ответы на подобные вопросы интересны не только сами по себе, но и в связи с практическими проблемами охраны природы и управления природными ресурсами. Несмотря на все увеличивающееся количество эмпирических данных и их синтез, в настоящее время не существует единства во мнениях ни по одному из поставленных выше вопросов. Я опишу здесь ряд характерных ситуаций, выявленных эмпирически, и рассмотрю некоторые гипотезы, высказанные относительно причин, порождающих эти ситуации.

Факты, свидетельствующие о существовании определенных характерных численных соотношений видов, связанных с данной областью, получены из самых разнообразных источников — от широкого изучения палеонтологической летописи до контролируемых экспериментов с фауной членистоногих, связанной с отдельными мангровыми деревьями. На основе всех этих данных П. Дж. Дарлингтон (P. J. Darlington) в своем классическом труде о том, где жили позвоночные в прошлом и настоящем, «Зоогеография. Географическое распространение животных», приходит к следующему выводу: «На протяжении всей известной истории позвоночных в тех случаях, когда ископаемые данные достаточно полны, оказывается, что как земной шар в целом, так и его отдельные части были населены фауной позвоночных, которая оставалась довольно постоянной по величине и адаптивной структуре. Ни земной шар, ни та или иная из его частей не были перенаселены животными в одну эпоху и пусты в другую и не было таких экологических ниш, которые долгое время оставались бы незанятыми. Всегда (за исключением, быть может,

очень коротких периодов времени) существовали растительноядные и хищники, крупные формы и мелкие и множество разнообразных менее значительных адаптивных групп, причем все они были представлены в определенном соотношении друг с другом. В ныне существующих фаунах наблюдается такое же равновесие. Фауна каждого материка в общем соответствует его площади и его климату, и в каждой основной фауне наблюдается рациональное соотношение растительноядных, хищников и т. п. Это не может быть случайным».

Аналогичные данные по различным ископаемым группам приведены в статье Валентайна. Особенно убедительным примером служит сравнение числа семейств наземных млекопитающих Северной и Южной Америки до, во время и после образования Панамского перешейка, соединившего эти два материка в плейстоцене, т. е. примерно 2 млн. лет назад (рис. 2). До образования Панамского перешейка между Северной и Южной Америкой не было непосредственного контакта с самого начала эпохи млекопитающих, но даже и в предшествующую эпоху между ними были возможны контакты, осуществлявшиеся окольным путем — через Европу и Африку. Первоначально ни одно семейство млекопитающих не было представлено на обоих материках, и каждая данная экологическая ниша была заполнена в Северной и Южной Америке филогенетически различными формами (рис. 3). Примерно в середине плейстоцена образовался нынешний Панамский перешеек, и вслед за этим между двумя соединившимися материками начался значительный обмен элементами фауны. В период этого обмена общее число семейств заметно возросло, однако затем началось вымирание, в результате чего число семейств на обоих материках вновь упало примерно до того же уровня, на котором оно находилось до смешения фаун. Как заметил палеонтолог Джордж Гэйлорд Симпсон (George Gaylord Simpson), эти данные согласуются с «представлением о том, что каждый из этих материков был экологически заполнен наземными млекопитающими до начала взаимного обмена и что примерно 25 семейств для Северной Америки и 30 семейств для Южной соответствуют экологическому насыщению». Североамериканские животные более успешно прижились на юге, чем южноамериканские на севере, возможно, потому, что североамериканские виды прошли через конкуренцию на связанных между собой северных материках, тогда как Южная Америка в течение долгого времени была изолирована.

В гораздо меньшем масштабе такие тенденции «островного равновесия» выявляются при подсчете числа видов птиц, гнездящихся на островах вблизи побережья Британии, числа видов долгоносиков на островах Тихого океана или (обращаясь от настоящих островов к островным ситуациям) числа видов растений в заповедниках различной величины в Йоркшире. В основе этих исследований лежит представление о том, что число видов в такого рода «островном» сообществе находится в состоянии динамического равновесия, так как происходящее локальное

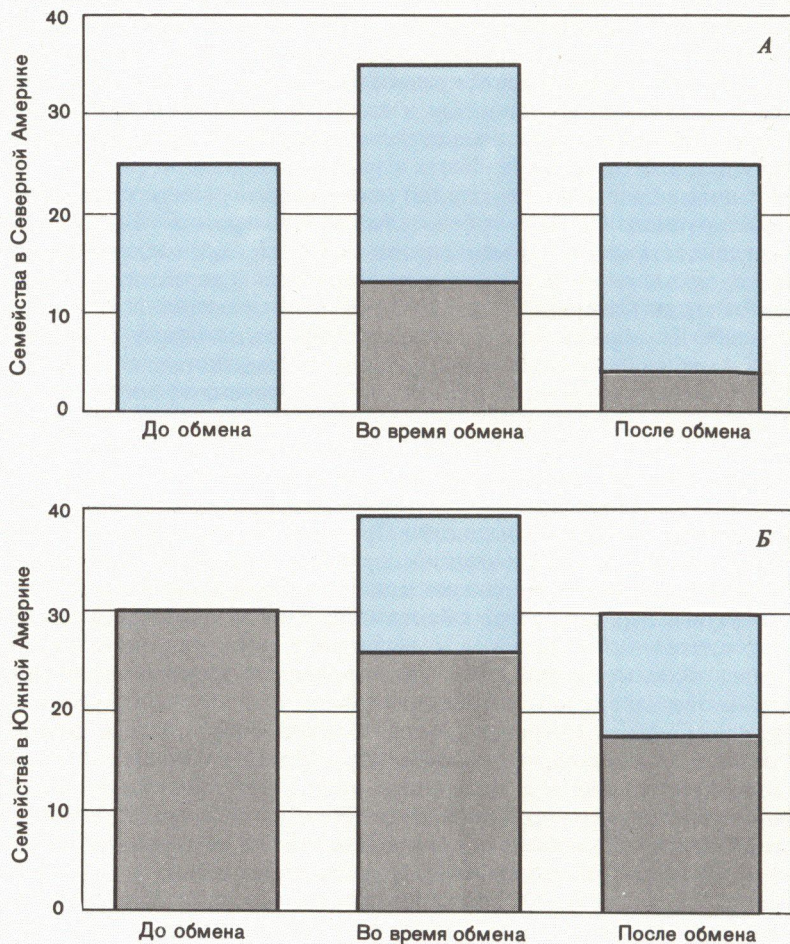


Рис. 2. Общее число семейств наземных млекопитающих в Северной (А) и Южной (Б) Америке заметно возросло в период обмена фаунами между этими двумя материками, начавшегося вслед за образованием Панамского перешейка; однако в результате последующего вымирания число семейств в конечном счете вновь сократилось до прежнего уровня. Северные виды (показаны голубым) лучше прижились на юге, чем южные (показано серым)—на севере, что объясняется более сильной географической изоляцией Южной Америки в прошлом.

вымирание в среднем компенсируется новыми иммигрантами, принадлежащими к тому же или к другим видам.

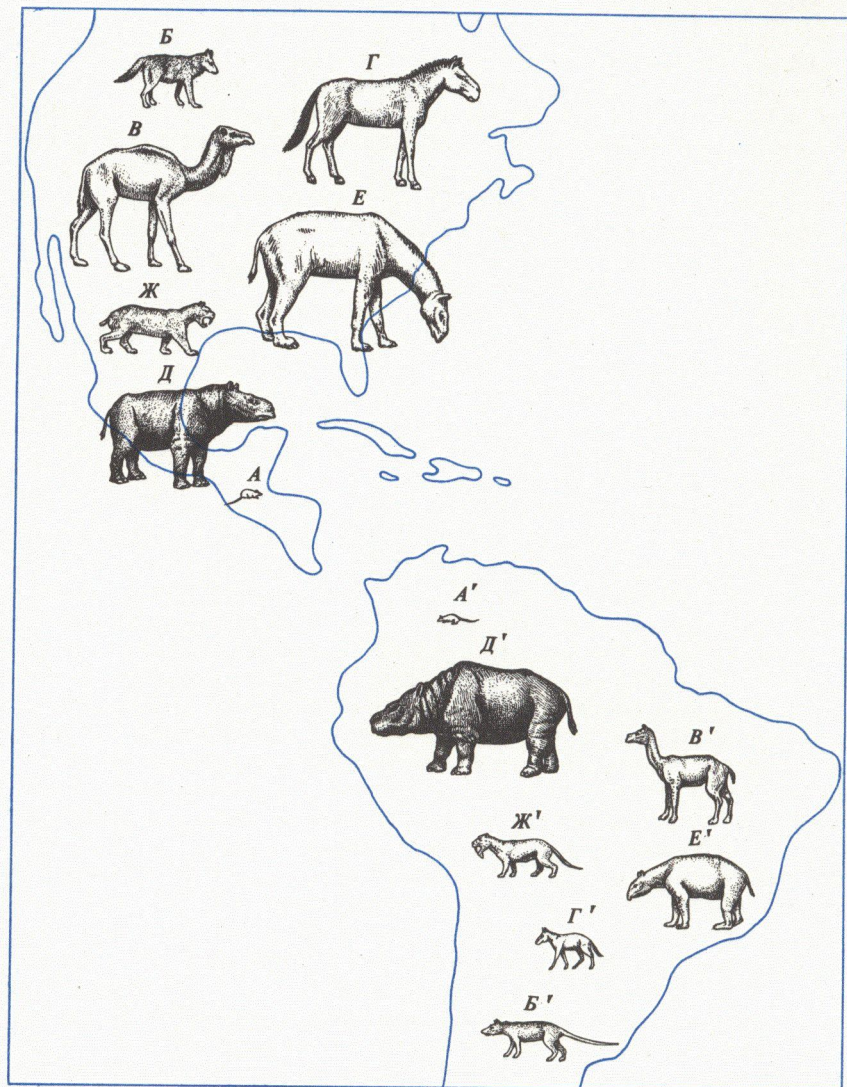
Точная формулировка этих представлений принадлежит Роберту

Х. Мак-Артуру (Robert H. MacArthur) из Принстонского университета и Эдварду О. Уилсону (Edward O. Wilson) из Гарвардского университета (рис. 4). Независимо от того, имеем ли мы дело с настоящими островами или с островными ситуациями, скорость вымирания, по-видимому, выше на более мелких островах, так что равновесное число видов на небольших островах должно быть ниже. На Новой Гвинее, например, распространение многих видов птиц ограничено вершинами высоких гор, поэтому для них сама Новая Гвинея представляется своего рода архипелагом (рис. 5). В более общей форме соотношение между числом видов на данном острове такого архипелага и площадью острова (идет ли речь о настоящем острове, о вершине холма или о заповеднике) можно приблизительно выразить следующим образом: увеличению площади острова в 10 раз соответствует увеличение числа его видов вдвое. Что касается скорости иммиграции, то следует ожидать, что для острова данной величины она будет уменьшаться с увеличением расстояния до материкового фонда видов или до других островов. Эта закономерность была установлена Джеридом М. Даймондом (Jared M. Diamond) из Калифорнийского университета в Лос-Анджелесе для неморских птиц, занимающих низменные местообитания на островах, окружающих Новую Гвинею. На основе таких тенденций в скорости вымирания и скорости иммиграции Мак-Артур и Уилсон пришли к выводу, что равновесное число видов должно быть выше на больших островах, расположенных вблизи материков, и ниже на небольших отдаленных островах при условии, что предоставляемые этими островами местообитания различаются не очень сильно.

Существуют три основных способа проверки этих представлений относительно биогеографии островов. Первый способ, описанный выше, состоит в том, чтобы изучить тенденции в изменении числа видов на островах, фауна которых, по-видимому, находится в состоянии равновесия. Второй состоит в изучении процесса приближения к равновесию при заселении островов, которые прежде были необитаемыми. В наиболее известном исследовании такого рода были использованы результаты «природного эксперимента»: вторичное заселение вулканического острова Кракатау после того, как его биота была уничтожена извержением в 1883 г. В этом случае число видов птиц очень быстро достигло уровня, соответствующего площади острова и степени его изоляции, тогда как число видов растений все еще продолжает увеличиваться. Скорость приближения к равновесию, очевидно, зависит от особенностей рассматриваемой группы растений или животных. Примерами сходных экспериментов, поставленных самой природой, служат: 1) заселение птицами островов Риттера и Лонг-Айленда вблизи Новой Гвинеи, фауна которых была уничтожена при вулканических извержениях в конце XIX и конце XVIII вв. соответственно, 2) заселение птицами семи находящихся в той же области коралловых островков, фауна которых была уничтожена в 1888 г. приливной волной, возникшей в результате извержения на острове Риттера, и 3) первое заселение недавно

образовавшегося вулканического острова Суртсэй недалеко от Исландии.

Ряд аналогичных «искусственных экспериментов» провели Даниэль С. Симберлофф (Daniel S. Simberloff) из Университета штата Флорида и Уилсон (Wilson); они проводили фумигацию мелких мангровых островков, расположенных вблизи островов Флорида-Кис, и изучали



повторное заселение этих островков различными членистоногими. Проведенные работы особенно интересны, поскольку они показали, что общее число видов стремится вернуться к первоначальному уровню, хотя видовой состав членистоногих на каждом островке до и после фумигации был совершенно различным. Кроме того, на самом отдаленном из этих островков как до, так и после фумигации число видов членистоногих было ниже, чем на всех остальных, что соответствует предсказаниям теории равновесия.

Третий способ проверки представлений относительно особенностей биогеографии островов можно проиллюстрировать на примере перенасыщенного видами острова, постепенно возвращающегося к равновесному состоянию. Подобная ситуация может сложиться на практике, когда часть данного местообитания сохранена в качестве флористического или фаунистического заповедника, а остальная часть разрушена; такой заповедник сначала окажется перенасыщенным, т.е. число обитающих в нем видов будет больше, чем следовало бы при состоянии равновесия. Подобные природные эксперименты можно наблюдать на островах, которые в эпоху последнего оледенения были связаны перешейком с материком или с более крупными островами и которые не отличались от них по своей биоте. Эти острова образовались к концу ледникового периода, т.е. примерно 10 000 лет назад, когда в результате таяния льдов поднялся уровень моря; со временем характерный для материка набор видов постепенно сокращался, пока число видов не достигло уровня, соответствующего равновесному состоянию для островов такой площади. Среди подобных примеров, проанализированных биогеографами, можно назвать Британские острова (отделившиеся от Европейского материка), Ару и другие острова (отделившиеся от Новой

Рис. 3. В Северной и Южной Америке до образования Панамского перешейка, сформировавшегося в плейстоцене, примерно 2 млн. лет назад, независимо возникли полные наборы наземных млекопитающих. В результате одна и та же экологическая роль на каждом из материков исполнялась филогенетически разными формами. Ряд таких конвергентных форм представлен на этой схеме: 1) семейство землероек в Северной Америке (*A*) и семейство крысвидных поссумов в Южной Америке (*A'*); 2) волк (*B*) в Северной и соответствующий сумчатый хищник (*B'*) в Южной Америке; 3) североамериканский верблюд (*B*) и южноамериканская литоптерна, похожая на верблюда (*B'*); 4) североамериканская лошадь (*Г*) и южноамериканская литоптерна, похожая на лошадь (*Г'*); 5) североамериканский носорог (*Д*) и южноамериканский токсодонт (*Д'*); 6) североамериканский халикотерий (*Е*) и южноамериканский хомалодонтотерий (*Е'*); 7) североамериканский саблезубый тигр (*Ж*) и соответствующая ему южноамериканская сумчатая форма (*Ж'*). После того как в середине плейстоцена образовался перешеек, соединивший эти два материка, между ними произошел значительный фаунистический обмен.

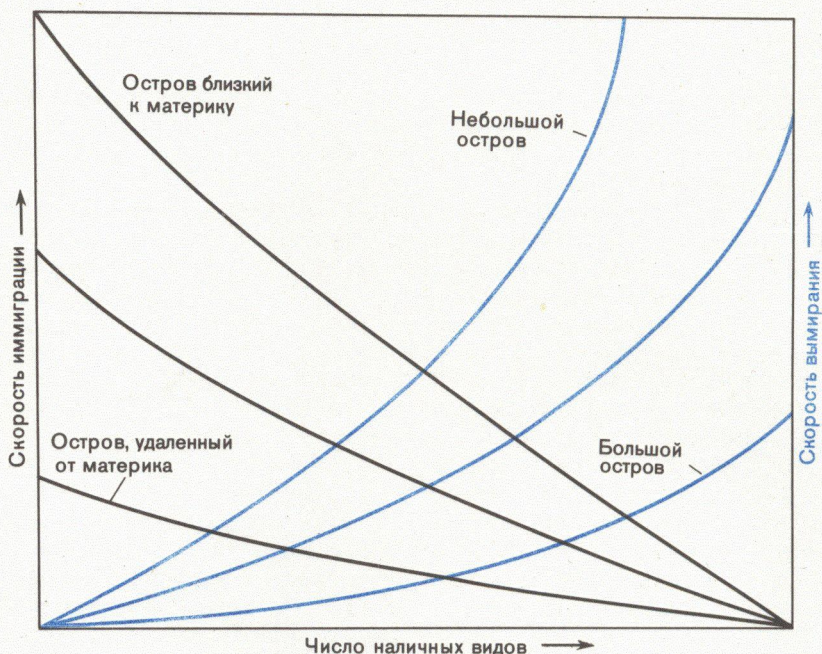


Рис. 4. Согласно модели динамического равновесия в биогеографии островов, созданной покойным Робертом Х. Мак-Артуром (Robert H. Mac Arthur) и Эдвардом О. Уилсоном (Edward O. Wilson), как на настоящих островах, так и в условиях островных ситуаций, локальное вымирание должно в среднем компенсироваться новыми иммигрантами, принадлежащими к тому же или к другим видам. Скорости вымирания (цветные кривые) должны повышаться с увеличением общего числа видов на островах, причем эта тенденция будет более выражена на мелких островах, чем на крупных. Скорость иммиграции новых видов (черные кривые), напротив, должна падать по мере увеличения числа видов, причем эта скорость ниже для островов, более удаленных от главного фонда вида, чем для островов, которые ближе к такому фонду. Отсюда следует, что равновесное число видов, имеющихся в данной области, будет наивысшим на больших островах, близких к материке (точка А), и наинизшим на мелких отдаленных островах (точка Б).

Гвинеи), Тринидад (отделившийся от Южной Америки), а также Калимантан и Японские острова (отделившиеся от Азии).

Вариантом такой же ситуации служат 17 горных цепей, поднявшихся на высоту более 3000 м в пустыне Большого Бассейна на западе США (рис. 6). Бореальные местообитания на вершинах этих гор в настоящее время представляют собой «горные острова», но в более прохладные периоды плейстоцена они соединялись друг с другом и с предковыми бореальными местообитаниями в Скалистых горах и горах Сьерра-Не-

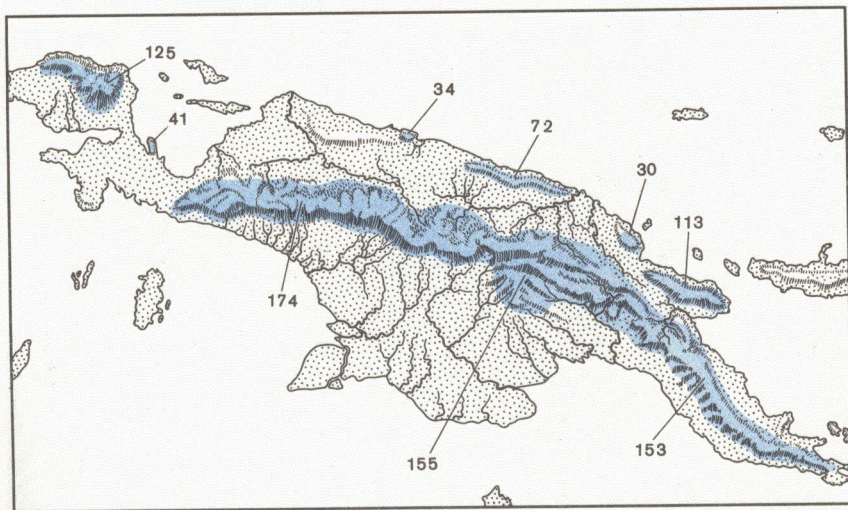


Рис. 5. Горы на Новой Гвинее представляют собой своего рода архипелаг для тех видов птиц, распространение которых ограничено вершинами гор. Для таких видов Новая Гвинея состоит в сущности из большого центрального островного местообитания (или горной цепи) и шести мелких островных местообитаний, разделенных «морем» находящихся между ними низменностей. Цифры на карте соответствуют числу высокогорных видов птиц, обнаруженных на каждом маленьком горном хребте и в трех различных местах на центральной цепи гор. В соответствии с моделью динамического равновесия островной биогеографии, чем крупнее местообитания, носящие характер островов, тем на них в общем больше видов. Наблюдаемые различия в числе видов зависят главным образом от площади и в меньшей степени от высоты.

вада. Джеймс Х. Браун (James H. Brown) из Аризонского университета документально доказал закономерный характер дифференциального вымирания, происходившего по мере того, как перенасыщенная фауна, содержащая 13 видов мелких, неспособных летать млекопитающих, постепенно сокращалась до небольшого числа видов, свойственных отдельным вершинам (рис. 7).

Эти и другие примеры свидетельствуют о существовании некой основной структуры сообщества, определенного равновесного числа видов, которые в среднем стабильны и предсказуемы. Вместе с тем предсказать, какие именно виды войдут в состав фауны, бывает совершенно невозможно: фактический видовой состав может зависеть от причуд эволюционной истории или от капризов среды. Можно было бы привести множество удивительных примеров. Как в Старом, так и в Новом Свете дятлы занимают вполне определенную экологическую нишу, выбирая насекомых из-под коры деревьев. Дятлы, однако, не проникли на

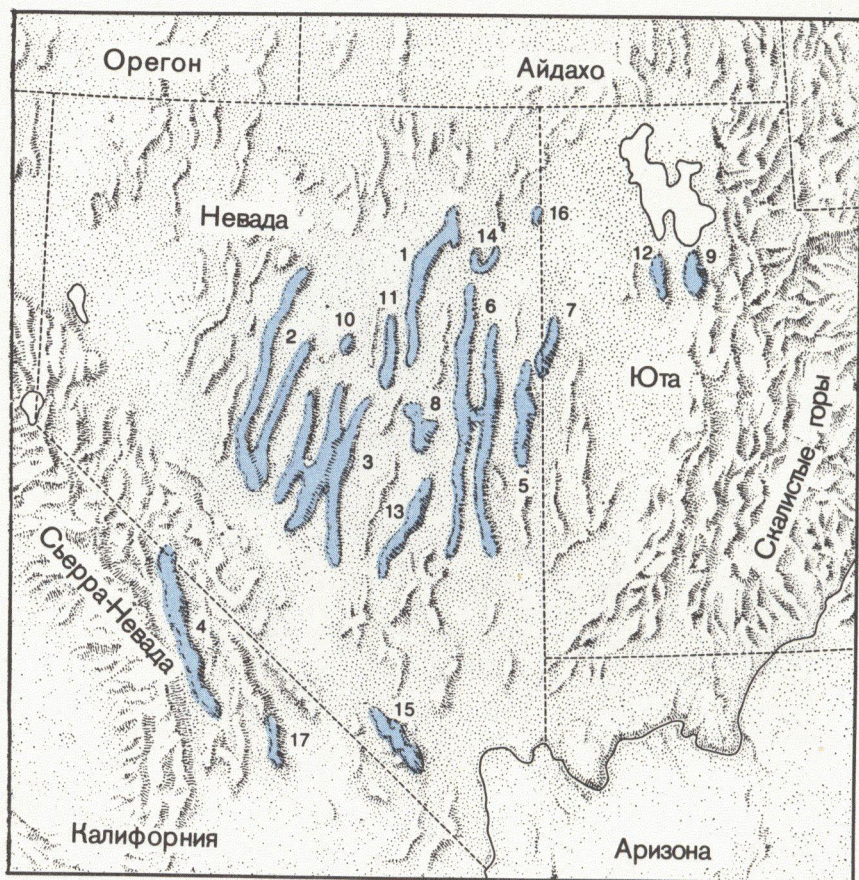


Рис. 6. На этой карте изображена особая биогеографическая ситуация — сверхнасыщенный архипелаг «горных островов», фауна которых постепенно приближается к равновесному состоянию. «Архипелаг» образован группой из 17 горных цепей, возвышающихся на более чем 3000 метров в пустыне Большого Бассейна, между горами Сьерра-Невада и Скалистыми горами. Согласно Джеймсу Х. Брауну (James H. Brown) из Аризонского университета, климатически изолированные бореальные местообитания, находящиеся сейчас на этих вершинах, соединялись друг с другом и с предковыми бореальными местообитаниями в соседних горных цепях в течение более прохладного плейстоцена, когда их заселила группа небольших животных. Для каждой из этих островных ситуаций Браун документально описал закономерности вымирания 13 видов (см. рис. 7).

Галапагосские острова, где их заменяет один из видов вьюрков, добывающий насекомых из-под коры при помощи орудия — кактусовой колючки (рис. 8); не распространились дятлы также ни на Гавайские

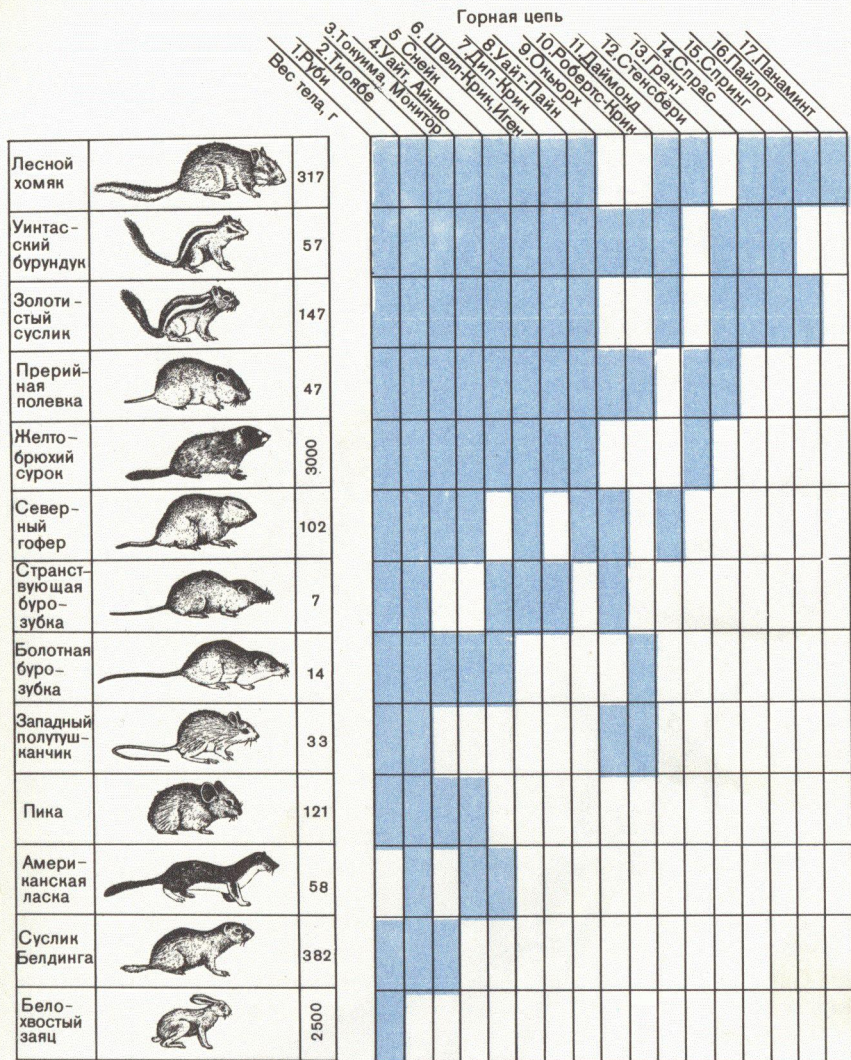


Рис. 7. Тенденции в вымирании 13 видов мелких млекопитающих при постепенном уменьшении числа видов в фаунах 17 местообитаний в горах Большого Бассейна до уровня, соответствующего каждой горной вершине. Вверху приведены названия горных цепей, а сопровождающие их номера позволяют установить их местоположение на карте, приведенной на рис. 6. Браун называет этот случай примером «неравновесной островной биогеографии», поскольку «млекопитающие, населяющие горные вершины,— это настоящие реликты и их состав не отражает равновесия между скоростями заселения и вымирания». Закрашенные клетки указывают местонахождение выживших видов. (Изображенные здесь 13 видов не приведены к одному масштабу; об их относительных размерах можно судить по указанному для каждого вида типичному весу тела.)



Рис. 8. На этом рисунке изображены животные, занимающие экологическую нишу дятла в тех местах, где дятлы отсутствуют. А. Один из галапагосских вьюрков, добывающий насекомых из-под древесной коры при помощи кактусовой колючки. Б. Одна из гавайских цветочниц, у которой в процессе эволюции развился клюв, сходный с клювом дятла. В. Полосатый поссум с Новой Гвинеи. Г. Ай-ай — примат с Мадагаскара. Оба эти млекопитающих благодаря развитию удлиненных пальцев на передних конечностях могут извлекать из деревьев личинок насекомых.

острова, где у одного из представителей цветочниц развился дятлообразный клюв, ни на Новую Гвинею, где их нишу занимают разные виды птиц и полосатый поссум, ни на Мадагаскар, где образу жизни дятла подражает ай-ай—примат с чрезмерно удлинненным третьим пальцем на передних конечностях, что дает ему возможность извлекать из стволов деревьев личинок насекомых (рис. 8).

В тропических лесах Африки и Южной Америки ниша плодоядных занята в основном обезьянами, но из Азии на Новую Гвинею обезьяны не проникли, а поэтому на этом острове число птиц, питающихся плодами, чрезвычайно велико. Все это заставляет вспомнить представления об эволюционном процессе, изложенные Жаком Моно (Jacques Monod) в его книге «Случайность и необходимость», но только на уровне экосистем. В формулировке Моно тенденции в организации сообщества предсказуемы, а поэтому необходимы, но виды, играющие ту или иную экологическую роль в определенном месте и в определенное время, подвержены превратностям истории или воле случая.

Такие тенденции легче выявить, чем дать им объяснение. В основе современных исследований в этой области лежат работы Чарлза Элтона (Charles Elton), Хатчинсона (Hutchinson) и Мак-Артура (MacArthur), однако все результаты скорее сводятся к перечню общих идей, чем ответов на поставленные вопросы. Допустим, что для начала мы сосредоточим внимание на отдельных популяциях, составляющих некое многовидовое сообщество; немедленно возникает осложнение в связи с наличием разнообразных факторов, которые могут влиять на вероятность того, сохранится данная популяция или нет. При этом один вариант представляют виды, смертность которых почти целиком определяется неблагоприятными воздействиями среды, непредсказуемой и изменчивой в пространстве или во времени. У таких видов ответом на эволюционное давление является продуцирование многочисленных потомков при незначительном развитии заботы о потомстве (поскольку она мало влияет на вероятность выживания) и уменьшение риска гибели путем повышения способности к расселению. Эти виды, характеризующиеся резко выраженными взрывами и спадами численности,— первооткрыватели в мире растений и животных. Другой вариант представляют виды, на смертность которых влияют главным образом взаимодействия их особей между собой и с другими видами. Такие виды отвечают на эволюционное давление развитием высокой конкурентоспособности и малого числа потомков, но при этом они затрачивают больше времени и энергии на выращивание потомства. Эти два варианта соответствуют двум крайним точкам непрерывного ряда, в котором большинство видов занимает то или иное промежуточное положение.

Выявление разнообразия возможных образов жизни имеет практические приложения. Например, как подчеркивает Т.Р.Э. Саусвуд (T.R.E. Southwood) из Имперского колледжа науки и техники в Лондоне, не существует какой-то одной «столбовой дороги» для борьбы с насекомы-

ми-вредителями. Для таких вредителей, как пустынная саранча или пестрокрылки, естественная история которых складывается из внезапных резких взрывов и спадов численности, нельзя говорить о «природном равновесии», ибо такового не существует. Разумно применяемые пестициды продолжают оставаться наиболее эффективным средством, позволяющим справляться с этими популяциями, которым внутренне присуща способность к вспышкам численности. Другие вредители, например яблонная плодожорка, наносят экономический ущерб при сохранении их численности на низком постоянном уровне. В борьбе с такими вредителями предпочтительнее пользоваться биологическими методами: естественными врагами, выпуском в природу стерильных самцов или применением феромонов (активных природных веществ, действующих на поведение, например половых аттрактантов). Еще одну группу представляют организмы, связанные с заболеваниями человека. Эти заболевания образуют широкий спектр, на одном конце которого находятся такие эпидемические болезни, как оспа, грипп или корь, поражающие каждого отдельного человека на сравнительно короткое время и остро-заразные при прямом контакте, а на другом конце — такие эндемичные заболевания, как малярия или шистозомоз, носящие длительный характер и с очень сложными, но стабильными путями передачи, в которых участвуют всевозможные промежуточные переносчики.

Допустим далее, что мы позабыли о всех этих трудностях и перенесли все свое внимание на сообщества, в которых число сосуществующих видов определяется главным образом биологическими взаимодействиями. В отношении видов, конкурирующих за какой-нибудь ресурс, ключевую роль играет вопрос о том, сколь велико может быть сходство между двумя видами, при котором оба они продолжают совместное существование. Иными словами, каковы допустимые пределы сходства для сосуществующих конкурентов? Этот вопрос, впервые точно сформулированный Хатчинсоном (Hutchinson) и Мак-Артуром (MacArthur), изучался на теоретических моделях и в живой природе. Как в том, так и в другом случае надо начинать с рассмотрения простых ситуаций, поскольку если виды конкурируют одновременно за несколько ресурсов (пища, охотничьи участки, гнездовые территории и т. п.), то возникают сложности, в которых нелегко бывает разобраться. Как показывают результаты ряда полевых наблюдений, и разностороннее теоретическое рассмотрение, для того чтобы виды, конкурирующие главным образом за какой-то один ресурс (например, отличающиеся друг от друга только величиной выбираемых ими пищевых объектов), могли сосуществовать, среднее различие между ними в использовании этого ресурса (выбираемая величина пищевого объекта) должно быть больше, чем разброс в пределах каждого вида (или примерно равно ему). Таков предварительный ответ на вопрос о пределах допустимого сходства.

Многие исследователи считают, что конкуренция не может играть большой роли в реальных сообществах, поскольку прямые доказательства этого — так сказать, кровь на поле битвы — можно видеть лишь

в редких случаях. Возражая на это, Даймонд (Diamond) провел следующую аналогию: обычно в аэропортах никто не видит настоящих драк между представителями фирм Hertz и Avis, одетыми в форму разного цвета, однако они вполне реально конкурируют друг с другом за клиентов, желающих взять на прокат автомашину.

Существуют биологические взаимодействия другого рода, оказывающие глубокое влияние на результаты конкуренции. Например, хищники могут способствовать сосуществованию видов жертвы. Так, очевидно, обстоит дело в тех случаях, когда хищники в разное время переключаются с одного вида жертвы на другой, уничтожая главным образом тот вид, который в данный период наиболее обилен. Это может, однако, происходить и в тех случаях, когда хищники уничтожают разные виды жертвы без разбора, при условии что у наименее конкурентоспособных видов жертвы скорость роста численности популяции выше. Мутуалистические взаимодействия, например взаимодействия между цветковыми растениями и их опылителями или между муравьями и растениями, предоставляющими им жилье взамен защиты от растительноядных насекомых, также способны обогащать структуру сообщества и число входящих в него видов. По сути дела мутуалистические взаимодействия могут создавать новые ресурсы.

На этом трудности не кончаются — существуют еще увлекательные, но доставляющие много хлопот проблемы, связанные с простейшими моделями динамического поведения единичных популяций. Подобно тому как математические уравнения, описывающие течение жидкостей, имеют решения, соответствующие стационарному и не стационарному потокам, так и нелинейные уравнения, описывающие рост популяций, могут иметь решения, соответствующие стационарному состоянию популяции, периодическим колебаниям численности или хаотическим изменениям. Такой подход, возникший недавно в результате исследований Джеймса А. Йорке (James A. Yorke) из Мэрилендского университета и Джорджа Ф. Остера (George F. Oster) из Калифорнийского университета в Беркли, а также моих работ и работ других авторов, помогает объяснить, почему одни популяции сохраняют стационарное состояние, а другие подвержены циклическим колебаниям. Однако при этом возникает нежелательная перспектива, что реалистическое понимание многовидовых систем увязнет в тех же математических сложностях, которые затрудняют изучение турбулентности в гидродинамике.

Короче говоря, экологи еще очень далеки от того, чтобы объяснить, почему, например, в Северной Америке живет примерно 600, а не 60 или 6000 видов птиц. Лично я считаю, что такие пределы общего числа видов зависят главным образом от ограничивающего сходства между конкурентами и нередко модифицируются под влиянием взаимоотношений хищник — жертва, мутуалистических взаимоотношений и существования странствующих видов, характеризующихся резкими взрывами и спадами численности, вся жизнь которых связана с непрерывными переселениями. Ко всем этим факторам следует добавить историю дан-

ной области: чем старше данное местообитание и чем оно стабильнее в климатическом отношении, тем запутаннее сложившиеся в процессе эволюции взаимоотношения видов, а следовательно, и больше их общее число. Возможно, что в следующем десятилетии эти проблемы удастся выяснить; однако не исключено, что сложность, присущая нелинейным системам, все еще будет препятствовать успеху многих эмпирических и теоретических исследований.

Отвлечемся теперь от общего числа видов в экологической системе и обратимся к подробному разбору некоторых характерных взаимоотношений между видами. Один из таких примеров касается относительного обилия разных видов. Для сообществ, находящихся на ранних стадиях сукцессии, для сообществ, часто подвергающихся нарушениям, а также находящихся в суровых внешних условиях, типично наличие одного-двух господствующих видов, к которым принадлежит большая часть составляющих данное сообщество особей. На более поздних стадиях сукцессии наблюдается не только тенденция к увеличению общего числа видов, но также сдвиг в распределении видов по числу особей к «среднему классу», т. е. численность многих видов становится примерно одинаковой. Так, например, рис. 9 отражает изменение относительного обилия видов растений по мере развития сукцессии на заброшенном поле; эта диаграмма выявляет черты, характерные для процесса сукцессии. Возможная причина наблюдаемых особенностей состоит в том, что на ранних стадиях сукцессии или в суровых условиях среды число экологических факторов, влияющих на организацию сообщества, сравнительно невелико (или же они определяют чисто случайным образом, какие виды первыми заселяют тот или иной незанятый участок); поэтому самый удачливый или явившийся первым вид завладевает большей частью имеющегося «пространства ниш». И напротив, на более поздних и более богатых биологическими видами стадиях сукцессии взаимодействие большого числа экологических факторов ведет к сравнительно равномерному распределению, поскольку успех выражается во многих разных формах.

При серьезном нарушении зрелой экосистемы распределение видов по относительному обилию стремится вновь вернуться к уровню, характерному для ранних стадий сукцессии с доминированием относительно небольшого числа видов. Рут Патрик (Ruth Patrick) из Академии естественных наук в Филадельфии неоднократно демонстрировала такие сдвиги в сообществах диатомовых водорослей в реках и озерах при разного рода нарушениях — от «обогащения» отработанной горячей водой, сточными водами, избыточным азотом или избыточным фосфором и до загрязнения различными токсичными веществами. Среди других примеров можно привести результаты экспериментов, проведенных на луговых делянках Ротамстедской экспериментальной станции в Англии. Эти делянки были заложены в середине XIX в. Каждую из них подвергали какому-либо специальному воздействию, например лишали того или иного удобрения или, напротив, вносили его в избыточном количе-

стве. Возникающие в результате изменения в относительном обилии разных видов растений, растущих на этих делянках, сходны с теми, которые наблюдала Патрик у диатомовых водорослей, и соответствуют последовательным стадиям сукцессии, но идущим в обратном направлении. Правдоподобное объяснение наблюдаемых тенденций состоит в том, что такие нарушения среды независимо от того, отравляют они ее или обогащают, искажают структуру сообщества, усиливая один экологический фактор за счет всех других и создавая условия для доминирования небольшого числа видов, наиболее хорошо справляющихся с этим одним фактором.

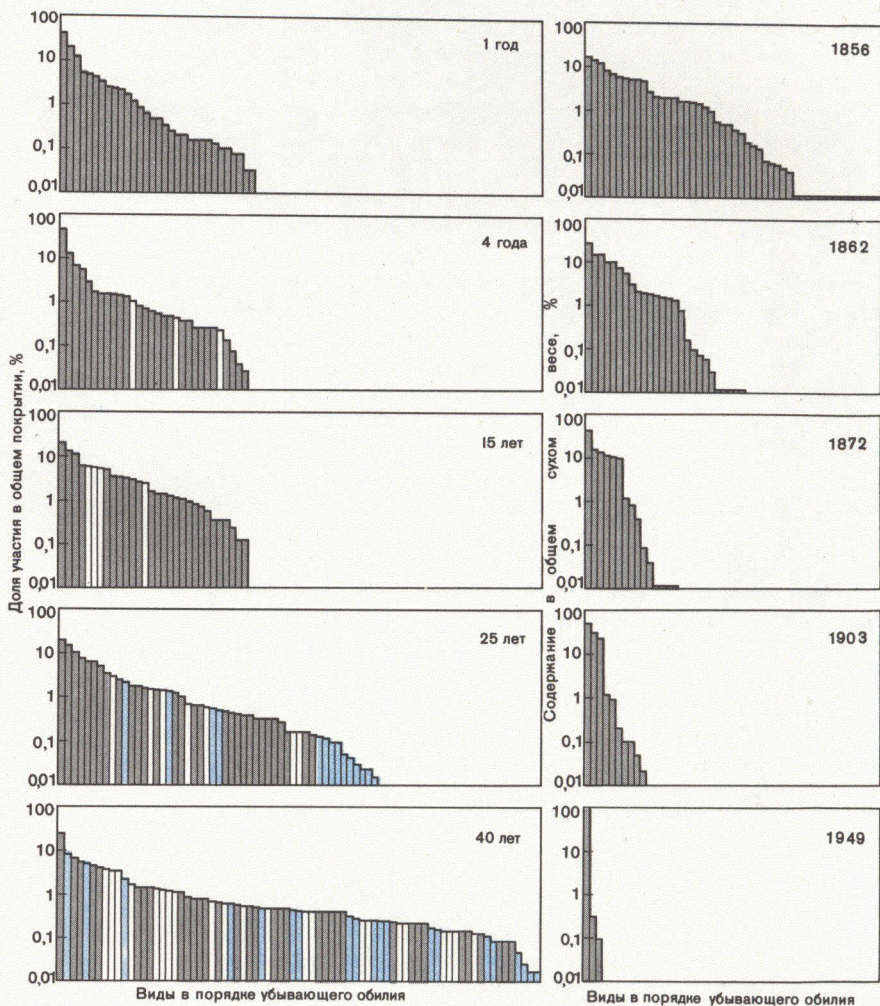
Для большинства сообществ характерно, что в их состав входит гораздо больше мелких животных, чем крупных. Так, например, на Британских островах число видов жуков приблизительно соответствует числу видов млекопитающих на всем земном шаре. Если мы хотим понять, как организованы экологические системы, то необходимо учитывать эти тенденции в соотношении числа видов для организмов разной величины.

В качестве первого шага я построил очень приблизительную диаграмму числа видов наземных животных в зависимости от размеров (а именно от длины тела) составляющих эти виды особей (рис. 10). При этом возникает множество затруднений. Одно из них состоит в том, что систематика мелких членистоногих и других беспозвоночных находится в большинстве случаев в зачаточном состоянии. Как пишет Эрнст Майр (Ernst Mayr): «Мы должны признать, что еще в течение многих десятилетий большая часть населяющих земной шар клещей будет по-прежнему отсутствовать в сборах и не получит ни названий, ни места в системе». Поэтому вполне возможно, что число видов животных в размерных классах меньше одного сантиметра, на этой диаграмме занижено вдвое, если не больше. Другая возможная причина, обуславливающая заниженную оценку числа видов, имеющих очень мелкие размеры, состоит в том, что надежность общепринятых таксономических концепций становится весьма сомнительной при переходе к животным величиной менее одного миллиметра.

Если отбросить эти неувязки, то общая тенденция для организмов величиной от примерно одного сантиметра до нескольких метров сводится к тому, что увеличению длины тела втрое соответствует уменьшение числа видов примерно в 10 раз. Частично такая тенденция объясняется, очевидно, тем, что мелким животным легче поделить между собой местообитания, чем крупным; какое-нибудь небольшое растение может быть лишь одной из многих составных частей диеты крупного растительноядного животного, но при этом оно способно предоставить множество разнообразных ниш, обеспечив сосуществование нескольких видов мелких членистоногих.

Биологические взаимоотношения между видами, входящими в данное сообщество, можно изобразить в форме пищевой сети, в которой связи между отдельными парами видов показывают, кто кого поедает.

Выражаясь более абстрактно, можно сказать, что такие сети позволяют проследить пути, или пищевые цепи, по которым протекает энергия через экосистему. В очень грубом первом приближении пищевые цепи можно представить в виде иерархии «трофических уровней», начиная от первичных продуцентов (зеленых растений), через растительноядных до хищников разных категорий. В идеализированной пищевой сети, изображенной на рис. 1, например, намечаются приблизительно четыре трофических уровня, хотя в ней, как и в большинстве реальных пищевых се-



тей, некоторые связи не вполне хорошо укладываются в схему классификации.

Приведенная на рис. 1 пищевая сеть типична для реально существующих экологических систем, в которых пищевые цепи, как правило, короткие и редко состоят из более чем четырех или пяти трофических уровней. Выделяя эту особенность, Стюарт Пимм (Stuart Pimm) из Техасского технического университета проанализировал данные, собранные Джоэлем Коэном (Joel Cohen) из Рокфеллеровского университета для 19 пищевых сетей, в том числе наземных, пресноводных и морских. В эти сети входит в общей сложности 102 хищника наивысшего уровня (животные, которые сами не служат объектом хищничества). Пимм и Коэн независимо проследили за всеми пищевыми цепями, связывающими хищников наивысшего уровня с видами, располагающимися на самом нижнем уровне — растениями, детритом или членистоногими, попадающими в пресноводные системы. Число трофических уровней в среднем равно трем; лишь для одного из 102 хищни-

Рис. 9. Относительное обилие различных видов в экологических сообществах двух разных типов. А. Диаграммы, типичные для сообщества, находящегося на ранних стадиях сукцессии, в данном случае для заброшенного поля на юге штата Иллинойс, которое изучал Факри А. Баззац (Fakri A. Bazzaz) из Иллинойского университета. Учет произрастающих на этом поле видов растений производился пять раз в разные сроки — от одного года до 40 лет — после прекращения его обработки. Наблюдаемые тенденции в изменении относительного обилия выражены в виде зависимости доли участия каждого вида в покрытии общей площади поля всеми видами, составляющими сообщество, от места, занимаемого этим видом в последовательном ряду от наиболее обильного к наименее обильному виду (слева направо). Серые столбики — травянистые растения, белые — кустарники, голубые — деревья. Как в большинстве таких сообществ, общая тенденция состоит в переходе от доминирования к разнообразию — от сообщества, в котором господствует несколько видов, к сообществу, в котором преобладают виды «среднего класса», т. е. основная масса особей распределена более или менее равномерно между многими видами. Б. Диаграммы, типичные для зрелой экосистемы, подвергшейся резким воздействиям, — в данном случае это опытная луговая делянка на Ротамстедской экспериментальной станции в Англии, в которую непрерывно начиная с 1856 г. вносили азотные удобрения. Анализ, проведенный сотрудниками Ротамстедской станции У. Э. Бренчли (W. E. Brenchley), К. Уорингтоном (K. Warington), Р. А. Кемптоном (R. A. Kempton) и Р. Л. Тейлором (R. L. Taylor), показывает, что возникающие при этом тенденции в изменении относительного обилия, измерявшегося через разные промежутки времени на протяжении последующих ста лет, сходны с ранними стадиями, наблюдающимися при обычной сукцессии, но идут в обратном направлении. Очевидно, внесение удобрений нарушило организацию этого лугового сообщества, усилив один экологический фактор за счет всех других, что повлекло за собой сильно выраженное доминирование одного из трех выживших видов травянистых растений.

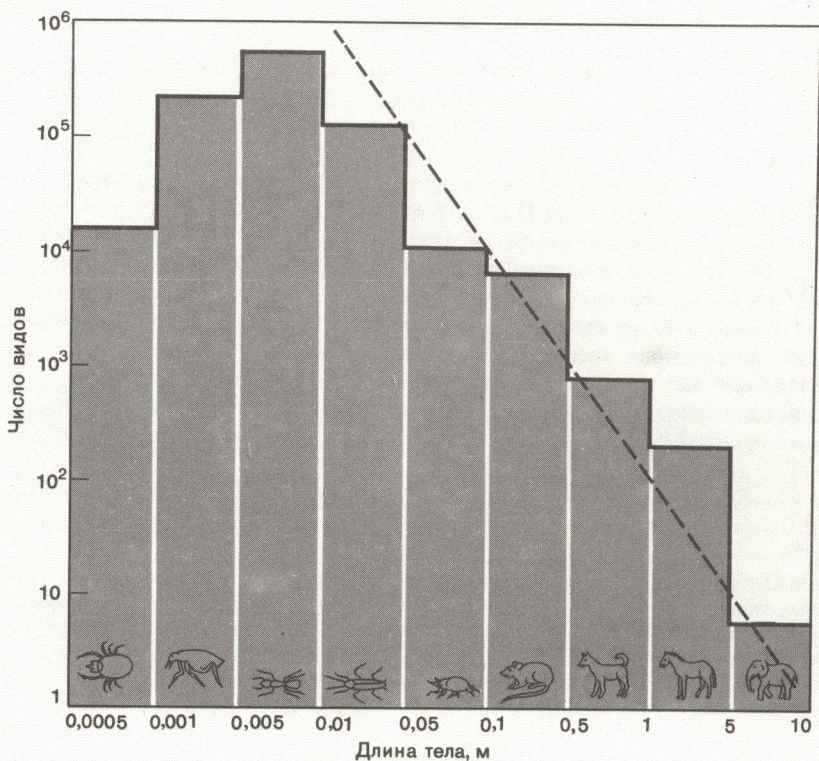


Рис. 10. Эта диаграмма, на которой изображена зависимость числа видов в размерных классах наземных животных от длины тела составляющих эти группы особей, выявляет преобладание мелких животных над крупными. Если отбросить виды с длиной тела менее одного сантиметра, при классификации которых возникает ряд сложных проблем, то наблюдается некая общая тенденция (прерывистая линия): увеличению длины втрое соответствует уменьшение числа видов примерно в 10 раз. На диаграмме изображены животные, типичные для каждого размерного класса.

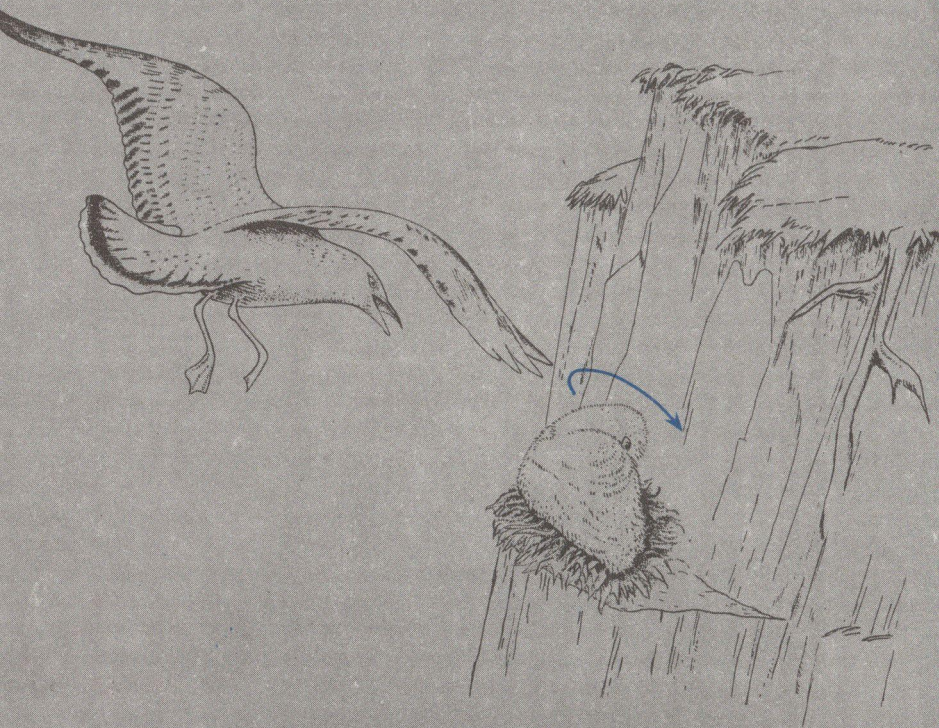
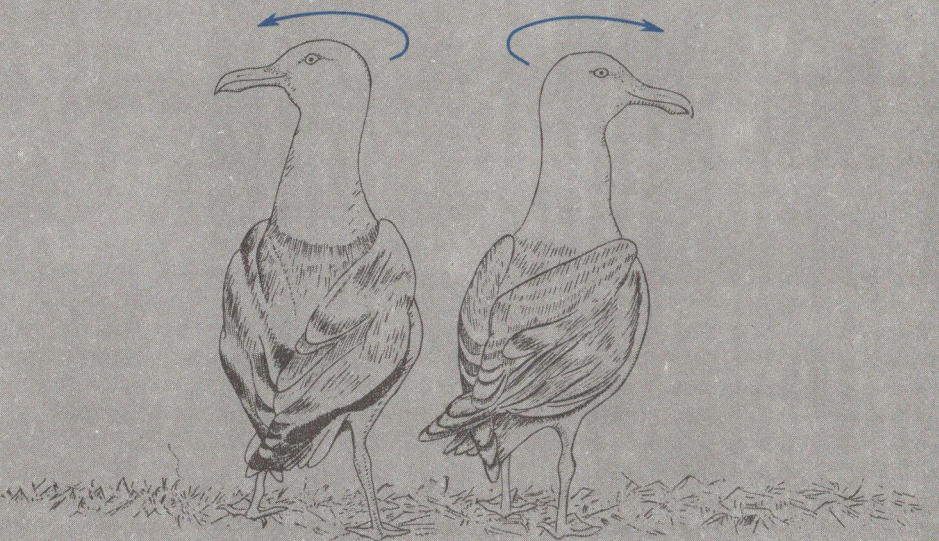
ков наивысшего уровня была построена пищевая цепь, состоящая из более чем шести видов (пяти звеньев).

Такому постоянству числа трофических уровней резко противостоят большие различия в количестве энергии, протекающей через разные экологические системы. Величины первичной продуктивности в разных наземных и водных экосистемах могут различаться на пять порядков и более. Кроме того, существуют различия в эффективности передачи энергии с одного уровня на следующий, причем эта эффективность, как правило, гораздо ниже у теплокровных животных, чем у холоднокровных.

Малочисленность трофических уровней принято объяснять тем, что они зависят от потока энергии; если всего лишь 10% энергии, поступившей на данный уровень, может быть эффективно передано на следующий лежащий над ним уровень, то совершенно очевидно, что число уровней ограничено. Однако, как указали недавно Пимм и Джон Лоутон (John Lawton) из Йоркского университета, такое объяснение нелегко согласовать с данными о том, что число трофических уровней по существу не зависит от огромных колебаний в количестве протекающей через сообщество энергии и от эффективности ее передачи. По словам Пимма и Лоутона, нельзя считать, что «пищевые цепи в скудных наземных сообществах Арктики и Антарктики заметно короче по сравнению с пищевыми цепями высокопродуктивной тропической саванны или ассоциации рыб тропического кораллового рифа».

Пимм и Лоутон предлагают другое объяснение, связывая ограниченность числа уровней с динамикой различных популяций, входящих в состав сообщества. Они доказывают при помощи математических моделей, что длинные пищевые цепи могут привести к таким резким колебаниям численности популяций, при которых хищникам наивысшего уровня трудно будет сохраниться. Такое представление само по себе вызывает возражения, поскольку оно исходит из довольно своеобразных допущений о динамике сообщества. Кстати сказать, подобного рода допущения типичны для ряда недавних работ, в которых делаются попытки понять структуру экологических систем в терминах динамических свойств взаимодействующих видов. Другим примером служит ряд исследований, авторы которых пытаются выяснить связь между устойчивостью данной экосистемы (ее способностью противостоять нарушениям) и сложностью строения ее пищевой сети (число видов и число связей между ними).

Основная мысль этой статьи точно отражена в той части, где обсуждается длина пищевых цепей. В этом случае, как и во многих других, эмпирически выявленные закономерности весьма значимы, широко распространены и хорошо документированы, но не имеют убедительного объяснения. То же самое относится к закономерностям, которые можно выявить для общего числа видов, их относительного обилия и распределения по разным размерным классам: вместо обоснованных объяснений имеются только перечни возможностей, которые следует изучить. Понимание принципов функционирования экологических систем само находится на средних стадиях собственного процесса сукцессии.



Эволюция поведения

Один из ключевых вопросов, затрагиваемых в этой статье, касается альтруизма: чем можно объяснить, что естественный отбор благоприятствует таким формам поведения, которые не способствуют выживанию данной особи?

У большинства чаек сигналом умиротворения в случае конфликта служит резкий поворот головы в сторону, противоположную противнику (рис. 1). Птенцы чаек не подают подобных сигналов; в случае опасности они спешат спрятаться в каком-нибудь укрытии. Однако у одного вида чаек наблюдается исключение из правила. Птенцы моевки, гнездящейся на уступах скал, используют этот сигнал. Такое отклонение в поведении представляет собой результат взаимодействия между врожденными формами поведения и факторами среды. В отличие от других видов чаек, живущих на ровных местах, моевка строит гнездо на узких уступах крутых скал, где нет укрытий, так что птенцам некуда убежать в случае опасности. У моевки в ответ на давление со стороны среды произошла акселерация в развитии стандартного моторного стереотипа взрослых чаек.

В этом объяснении отражено коренное изменение, которое произош-

Рис. 1. Дифференциация врожденных типов поведения представляет собой результат давлений отбора, обусловленных средой. Так, например, у взрослых чаек сигналом умиротворения является стандартное движение головы — резкий поворот ее в сторону, противоположную той, где находится противник (*вверху*). Птенцы большинства чаек не прибегают к такой демонстрации; если им угрожает опасность, они прячутся в каком-либо укрытии. Однако птенцы моевки, гнездящейся на уступах скал, прибегают к позе умиротворения, когда им угрожает опасность (*внизу*). В отличие от других видов чаек, гнездящихся на ровных местах, моевка строит гнезда на узких выступах крутых скал, где некуда спрятаться. Такое раннее развитие этого стереотипа поведения способствует выживанию моевок. Следовательно, естественный отбор благоприятствует развитию у моевки отклоняющегося поведения.

ло в понимании поведения животных. Прежде считалось, что поведение животного складывается из простых реакций — частью врожденных, а частью приобретенных в результате научения — на стимулы, поступающие извне. Сложное поведение в тех редких случаях, когда оно обсуждалось, считалось результатом действия сложных стимулов. Однако за последние 60 лет группа этологов, среди которых особенно видное место занимают Конрад З. Лоренц (Konrad Z. Lorenz), Николас Тинберген (Nikolaas Tinbergen) и Карл фон Фриш (Karl von Frisch), выработала новый взгляд на поведение животных. Они установили, что головной мозг животных обладает рядом специфических компетенций, что животным присуща врожденная способность к выполнению сложных актов в ответ на простые стимулы.

Открытие того факта, что некоторые особенности поведения наследуются, послужило важным вкладом в изучение эволюции. Генетически детерминированные реакции должны испытывать давление со стороны естественного отбора. Следовательно, врожденное поведение возникло в процессе эволюции. Этологи сумели показать, каким образом моторный стереотип, используемый при такой форме некоммуникационного поведения, как кормление, может привести к развитию ритуальных форм поведения, используемых в качестве сигналов, например при ухаживании. Как и в примере с моевкой, в таких случаях удастся проследить за дифференцировкой различных форм врожденного поведения под влиянием давлений отбора, обусловленных средой.

Концепция эволюции поведения решила одни проблемы, но поставила другие. Со времен Дарвина для установления филогенетического родства использовали морфологические структуры. Например, сходство в строении руки человека и крыла летучей мыши служит доказательством общности их происхождения. Лоренц (Lorenz) высказал мнение, что сходство в поведении также может помочь восстановлению эволюционной истории.

Не всегда бывает ясно, однако, каким образом в процессе естественного отбора возникли определенные формы врожденного поведения. В своей современной форме дарвинистская интерпретация эволюции утверждает, что 1) эволюция складывается из изменений частот разных генов в популяциях и 2) частота данного гена может возрастать только в том случае, если этот ген повышает «дарвиновскую приспособленность» (ожидаемое число выживающих потомков) его обладателей. В поведении животных можно найти много таких черт, которые, казалось бы, не способствуют выживанию их обладателей. Классическим примером служит поведение рабочей пчелы, которая стремится ужалить вторгающегося в улей врага, хотя сама при этом погибает. Возникает естественный вопрос: как может закрепиться в процессе эволюции ген, повышающий вероятность самоубийства?

Необходимость дать объяснение этому и другим формам поведения, кажущимся аномальными, привела к новой фазе в изучении эволюции поведения — к обручению этологии с популяционной генетикой. При

этом оказалось возможным объяснить, каким образом под действием естественного отбора в процессе эволюции возникают формы поведения, прежде ставившие ученых в тупик. В этой статье рассматриваются успехи, достигнутые в понимании двух важных форм поведения: сотрудничества или альтруистического поведения, подобного поведению рабочей пчелы, и ритуального поведения при соперничестве между животными. Я начну с альтруистического поведения — одной из первых проблем, изучением которой успешно занялась новая дисциплина.

Долгое время многие биологи, в особенности те, кто не был знаком с генетикой, объясняли возникновение в процессе эволюции такого поведения, как альтруистическое поведение рабочей пчелы, тем, что это поведение способствует «благоденствию данного вида». Они полагали, что отбор должен благоприятствовать поведению, обеспечивающему выживание вида, даже если это поведение снижает дарвиновскую приспособленность той особи, у которой оно проявляется. Проблема, возникающая при таком объяснении, очевидна: если ген повышает приспособленность особи, он должен закрепиться у данного вида, даже если он понижает выживание вида в далекой перспективе.

Дарвин, а позднее основатели популяционной генетики — Р. А. Фишер (R. A. Fisher), Сьюэлл Райт (Sewall Wright) и Дж. Б. С. Холдейн (J. B. S. Haldane) — отдавали себе отчет в существовании этой проблемы и даже приблизились к ее разрешению. Однако современные представления об эволюции альтруистического поведения сложились благодаря работам У. Д. Гамильтона (W. D. Hamilton) из Имперского колледжа науки и техники в Лондоне. Гамильтон изложил свою концепцию в двух работах, опубликованных в 1964 г. Для того чтобы понять аргументацию Гамильтона, напомним, что родительские особи способны рисковать собственной жизнью, защищая своих потомков, например они притворяются ранеными с тем, чтобы отвлечь внимание хищника. Таким образом, родительская особь может повысить дарвиновскую приспособленность своего вида. Хотя не исключено, что при этом погибнут как родительская особь, так и потомок, однако более вероятно, что оба они останутся в живых. В последнем случае приспособленность родительской особи после совершения альтруистического поступка станет выше, чем она оказалась бы, если бы эта особь бросила своего детеныша на произвол хищника. Гены, связанные с альтруистическим актом (в данном случае он состоит в том, что родители притворяются ранеными), могут быть представлены у потомков, так что частота этих генов может повышаться. Следовательно, естественный отбор благоприятствует родительскому альтруизму, т. е. именно через родительский альтруизм эта черта поведения родителей закрепляется в будущих поколениях. Гамильтон понимал, что такой анализ родительского альтруизма приложим только для объяснения актов поведения, повышающих вероятность выживания не только прямых потомков, но и других родственных особей, например сибсов (братьев и сестер) или даже двоюродных братьев и сестер. Это оказалось тем основным представлением.

которое послужило ключом к пониманию эволюции широкого спектра форм поведения.

Рассмотрим двух особей, одна из которых играет роль донора, а другая — реципиента. Донор совершает некое действие, в результате которого его собственная дарвиновская приспособленность, или ожидаемое число выживающих потомков, понижается на некоторую величину C , но приспособленность реципиента повышается на некоторую величину B . Допустим, что существует пара аллельных, или альтернативных, генов A и a и что наличие у данной особи гена A повышает вероятность совершения ею указанного действия. Гамильтон показал, что изменение частоты гена A в популяции после совершения этого действия зависит от коэффициента родства r между донором и реципиентом, т. е. от средней доли генов общего происхождения у особей, выступающих в роли донора и реципиента. Точнее, он показал, что (в некотором приближении) частота гена A в результате совершения данного действия будет возрастать, если коэффициент родства r больше, чем C/B .

Так, например, если данная особь получает два набора генов — один от отца, имеющего два набора, и один от матери, также имеющей два набора, то вероятность наличия какого-то определенного гена у полного сибса этой особи равна $1/2$ (рис. 2). Следовательно, коэффициент родства между данной особью и ее полным сибсом равен $1/2$. Поэтому, согласно рассуждениям Гамильтона (Hamilton), если какой-либо ген, имеющийся у данной особи, побуждает ее принести себя в жертву для спасения жизни более чем двух сибсов, то число копий данного гена после такой жертвы будет больше, чем оно было бы в том случае, если бы жертва принесена не была. Эта жертва выгодна в селективном отношении. (В данном случае C равно 1, а B равно более чем 2, так что коэффициент родства $1/2$ действительно выше, чем C/B .)

Полученные Гамильтоном результаты предсказывают, что альтруистическое поведение и сотрудничество должны чаще проявляться во взаимоотношениях родственных особей, чем особей, не связанных родством. Имеющиеся наблюдения, безусловно, соответствуют этому предсказанию. Фактически, как указывает Гамильтон, наивысшая степень сотрудничества наблюдается в колониях генетически идентичных клеток, как, например, клетки одного организма, скажем человека. Важно отметить, что эти концепции приложимы к организмам, неспособным различать степень родства. У видов, которые обычно живут семейными группами, частота гена, обуславливающего альтруистическое поведение особи по отношению к другим членам своего сообщества, будет повышаться, несмотря на то что несущие его особи неспособны опознавать членов своей семьи. Примерами подобного рода альтруистического поведения служат сигналы тревоги, подаваемые птицами и млекопитающими (как, например, кроликом, который стучит по земле задними лапами).

Одной из лучших иллюстраций альтруизма такого же типа служит

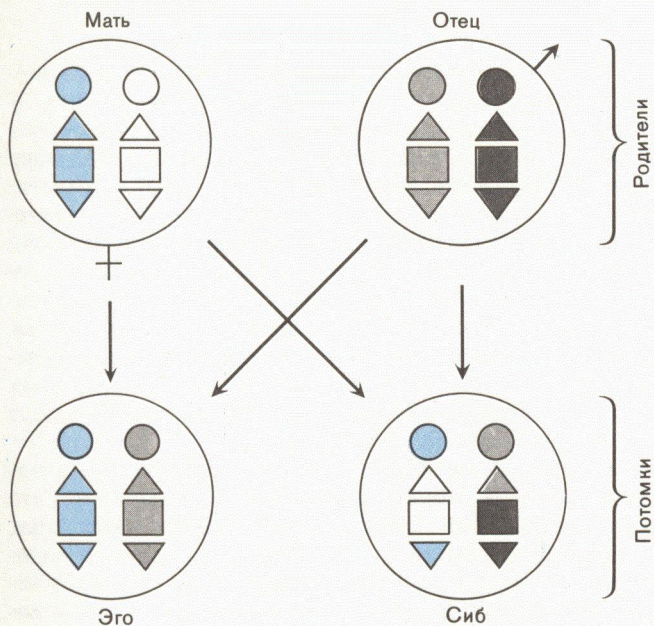


Рис. 2. Альтруистическое поведение, очевидно, не способствует выживанию тех особей, которые его проявляют, однако, возникновение подобного поведения в процессе эволюции можно понять, рассмотрев генетические взаимоотношения между особью, совершающей акт альтруизма, и особями, извлекающими из него пользу. Генетическое родство между любыми двумя особями можно выразить через коэффициент родства, который определяется как средняя доля имеющихся у этих особей общих генов, или генов общего происхождения. Так, например, на этой схеме изображены две родительские особи, имеющие каждая по два набора из четырех генов, и два их потомка: «Эго» и его полный сибс (брат или сестра) «Сиб». Четыре пары аллелей (альтернативные формы одного и того же гена), имеющиеся у каждой особи, изображены в виде четырех разных фигур. Различная окраска фигур позволяет показать перераспределение родительских генов у потомков. Как Эго, так и Сиб содержат по два набора генов — один от матери и один от отца, поэтому в среднем вероятность того, что ген, имеющийся у Эго, имеется также и у Сиба составляет $1/2$. Следовательно, коэффициент родства между этими двумя сибсами равен $1/2$. Согласно современной эволюционной теории, эволюция заключается в изменениях частоты появления различных генов в данной популяции, причем частота гена может повышаться лишь в том случае, если он повышает дарвиновскую приспособленность своего обладателя, т. е. ожидаемое число выживающих потомков. У. Д. Гамильтон (W. D. Hamilton) из Имперского колледжа науки и техники в Лондоне показал, что (в известном приближении) частота гена, связанного с каким-либо альтруистическим действием, будет возрастать в результате этого действия только в том случае, если коэффициент родства между совершающей его особью и особью, извлекающей из него выгоду, больше, чем C/B , где C — снижение дарвиновской приспособленности за счет этого действия для первой особи, а B — прирост дарвиновской приспособленности для второй.

поведение вирусоподобной самовоспроизводящейся частицы, называемой плазмидой, которая паразитирует в бактериальных клетках (рис. 3). Время от времени одна из плазмид вырабатывает токсин, убивающий бактерию-хозяина и, вероятно, саму плазмиду. Когда клетка-хозяин гибнет, токсин высвобождается, но он убивает только тех из находящихся поблизости бактерий, которые не содержат плазмид. Бактериальные клетки, содержащие плазмиды, не повреждаются, потому что каждая плазида вырабатывает, кроме того, иммунопротеин, предохраняющий ее от действия токсина других плазмид. Таким образом, убивая бактерий-конкурентов, ген-самоубийца, продуцирующий токсин, способствует выживанию тех бактерий, которые содержат его генетические копии. Справедливость подобного истолкования подтверждается тем, что плазмиды обычно вырабатывают токсин при перенаселенности и конкуренции в культуре бактерий.

Совершенно неожиданно убедительность теории Гамильтона выявилась при объяснении эволюции общественных насекомых (рис. 4). Эти насекомые образуют чрезвычайно высоко организованные сообщества, для которых характерны сотрудничество, разделение на касты и индивидуальный альтруизм. У полностью общественных насекомых (т. е. насекомых, сообщества которых обладают всеми этими тремя особенностями) наблюдается разделение труда, связанное с размножением: более или менее стерильные особи (рабочие) обеспечивают существование плодовых особей (маток). Все виды полностью общественных насекомых, за исключением термитов, принадлежат к отряду перепончатокрылых. К этому отряду относится также много видов, ведущих одиночный образ жизни; но что самое удивительное — общественный образ жизни возник независимо у пчел, муравьев и ос, развиваясь всякий раз заново. Гамильтону удалось выяснить, что в генетической системе насекомых, относящихся к этому отряду, имеется особый признак, предрасполагающий к общественному образу жизни.

У перепончатокрылых самки развиваются из оплодотворенных яиц и поэтому диплоидны: они имеют по два набора хромосом. Самцы развиваются из неоплодотворенных яиц и поэтому гаплоидны: они имеют по одному набору хромосом. В популяции, подобной описанной выше, в которой и мужские и женские особи диплоидны, коэффициент родства (или средняя доля общих генов) между матерью и дочерью не отличается от коэффициента родства между любыми двумя сибсами: в обоих случаях r равно $1/2$. Однако у перепончатокрылых в результате их гапло-диплоидности самка имеет больше общих генов со своими родными сестрами, чем с собственными дочерьми. Каждая самка получает половину своих генов от гаплоидного отца и половину — от диплоидной матери. В результате сестры сходны по всем генам, полученным от отца (поскольку у него имеется лишь один набор генов), и в среднем по половине генов, полученных от матери (поскольку у нее два набора генов). Следовательно, у перепончатокрылых коэф-

фициент родства между матерью и дочерью также равен $1/2$, но между родными сестрами он равен $(1/2) \cdot (1) + (1/2) \cdot (1/2)$, или $3/4$ (рис. 4).

Для того чтобы понять значение этих цифр, рассмотрим вид, у которого самка строит ячейку для каждого своего яйца и снабжает своих потомков пищей, продолжая откладывать яйца еще и после того, как ее первая дочь достигнет половой зрелости. У всех полностью общественных насекомых наблюдается подобного рода перекрывание поколений. Как показывают коэффициенты родства, при прочих равных условиях самое лучшее, что может сделать дочь для размножения своих генов,— это остаться со своей матерью и снабжать пищей ячейки, в которых развиваются ее сестры, а не покидать родной дом и не снабжать пищей ячейки, в которых находятся ее собственные дочери. Таким образом, генетическая система перепончатокрылых предрасполагает к развитию такой структуры сообщества, при которой стерильные самки-работчие заботятся о своих полных сибсах.

Подобный ход рассуждений приводит и к другому заключению, которое пока еще остается на стадии обсуждения. Для самки перепончатокрылых коэффициент родства с собственным сыном равен $1/2$, а с братом— $1/4$. Поэтому, хотя она должна преимущественно выращивать своих сестер, а не дочерей, теоретически ей следовало бы выращивать своих сыновей, а не братьев. Гамильтон указывает, что и в самом деле у многих видов общественных насекомых рабочие особи откладывают неоплодотворенные яйца и предпочитают выращивать своих сыновей, а не своих братьев.

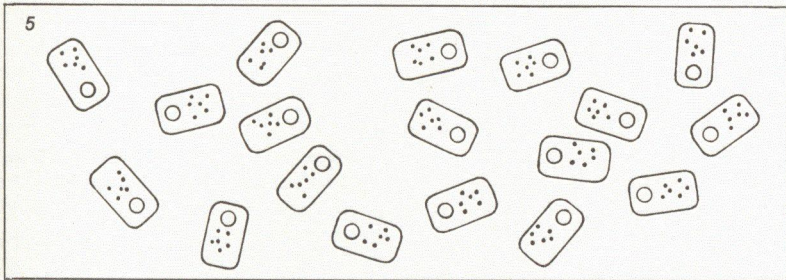
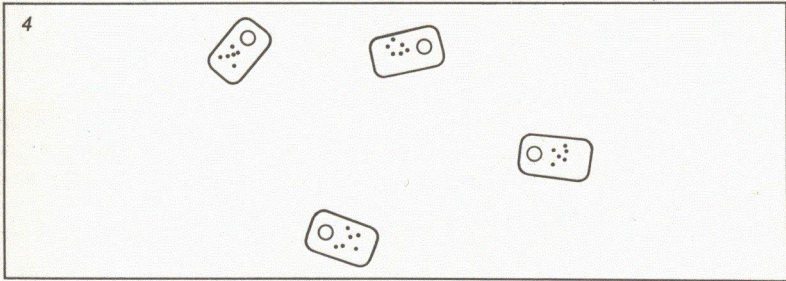
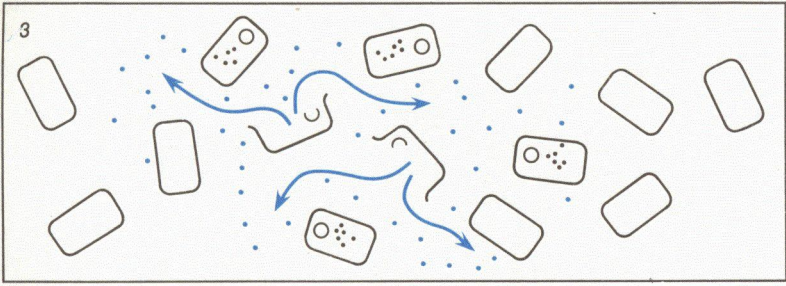
Роберт Л. Трайверс (Robert L. Trivers) и Х. Хейр (H. Hare) из Гарвардского университета продвинули исследования в том же направлении еще на один шаг. Если самка того или иного перепончатокрылого не может отличить яйца, из которых разовьются самцы, от яиц, из которых разовьются самки, то она вынуждена уделять одинаковое время уходу и за теми и за другими. Следовательно, ей одинаково выгодно выращивать своих собственных потомков (r равно $1/2$ для сыновей и $1/2$ для дочерей) или своих полных сибсов (r равно $1/4$ для братьев и $3/4$ для сестер). Трайверс и Хейр отмечают, что в тех случаях, когда рабочие особи способны различать пол выращиваемых ими личинок, они должны выращивать больше самок (r равно $3/4$ для сестер), чем самцов (r равно $1/4$ для братьев). Эти авторы показали, что если соотношение полов среди размножающихся членов колонии определяется генами рабочих особей, то оно составит примерно три самки на каждого самца, если же оно определяется генами матки, то оно составит примерно одну самку на каждого самца. Анализ данных по муравьям и в самом деле привел к выводу об избыточном вкладе в биомассу популяции самок по сравнению с самцами (соотношение равно примерно 3:1). Отсюда можно сделать вывод, что соотношение полов у муравьев регулируется рабочими особями, а не маткой. При таком крайне неравном соотношении полов рабочие муравьи должны заботиться



Рис. 3. Своеобразный альтруизм проявляют вирусоподобные самовоспроизводящиеся частицы, известные под названием плазмид (белые кружки), которые паразитируют в бактериальных клетках (1). Каждая плазида вырабатывает иммунопротеин (черные точки). Когда в популяции бактерий создается перенаселенность, некоторые плазмиды начинают вырабатывать колицин (цветные точки)—токсин, убивающий бактерий-хозяев, а возможно, и самих плазмид (2). В результате гибели бактерий-хозяев колицин высвобождается (3), убивая всех находящихся поблизости бактерий, не содержащих иммунопротеин, так что в живых остаются только те бактериальные клетки, в которых паразитируют плазмиды (4). Плазмиды, вырабатывающие колицин, разрушаются, но их генетические копии получают возможность размножаться, не испытывая конкуренции (5). Как показывает этот пример, отбор, в основе которого лежит генетическое родство, действует даже в тех случаях, когда особи не в состоянии оценить степени родства.

преимущественно о своих сибсах как мужского, так и женского пола, а не о собственных потомках.

В последние годы идеи Гамильтона (Hamilton) стали все чаще использоваться при изучении общественного образа жизни высших животных, в частности птиц и млекопитающих. Одно из таких исследований проводится на различных видах приматов, которые живут группами, состоящими из нескольких взрослых самцов, нескольких взрослых самок и их детенышей. При этом выясняется, что у этих видов молодые особи одного из полов, обычно самцы, по достижении половой зрелости покидают свое родное стадо и присоединяются для раз-



множения к другому стаду. Крейг Пекер (Craig Packer) из Сассекского университета обнаружил поведение подобного типа при изучении трех стад павианов анубисов (*Papio anubis*) в Национальном заповеднике Гомбе в Танзании. Среди 41 особи, перешедшей из одного стада в другое на протяжении шести лет, 39 были самцами; все самцы, достигшие половой зрелости за этот период, покинули свое родное стадо.

Создается впечатление, что молодые самцы уходят из родного стада потому, что самки этого стада отказываются спариваться с ними, а также потому, что молодых самцов привлекают незнакомые самки. Такое поведение, очевидно, обладает селективным преимуществом, так как самец и самка, родившиеся в одном и том же стаде, нередко находятся в близком родстве, а следовательно, произвели бы инбредное потомство с низкой приспособленностью. Однако наиболее интересным ас-

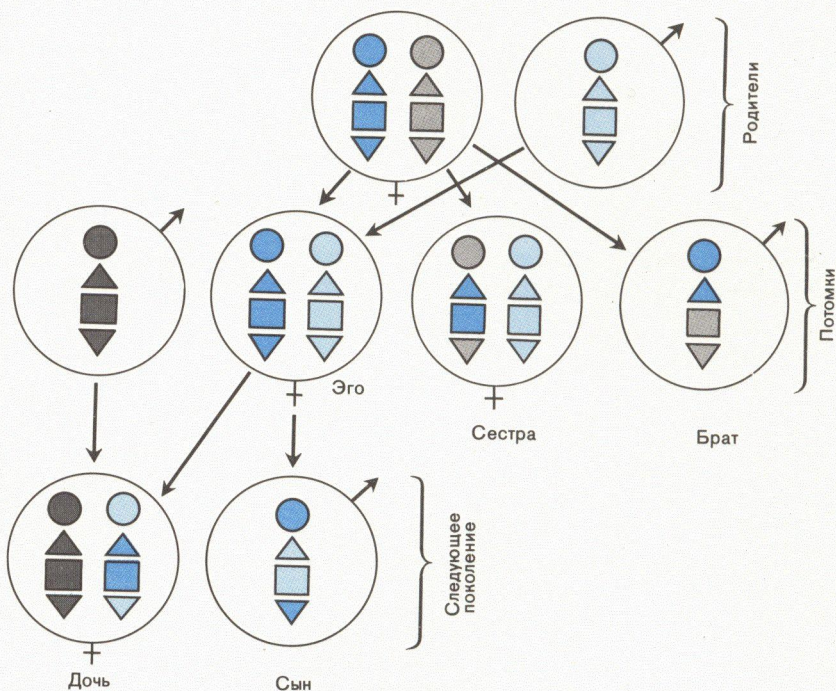


Рис. 4. Для полностью общественных видов насекомых характерно сотрудничество, разделение на касты и индивидуальный альтруизм. Все они, за исключением термитов, принадлежат к отряду перепончатокрылых. Гамильтон (Hamilton) проанализировал часто встречающуюся у этих насекомых картину эволюции общественного поведения на основе генетической структуры, типичной для представителей этого отряда: самки развиваются из оплодотворенных яиц и содержат по два набора хромосом, а самцы — из неоплодотворенных яиц и содержат только по одному набору хромосом. Рассмотрим самку «Эго», изображенную на этой схеме. Любая самка получает два набора (возможно перераспределенных) генов: один от матери, которая содержит два набора, и один от отца, который содержит один набор. Следовательно, коэффициент родства (средняя доля общих генов) между Эго и ее родной сестрой Сиб равен $(1/2) \cdot (1/2) + (1/2) \cdot (1)$, или $3/4$, но коэффициент родства между Эго и одной из ее дочерей равен $1/2$. У Эго больше общих генов с сестрой, чем с дочерью. Если мать Эго продолжает продуцировать яйцеклетки после того, как Эго достигла половой зрелости (подобного рода перекрытие наблюдается у всех общественных насекомых), то самое лучшее, что может сделать Эго для воспроизведения своих генов, — это заботиться о тех яйцечках, в которых развиваются ее сестры, а не о тех, в которых развиваются ее дочери. Генетическая организация перепончатокрылых предрасполагает к развитию такой структуры сообщества, при которой стерильные самки-работницы заботятся о своих сибсах.

пектом этого поведения для обсуждаемой здесь проблемы являются не его генетические причины, а его генетические эффекты, т. е. его последствия для генетических взаимоотношений внутри стада.

В результате таких переходов самки, входящие в данное стадо ану-бисов, будут находиться в близком родстве, но между взрослыми участвующими в размножении самцами, как правило, не будет родственными связей. В стаде шимпанзе, где постоянную основу стада образуют самцы, а самки переходят из стада в стадо, наблюдается обратная картина. В соответствии с положениями Гамильтона, высокого развития сотрудничества следует ожидать между самками павианов и между самцами шимпанзе, а не между самцами павианов и не между самками шимпанзе. Вопрос о том, насколько справедливо это предсказание, все еще остается спорным. Лично я считаю, что оно в конце концов будет принято.

Несмотря на отсутствие генетического родства между самцами павианов, в одной определенной ситуации в их поведении наблюдается сотрудничество: если два павиана соперничают друг с другом по тому или иному поводу, то один из них может обратиться за помощью к третьему павиану. Он просит о помощи, подавая легко различимый сигнал — поворачивая голову попеременно то в сторону противника, то в сторону потенциального помощника. Пекер зарегистрировал такое поведение в 140 случаях. В 20 из них самец *A* обращался за помощью к другому самцу *B* с тем, чтобы отбить самку в течке у третьего самца *C*. В 6 таких случаях попытка отбить самку оказалась успешной, и всякий раз она доставалась самцу *A*. Подобное поведение, очевидно, не приводит к повышению приспособленности самца *B*, выступающего в роли помощника, а это порождает естественный вопрос: что получает самец *B* в награду за свои услуги?

Наиболее убедительное объяснение эволюции подобного альтруистического поведения между неродственными особями дает концепция взаимного альтруизма, сформулированная Трайверсом (Trivers). Согласно гипотезе Трайверса, самец *B*, помогая самцу *A* (и не подвергая себя при этом серьезной опасности), приобретает уверенность, что если в будущем возникнет аналогичная ситуация, то самец *A* в свою очередь придет ему на помощь. Поэтому вполне возможно, что самец *B* повышает таким образом собственную дарвиновскую приспособленность, в результате чего частота гена, обуславливающая такое альтруистическое поведение, вероятно, возрастет.

Недостаток подобного объяснения состоит в том, что в этой ситуации, по-видимому, нет возможности гарантировать себя от обмана. Что мешает самцу *A* принять помощь, а затем, когда настанет его черед, не оказать ее? Возможное объяснение состоит в том, что стереотипы поведения у павианов складывались в процессе эволюции определенным образом, так что животные оказывают помощь только тем особям, которые в свою очередь помогают им. В таком случае обман был бы не-

выгодным. Конечно, в основе этой гипотезы лежит предположение, что особи способны узнавать других особей и помнить об их поведении в прошлом, однако наличие у павианов подобных способностей вполне допустимо. Данные Пекера (Packer), безусловно, подтверждают такое предположение. Он установил, что те самцы павианов, которые особенно часто отвечали на призывы о помощи, получали помощь также особенно часто и что самцы, как правило, обращались за помощью к тем особям, которые в свою очередь обращались за помощью к ним самим.

На протяжении последних нескольких лет меня особенно заинтересовала эволюция одного типа ритуального поведения животных: соблюдение своего рода соглашения (конвенции) при конфликтных ситуациях. Животные, соперничающие из-за какого-нибудь ценного фактора (партнера для спаривания, индивидуального участка или места в иерархии), не всегда наиболее эффективным образом используют имеющееся в их распоряжении оружие, а действуют в соответствии с определенными «правилами» (принимают угрожающие позы, воздерживаются от нанесения противнику ударов в уязвимое место и тому подобное), часто ведя своего рода ограниченные военные действия и избегая серьезных повреждений. Например, когда самцы манящего краба соперничают за обладание норкой, они используют в качестве оружия свою мощную сильно увеличенную клешню. Хотя при помощи этой клешни краб легко может раздавить брюшко противника, неизвестно ни одного случая, когда бы один краб повредил другого в таком конфликте. (Было бы неверным сделать из этого вывод, что животные никогда не получают повреждений при внутривидовых сражениях или же что они никогда не бьются насмерть. Однако драки с соблюдением определенных правил наблюдаются достаточно часто, а поэтому требуют объяснения.)

В то время, когда я впервые узнал об этой проблеме, эволюцию конвенциональных конфликтов объясняли тем, что если бы внутривидовые конфликты не были ограничены конвенцией, то очень многие животные получали бы серьезные повреждения. Иными словами, конвенциональное поведение возникло в процессе эволюции, потому что неконвенциональное поведение, по выражению Джулиана Гексли (Julian Huxley), «препятствовало бы выживанию данного вида». Будучи учеником Холдейна (Haldane), я привык относиться с недоверием к доводам, основанным на «благе для вида». Приведенный выше довод вряд ли может объяснить сложные морфологические и поведенческие адаптации, обеспечивающие ограниченные конфликты, наблюдаемые у многих видов. Мне казалось, что должен существовать какой-то способ, позволяющий объяснить, как естественный отбор, действуя на отдельную особь, создает эти признаки, т.е. позволяющий показать, как конвенциональное поведение повышает дарвиновскую приспособленность той особи, которая его проявляет.

Создавалось, однако, впечатление, что приспособленность особи должна возрастать не в результате конвенциональных, а в результате неконвенциональных конфликтов. Мне казалось, что если в конфликт-

ной ситуации особь *A* соблюдала правила, а особь *B* «была ниже по-яса», то особь *B* должна была победить и передать гены следующему поколению. Эта загадка продолжала подспудно шевелиться в моем мозгу, пока в 1970 г. одна неопубликованная работа Дж. Р. Прайса (G. R. Price) не побудила меня вновь заняться ею. Мне пришло в голову, что проблему эту можно было бы до некоторой степени понять, заимствовав некоторые концепции из математической теории игр.

Теория игр была сформулирована Джоном фон Нейманом (John von Neuman) и Оскаром Моргенштерном (Oskar Morgenstern) в 40-х годах для анализа конфликтных ситуаций в деятельности человека. Эта теория, в частности, позволяет выработать оптимальную стратегию, которой следует придерживаться в конфликтных ситуациях. Я надеялся, что использование теории игр в несколько модифицированной форме позволит мне построить математическую модель соперничества между животными и определить, каким стратегиям будет благоприятствовать естественный отбор на уровне отдельной особи. Если бы моя попытка оказалась удачной, то экспериментальные данные и наблюдения должны были бы подтвердить заключения, выведенные математически.

Стратегии, которые я пытался найти, имели мало общего с оптимальными стратегиями, с которыми имеет дело математическая теория игр. Для каждой теоретико-игровой модели соперничества между животными я надеялся установить некую эволюционно стабильную стратегию: стратегию, которая, если она будет принята большинством членов данной обширной популяции, не допустит проникновения в эту популяцию никакой мутантной стратегии. Иными словами, стратегия эволюционно стабильна, если не существует никакой мутантной стратегии, которая бы обеспечивала применяющим ее особям более высокую дарвиновскую приспособленность.

Рассмотрим простую модель: вид, у которого в соперничестве между двумя особями имеются только две возможные тактики — тактика «ястреба» или тактика «голубя» (рис. 6). Ястреб дерется, не соблюдая никакой конвенции, и наращивает свои действия до тех пор, пока он либо не добьется победы (т. е. пока его противник не обратится в бегство или не получит серьезных повреждений), либо сам не получит серьезных повреждений. Голубь никогда не наращивает свои действия: он дерется с соблюдением определенных условий, а если его противник начинает наращивать действия, голубь обращается в бегство, прежде чем получит серьезные повреждения.

К концу конфликта каждому из соперников причитается некий выигрыш. Ожидаемый выигрыш особи *X* при соперничестве с особью *Y* можно записать как $E(X, Y)$. Выигрыш — это мера изменения приспособленности особи *X* в результате соперничества; она определяется тремя факторами: преимуществом, которое дает победа, ущербом, который приносит серьезное повреждение, и ущербом, который обуславливается потерей времени и энергии при длительном соперничестве. Примем, что для игры «ястреб — голубь» (рис. 6) воздействие на индивидуальную

Допустим, что в некоей популяции имеется небольшая фракция p поведенческих «мутантов», принимающих стратегию J , и что остальная популяция q принимает стратегию I . Если суммарная дарвиновская приспособленность (ожидаемое число выживающих потомков) членов данной популяции до ряда конфликтов равна C , то в таком случае после этих конфликтов

$$W(I) = C + qE(I, I) + pE(I, J)$$

и

$$W(J) = C + qE(J, I) + pE(J, J),$$

где $E(I, J)$ — ожидаемый выигрыш (изменение приспособленности), получаемый особью, использующей стратегию I в конфликте с особью, использующей стратегию J ; $W(I)$ — суммарное повышение приспособленности в результате применения стратегии I и т. д. Если I — эволюционно стабильная стратегия, то $W(I) > W(J)$ для любой мутантной стратегии J . В этом случае либо

$$E(I, I) > E(J, I),$$

либо

$$E(I, I) = E(J, I) \text{ и } E(I, J) > E(J, J)$$

Рис. 5. Теоретико-игровые модели помогают объяснить принятие определенных условий при соперничестве между животными — еще одной форме поведения, которая на первый взгляд не должна способствовать выживанию проявляющих ее особей. Для каждой модели следует найти эволюционно стабильную стратегию, т. е. такую стратегию, которая обеспечивает принявшим ее животным наивысшую дарвиновскую приспособленность. На этой схеме показаны те математические требования, которым должна удовлетворять эволюционно стабильная стратегия. В более общей форме эволюционно стабильную стратегию можно определить как такую стратегию, которая, будучи принята всеми членами данной популяции, не допускает проникновения в популяцию никакой мутантной стратегии. Предполагается, что члены модельной популяции при соперничестве образуют случайные пары и что впоследствии каждая особь размножается пропорционально тому выигрышу (изменению дарвиновской приспособленности), который она накопила. В настоящее время создается впечатление, что многие типы конвенционального соперничества действительно представляют собой эволюционно стабильные стратегии.

приспособленность при победе составляет +10, а при серьезном повреждении —20. Допустим далее, что два голубя могут в конечном счете достигнуть примирения, но только спустя длительное время и за счет проигрыша, равного —3. (Точная цена выигрыша не влияет на результаты, получаемые в рамках этой модели, до тех пор, пока абсолютная, или численная, взятая без учета знака, цена повреждения больше, чем абсолютная цена победы.)

Игру можно проанализировать следующим образом. Если оба соперника придерживаются тактики голубя, то, поскольку голуби не наращивают свои действия, возможность повреждения противника исключается, и конфликт будет продолжительным. Каждый из противников имеет равные шансы победить, а поэтому ожидаемый выигрыш для одного из голубей D равен вероятности для D победить в соперничестве

Серьезное повреждение = -20	$E(H, H) = 1/2(+10) + 1/2(-20) = -5$
Победа = +10	$E(H, D) = +10$
Длительный конфликт = -3	$E(D, H) = 0$
	$E(D, D) = 1/2(+10) + (-3) = +2$
	Ястреб Голубь
	<hr/>
Ястреб (H)	-5 +10
	<hr/>
Голубь (D)	0 + 2

рис. 6. Эта схема представляет собой игру «ястреб — голубь», где имеются только две тактики, которые могут использоваться при соперничестве между двумя особями: тактика ястреба и тактика голубя. Ястреб дерется, не соблюдая никаких условий, и наращивает свои действия до тех пор, пока не победит или не получит серьезных повреждений. Голубь же дерется в соответствии с принятыми условиями, никогда не прибегая к наращиванию действий; если его противник наращивает свои действия, он спасается бегством, прежде чем будет ранен; два голубя могут закончить дело миром, но лишь по прошествии длительного времени. Изменения в дарвиновской приспособленности каждого из противников в случае тяжелого повреждения, длительного конфликта или победы показаны в верхнем левом углу. (Точные значения этих факторов не влияют на результаты, получаемые в рамках данной модели, до тех пор, пока указанные численные значения для повреждений больше значений для победы.) Вычисления ожидаемых выигрышей для особей в разных ситуациях соперничества приведены в верхнем правом углу. Выигрыши представлены на матрице внизу. Каждый из выигрышей относится к особи, использующей тактику, указанную в матрице слева, при соперничестве с особью, использующей тактику, указанную сверху. Например, +10 (жирным) равно $E(H, D)$ — ожидаемому выигрышу для ястреба H в соперничестве с голубем D . В игре «ястреб — голубь» ни одна из стратегий, обозначаемых «Всегда выступай в роли ястреба» или «Всегда выступай в роли голубя», в чистом виде не является эволюционно стабильной. Единственная эволюционно стабильная стратегия — это смешанная стратегия: выступай в роли ястреба с вероятностью $8/13$ и выступай в роли голубя с вероятностью $5/15$.

(p равно $1/2$), умноженной на цену победы плюс потери, связанные с длительным конфликтом, т.е. $E(D, D)$ равно $(1/2)(+10) + (-3)$, или +2. Аналогичным образом, ястреб, дерущийся с другим ястребом, имеет одинаковые шансы победить или получить повреждения, однако в любом случае конфликт закончится довольно быстро. Следовательно, ожидаемый выигрыш $E(H, H)$ равен $(1/2)(+10) + (1/2)(-20)$, или -5. Голубь, дерущийся с ястребом, обратится в бегство при наращивании действий со стороны ястреба, так что ожидаемый выигрыш для голубя равен 0, а для победившего ястреба он равен +10.

Допустим теперь, что в игре «ястреб — голубь» члены данной популяции образуют при конфликтах случайные пары, после чего каждая особь воспроизводит себе подобных особей (т.е. особей, использующих ту же самую стратегию) пропорционально тому выигрышу, который

она накопила. Если для этой игры существует некая эволюционно стабильная стратегия, то популяция будет эволюционировать в сторону установления этой стратегии. Вопрос, следовательно, состоит в следующем: существует ли эволюционно стабильная стратегия для игры «ястреб—голубь»?

Совершенно очевидно, что если все особи постоянно выступают в роли ястреба, то это не будет эволюционно стабильной стратегией: при этом популяции ястребов будут угрожать все мутантные стратегии. Вспомним, что в популяции ястребов ожидаемый выигрыш за один конфликт $E(H, H)$ составляет для одного ястреба -5 , но ожидаемый выигрыш $E(D, H)$ для мутанта, применяющего тактику голубя, равен 0 . Следовательно, мутанты-голуби будут размножаться чаще, чем ястребы. Рассуждая аналогичным образом, можно показать, что постоянно выступать в роли голубя также не является эволюционно стабильной стратегией.

Имеется точное математическое определение эволюционно стабильной стратегии: некая стратегия I эволюционно стабильна, если для любой мутантной стратегии J либо $E(I, I) > E(J, I)$, либо $E(I, I) = E(J, I)$ и $E(I, J) > E(J, J)$. Хотя ни стратегия «всегда выступай в роли ястреба», ни стратегия «всегда выступай в роли голубя» в чистом виде не удовлетворяет ни одному из этих требований, существует смешанная стратегия, которая ему удовлетворяет. Смешанная стратегия — это стратегия, предписывающая применение в игре различных тактик, выбираемых в соответствии с определенным распределением вероятностей. Смешанная эволюционно стабильная стратегия для игры «ястреб—голубь» состоит в том, чтобы выступать в роли ястреба с вероятностью $8/13$ и выступать в роли голубя с вероятностью $5/13$. Я не буду рассматривать здесь выведение этой стратегии, однако нетрудно увидеть, что она удовлетворяет второму требованию, будучи эволюционно стабильной, например, для какого-нибудь мутантного варианта стратегии «ястреб».

Если обозначить смешанную стратегию буквой M , то достаточно доказать, что $E(M, M) = E(H, M)$ и $E(M, H) > E(H, H)$. Это можно сделать, применяя определение стратегии M : выигрыш $E(M, M) = (8/13)E(H, M) + (5/13)E(D, M)$ и $E(H, M) = (8/13)E(H, H) + (5/13)E(H, D)$ и $E(D, M) = (8/13)E(D, H) + (5/13)E(D, D)$. В эти уравнения можно теперь подставить значения, уже вычисленные для игры «ястреб—голубь», так что $E(M, M)$ будет равно $(8/13)(10/13) + (5/13)(10/13)$, или $10/13$. Предшествующие расчеты показали, что $E(H, M)$ равно $10/13$, так что $E(M, M)$ и $E(H, M)$ равны между собой. Кроме того, выигрыш $E(M, H) = (8/13)E(H, H) + (5/13)E(D, H)$, или $-40/13$, а $E(H, H) = -5$, так что $E(M, H) > E(H, H)$. Иными словами, стратегия «ястреб» не может проникнуть в популяцию, применяющую смешанную стратегию M .

Модель «ястреб—голубь» предсказывает, что смешанные стратегии должны наблюдаться при реальном соперничестве между животными; они будут выражаться либо в том, что разные животные будут прибегать к различным тактикам (как тактика ястреба и тактика голубя), ли-

бо в том, что одни и те же особи будут изменять свою тактику. Во многих случаях соперничества поведение животных в самом деле варьирует, однако это, разумеется, нельзя считать доказательством того, что в таких случаях действует смешанная эволюционная стратегия. Пример поведения животных, достаточно хорошо соответствующий описанной здесь модели, обнаружен при изучении поведения навозной мухи, проведенного Дж. А. Паркером (G. A. Parker) в Ливерпульском университете.

Самки навозных мух откладывают яйца в коровий навоз, а самцы скапливаются на коровьих лепешках и пытаются спариваться с прилетающими самками. Паркер установил, что частота прилета самок на данную лепешку уменьшается по мере ее высыхания. По условиям игры самцу предоставляются на выбор две тактики по мере того, как патрулируемая им коровья лепешка высыхает. Он может бросить ее и отправиться на поиски свежей лепешки или остаться на месте. Успех выбранной данным самцом тактики зависит, конечно, от поведения других самцов. Если большинство других самцов улетит, как только лепешка начнет высыхать, то ему следовало бы остаться на месте, потому что, хотя к данной лепешке будет прилетать сравнительно небольшое число самок, самец при попытках спаривания с ними не встретит или почти не встретит конкурентов. Если же, напротив, другие самцы остаются, то данному самцу следует улететь. Иными словами, единственно эволюционно стабильная стратегия — это смешанная стратегия, при которой некоторые самцы быстро улетают, а другие остаются. Теоретико-игровой анализ предсказывает, что при такой стратегии после достижения системой равновесия успех спаривания для самцов, улетающих рано, и для самцов, улетающих поздно, будет в среднем одинаковым. Именно такое заключение можно вывести и из данных Паркера. Неизвестно, однако, в результате чего достигается эволюционно стабильная смешанная стратегия навозной мухи: то ли потому, что некоторые самцы всегда улетают рано, а другие — всегда поздно, то ли потому, что каждый самец прибегает к разным стратегиям.

Совершенно очевидно, что реальные животные могут прибегать к более сложным стратегиям, чем такие, как «всегда наращивай действия», «всегда демонстрируй», или к каким-либо смешанным стратегиям. Например, некоторые животные прибегают к пробным наращиваниям действий. Другие используют конвенциональные тактики, но начинают наращивать действия в ответ на наращивание со стороны противника. Однако многие настоящие примеры соперничества между животными не соответствуют модели «ястреб—голубь» еще в одном важном отношении. Большинство настоящих примеров соперничества асимметрично, поскольку в отличие от ястребов и голубей противники отличаются друг от друга не только по стратегии, но и в других отношениях.

В соперничестве между животными наблюдаются три основных типа асимметрии. Во-первых, существуют асимметрии в боевых возможностях (размеры, сила или оружие) противников; различия подобного ро-

да, по всей вероятности, оказывают влияние на исход конфликта при наращивании действий. Во-вторых, существуют асимметрии в ценности для соперников того ресурса, за который они конкурируют (как в соперничестве за пищу между голодной и хорошо накормленной особью); различия подобного рода, очевидно, должны оказывать влияние на выигрыш соперников. В-третьих, существуют асимметрии, которые называются некоррелированными, потому что они не оказывают влияния ни на исход наращивания конфликта, ни на выигрыш, получаемый в результате соперничества. Для рассматриваемых здесь вопросов некоррелированные асимметрии представляют особый интерес, потому что они нередко служат для конвенционального разрешения соперничества.

Быть может, наилучший пример некоррелированной асимметрии можно наблюдать при соперничестве за какой-либо ресурс между владельцем этого ресурса и покушающейся на него особью. Называя это некоррелированной асимметрией, я не хочу сказать, что право собственности никогда не изменяет результатов наращивания действий или выигрыша при соперничестве; я просто имею в виду, что право собственности способствует разрешению соперничества, даже если оно не изменяет этих факторов. Чтобы показать влияние такой некоррелированной асимметрии, я вернусь к игре «ястреб—голубь» и добавлю к ней третью стратегию, называемую стратегией собственника: если данная особь является владельцем ресурса, из-за которого возникло соперничество, она применяет тактику ястреба; в противном же случае она применяет тактику голубя.

В игре «ястреб—голубь—собственник» принимается ряд допущений: соперничество всегда имеет место между владельцем данного ресурса и особью, пытающейся завладеть им; каждая из двух особей может с равной вероятностью выступить в той или другой роли; каждой особи известно, в какой именно роли она выступает. Для случаев соперничества, в которых участвуют ястребы и голуби, выигрыши не изменяются в результате добавления новой стратегии, но для случаев, в которых участвуют особи, придерживающиеся стратегии собственника, следует подсчитать дополнительные выигрыши (рис. 7). Например, при соперничестве между собственником и ястребом имеются равные шансы на то, что собственник окажется владельцем ресурса (и поэтому будет выступать в роли ястреба) или претендентом, пытающимся завладеть ресурсом (и поэтому будет выступать в роли голубя); следовательно, $E(B, H) = (1/2)E(H, H) + (1/2)E(D, H) = (1/2)(-5) + (1/2)(0)$, или $-2,5$. Остальные выигрыши вычисляются подобным же образом. Главный момент, однако, состоит в том, что в конфликте между двумя противниками, каждый из которых использует стратегию собственника, никогда не будет происходить наращивания действий, потому что если один из них является владельцем ресурса и выступает в роли ястреба, то другой оказывается претендентом и выступает в роли голубя. Поэтому выигрыш $E(B, B) = (1/2)E(H, D) + (1/2)E(D, H) = (1/2)(10) + (1/2)(0) = 5$. Сравнив эту оценку с другими выигрышами, нетрудно

Серьезное повреждение = -20 Победа = +10 → Длительный конфликт = -3	$E(H, B) = 1/2 E(H, H) + 1/2 E(H, D) = -\frac{5}{2} + \frac{10}{2} = +2,5$ $E(D, B) = 1/2 E(D, H) + 1/2 E(D, D) = +0 + \frac{2}{2} = +1$ $E(B, H) = 1/2 E(H, H) + 1/2 E(D, H) = -\frac{5}{2} + 0 = -2,5$ $E(B, D) = 1/2 E(H, D) + 1/2 E(D, D) = +\frac{10}{2} + \frac{2}{2} = +6$ $E(B, B) = 1/2 E(H, D) + 1/2 E(D, H) = +\frac{10}{2} + 0 = +5$				
	Ястреб (H) Голубь (D) Собственник (B)				
	<table style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr> <td style="width: 25%; padding: 5px;">Ястреб (H)</td> <td style="width: 25%; padding: 5px; text-align: center;">-5</td> <td style="width: 25%; padding: 5px; text-align: center;">+10</td> <td style="width: 25%; padding: 5px; text-align: center;">+2,5</td> </tr> </table>	Ястреб (H)	-5	+10	+2,5
Ястреб (H)	-5	+10	+2,5		
	<table style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr> <td style="width: 25%; padding: 5px;">Голубь (D)</td> <td style="width: 25%; padding: 5px; text-align: center;">0</td> <td style="width: 25%; padding: 5px; text-align: center;">+2</td> <td style="width: 25%; padding: 5px; text-align: center;">+1</td> </tr> </table>	Голубь (D)	0	+2	+1
Голубь (D)	0	+2	+1		
	<table style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr> <td style="width: 25%; padding: 5px;">Собственник (B)</td> <td style="width: 25%; padding: 5px; text-align: center;">-2,5</td> <td style="width: 25%; padding: 5px; text-align: center;">+6</td> <td style="width: 25%; padding: 5px; text-align: center;">+5</td> </tr> </table>	Собственник (B)	-2,5	+6	+5
Собственник (B)	-2,5	+6	+5		

Рис. 7. Изображенная на этой схеме игра «ястреб — голубь — собственник» моделирует соперничество между животными, характеризующееся некоррелированными асимметриями, т.е. такими различиями между противниками, которые не обязательно оказывают влияние на исход соперничества или получаемый выигрыш. Подобного рода асимметрии нередко служат для разрешения реальных конфликтов между животными путем соблюдения определенных условий. Соперничество из-за какого-нибудь ресурса между владельцем и особью, претендующей на него, служит хорошим примером некоррелированной асимметрии, поэтому он был использован для определения новой тактики «собственник», которую следует добавить к тактикам, применяемым в игре «ястреб — голубь». Если такой собственник, участвующий в соперничестве, является владельцем данного ресурса, он применяет тактику ястреба; в противном случае он применяет тактику голубя. Предполагается, что любое соперничество происходит между владельцем ресурса и претендентом на него, что каждая особь может с равной вероятностью оказаться в той и в другой роли и что каждой особи известно, в какой именно роли она выступает. Стратегия «собственник» в чистом виде — единственная эволюционно стабильная стратегия для этой игры. Между противниками, принимающими эту стратегию, никогда не возникает наращивания действий, поскольку один будет владельцем ресурса и будет выступать в роли ястреба, а другой — претендентом и выступать в роли голубя. Следовательно, право собственности служит тем условным знаком, который создает возможность для разрешения конфликтов в модельной популяции. Много примеров стратегии «собственник» обнаружено в реальных популяциях животных (см. рис. 8).

заметить, что единственная эволюционно стабильная стратегия при этой игре состоит в том, чтобы все время выступать в роли собственника. Таким образом, право собственника принимается в качестве условного знака, определяющего исход соперничества.

Ганс Куммер (Hans Kummer) из Цюрихского университета наблю-

дал прекрасный пример стратегии собственника у гамадрила (*Pario hamadryas*). У этого вида один самец бывает постоянно связан с одной или несколькими самками и обычно не подвергается нападениям со стороны других самцов. Куммер провел с тремя незнакомыми между собой гамадрилами следующий эксперимент. Самца *A* поместили с самкой в загон, а самца *B* поместили в клетку, откуда он мог видеть все, что происходило в загоне, но не мог вмешиваться в ход событий. За сравнительно короткое время (около 20 мин) между самцом *A* и самкой возникла связь. Когда позднее самца *B* тоже впустили в загон, он не только не пытался отбить самку, но и вообще избегал любого столкновения с самцом *A*.

Существуют два возможных объяснения поведения самца *B*. Быть может, как предсказывает модель, право собственности служит условным знаком, определяющим исход соперничества. Вместе с тем возможно, что самец *B* заметил, что самец *A* сильнее его и, по всей вероятности, победит при соперничестве, сопровождающемся наращиванием действий. Куммер сумел исключить эту вторую возможность, повторив спустя несколько недель свой эксперимент с участием тех же двух самцов, но другой самки. При этом самцов гамадрила поменяли ролями: самца *B* поместили в загон вместе с самкой, а самца *A* посадили в клетку. На этот раз самкой завладел самец *B*, а самец *A* не делал попыток отбить ее: право собственности и в самом деле действовало. (К этому следует добавить, что, как Куммер установил позднее, предпочтения самки также играют известную роль.)

Н. Б. Девис (N. B. Davies) из Оксфордского университета обнаружил другой пример стратегии собственника у бархатницы *Pararge aegeria* (рис. 8). Самцы этого вида стремятся захватить в лесу освещенные солнцем участки на земле, где они могут найти больше самок, чем в лесном пологе, и защищают захваченные участки. Таких светлых участков всегда оказывается недостаточно, чтобы все самцы могли занять их одновременно, а поэтому какое-то количество самцов постоянно летает в лесном пологе. Иногда один из таких самцов подлетает к уже занятому светлomu участку, куда его не допускает владелец. Затем оба самца совершают короткий полет по спирали к лесному пологу, после чего один скрывается в листве, а другой возвращается на освещенный участок. Пометив самцов бабочек, Девис сумел показать, что после спирального полета на освещенное место неизменно возвращается его первоначальный владелец.

И в этом случае возможны два правдоподобных объяснения. Возможно, что право собственности принимается как своего рода условный знак и что при помощи спирального полета претенденту дают знать о занятости освещенного участка. Другое объяснение состоит в том, что только относительно сильные бабочки способны удерживать такие участки, а спиральный полет служит для того, чтобы продемонстрировать их силу. Девис склоняется к первому объяснению: что *Pararge aegeria* действует в соответствии с правом собственности. В том, что

только сильные бабочки способны удерживать за собой хорошо освещенные участки, он сомневается по двум причинам. Прежде всего он обнаружил, что большинство самцов, которых он поместил в лесном пологе, в конце концов оказались владельцами освещенных участков. Кроме того, он провел эксперимент, в котором удалял владельца освещенного участка, пережидал, пока на него не опускался из полога новый самец, а затем вновь возвращал на этот участок первоначальному владельцу. В каждом таком случае новый владелец выходил победителем из возникавшей борьбы, а первоначальный владелец удалялся.

Этот последний эксперимент позволяет предполагать, что самцы данного вида бабочек считают себя владельцами освещенного солнцем участка, если они занимали его в течение нескольких секунд, не встречая сопротивления. Что же происходит, если два самца считают себя владельцами одного и того же участка? Девис изучал этот вопрос, тайком подсаживая на занятый участок второго самца. Рано или поздно один из владельцев замечал другого и бросал ему вызов. Во всех случаях за этим следовал длительный спиральный полет, продолжавшийся в среднем в 10 раз дольше, чем нормальный полет. Создается впечатление, что когда бабочка считает себя владельцем участка, она готова наращивать действия.

Не все асимметричные случаи соперничества так просты, как те, которые я до сих пор здесь описывал. Например, при соперничестве между манящими крабами (*Uca pugilator*) возможна асимметрия между владельцем норки и бродячим крабом, а также асимметрия, создаваемая различиями между крабами по величине и силе. По-видимому, поведение крабов в значительной мере зависит от оценки этих асимметрий. Гэри У. Хайатт (Gary W. Hyatt) и Майкл Сэлмон (Michael Salmon) из Иллинойского университета установили, что из 403 конфликтов между самцами этого вида в 349 случаях верх брали владельцы норки. В 50 из 54 конфликтов, в которых победителями оказались бродячие самцы, последние были крупнее, чем владельцы норки, и только в одном случае мельче. Совершенно очевидно, что асимметрия в праве собственности и в способностях к борьбе играет существенную роль, однако нелегко будет создать такую теоретико-игровую модель, которая могла бы объяснить форму соперничества и его продолжительность и которую можно было бы проверить.

При соперничестве между животными имеют значение многие существенные факторы, которые я здесь не рассматривал. Например, в некоторых случаях ресурс, служащий объектом соперничества, поддается разделению, а поэтому предпочтительнее было бы разделить этот ресурс, а не вступать из-за него в конфликт. Некоторые животные вводят противника в заблуждение относительно своих размеров (при помощи воротничков или гривы) или своих намерений. Следует строить теоретико-игровые модели, учитывающие эти черты. Существуют также различные типы поведения животных, для описания которых пригодны теоретико-игровые модели. Например, заботу родителей о потомстве

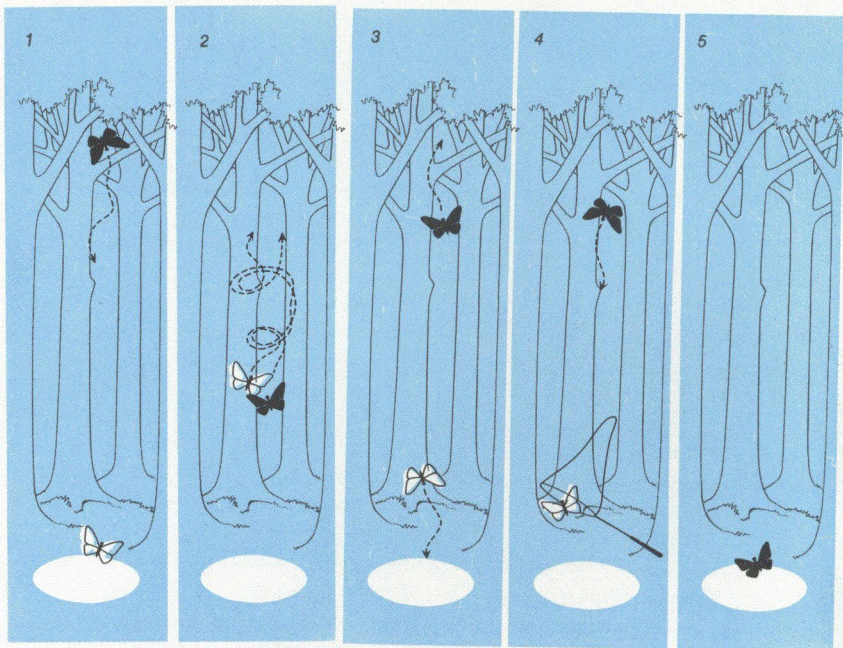
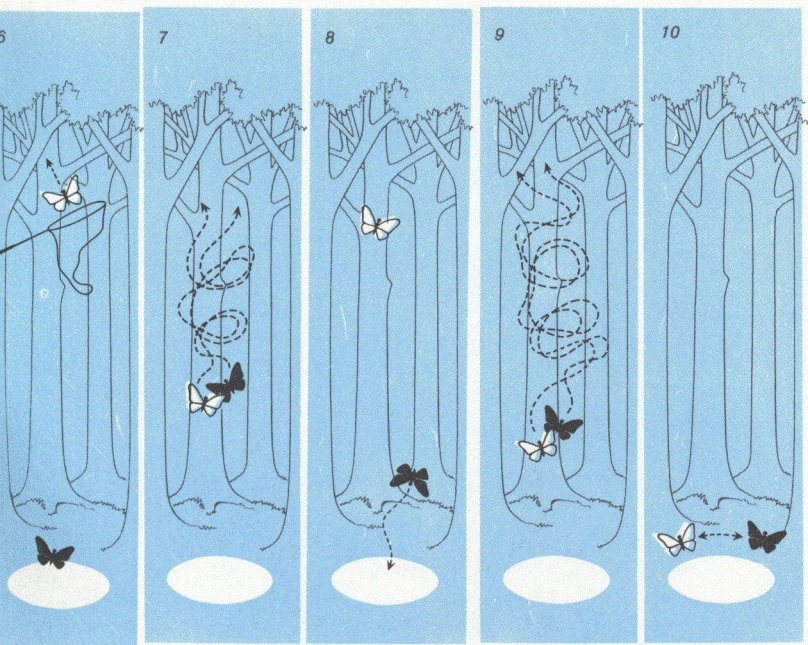


Рис. 8. Пример стратегии «собственник», обнаруженный Девисом из Оксфордского университета. Самцы бабочки *Pararge aegeria* прибегают к стратегии «собственник» при территориальных спорах из-за освещенных солнцем участков на земле. Если самец спускается из лесного полога на занятый освещенный участок (1), он встречает сопротивление со стороны владельца этого участка. Оба самца совершают короткий спиральный полет по направлению к лесному пологу (2), после чего первоначальный владелец возвращается на освещенный участок, а претендент — в лесной полог (3). Имеются дополнительные данные, свидетельствующие о том, что право собственности служит у этого вида условием, определяющим исход соперничества, а спиральный полет информирует соперника о занятости освещенного участка. Если удалить владельца участка (4), то на этот участок опустится другой самец, с тем чтобы занять его (5). Если затем вновь вернуть спиральный полет (7), но на этот раз на освещенный участок вернется и займет его новый владелец (8). Если два самца считают себя владельцами одного и того же освещенного участка, то один из них бросает вызов другому, и они совершают очень длительный спиральный полет (9), из которого победителем может выйти как тот, так и другой (10). Создается впечатление, что в соответствии с предсказаниями игры «ястреб — голубь — собственник» самец *Pararge aegeria*, считающий себя владельцем освещенного участка, полон решимости наращивать свои действия.



обычно не рассматривают как соперничество, потому что оба родителя заинтересованы в выживании своего потомства. В этой ситуации, однако, имеются не только области общих интересов, но и области конфликта, и я полагаю, что теоретико-игровой подход окажется полезным для ее анализа. Наконец, изучению различий и сходств между человеком и другими животными может способствовать анализ «игр», в которые они могут играть.

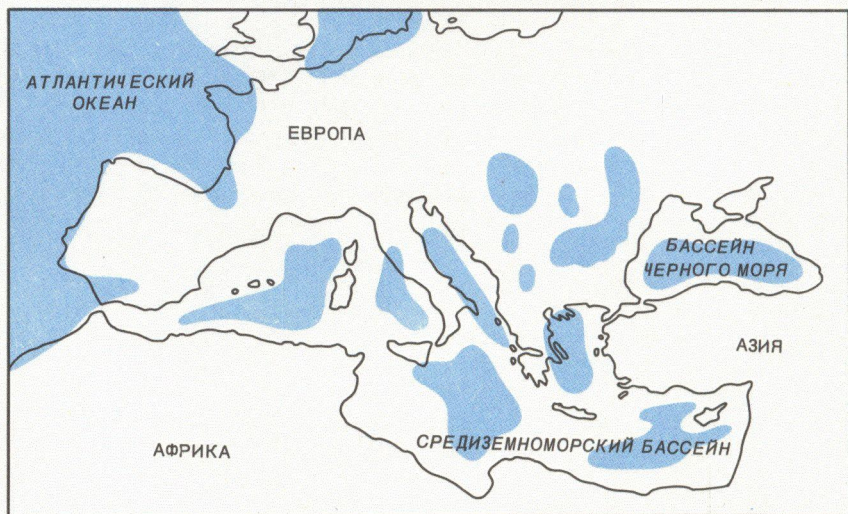
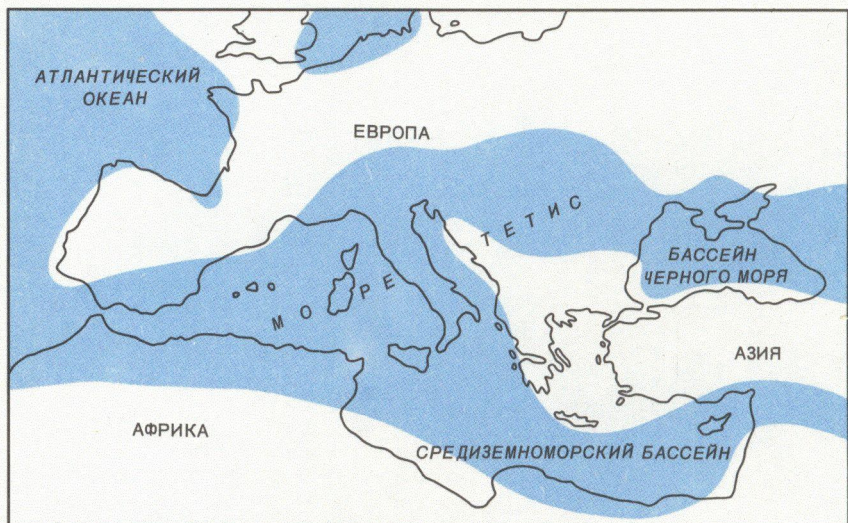


Рис. 1. Азия и Африка, в настоящее время соединенные узкой полосой суши, 20 миллионов лет назад были полностью разделены ответвлением древнего моря Тетис, которое тянулось от восточной части Средиземноморья до Персидского залива (А). Примерно 5 млн. лет назад Тетис распался на ряд озер (Б). Таким образом, в прошлом приматы Старого Света могли свободно переходить с одного материка на другой.

Эволюция человека

Множество новых палеонтологических данных свидетельствует о том, что человекообразные существа ответвились от других приматов четыре миллиона лет назад. Сам же Homo sapiens возник всего лишь 100 000 лет назад.

Факт, имеющий, вероятно, наиважнейшее значение в эволюции человека, носит парадоксальный характер: головной мозг, при помощи которого человек начинает постигать свое собственное длительное биологическое прошлое, развивался в условиях, давно переставших существовать. Эволюция головного мозга как по размерам, так и по неврологической сложности происходила на протяжении нескольких миллионов лет; в течение большей части этого времени наши предки жили в условиях, которые вынуждали их изо дня в день действовать и реагировать на воздействия на основе крайне ограниченной информации. Мало того, большая часть этой информации была к тому же неверной.

Подумаем, что это означает. До того как информация, попадающая в развивавшийся головной мозг, стала несколько уточняться благодаря успехам техники, наши предки жили в мире, который казался им маленьким и плоским и который они могли оценивать лишь с весьма субъективных позиций. Этот свой мир они делили с добрыми и злыми духами и чудовищами. А между тем мозг, порождавший все эти представления, был тем же самым мозгом, который сегодня справляется со всеми премудростями современной математики и физики. И именно этот самый технический прогресс дает нам возможность познать эволюцию человека.

Одним из ярких примеров этого парадокса служит удивительное расширение за два последних века представлений человека о времени. Как указывает Эрнст Майр в своей вводной статье, в начале XVIII в. было принято считать, что от создания Земли до нашей эпохи прошло не более нескольких тысячелетий. К концу XIX в. этот интервал расширился в тысячу раз и стал равен 40 млн. лет. А после того как было открыто, что медленный распад некоторых радиоактивных изотопов мо-

жет служить своего рода часами, пришлось увеличить этот интервал еще в сто раз, так что на сегодня возраст Земли считается равным примерно 4,6 млрд. лет.

Человеческий разум не может по-настоящему объять такой промежуток времени; он кажется столь же невообразимым, как те суммы, выражающиеся цифрами со множеством нулей, которыми оперируют в мировой экономике. Здравый смысл человека воспринимает время как довольно короткий ряд последовательных этапов: рождение, рост, смерть. К этому восприятию биологического времени можно добавить чувство социального времени: менее четко различимый период, охватывающий три-пять поколений, исполненные значения для участников спектакля, который можно назвать «Жизнь человеческого общества». Более длительные периоды времени не обладают подобным эмоциональным воздействием. Реальные масштабы времени во Вселенной, разработанные наукой, как бы освободили восприятие времени от ограничений, накладываемых человеческим разумом.

Современное представление о времени — это, конечно, лишь одна из ряда областей, в которых произошла интеллектуальная эмансипация человека, давшая ему возможность глубже понять свою собственную эволюционную историю. В этой статье дан обзор материалов об эволюции человека, накопленных исследователями, работающими в разных областях знаний, а также оценка вклада каждой из них в создание тех общих представлений об этой проблеме, которые существуют в настоящее время. Никто не может быть специалистом одновременно во всех этих областях, а поэтому мою статью лучше рассматривать как некую субъективную оценку, а не как объективный обзор.

Мало на свете вещей, которые с таким трудом воспринимаются здравым смыслом как представление о том, что имеющиеся на земном шаре материи находятся в постоянном движении и что их положение резко сместилось за время, довольно короткое по сравнению с возрастом Земли. Одно из следствий здравых рассуждений недавнего прошлого состоит в том, что все традиционные теории эволюции человека основывались на допущении о фиксированном положении материков. Разумеется, при этом постулировались «сухопутные мосты» между материками и мелководные моря, затоплившие материки, однако они не влияли на местоположение крупных литосферных плит. Хотя прошло почти 70 лет с тех пор, как Альфред Вегенер высказал идею о дрейфе континентов, только за последние 20 лет после выяснения механизма тектоники литосферных плит и измерения перемещения материков концепция движущихся материков была принята и даже приобрела респектабельность (рис. 1).

Данные, полученные методом радиоизотопной датировки, в сочетании с данными о тектонике плит коренным образом изменили все то, на чем было основано изучение эволюции человека. Например, все привыкли считать, что обезьяны Нового Света произошли непосредственно от примитивных полуобезьян, некогда процветавших в Северной Аме-

рике. (Полуобезьяны — самая низшая группа отряда приматов, к которому принадлежат человекообразные обезьяны и человек. Все ныне живущие полуобезьяны ограничены в своем распространении Старым Светом.) Теперь нам известно, однако, что 35—40 млн. лет назад Африка находилась так же близко от Южной Америки, как и Северная Америка. Некоторые приматы, бывшие предками обезьян Нового Света, могли так же легко приплыть в Южную Америку (например, на дереве, вырванном при наводнении) из Африки, как и из Северной Америки. Близость этих трех материков, о которой нельзя было даже подумать до признания теории дрейфа континентов, не может считаться доказательством того, что предковая линия обезьян Нового Света эмигрировала из Африки; тем не менее эта близость выдвигает такую совершенно новую и важную возможность.

Другой пример влияния тектоники литосферных плит на гипотезы об эволюции человека связан с недавними неоднократными утверждениями о том, что центром возникновения человека была Африка. История дрейфа континентов показывает, что между Африкой и Евразией существовали обширные связи со времени их столкновения, произошедшего примерно 18 млн. лет назад (когда некоторые предковые формы слонов из Африки распространились по Евразии), и вплоть до того, как 5 или 6 млн. лет назад образовался Средиземноморский бассейн. Ископаемые остатки *Ramapithecus* — человекообразной обезьяны, которая жила в миоцене — плиоцене и которую обычно считают предковой формой, давшей начало линии гоминид, т. е. линии человека и его вымерших близких родичей, обнаружены в Индии и Пакистане, на Ближнем Востоке и на Балканах и вплоть до Африки. Такая непрерывность в распространении этих ископаемых остатков позволяет считать, что география Евразии и Африки тех времен существенно отличалась от нынешней. Более того, сходство между фаунами Индии и Африки далеко не ограничивается этой одной вымершей человекообразной обезьяной: в обеих областях обитают макаки, львы, леопарды, гепарды, шакалы и гиены. Поэтому сейчас кажется менее вероятным, чем в прошлом, что Африка была единственным местом, где возник человек. Иными словами, чем дальше предки человека были разумными, прямоходящими охотниками, применявшими орудия, тем менее вероятно, что их распространение было ограничено каким-либо одним материком.

Сравнительная анатомия — это область науки, возникшая гораздо раньше, чем тектоника литосферных плит. Она уходит своими корнями в XIX в., и именно эта дисциплина больше всего занималась чертами сходства и различия между человеком и его сородичами-приматами. Основное допущение, из которого исходит сравнительная анатомия, состоит в том, что достаточно большое количество информации неизбежно приведет к правильному заключению, а соотношению анатомических данных с эволюционной теорией или филогенией эта наука уделяла мало внимания. Например, форма одного зуба человека — нижнего первого премоляра — приводилась как доказательство того, что человек

в процессе своей эволюции никогда не проходил через обезьяноподобную стадию. Даже в 1972 г. этот факт еще использовали в качестве довода в пользу того, что человек и его предки отделились от других приматов по крайней мере 35 млн. лет назад. Однако за последние годы обнаружены позднплиоценовые ископаемые остатки гоминид возрастом около 3,7 млн. лет, и, как оказалось, их нижние первые премоляры обладают умеренно выраженными обезьяньими признаками. При этом ошибочным было не описание зуба, а сделанные из него выводы (не касаясь уже вопроса о том, допустимо ли создавать такие важные филогенетические построения на основе анатомии одного-единственного зуба).

Тем не менее сравнительная анатомия позволила установить многие важные взаимоотношения. Например, кости руки человека очень сходны с соответствующими костями человекообразных обезьян, но сильно отличаются от таковых у нечеловекообразных обезьян. Зато кости передних конечностей у последних сходны с таковыми многих других приматов и даже многих других млекопитающих; их форма удовлетворяет требованиям, связанным с передвижением на четырех конечностях. В отличие от этого форма костей руки у человека и человекообразных обезьян соответствует движениям, совершаемым при лазании. Установление этого факта имеет очень важное значение, но на его основе можно сделать два совершенно противоположных вывода: 1) человек и человекообразные обезьяны родственны между собой; или 2) эволюция человека и человекообразных обезьян шла параллельными путями, т. е. строение их передних конечностей развивалось одинаково, несмотря на то что эти две эволюционные линии давно разошлись. Выбор между указанными двумя альтернативами еще более затрудняется тем, что сравнивать приходится два ныне живущих вида, причем степень эволюции каждого из них после дивергенции от общего предка остается неизвестной. К счастью, недавно были созданы мощные новые аналитические методы, которые оказались чрезвычайно полезными при разрешении подобного рода дилемм. Я к ним еще вернусь, когда буду говорить о молекулярной антропологии, а здесь достаточно указать, что если сопоставляются какие-либо функциональные особенности приматов, то заключения, выведенные на основе данных сравнительной анатомии, хорошо совпадают с заключениями молекулярной антропологии.

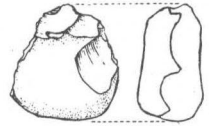
Всего лишь несколько десятков лет назад ископаемые остатки приматов были очень скудными, а остатки гоминид, и в частности человека, — еще более скудными. Так, когда Артур Кейт (Arthur Keith) примерно 50 лет назад задумал расположить существующие ископаемые остатки гоминид по предполагаемым линиям их происхождения, ему пришлось иметь дело всего лишь с тремя родами из миоцена, и он смог распределить пять (известных в то время) родов гоминид в интервале продолжительностью менее полумиллиона лет — от плиоцена до современной эпохи. (За плиоценом следовал плейстоцен, продолжительность которого вместе с современной эпохой оценивается в 200 000 лет.) Эти-

Рис. 2. Эволюция человека, происходившая, возможно, на протяжении 10 млн. лет, шла медленно вначале, когда в какой-то момент более четырех миллионов лет назад некий еще неизвестный нам представитель гоминид отделился от линии человекообразных предков человека, шимпанзе и гориллы (самый левый столбец). Предполагается, что головной мозг этого представителя гоминид имел небольшие размеры и что он ходил, опираясь на фаланги согнутых пальцев. Такой способ передвижения дает возможность четвероному перемещаться, держа в передних лапах какие-нибудь предметы; а отсюда следует дальнейшее допущение, что эти гоминиды превосходили нынеживущих шимпанзе по умению обращаться с палками и другими предметами. Найденные в Африке ископаемые остатки свидетельствуют о том, что примерно 4 млн. лет назад там существовал довольно продвинутый в своем развитии представитель гоминид — австралопитек. Строение таза австралопитека делало возможным вертикальное положение тела и передвижение на двух конечностях. Объем его головного мозга увеличился и достиг примерно 450 см^3 . Среди археологических находок вскоре появляются каменные орудия; это были простые предметы, сделанные из гальки и булыжника. Такие орудия могли быть изготовлены представителями другой группы гоминид, примечательных главным образом значительно большим объемом мозга — 750 см^3 . Затем, примерно 1,5 млн. лет назад, появился первый настоящий человек *Homo erectus*. Оставаясь примитивным в отношении морфологии черепа и нижней челюсти, *H. erectus* был значительно ближе к современному человеку по форме таза и походке. У нескольких экземпляров объем черепной коробки приближался к среднему для современного человека. Многие каменные орудия, относящиеся к тому же времени, что и остатки скелетов *H. erectus*, изготовлены из ядрищ, с обеих сторон которых откалывались пластины; они типичны для орудий ашельской культуры. Первым представителем *Homo sapiens*, появившимся всего лишь 100 000 лет назад, был неандерталец. По форме черепа неандерталец не вполне соответствует современному человеку, но размер мозга у них одинаков. Большая часть орудий, найденных вместе со скелетами неандертальцев, относится к мустьерской культуре; они сделаны из кремневых отщепов, а не из ядрищ. Современный человек *Homo sapiens sapiens* появился на сцене только 40 000 лет назад. У него несколько менее массивный череп, чем у неандертальца, и его мозг немного меньше. Многие из его каменных орудий представляют собой тонкие пластины; некоторые из них, известные под названием лавровидных наконечников, по-видимому, имели культовое, а не утилитарное назначение. Среди предметов, сделанных из кости, имеются иглы, наконечники для гарпунов, шила и статуэтки. Примерно 10 000 лет назад начался переход человека от охоты к сельскому хозяйству.

Использование различных предметов (артефакты, изготовленные из камня и других материалов)



(Дерево ?)



Объем головного мозга



(350 см³?)

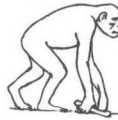


450 см³



750 см³

Способ передвижения



Анатомия

(?)
(?) (?)
(?)



Более чем 4 000 000

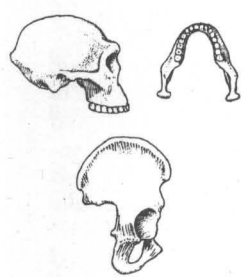
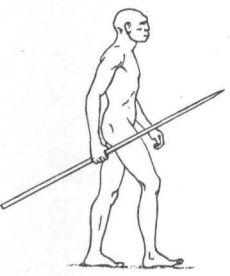
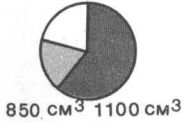
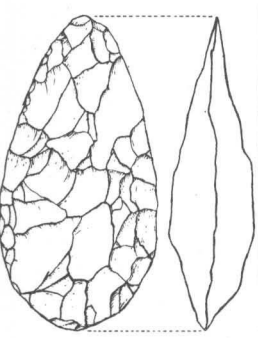
3 000 000

(?) ←

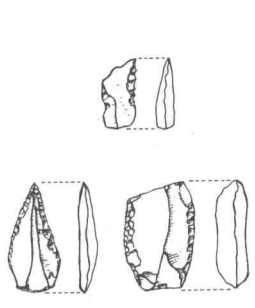
4,0

3,0

Миллионы лет



1 500 000

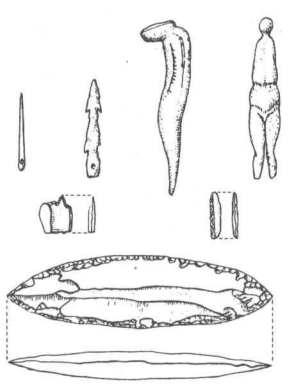


Без существенных изменений



Без существенных изменений

90 000



Без существенных изменений

Без существенных изменений



Без существенных изменений

35 000

2,0

1,0

100 000 0

до настоящего времени

ми пятью родами были: *Homo erectus* (представленный в то время только находками с Явы, получившими название *Pithecanthropus*), неандерталец, пильтдаунский человек (который тогда еще считался валидным родом и назывался *Eoanthropus*), родезийский человек (*Homo rhodesiensis* — форма, которую теперь уже не рассматривают в качестве самостоятельного вида) и, наконец, род и вид *Homo sapiens* (из которого, как можно видеть, Кейт исключил неандертальца). Кейт рассматривал яванского человека как боковую ветвь, отошедшую от основного ствола в миоцене, и обозначил время вымирания этой линии началом плейстоцена. По его мнению, неандертальцы, классифицируемые в настоящее время как *Homo sapiens neanderthalensis*, ответвились в середине плиоцена, незадолго до появления родезийского человека и намного раньше появления пильтдаунского человека; он указывал, что все три рода вымерли в плейстоцене.

Схема Кейта была великолепна по своей простоте: каждая ископаемая форма, которую следовало в ней учитывать, стояла на конце своей собственной эволюционной линии, а время ответвления этой линии выводилось на основе анатомии данной формы. (Пильтдаунский человек создавал в этом отношении трудности: вследствие его подлинно современного черепа точку ответвления этого поддельного экземпляра от основного ствола пришлось поместить выше точки отхождения родезийского человека, но если судить по его нижней челюсти, явно непохожей на человеческую, эту точку следовало отнести в плиоцен.) Такого рода типологическое мышление стало медленно отмирать по мере обнаружения многих новых ископаемых остатков гоминид и по мере развития метода радиоизотопной датировки, которые привели к увеличению продолжительности плейстоцена от примерно 200 000 до 2 млн. лет. Работа Феодосия Добржанского (*Theodosius Dobzhansky*) «К вопросу о видах и расах ныне живущих и ископаемых людей», опубликованная в 1944 г., провозгласила начало новой эры и положила конец почти вековому периоду господства анализа, который был прежде всего типологическим.

На сегодня обнаружены сотни ископаемых остатков приматов, многие из которых точно датированы, и каждый год приносит все новые и новые находки. Теперь уже стало просто непрактичным составлять перечни отдельных экземпляров, как это еще делалось всего несколько лет назад. Если ряд проблем, связанных с ископаемыми остатками гоминид, пока не решен, то это, вероятно, объясняется отчасти тем, что люди проявляют ненасытную любознательность во всем, касающемся их предков. Если бы речь шла не о человеке, а о любом другом животном, то количество ископаемых остатков, собранное по гоминидам и относящееся к 4 млн. лет их истории, считалось бы более чем достаточным.

Как следует интерпретировать данные, относящиеся к этим четырем миллионам лет? Прежде всего теперь мы можем довольно определенно утверждать, что гоминиды передвигались на двух ногах в течение уже по крайней мере трех миллионов лет. Таков возраст таза одного из ран-

них представителей гоминид — австралопитека, недавно найденного в области Данакиль (Эфиопия) Дональдом К. Иохансоном (Donald C. Johanson) из Университета западной резервации в Кейси. До этой находки Иохансона наилучшим доказательством вертикального положения тела был таз более молодого австралопитека, найденный в Штеркфонтейне (Южная Африка). Эти два ископаемых остатка почти идентичны. Отсюда следует неизбежный вывод, что передвижение на двух ногах — не просто одно из анатомических приспособлений человека, а самое основное из них. У всех первых двуногих объем черепа был невелик — в среднем 450 см³ (рис. 2).

Немногим позднее, быть может 2,5 млн. лет назад, двуногие изготовили каменные орудия и стали охотиться на животных, чтобы обеспечить себя пищей. Примерно 2 млн. лет назад появились гоминиды с более объемистой черепной коробкой; около 1,5 млн. лет назад на сцену вышел *Homo erectus*, головной мозг увеличился вдвое, а среди каменных орудий уже можно встретить двусторонне обработанные (оббитые с обеих сторон). Эти орудия относятся к ашельской культуре, для которой характерно изготовление орудий из ядрищ. Двусторонне обработанные орудия были впервые найдены на палеолитической стоянке Сент-Ашель во Франции.

В период от примерно 2 до 1 млн. лет назад жил также другой представитель двуногих с более мощным телосложением, что дает основание считать его самостоятельным видом австралопитека. Его нетрудно отличить от менее мощных двуногих по более массивной челюсти и по коренным зубам, очень крупным по сравнению с резцами.

Этот обзор ископаемых остатков гоминид несомненно чересчур упрощен, однако я считаю, что имеющиеся данные подтверждают его общие положения. Трудности возникают главным образом из-за фрагментарности многих из этих ископаемых остатков. Например, Иохансон (Johanson) нашел в области Данакиль один достаточно полный скелет, давший возможность установить общие пропорции тела этого представителя гоминид. Как показывает реконструкция, у него были относительно длинные руки — факт, который нельзя было выявить при изучении сотен найденных ранее фрагментов скелетов австралопитека.

Возникают также затруднения с датировкой. Например, ископаемые остатки гоминид, найденные в Южной Африке, не были датированы радиоизотопным методом. Специалисты расходятся во мнениях относительно датировки одного имеющего особенно важное значение маркирующего слоя вулканического туфа в области Восточная Туркана (Кения), где постоянно обнаруживается множество интересных ископаемых остатков гоминид. Я убежден (хотя, быть может, и ошибочно), что необходимо пытаться уловить общую картину и вдаваться в детали лишь в тех случаях, когда это абсолютно необходимо.

Первый вывод, который я делаю из этой упрощенной картины, со-

стоит в том, что прямохождение возникло на миллионы лет раньше, чем большой головной мозг, каменные орудия или другие характеристики, которые мы считаем человеческими. Если принять этот вывод, то проблема выяснения происхождения человека сводится главным образом к тому, чтобы найти ископаемые данные, относящиеся к этому сложному локомоторному приспособлению. Сколько времени потребовалось на развитие этого приспособления и через какие оно проходило промежуточные стадии, быть может, не удастся установить до тех пор, пока среди ископаемых остатков не будут найдены кости ноги. Приспособление к прямохождению могло начаться в какое-то время от 5 до 10 млн. лет назад. Костеносные отложения такого возраста существуют, так что для разъяснения этого аспекта эволюции человека необходимы лишь деньги и немного везенья.

Мой второй вывод из этого упрощенного очерка заключается в том, что изготовление каменных орудий и занятие охотой относятся к гораздо более раннему времени, чем появление большого мозга. При раскопках в Восточной Туркани Глинн Айзек (Glynn Isaac) из Калифорнийского университета в Беркли и его сотрудники обнаружили много грубо обработанных каменных орудий; среди них были как отщепы, так и ядрища, от которых были отколоты эти отщепы, вперемешку с фрагментами костей животных. К сожалению, никаких костей тех существ, которыми оставлены все эти материалы, возможно, достигающие возраста 2,5 млн. лет, найдено не было.

Орудия из Восточной Турканы очень древние, однако вряд ли их можно считать самыми древними. Например, в соседней Танзании в ущелье Олдувай многие из каменных орудий, обнаруженных в Слое I, представляют собой необработанные камни. Их нельзя было бы рассматривать как орудия, если бы они не были найдены в слое вулканического пепла, в котором не было других камней, так что кто-то должен был принести их из какого-то другого места. В отсутствие подобных обстоятельств самые ранние каменные орудия могут остаться нераспознаваемыми.

Третий вывод вытекает как из ископаемых данных, так и из того, что известно об анатомии человеческого мозга. Как я уже говорил, по моему головной мозг достиг больших размеров спустя много времени после появления каменных орудий. Между орудиями ашельской культуры, изготовить которые было трудно, и более ранними простыми орудиями должен был пройти по крайней мере миллион лет. Создается впечатление, что образ жизни, ставший возможным благодаря созданию первых орудий и оказавшийся удачным, действовал на эволюцию головного мозга по принципу своего рода обратной связи. Этот эволюционный успех отразился в строении коры больших полушарий человека. Точно так же, как пропорции кисти руки человека с ее сильно развитым и мускулистым большим пальцем отражают отбор на умение применять орудия, так и анатомия человеческого мозга отражает отбор на способности к различным видам ручного труда.

Здесь встает еще один вопрос, о котором нередко забывают. Единственным прямым доказательством важности увеличения размеров мозга служат археологические данные. Как утверждает гипотеза о существовании корреляции между применением орудий и размером головного мозга, последовательность событий, нашедшая отражение в археологических данных (от отсутствия каменных орудий к простым каменным орудиям и ко все более совершенным орудиям), сопровождается увеличением размеров мозга вдвое. Если эта гипотеза верна, то головной мозг должен был не только увеличиться, но и приобрести более сложное строение. Однако в палеонтологической летописи нет никаких указаний на такой прогресс в строении головного мозга. И тем не менее увеличение объема головного мозга, по-видимому, действительно сопровождалось на протяжении сотен тысяч лет увеличением сложности каменных орудий, хотя для последних 100 000 лет эволюции человека выявить эту корреляцию не удастся.

При изучении палеонтологических данных, точно так же как и при сравнительно-анатомических исследованиях, приходится полагаться почти исключительно на описание. При обнаружении какой-нибудь окаменелости надо прежде всего установить геологическую обстановку, в которой она найдена, ассоциацию, в которую она входит, и ее вероятный возраст. После того как окаменелость приносят в лабораторию, ее описывают и сравнивают с другими сходными окаменелостями и на основе результатов такого сравнения делают те или иные выводы. Ввиду сложности сравниваемых анатомических структур работа эта трудная, так что анализ ископаемых остатков, впервые обнаруженных много лет назад, часто до сих пор все еще далеко не завершен. Метод этот имеет и другие недостатки. Например, зубы обычно сравнивают каждый по отдельности независимо от остальных. В природе же верхние и нижние зубы, разумеется, взаимодействуют между собой там, где они смыкаются. Как показал анатом Ле Гро Кларк (W. E. Le Gros Clark), сравнительные исследования, в которых учитывается функциональный фактор, дают совершенно иные результаты, нежели традиционный метод сопоставления отдельных зубов.

Сравнительные методы осложняются, кроме того, уже одним фактом наличия зубов. На форму лица оказывают влияние как зубы, так и жевательные мышцы; подобного рода функциональные особенности трудно описывать при помощи линейных промеров. Более того, традиционные методы описания даже ограничивают круг тех особенностей, которым принято уделять внимание. Например, для нижней челюсти могучего австралопитека из Восточной Африки характерна очень крупная восходящая ветвь (та часть нижней челюсти, которая выступает вверх, образуя сочленение с черепом). Эта ветвь заканчивается сочленовой головкой. Когда австралопитек открывал рот и сочленовый отросток перемещался вперед, размыкание верхней и нижней челюстей должно было быть выражено у него сильнее, чем у любых других приматов. Однако ознакомившись со всем тем, что было написано относи-

тельно возможного характера пищи австралопитека и о его зубах, мы с удивлением обнаруживаем, что такой важный факт, как его прикус, не обсуждается.

Та же самая нижняя челюсть дает еще один пример несостоятельности описательных методов. У могучего восточноафриканского австралопитека внутренняя поверхность ветви нижней челюсти не такая, как у всех остальных приматов; она отличается рядом особенностей. Этот факт не упоминается в обычных описаниях, потому что изучать внутреннюю поверхность ветви не принято. Я мог бы привести и другие примеры, однако все они свидетельствуют об одном и том же: четких правил, которые бы указывали, как следует сравнивать ископаемые остатки или интерпретировать анатомические данные, не существует.

После такого беглого очерка тех сведений по эволюции человека, которые могут предложить давно сложившиеся области науки, мы перейдем к тем представлениям, которые вытекают из исследований по двум относительно новым дисциплинам: молекулярной антропологии и наблюдений над поведением приматов в природе. Первая из этих дисциплин в сущности имеет более длительную историю, чем тектоника литосферных плит: Вегенер (Wegener) впервые выдвинул свою теорию в 1912 г., тогда как Джордж Х. Ф. Нэттолл (George H. F. Nuttall) показал возможность создания биохимической системы классификации животных еще в 1904 г. Нэттолл применил иммунологический метод. Если сыворотку крови какого-либо животного ввести другому животному, то в организме последнего начнут вырабатываться антитела против белков введенной чужеродной сыворотки. Если затем сыворотку второго животного смешать с сывороткой какого-либо третьего животного, то произойдет связывание антител с аналогичными белками сыворотки, в результате чего образуется преципитат. Чем сильнее выражена реакция преципитации, тем ближе родство между первым и третьим животными.

Метод Нэттолла успешно применялся в ряде исследований, но он привлек не больше сторонников, чем теория Вегенера. Лишь за последнее десятилетие, после того как оказалось, что данные, полученные иммунологическим методом, согласуются с выводами, основанными на сходстве аминокислотных последовательностей в белках и на сходстве нуклеотидных последовательностей в ДНК, концепция молекулярной таксономии стала завоевывать признание. Как и радиоизотопный метод, используемый для определения абсолютного возраста, новые молекулярные методы объективны и являются количественными; они дают одинаковые результаты даже в руках разных исследователей.

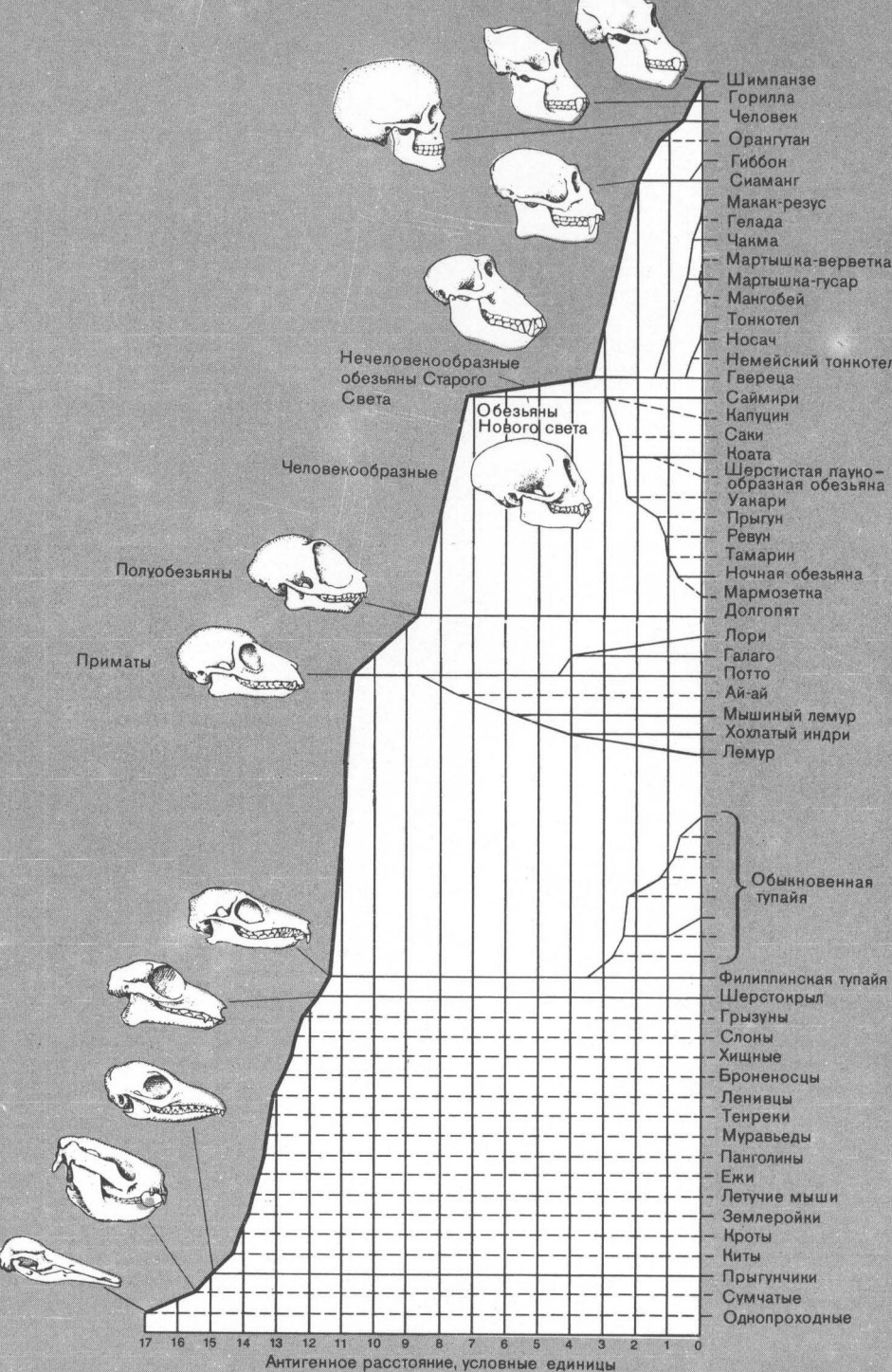
Способность молекулярной таксономии устанавливать родственные отношения среди приматов представляет собой, возможно, самое важное достижение в изучении эволюции человека за несколько последних десятилетий. Главное достоинство иммунологического метода — это, конечно, его объективность. Так, например, на основе палеонтологических и сравнительно-анатомических данных в качестве ближайших ро-

дичей человека выставляли то долгопята, то некоторых низших узконосых обезьян, то ископаемых человекообразных — шимпанзе или гориллу, а время, отделяющее человека от последнего предка, общего для человека и очередного предполагаемого ближайшего родича, колебалось от 50 до 4 млн. лет (рис. 3—5).

А что показали данные молекулярной таксономии? Прежде всего, судя по результатам молекулярных тестов, «расстояние» между человеком и африканскими человекообразными обезьянами невелико. Если принять расстояние, отделяющее нечеловекообразных обезьян Старого Света от обезьян Нового Света, за единицу, а другие расстояния оценивать как доли единицы, то расстояние между человеком и нечеловекообразными обезьянами Старого Света, как показал Винсент М. Сарич (Vincent M. Sarich) из Калифорнийского университета в Беркли, составляет более чем полъединицы (от 0,53 до 0,61). Расстояние между человеком и человекообразной обезьяной, обитающей в Азии, — орангутаном — соответствует примерно четверти единицы (от 0,25 до 0,33), а расстояние между человеком и шимпанзе — примерно одной восьмой (от 0,12 до 0,15).

Небольшое расстояние, отделяющее человека от африканских человекообразных обезьян, можно сопоставить со сходными расстояниями между другими родственными млекопитающими. Родство это примерно такое же близкое, как между лошадьми и зебрами, и теснее, чем между собаками и лисицами. По оценкам Мэри-Клер Кинг (Mary-Claire King) и Аллена К. Уилсона (Allan C. Wilson) из Калифорнийского университета в Беркли, сделанным на основе сравнения полипептидов человека и шимпанзе, генетический материал этих двух видов идентичен на 99%.

Казалось бы, такую ценную новую информацию относительно родственных взаимоотношений между приматами должны были бы приветствовать те, кто занимается эволюцией человека. Но этого не случилось. Проблема состоит в том, что хотя молекулярные данные доказывают тесную близость между человеком и человекообразными обезьянами, они, по-видимому, служат мерой родственных взаимоотношений, а не времени. Возможно, однако, что эти данные позволят оценить как то, так и другое. Общая картина, очевидно, ясна: животные, филогенетически далекие друг от друга, разделены большими «молекулярными» расстояниями, а те, которые близко родственны между собой, разделены небольшими расстояниями. Это позволяет предполагать, что время и молекулярное расстояние коррелируют друг с другом. К сожалению, если говорить о приматах, молекулярное расстояние между обезьянами Нового и Старого Света слишком мало, чтобы соответствовать общепринятой филогении. И, что еще хуже, расстояние между человеком и африканскими человекообразными обезьянами поразительно мало по сравнению с нашими обычными представлениями. Я подозреваю, что если бы по данным молекулярной антропологии человек оказался в очень далеком родстве с человекообразными обезьяна-



ми, то концепция о корреляции между генетическим различием и временем была бы принята без всяких возражений.

Обоснованность представления о молекулярных часах в настоящее время оспаривается, однако я полагаю, что связанные с этим проблемы в ближайшие несколько лет будут разработаны. Химические методы все более совершенствуются, а фонды необходимой информации расширяются благодаря исследованиям, проводимым во многих лабораториях. Пока, судя по имеющимся палеонтологическим данным, крайне мало вероятно, что линии эволюции человека и человекообразных обезьян разделились менее чем 5 млн. лет назад, а по молекулярным данным крайне мало вероятно, что они разделились более чем 10 млн. лет назад. Некоторые из моих друзей и сотрудников отчаянно протестуют против обеих этих дат, и они, возможно, правы. Меня поражает, сколько эмоций все еще вкладывается в изучение эволюции человека.

Число исследований по человекообразным и нечеловекообразным обезьянам, проводимых в естественных условиях, за последние несколько лет возросло. В связи с этим следует указать, что построение эволюционных теорий достигло расцвета в XIX в., а почти все работы по изучению приматов в природе начались после 1960 г. Выяснилось, что звероподобный сгорбленный неандерталец и моногамные шимпанзе — продукт воображения ученых XIX в. Быть может, самый существенный пересмотр предвзятых идей касается локомоции. Во всех традиционных теориях происхождения человека тщательно рассматривался вопрос о том, каким образом наш живший на деревьях предок превратился в живущее на земле существо с вертикальным положением тела. Как показали полевые исследования, наши ближайшие родичи среди приматов, африканские человекообразные обезьяны, обитают главным образом на земле. Кроме того, характер их локомоции заставляет предполагать, что общий предок этих обезьян и человека также жил на земле.

Большинство приматов при передвижении на четырех конечностях опираются на всю поверхность ступней и ладоней, а поэтому они не могут нести что-нибудь в передних лапах и одновременно перемещаться. Гориллы и шимпанзе (и некоторые игроки передней линии в американском футболе) выработали способ передвижения, при котором они опираются на фаланги согнутых пальцев; это дает возможность обезьянам (но не футболистам) нормально передвигаться и в то же время

Рис. 3. «Иммунологические» (антигенные) расстояния между разными млекопитающими измеряются расстояниями по горизонтальной оси между соответствующими ветвями изображенного здесь «дерева дивергенции». Например, расстояние между однопроходными (примитивные яйцекладущие млекопитающие) и сумчатыми составляет 1,5 (в условных единицах), а между однопроходными и шимпанзе — почти 17. Расстояние между человеком и нечеловекообразными обезьянами Старого Света чуть больше 3, между человеком и живущими в Азии гиббонами оно равно 2, а между человеком и живущими в Африке, гориллами и шимпанзе — менее 1. (Morris Goodman, Уэйнский университет).

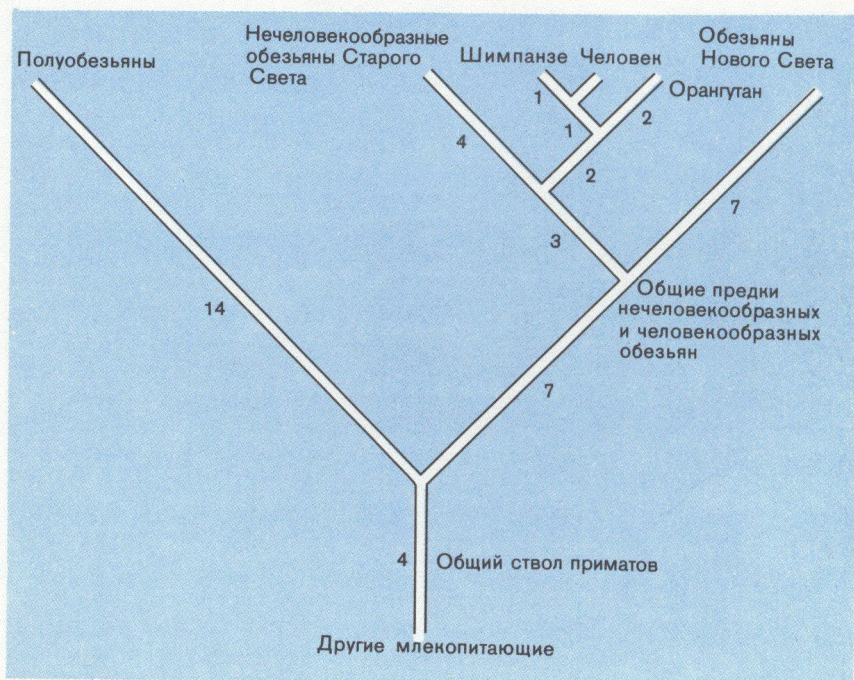


Рис. 4. Эта схема позволяет более детально разобраться в дивергенции приматов. Расстоянию между человеком и шимпанзе приписывается значение 1. В таком случае как человек, так и шимпанзе удалены от орангутана на расстояние, равное 4; а орангутан и нечеловекообразные обезьяны Старого Света — на расстояние 7 от своего предка, который является одновременно и предком обезьян Нового Света. Все человекообразные находятся на расстоянии, равном 7, от своего предка, являющегося одновременно и предком всех полуобезьян (более примитивные приматы, в частности лемуры) и на расстоянии 11 от самых примитивных приматов.

удерживать в руках те или иные предметы, прижимая их пальцами к ладоням. Если такая походка представляет собой древнюю черту, то тем самым создается возможность легко обойти вопрос о том, каким образом перенос и употребление различных предметов могли стать обычным делом. Из всех ныне живущих млекопитающих, не считая человека, чаще всех используют разные предметы шимпанзе. По мере того как из года в год наблюдения, проводимые Джейн Гудолл и ее сотрудниками в научно-исследовательском центре Гомбе-Стрим в Танзании, накапливаются, перечень предметов, которыми пользуются шимпанзе, так же как и различных способов их употребления, неуклонно растет. Шимпанзе пользуются палками, когда они блефуют и нападают, драз-

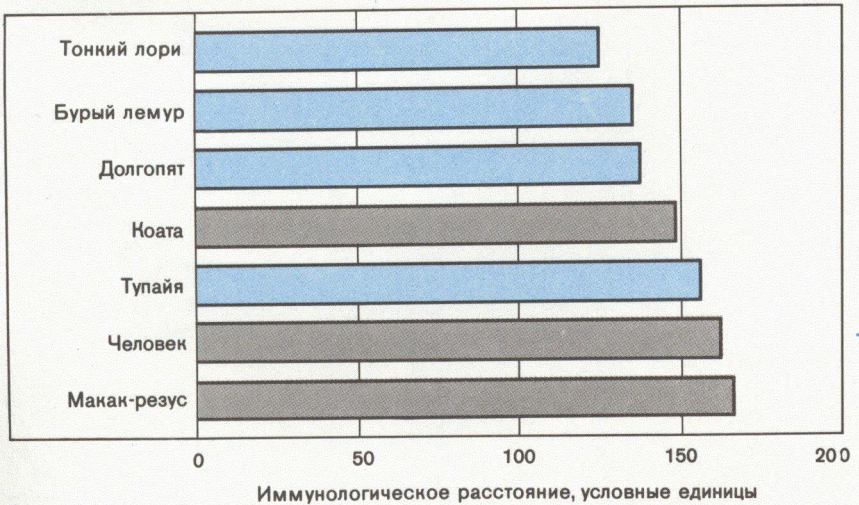


Рис. 5. Судя по данным иммунологических расстояний между разными группами, скорость эволюции, по-видимому, не зависит от числа поколений за единицу времени. Горизонтальные полосы соответствуют расстояниям, отделяющим хищников от различных приматов по данным Винсента М. Сарича (Vincent M. Sarich) из Калифорнийского университета в Беркли. Человек и макак-резус удалены на самые большие расстояния — 162 и 166 единиц соответственно, хотя продолжительность каждого поколения у человека в пять раз больше, чем у резуса. Четыре представителя полуобезьян, также гораздо менее долговечные, чем человек, возможно, находятся на еще меньшем расстоянии от хищников.

нятся или что-либо обследуют. Веточки и травинки служат им для того, чтобы собирать термитов и муравьев. При помощи листьев они чистятся, а камни используют для раскалывания орехов; кроме того, они довольно точно бросают камни в цель.

Нам трудно расстаться со своей недоверчивостью. Когда был впервые найден пекинский человек (теперь его называют *Homo erectus*), его объявили слишком примитивным, чтобы он мог быть создателем орудий, найденных вместе с его остатками. Следующей жертвой неоправданной недоверчивости был австралопитек; всеобщий приговор гласил: ни одно существо с таким маленьким головным мозгом не могло бы изготавливать орудия. Даже и до сих пор многие считают, что лишь одна из форм первых двуногих, а именно форма, служившая предком человека, могла бы изготавливать орудия. Поведение шимпанзе может поэтому кое-что разъяснить: оно показывает, что типичная обезьяна способна пользоваться гораздо более разнообразными предметами и притом более эффективно, чем можно было бы предполагать. Теперь уже нет никаких причин отвергать допущение, что все первые двуногие

существа также пользовались разными предметами и, быть может, в гораздо большей мере, чем это делают шимпанзе, и с гораздо более давних времен, чем то, когда в археологической летописи впервые появляются каменные орудия.

По мнению Дарвина, небольшие размеры клыков человека в отличие от крупных клыков гориллы объясняются тем, что наличие у человека оружия устраняло необходимость пользоваться клыками. Совершенно ясно, что крупные клыки самца гориллы не имеют никакого отношения к эффективному пережевыванию пищи; у самки гориллы клыки мелкие, но она справляется с пищей не хуже самца (рис. 6). Не входят ли клыки самца в число приспособлений для блефа и драки? Прежде чем такой морфологический признак мог бы редуцироваться в процессе эволюции, его наступательная функция должна была бы перейти к какой-то другой структуре или механизму. С этой точки зрения эволюция клыков человека в сторону уменьшения должна была быть связана, как это предполагал Дарвин, с использованием оружия. Изучение поведения шимпанзе в природных условиях, показавшее, что шимпанзе часто пользуются разными предметами, подтверждает точку зрения Дарвина. Палки редко сохраняются среди ископаемых остатков, а доказать принадлежность необработанных камней к артефактам удается нечасто, однако зубы встречаются среди ископаемых остатков гоминид чаще всего, а поэтому нам известно, что у самых ранних двуногих клыки уже были мелкими. Они, вероятно, пользовались орудиями в течение многих сотен тысячелетий.

Информация о поведении не всегда добывается в процессе полевых исследований. Обратимся, например, к речи. Ни один из приматов, кроме человека, не может научиться говорить, хотя прилагались огромные усилия, чтобы обучить их речи в лабораторных условиях. Недавние замечательные успехи в обучении человекообразных обезьян обмену информацией при помощи символов были достигнуты способами, не связанными с речью. На это следует обратить внимание, поскольку человеческие существа научаются речи чрезвычайно легко.

Звуки, издаваемые нечеловекообразными обезьянами, выражают главным образом эмоции и контролируются не корой больших полушарий, а более древними отделами головного мозга; удаление коры не влияет на способность издавать звуки. У человека кора доминирующего полушария головного мозга имеет важное значение для речи. Речь — это, конечно, та форма поведения, которая более чем любая другая отличает человека от других животных. Тем не менее, несмотря на многочисленные нетривиально задуманные исследования, происхождение человеческой речи остается тайной. В ископаемых материалах не сохраняются признаки, которые позволяли бы судить о наличии или отсутствии речи.

Археологические данные, однако, содержат такие указания. Тому, что происходило на протяжении последних 40 000 лет доисторического периода, могло дать толчок развитие речи в форме, известной нам се-

годня. Это означает, что, хотя человек, безусловно, не был немым в течение большей части своей эволюции, увеличение способности к общению с помощью речи могло быть качеством, которое привело к необычайному расцвету современного человека — *Homo sapiens sapiens*.

На протяжении большей части последнего миллиона лет эволюция человека, как биологическая, так и технологическая, протекала медленно. Традиции выделки каменных орудий сохранялись без существенных изменений сотни тысяч лет, за которые сменилось несколько последовательных каменных индустрий. Затем, примерно 40 000 лет назад, скорость эволюции резко возросла. Люди, анатомически соответствующие современному человеку, заняли господствующее положение. Прimitивные формы человека исчезли; количество ископаемых остатков недостаточно, для того чтобы можно было решить, было ли их исчезновение результатом эволюции, гибридизации или вымирания. Затем за время, соответствующее значительно менее чем 1% того времени, в течение которого остатки двуногих содержатся в палеонтологической летописи, произошла техническая революция. Среди ее плодов были совершенно новые сложные орудия и оружие, постройка жилищ, изобретение лодки, использование новых видов пищи (рыбы и моллюсков), дальние морские путешествия (например, в Австралию), заселение Арктики, переселение в Северную и Южную Америку, расцвет всевозможных искусств и стремление всячески украшать себя.

Скорость изменений продолжала возрастать. Земледелие и животноводство возникли примерно в одно и то же время по всему земному шару. Технический прогресс с освоением новых материалов (таких, как металлы) и новых источников энергии (сила ветра и воды) привел в удивительно короткие сроки к промышленной революции и к возникновению нашего современного мира. Ускорение развития человеческой истории лучше всего можно проиллюстрировать, сравнив изменения, произошедшие за последние 10 000 лет, с изменениями за предшествующие четыре миллиона лет.

Язык, это сочетание речи и познавательных способностей, вполне мог оказаться тем решающим новым фактором, который создал биологическую основу для ускорения истории. Подобно тому как вертикальное положение тела и изготовление орудий были решающими приспособлениями, определившими ранние стадии эволюции человека, физиологическая способность к речи послужила биологической основой для более поздних стадий. Без этого замечательно эффективного способа передачи информации технический прогресс человека был бы медленным и ограниченным. Наличие же открытой системы передачи информации делает возможным быстрое изменение и усложнение структуры общества. Все социальные системы человека целиком зависят от языка; быть может, именно поэтому среди других приматов отсутствуют формы поведения, которые соответствовали бы религии, политике или даже экономике.

Если читателю покажется, что все здесь слишком гладко, то мне

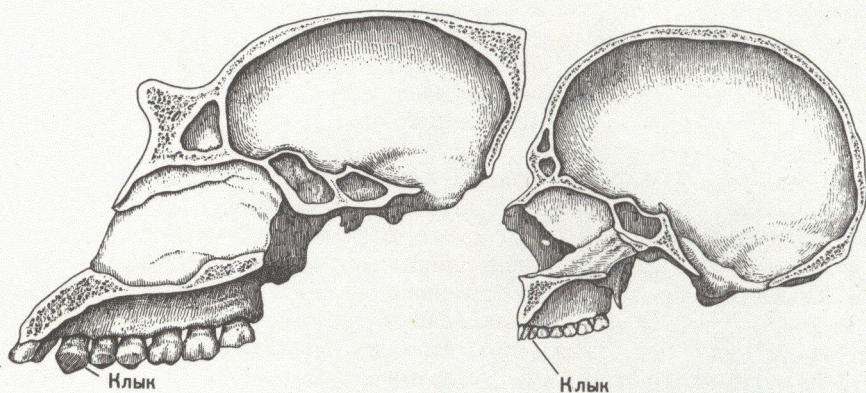


Рис. 6. Черепа самки гориллы (слева) и человека (справа), изображенные здесь в сагиттальном разрезе по средней линии, сходны по сильно редуцированным клыкам. У самцов гориллы клыки очень большие и они обнажаются, когда животное угрожающе оскаливает зубы. Предположение Чарлза Дарвина о том, что применение оружия избавило человека от необходимости иметь большие клыки, по-видимому, подтверждается палеонтологическими данными: самые древние из найденных человеческих клыков очень малы по сравнению с клыками самцов африканских человекообразных обезьян. А отсюда следует, что человек пользовался оружием на протяжении сотен тысяч лет.

придется ему напомнить, что некоторые из самых старых и самых мучительных вопросов об эволюции человека все еще остаются без ответа. Глядя в будущее, я надеюсь, что молекулярная биология даст возможность определить родственные связи между человеком и другими ныне живущими приматами и время их дивергенции более точно, чем любая другая наука. Но при этом остаются другие важные проблемы, в частности связанные с определением скоростей эволюции.

Как это бывало и в прошлом, нынешние сторонники различных гипотез, возможно, ошибаются именно в тех пунктах, которые кажутся им наиболее бесспорными.

На данной стадии было бы разумнее поэтому обсуждать не одну, а несколько гипотез и выразить те или иные мнения не в форме окончательных заключений, а в форме оценки их шансов оказаться верными. В таком случае на основе имеющихся в настоящее время данных я ставлю сто против одного в пользу утверждения, что человек и африканские человекообразные обезьяны действительно связаны тесным родством. Мне кажется далеко не столь вероятным, что линии человека и человекообразных обезьян разделились совсем недавно, скажем пять-шесть миллионов лет назад; шансы в пользу такой точки зрения я бы оценил как всего лишь два против одного.

Выражая различные точки зрения в такой форме, мы, возможно, сумеем показать, что все взгляды на эволюцию человека основаны на до-

вольно зыбких данных, которые сильно варьируют по степени своей надежности. Так, например, если принять, что человек находится в особенно близком родстве с африканскими человекообразными обезьянами, то отсюда не обязательно должно следовать, что человек и эти обезьяны дивергировали в Африке. В то время, когда произошла дивергенция эволюционных линий человекообразных обезьян и человека, такие обезьяны обитали не только в Африке, но и на Ближнем Востоке, и в Индии; человек мог произойти от человекообразных обезьян из этих областей. Быть может, отсутствие в настоящее время человекообразных обезьян в Индии объясняется тем, что они в процессе эволюции превратились в человека. Правдоподобна как та теория эволюции, согласно которой первые прямоходящие существа произошли от африканских человекообразных, так и та, которая приписывает им неафриканское происхождение; лишь после того, как будут найдены дополнительные ископаемые остатки, удастся решить, какая из этих теорий верна.



Адаптация

Один из важнейших результатов эволюции — ярко выраженное соответствие между организмами и их средой. И все же естественный отбор не во всех случаях ведет к адаптированности; в сущности иногда бывает трудно определить, что такое адаптация.

Та теория, в свете которой рассматривается история живых организмов и которая сейчас принимается всеми — дарвиновская теория эволюции путем естественного отбора, — призвана объяснить два различных аспекта окружающего нас живого мира: разнообразие и приспособленность. В настоящее время на Земле обитает примерно два миллиона разных видов, а поскольку по меньшей мере 99,9% когда-либо существовавших видов вымерло, то по самой скромной оценке общее число видов, появившихся на Земле за последние 600 млн. лет, т. е. с начала кембрия, составит два миллиарда. Откуда все они появились? Когда в 1859 г. Дарвин опубликовал «Происхождение видов», большинство ученых (а может быть, и все) считали, что виды возникают один из дру-

Рис. 1. Явление адаптации на примере «индустриального меланизма» у березовой пяденицы (*Biston betularia*). Загрязнение воздуха убивает лишайники, которые в обычных условиях покрывают стволы деревьев. А. Меланистическая (темная) форма лучше приспособлена к темной, лишенной лишайников коре дуба, растущего вблизи Ливерпуля (Англия): она менее заметна для хищных птиц, чем светлая с темными пятнышками дикая форма, которую она заместила в результате естественного отбора в промышленных районах Англии в конце XIX в. Б. В настоящее время воздух становится чище. На находящемся поблизости от дуба буке, ствол которого покрыт водорослями и лишайником *Lecanora conizaeoides*, особенно чувствительным к загрязненному воздуху и выдерживающим лишь низкие уровни загрязнения, обе формы бабочки заметны одинаково хорошо. В. На покрытой лишайниками коре дуба, растущего в сельской местности в Уэльсе, дикий тип почти незаметен и в таких местах он преобладает. Фотографии сделаны Дж. А. Бишопом (J. A. Bishop) из Ливерпульского университета и Лоуренсом М. Куком (Laurence M. Cook) из Манчестерского университета.

гого, но никакого приемлемого механизма такой эволюции предложено не было. Дарвин разрешил эту проблему, высказав мнение, что мелкие наследуемые изменения, наблюдаемые у особей, принадлежащих к одному виду, ложатся в основу больших различий между видами. Выживаемость и скорость размножения разных форм различна и зависит от той среды, в которой эти формы обитают; в результате такого дифференциального размножения популяция с течением времени медленно изменяется, и в конце концов та форма, которая ранее была обычной, замещается другой. Затем разные популяции одного и того же вида, занимающие различные местообитания, дивергируют и в конце концов могут превратиться в самостоятельные виды.

Живые организмы, однако, не просто многочисленны и разнообразны. Они удивительно хорошо вписываются в тот внешний мир, в котором они живут. Морфология, физиология и поведение каждого организма как бы тщательно и искусно разрабатывались с тем, чтобы он мог освоить окружающий мир и использовать его для собственного благополучия (рис. 1).

Именно поразительное соответствие организмов среде, а не большое разнообразие форм приводилось в качестве главного доказательства существования всевышнего творца. Дарвин понимал, что естественная теория эволюции будет иметь успех лишь в том случае, если она сумеет объяснить очевидное совершенство организмов, а не только их изменчивость. В самом начале «Происхождения видов» он писал: «Что касается происхождения видов, то вполне мыслимо, что натуралист... мог бы прийти к заключению, что каждый вид... произошел, подобно разновидностям, от других видов. Тем не менее подобное заключение, хотя бы даже хорошо обоснованное, оставалось бы неудовлетворительным, пока не было бы показано, почему бесчисленные виды, населяющие этот мир, изменялись именно таким образом, что они приобретали то совершенство строения и взаимоприспособления, которое справедливо вызывает наше изумление». Кроме того, Дарвин знал, что «органы высокой степени совершенства и сложности» служат решающей проверкой для его теории, и он рассматривает их в одном из разделов главы «Затруднения, встречаемые теорией». Он писал: «Предположение, что глаз со всеми его неподражаемыми приспособлениями для изменения фокусного расстояния по мере удаления предмета, для регулирования количества проникающего света, для поправки на сферическую и хроматическую аберрацию мог быть выработан естественным отбором, может показаться, сознаюсь в том откровенно, нелепым в высшей степени».

Эти «органы высокой степени совершенства» были лишь крайне резко выраженным примером более общего явления — приспособления (адаптации). Создавая свою теорию эволюции путем естественного отбора, Дарвин намеревался одним ударом разрешить и проблему происхождения разнообразия, и проблему происхождения адаптированности. Самые совершенные органы создавали затруднения для его теории не потому, что их возникновение нельзя было объяснить при помощи есте-

ственного отбора, а скорее потому, что они подвергали теорию наиболее строгой проверке, поскольку само их совершенство интуитивно воспринималось как доказательство того, что они были созданы божественным творцом.

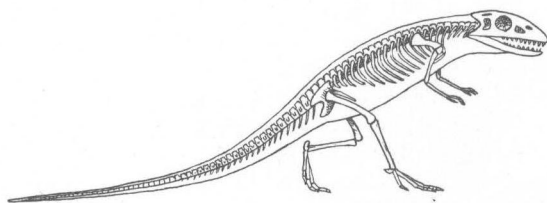
Современный взгляд на адаптацию сводится к тому, что внешний мир ставит определенные «проблемы», которые организм должен «решать», и что механизмом, создающим эти решения, служит эволюция путем естественного отбора. Адаптация — это процесс эволюционного изменения, путем которого организм обеспечивает все лучшее и лучшее «решение» поставленной перед ним «проблемы», а конечный результат — это состояние адаптированности. В процессе эволюции птиц от рептилий происходили последовательные изменения костей, мышц и покровов передних конечностей, и в результате конечности превратились в крылья; увеличение грудины, к которой прикрепляются мышцы крыла; изменение всей структуры костей, сделавшее их легкими, но прочными, и развитие оперения, служащего одновременно для уменьшения аэродинамического сопротивления и для теплоизоляции. Эта коренная перестройка рептилии, в результате которой получилась птица, рассматривается как процесс всесторонней адаптации, позволивший птицам разрешить проблему полета (рис. 2). Однако процесс адаптации не имеет конца. После того как птицы приспособились к полету, у некоторых из них процесс приспособления пошел в обратном направлении: пингвины приспособились к жизни в море, сменив крылья на плавники, а их перья видоизменились таким образом, чтобы создать водонепроницаемый покров.

Концепция адаптации подразумевает предсуществующую среду, ставящую перед организмом проблему, которую он решает посредством адаптации. Ключ «адаптируют» к замку путем обтачивания и шлифовки; электрические приборы «адаптируют» к разному напряжению при помощи трансформатора. Физический мир, несомненно, возник раньше, чем мир биологический, однако эволюционная теория при попытках дать определение физическому миру применительно к процессу адаптации сталкивается с рядом серьезных трудностей. Это те же самые трудности, которые встают при попытках дать определение «экологической ниши». Экологическая ниша — это многомерное описание всей совокупности условий среды и образа жизни данного организма. В это описание входят такие физические факторы, как температура и влажность; такие биологические факторы, как характер и количество источников пищи и хищников; факторы поведения самого организма, как, например, организация его сообщества, характер передвижения, суточный и годичный циклы активности.

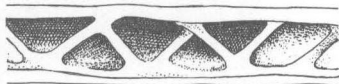
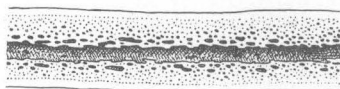
Первая трудность состоит в том, что если описывать эволюцию как процесс приспособления организмов к нишам, то приходится допустить, что ниши существовали до появления тех видов, которые должны им соответствовать. Иными словами, следует допустить существование пустых ниш, ожидающих заполнения в результате эволюции новых ви-

Рептилии

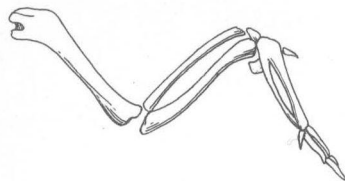
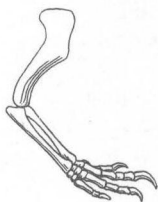
Птицы



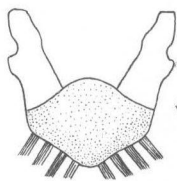
Строение кости



Передняя конечность



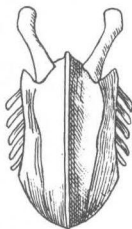
Грудина



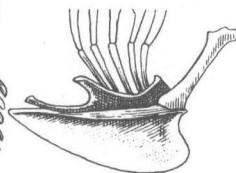
Вид снизу



Вид сбоку

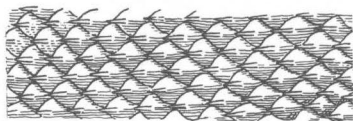


Вид снизу



Вид сбоку

Покровы



дов. Но при отсутствии организмов, находящихся в подлинной связи со средой, мир может быть разбит на произвольные ниши бесконечным числом способов. Чрезвычайно просто описывать «ниши», которые не заняты. Нет, например, ни одного организма, который бы откладывал яйца, ползал по поверхности земли, питался травой и жил несколько лет. Нет и ни одного теплокровного, яйцекладущего животного, которое питается зрелыми листьями деревьев. Ведь нет на свете травоядных змей, хотя змеи живут в траве. Нет и никаких теплокровных яйцекладущих животных, которые питаются зрелыми листьями деревьев, хотя птицы живут на деревьях. Взяв за основу любое описание экологической ниши, занимаемой реально существующим организмом, можно создать бесконечное число описаний незанятых ниш, просто добавляя все новые и новые произвольные параметры. В отсутствие какого-либо предпочитаемого или естественного способа подразделения окружающего мира на ниши концепция ниши теряет всякое прогностическое значение и ничего не может объяснить.

Вторая трудность, связанная с концепцией пустых ниш, к которым организмы адаптируются, состоит в том, что эта концепция не учитывает роль самого организма в создании собственной ниши. Организмы относятся к окружающей среде не пассивно: они сами создают среду, в которой живут, оказывая на нее разнообразные воздействия. Деревья изменяют почву, на которой растут, сбрасывая на нее листья и пуская корни. Животные, щиплющие траву, изменяют видовой состав растительного покрова, выедавая определенные виды, внося в почву экскременты и физически нарушая ее структуру. Организм и среда непрерывно взаимодействуют друг с другом, а поэтому, несмотря на то, что естественный отбор адаптирует организм к определенному комплексу условий среды, эти условия изменяются под влиянием эволюции самого организма. Наконец сами организмы в результате своей собственной активности определяют, какие именно внешние факторы войдут в состав их ниши. Когда оливковый тиранн строит гнездо, сухие травинки

Рис. 2. Эволюцию птиц от рептилий можно рассматривать как процесс адаптации, при помощи которого птицы «решили» проблему полета. Вверху изображены для сравнения скелет одной из древних рептилий — текодонта, жившего в триасе и являющегося предком динозавров и птиц, и скелет современного голубя. Различные признаки рептилий модифицировались, превратившись в структуры, специализированные к полету. Тяжелые массивные кости изменили свое строение и стали легче, оставаясь прочными; передняя конечность удлинилась (а ее мышцы и кожные покровы изменились) и превратилась в крыло; грудина увеличилась в размерах и на ней образовался высокий киль, к которому прикрепляются мышцы крыла (даже у археоптерикса — жившей в юре переходной формы между рептилиями и птицами, грудина которой здесь изображена, она была маленькой и плоской); чешуи превратились в перья.

станутся важной частью его ниши, но в то же время и само гнездо также становится частью этой ниши.

Если экологические ниши можно определять, используя в качестве критерия только те организмы, которые их занимают, то эволюцию нельзя описывать как процесс адаптации, потому что все организмы уже адаптированы. А что же в таком случае происходит при эволюции? Одним из способов устранения этого парадокса служит «гипотеза Черной Королевы», названная так Леем Ван Валеном (Leigh Van Valen) из Чикагского университета в честь одного из персонажей «Алисы в Зазеркалье»; королева эта должна была все время бежать, чтобы оставаться на том же самом месте. Теория Ван Валена состоит в том, что среда, если ее рассматривать с позиций существующих в ней организмов, непрерывно разрушается, так что действие естественного отбора сводится главным образом к тому, чтобы дать организмам возможность поддерживать свое состояние адаптированности, а не совершенствовать его. В пользу гипотезы Черной Королевы свидетельствуют данные о скоростях вымирания многих эволюционных линий (рис. 3). Если естественный отбор действительно повышает соответствие организмов их среде, то можно ожидать, что вероятность вымирания данного вида в следующий отрезок времени будет ниже для видов, существующих уже давно, поскольку «долгоживущие» виды — это, вероятно, те, которые были усовершенствованы естественным отбором. Однако, судя по имеющимся данным, вероятность вымирания данного вида, по-видимому, имеет постоянную величину, характерную для той группы, к которой он принадлежит, но независимую от давности существования этого вида. Иными словами, естественный отбор в конечном счете, по-видимому, не повышает шансы вида на выживание, а просто дает ему возможность идти в ногу с постоянно изменяющейся средой.

Гипотеза Черной Королевы позволяет также объяснить вымирание (а также периодические резкие повышения численности вида и расширения его ареала). Для того чтобы вид мог продолжать существовать в условиях непрерывно изменяющейся среды, он должен обладать достаточным запасом наследственной изменчивости соответствующего типа, который бы создавал возможность для приспособительных изменений. Например, когда климат какой-либо области становится все суше вследствие все усиливающихся изменений в количестве выпадающих осадков, растения могут реагировать на это развитием более мощной корневой системы или более толстой кутикулы на листьях, но лишь в том случае, если в их генофонде имеется генетическая изменчивость по длине корней или толщине кутикулы, и процесс этот окажется успешным лишь при наличии достаточного запаса изменчивости, позволяющего данному виду изменяться с такой же скоростью, с какой изменяется среда. В отсутствие соответствующей генетической изменчивости вид вымирает. Генетические ресурсы данного вида не безграничны, и в конце концов среда начнет изменяться так быстро, что вид наверняка будет обречен на вымирание.

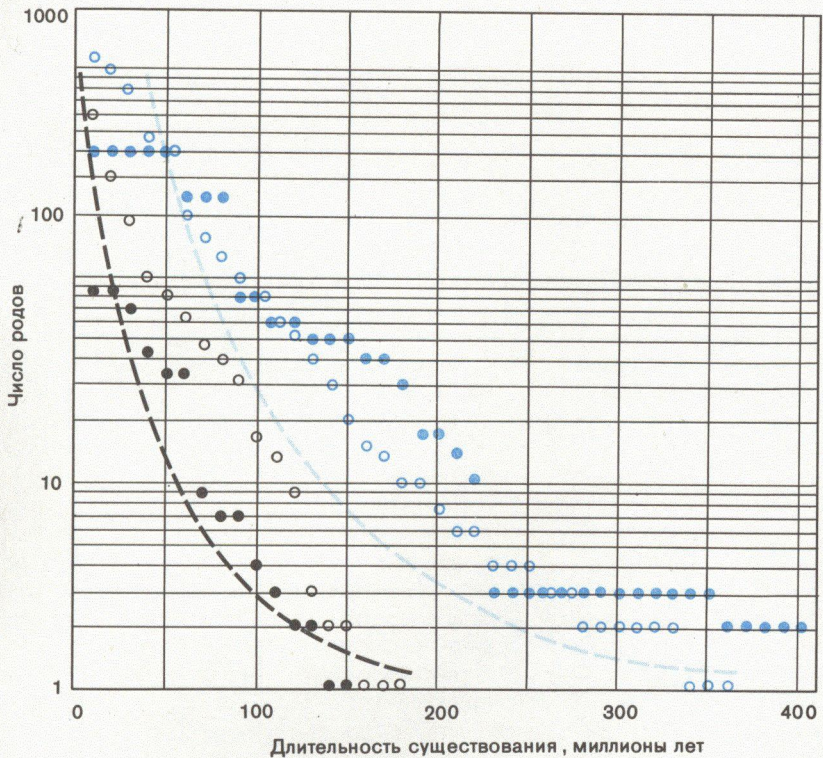
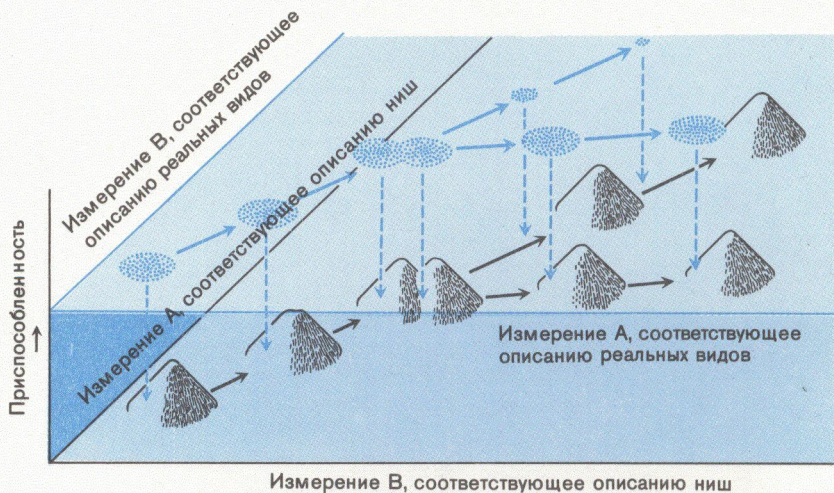


Рис. 3. Судя по скоростям вымирания многих эволюционных линий, естественный отбор не обязательно повышает адаптированность. Приведенные здесь данные, полученные Леем Ван Валеном (Leigh Van Valen) из Чикагского университета, показывают продолжительность существования ряда нынеживущих (закрашенные кружки) и вымерших (светлые кружки) родов, принадлежащих к двум классам морских беспозвоночных, Echinoidea (черные) и Pelecypoda (цветные). Если бы естественный отбор в самом деле увеличивал соответствие организмов условиям среды, то все эти точки располагались бы на вогнутых кривых (прерывистые линии), указывая на низкую вероятность вымирания долгоживущих родов. На самом же деле точки располагаются по довольно прямым линиям, что указывает на постоянную скорость вымирания для каждой группы.

На первый взгляд кажется, что теория следования за средой (рис. 4) решает проблему адаптации и экологической ниши. В то время как в пустом мире нет четкого способа разделения среды на предсуществующие ниши, в мире, уже заселенном многочисленными организмами, условия задачи изменяются. Ниши уже определены организмами. Небольшие изменения в среде означают небольшие изменения в усло-



Измещение В, соответствующее описанию ниш

Рис. 4. Согласно одной из точек зрения на адаптацию, виды следуют за средой, перемещаясь в пространстве ниш. Ниша, рассматриваемая как «адаптивный пик», постоянно изменяется (перемещается вправо); медленно изменяющаяся видовая популяция (цветные точки) едва поспевает за нишей, все время оставаясь чуть ниже пика. С изменением среды единственный пик превращается в два обособленных пика, а две популяции дивергируют, превращаясь в два самостоятельных вида. Один вид не может идти в ногу со своей быстро изменяющейся средой, становится менее приспособленным (сильнее отстает от смещающегося пика) и вымирает. На схеме пространство ниш и пространство реальных видов имеют только по два измерения; на самом деле оба они многомерны.

вях жизни этих организмов, так что новые ниши, в соответствии с которыми они должны эволюционировать, в известном смысле очень близки к прежним нишам в многомерном пространстве ниш. Кроме того, организмы, которые займут эти слегка изменившиеся ниши, сами придут в них из ниш, существовавших прежде; поэтому виды, эволюционирующие в новых нишах, будут чрезвычайно сходны со своими непосредственными предками. А это в свою очередь гарантирует, что изменения, вызываемые в среде изменившимся организмом, также будут невелики и непрерывны в пространстве ниши. Из всего этого вырисовывается следующая картина процесса адаптации: данная ниша очень медленно перемещается в пространстве ниш, сопровождаемая медленно изменяющимся видом, который всегда несколько отстает, всегда немножко не доадаптирован и в конце концов вымирает, когда ему не удастся поспеть за изменениями среды, поскольку у него кончается запас генетической изменчивости, необходимой для того, чтобы мог действовать естественный отбор. Согласно такой точке зрения, виды образуются

тогда, когда каждая из двух популяций, относящихся к одному и тому же виду, стремится сохранить соответствие со своей средой, а эти среды дивергируют на протяжении известного периода времени.

Недостаток теории следования за средой заключается в том, что она не может предсказать или объяснить наиболее эффективный аспект эволюции: возникновение того огромного разнообразия организмов, которым сопровождалось, например, завоевание суши обитателями воды или завоевание воздуха обитателями суши. Почему теплокровные животные возникли в то время, когда холоднокровные животные еще оставались многочисленными, и почему они стали сосуществовать? Появление совершенно новых форм жизни, новых способов существования равноценно заселению мира, который прежде был пустым, и это снова возвращает нас к проблеме предсуществующей пустой ниши, ожидающей заполнения. Ясно, что в прошлом некоторые способы существования оставались неиспользованными и затем «открывались» или «создавались» существующими организмами. Объяснить и предсказать такие процессы эволюционной адаптации можно лишь в том случае, если на основе физических законов описать а priori ниши до того, как они будут заняты организмами.

Сделать это нелегко, о чем свидетельствует эксперимент, связанный именно с такими априорными предсказаниями: попытки обнаружить жизнь в пробах, взятых на Марсе и Венере. Предназначенные для этого приборы сконструированы таким образом, что позволяют обнаруживать жизнь по наличию роста на питательных средах, а эти среды приготавливаются в соответствии с нашими знаниями о земных микроорганизмах, так что обнаружить удастся только те организмы, экологические ниши которых сходны с нишами, имеющимися на Земле. Если живые организмы Марса и Венеры расчлняют среду совершенно неожиданными способами, то обнаружить их не удастся. Но создатели приборов никак не рассчитывали, что может произойти обратное: что в силу совершенно иного характера физической среды Марса в ней в результате введения земной экологической ниши неорганические процессы могут приобрести сходство с процессами, присущими жизни. Между тем возможно, что именно это и произошло. Когда проба почвы с Марса оказалась в питательном бульоне, находившемся на спускаемом аппарате, то началось быстрое образование двуокиси углерода, а затем... все прекратилось. Можно думать, что либо начался рост какого-то необыкновенного живого существа, происходивший гораздо быстрее, чем рост любого земного микроорганизма, после чего это существо оказалось отравленным в результате своей собственной активности в чуждой среде, либо что почва Марса в силу своих свойств при контакте с питательными средами дает начало совершенно неожиданным каталитическим процессам. В любом случае эксперимент, проводившийся для обнаружения жизни на Марсе, был основан на попытке определить экологические ниши в отсутствие организмов.

Эволюционная биология сводится главным образом к отысканию адапционистских интерпретаций. При этом исходят из того, что каждый аспект морфологии, физиологии и поведения вырабатывается естественным отбором в качестве решения той или иной проблемы, выдвигаемой средой. Роль эволюционного биолога состоит, следовательно, в том, чтобы правдоподобным образом объяснить функционирование каждой части организма в качестве приспособительного признака. Так, например, те, кто занимается функциональной анатомией, изучают строение конечностей животных и анализируют их движение при помощи замедленной киносъемки, а затем сравнивают строение и локомоторный аппарат разных животных. Их интересы, однако, не ограничиваются простым описанием. Этих исследователей воодушевляет в работе адапционистская программа, и цель их состоит в том, чтобы объяснить отдельные черты анатомии, показав высокую пригодность этих черт для выполнения тех функций, которые они несут. Этологи и биологи, занимающиеся изучением сообществ, вводят адапционистские положения в сферу поведения животных, рассматривая различия между видами в отношении характера ухаживания, размеров группы, агрессивности, биологии питания и т. п. в аспекте адаптации. В каждом случае они, подобно анатомам, исходят из допущения, что поведение носит адаптивный характер и что цель их анализа состоит в выявлении конкретной адаптации (рис. 5).

Мысленно расчлняя организм на части, каждая из которых рассматривается как особое приспособление, необходимо принять две группы априорных решений. Сначала необходимо выбрать подходящий способ расчленения организма, а затем описать, какие задачи выполняет каждая его часть. Это равносильно созданию описаний организма и среды с последующим установлением связи между этими описаниями путем освещения их функциональных аспектов; можно либо начать с имеющихся проблем, пытаясь определить, какая часть организма ее решает, либо начать с организма, а затем приписывать адаптивные функции каждой его части.

Например, одна из проблем, стоящих перед особями, принадлежащими к одному и тому же виду, состоит в том, чтобы узнавать друг друга в брачный период, поскольку ошибки в узнавании означают бесплодные затраты времени, энергии и гамет при ухаживании и спаривании, не приводящие к созданию жизнеспособного потомства; такие видовые признаки, как отличительные яркие пятна, специфические особенности брачного поведения, особые брачные призывы и запахи, а также ограниченные сроки и места брачной активности можно считать специальными приспособлениями для безошибочного распознавания потенциальных брачных партнеров. В качестве другого примера можно привести огромные костные пластины в форме листьев, располагавшиеся вдоль спины динозавра *Stegosaurus*, — специфический признак, адаптивную функцию которого следует установить (рис. 6). Эти пластины рассматривали как решение проблемы защиты (из-за них живот-

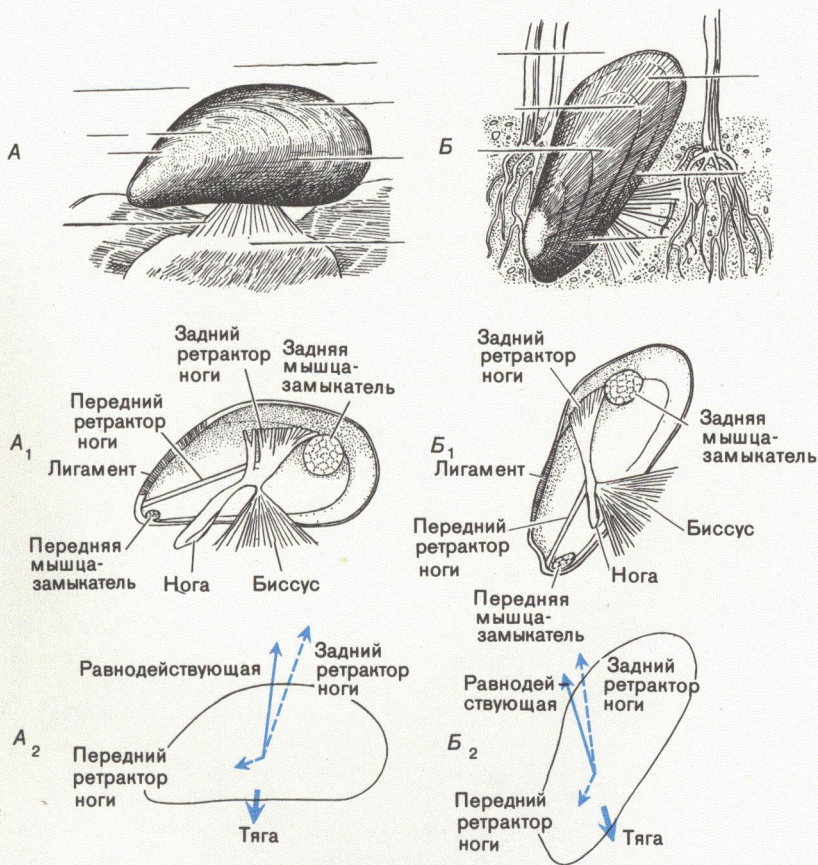


Рис. 5. Функциональный анализ показывает, каким образом форма тела и мышцы двух видов двустворчатых моллюсков приспособлены к той среде, в которой обитает каждый из них. *Mytilus edulis* прикрепляется к скалам при помощи биссуса — пучка нитей, имеющего форму бороды (А). Вентральный или нижний край раковины уплощен; передний и задний ретракторы ноги (А₁) расположены таким образом, что их равнодействующая сила тянет дно раковины прямо вниз, к субстрату (А₂). *Modiolus demissus* прикрепляется к разного рода обломкам в болотах (Б). Вентральный край раковины сильно заострен, что облегчает ее проникновение в субстрат; ретракторы ноги (Б₁) расположены таким образом, чтобы тянуть ее передний край вниз, в болото (Б₂). Этот анализ проведен Стивеном М. Стенли (Steven M. Stanley) из университета Джона Гопкинса.

ное казалось больше, чем оно было на самом деле, или же они служили для непосредственной защиты), проблемы узнавания при ухаживании или проблемы терморегуляции (в качестве поверхностей охлаждения).

Те же самые проблемы, которые возникают при попытке правильного описания экологической ниши без организма, возникают и при попытке описать самый этот организм. Можно ли считать ногу единицей, подверженной эволюции, а следовательно, пытаться выяснять ее адаптивную функцию? И если да, то можно ли считать такой единицей часть ноги, скажем стопу, или большой палец, или одну из его фаланг? Показательным примером служит эволюция подбородка у человека. Морфологическую эволюцию человека можно описать в целом как «неотенический прогресс». Иными словами, младенцы и взрослые люди больше похожи на зародышей и детенышей человекообразных обезьян, чем на взрослых обезьян, как будто бы человеческие существа рождаются на свет, находясь на более ранней стадии физического развития, чем обезьяны, и созревая, не следуют далее по пути развития, характерному для обезьян (рис. 7). Например, размеры черепа относительно длины тела примерно одинаковы у новорожденных обезьян и у человека, тогда как у взрослых обезьян размеры тела по отношению к размерам головы гораздо больше, чем у человека; фактически их тела в своем развитии «заходят дальше».

Если неотения человека — правило, то подбородок составляет исключение, так как у человека он относительно велик, а у человекообразных обезьян, как у детенышей, так и у взрослых, подбородка нет. Попытки рассматривать подбородок человека как приспособительный признак, увеличению которого благоприятствовал отбор, оказались неудачными. В конце концов стало понятным, что в эволюционном смысле подбородка не существует! В нижней челюсти имеются два поля роста: дентарное поле, образующее костную структуру нижней челюсти, и альвеолярное поле, в котором сидят зубы. Как у того, так и у другого из этих полей наблюдаются признаки неотении. Оба они в процессе эволюции человека уменьшились в размерах. Альвеолярное поле сокращалось, однако, несколько быстрее, чем дентарное, в результате чего появляется «подбородок» как непосредственное следствие относительных скоростей регрессии этих двух полей роста. Если рассматривать подбородок как умозрительное построение, а не как эволюционирующую единицу, то проблема объяснения его адаптивного значения отпадает. (Конечно, мы можем продолжать спрашивать, почему регрессивное развитие дентарного и альвеолярного полей роста происходило в процессе эволюции с разной скоростью, а затем объяснить это явление как адаптивное.)

Для некоторых признаков нет даже правильного топологического описания. Головной мозг разбивается на анатомические области, соответствующие определенным функциям нервной системы, которые могут быть локализованы, однако память не входит в число этих функций. Память об отдельных событиях, по-видимому, распределяется диф-

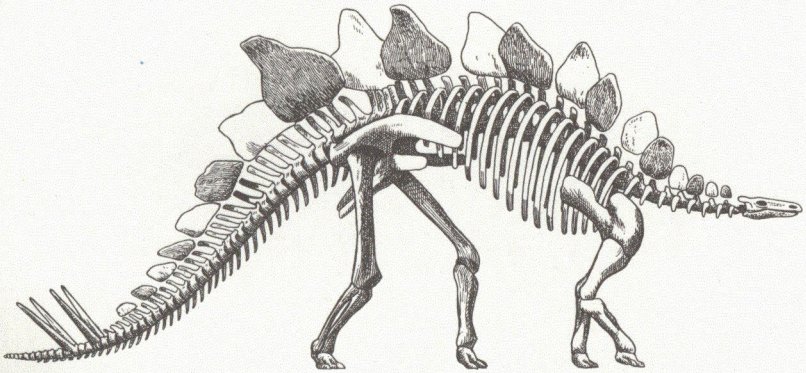


Рис. 6. У стегозавра — крупного растительноядного динозавра, жившего в юрском периоде, — вдоль спины располагался ряд костных пластин. Служили ли эти пластины для решения проблемы защиты, узнавания брачного партнера или для терморегуляции? Инженерный анализ этих пластин обнаружил у них черты, характерные для терморегуляторов: пористое строение (свидетельствующее о хорошем кровоснабжении), особенно большая величина пластин над массивной частью тела, ступенчатое расположение по средней линии, сужение вблизи основания. Данный скелет, находящийся в Американском музее естественной истории, достигает 5,4 метра в длину.

фузно по обширным участкам больших полушарий, а не локализована в каком-то строго ограниченном участке микроскопических размеров. По мере перехода от анатомии к поведению проблема правильного описания становится все более острой и возможности введения произвольных построений, выдаваемых за эволюционирующие признаки, умножаются. Поведение животных описывается в терминах агрессии, разделения труда, сражений, доминирования, обращения в рабство, сотрудничества, однако все эти категории непосредственно заимствованы из человеческого опыта и перенесены на животных.

Не менее трудно установить, какую проблему решает каждый признак данного организма. Каждый признак имеет отношение к выполнению ряда различных функций, но все же обычно не хочется говорить, что данный признак представляет собой адаптацию ко всем этим функциям. Зеленая черепаха (*Chelonia mydas*) — большая морская черепаха, обитающая в тропической зоне Тихого океана. Один раз в год самки вылезают на берег и при помощи своих передних лап доползают до сухого песка за высшей точкой прилива. Здесь они упорно трудятся в течение многих часов, роя глубокую яму для откладки яиц и используя задние лапы в качестве лопат. Никто из наблюдавших за этой мучительной процедурой не станет описывать лапы зеленой черепахи как приспособления для передвижения по суше и для рытья: животное пере-

мещается по песку и роет при помощи лап просто потому, что у него нет выбора. И напротив, даже если какая-либо черта представляется явно адаптивной, нельзя считать, что данный вид пострадает от ее отсутствия. Шкура белого медведя представляет собой приспособление, предназначенное для терморегуляции, и безволосый белый медведь, несомненно, погиб бы от холода. Что же касается окраски шкуры белого медведя, то здесь дело обстоит иначе. Хотя она, возможно, имеет адаптивное значение, обеспечивая маскировку, однако никак нельзя быть уверенным в том, что белый медведь на севере вымер бы или хотя бы стал менее многочисленным, если бы у него была бурая шкура. Адаптации не являются неперенным условием существования данного вида.

Для вымерших видов решение вопроса о том, можно ли считать данный признак адаптивным, еще более затруднительно, потому что приходится воссоздавать как самый признак, так и его функцию. В принципе не существует способа, который позволил бы с уверенностью утверждать, что спинные пластины стегозабра служили для терморегуляции, для защиты, для узнавания собой своего вида при уходе или для всех трех целей одновременно. Даже в отношении ныне живущих видов, на которых можно провести эксперименты, подобного рода выводы всегда остаются несколько сомнительными. У некоторых современных ящериц под нижней челюстью имеется ярко окрашенный горловой мешок. Этот мешок, возможно, служит предупреждающим сигналом, половым аттрактантом или видовым опознавательным признаком. Экспериментальное удаление горлового мешка или изменение его вида в принципе может помочь выяснить, в чем состоит его функция. Это, однако, не связано с вопросом о том, имеет ли данный признак адаптивную природу, поскольку утверждение об адаптивности того или иного признака подразумевает экскурс в историю с обсуждением естественного отбора как причины его возникновения. Большие спинные пластины стегозабра могли возникнуть в процессе эволюции, потому что особям с немного более крупными пластинами было легче пасть в жаркое дневное время. Если пластины, после того как они достигли определенного размера, стали вдруг отпугивать хищников, то значит они оказались «преадаптацией» для защитных функций. Различие между первичной функцией, для выполнения которой возник в процессе эволюции данный адаптивный признак, и теми неожиданными функциями, которые у него могут обнаружиться, невозможно провести, не воссоздав силы естественного отбора, действовавшие в то время, когда на самом деле происходила эволюция этого вида.

В настоящее время его адаптивным значениям тех или иных признаков судят на основе инженерного анализа организма и его среды. Биолог находится в положении археолога, который нашел при раскопках какое-то устройство, но без всяких письменных инструкций, и пытается не только привести его в действие, но и понять, для чего оно предназначалось. Гипотеза о том, что спинные пластины стегозабра представляли собой приспособление для терморегуляции, основана на их пористой

структуре и богатой сети кровеносных сосудов, на их попеременном расположении слева и справа от средней линии (предположительно в качестве поверхностей охлаждения), на их больших размерах над самой массивной областью тела и сужения вблизи основания, где они находятся ближе всего к источнику тепла и поэтому не могли бы эффективно излучать его.

В идеале такой инженерный анализ может быть не только качественным, но и количественным и тем самым служить более строгой проверкой адаптивной гипотезы. Эгберт Дж. Лей-младший (Egbert G. Leigh, Jr.) из Смитсоновского тропического научно-исследовательского института поставил вопрос об идеальной форме тела губки, исходя из допущения, что подлежащей решению проблемой была эффективность питания. Пища губки взвешена в воде, и животное питается, пропуская сквозь себя воду, омывающую поверхности его клеток. Вода, после того как губка использует ее, должна быть выброшена из организма как можно дальше, с тем чтобы поглощаемая новая порция воды была богата частицами пищи. Применив простые законы гидродинамики, Лей показал, что та форма, которую имеют губки, обладает максимальной эффективностью. Конечно, разные губки несколько отличаются друг от друга по форме, так что для объяснения различий между видами понадобился бы более тонкий анализ. Кроме того, не может быть уверенности в том, что эффективность питания — единственная проблема, которая решается при помощи формы. Если оптимальной для питания оказалась бы не та компактная форма, которую мы видим, а форма с многочисленными мелкими ветвлениями и выступами, то можно было бы считать, что такая форма представляет собой компромисс между оптимальной адаптацией для питания и наибольшей устойчивостью к объеданию мелкими рыбами, которые питаются губками.

Именно таким компромиссом пытались объяснить поведение некоторых птиц при добывании пищи. Гордон Х. Ориенс (Gordon H. Oriens) из Вашингтонского университета изучал птиц, которые вылетают из гнезда за кормом, собирают его и приносят в гнездо, где они его поедают.

Если бы птица собирала первый попавшийся корм без разбора, то она, возможно, затрачивала бы больше энергии на полет за кормом и возвращение в гнездо, чем извлекала бы из пищи. Если же птица выбирала бы только самые крупные экземпляры своих пищевых объектов, то она, возможно, затрачивала бы на поиски пищи слишком много времени, а соответственно опять-таки расходовала бы слишком много энергии. Для любого реально существующего в природе распределения частиц пищи по величине существует некий оптимальный способ сбора этой пищи птицей, максимизирующий суммарное количество энергии, получаемой из пищи. Ориенс установил, что птицы и в самом деле собирают корм не без разбора, а выбирают те частицы, которые имеют оптимальные размеры. При этом, однако, их решения не бывают оптимальными. По мнению Ориенса, поведение птиц при сборе корма пред-

ставляет собой компромисс между максимальной энергетической эффективностью и не слишком длительными отлучками из гнезда, потому что в отсутствие родителей птенцы подвергаются опасности нападения хищников.

Описанное Ориенсом поведение при сборе пищи иллюстрирует основное допущение, принимаемое во всех случаях при такого рода инженерном анализе,— допущение *ceteris paribus*, что означает «при прочих равных условиях». Для того чтобы доказывать, что данный признак обеспечивает оптимальное решение данной конкретной проблемы, следует иметь возможность выделить этот признак и эту проблему и рассматривать их при прочих равных условиях. Если все прочие условия не равны, если изменение данного признака, необходимое для решения одной проблемы, изменяет отношение этого организма к другим проблемам, создаваемым средой, то проводить анализ по частям становится невозможно, а тем самым мы оказываемся в безнадежном положении, будучи вынуждены рассматривать организм в целом как адаптированный к среде в целом.

Механизмом, при помощи которого организмы приспосабливаются к среде, считается естественный отбор. Теория эволюции путем естественного отбора основана на трех необходимых предпосылках: 1) разные особи в пределах одного вида отличаются друг от друга по физиологии, морфологии и поведению (принцип изменчивости); 2) эти различия каким-то образом наследуются, так что в среднем потомки более сходны со своими родителями, чем с другими особями (принцип наследственности); 3) разные варианты оставляют разное число потомков либо в первом, либо в более отдаленных поколениях (принцип естественного отбора).

Эти три принципа необходимы и достаточны для объяснения эволюционного изменения под действием естественного отбора. Различия необходимы для того, чтобы было из чего выбирать; эти различия должны быть наследственными, ибо в противном случае никакого прогрессивного изменения из поколения в поколение происходить не будет, поскольку, даже если одни типы будут оставлять больше потомков, чем другие, потомки будут распределяться случайным образом. Эти три принципа, однако, ничего не говорят об адаптации. Сами по себе они просто предсказывают изменение, вызываемое дифференциальным успехом размножения, не делая никаких предсказаний относительно соответствия организмов какой-либо экологической нише или решения экологических проблем.

Понятие адаптации было введено Дарвином в эволюционную теорию при помощи четвертого принципа: вариации, которые благоприятствуют выживанию особи в конкуренции с другими организмами и в условиях давления, оказываемого средой, способствуют повышению успеха размножения, а тем самым обычно сохраняются (принцип борьбы за существование). Дарвин ясно указал, что термин «борьба за существование», который он заимствовал из работы Томаса Мальтуса

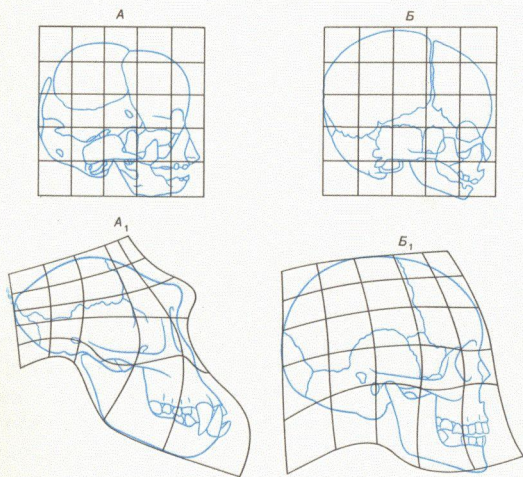


Рис. 7. Неотения человеческого черепа становится очевидной, когда рост черепа шимпанзе (А) и человека (Б) изображают в преобразованной системе координат, что позволяет выявить относительное смещение каждой части. Сходство между черепами человека и шимпанзе гораздо больше проявляется у зародышей (А и Б), чем у взрослых особей (А₁ и Б₁). Кроме того, череп взрослого шимпанзе от черепа человеческого плода, чем череп взрослого шимпанзе от черепа его зародыша; единственное исключение составляет подбородок, который у взрослых людей развит относительно сильнее. Подбородок, однако, представляет собой умозрительное построение: результат аллометрии, или дифференциального роста, разных частей нижней челюсти у человека.

«Опыт о законе народонаселения», означает нечто большее, чем фактическая конкуренция двух организмов за один и тот же ресурс, количество которого ограничено. Он писал: «Я должен предупредить, что применяю этот термин в широком и метафорическом смысле... Про двух собак или волков в голодное время можно с полным правом сказать, что они борются друг с другом за пищу и тем самым за жизнь. Но и про растение, растущее на краю пустыни, можно сказать, что оно борется за жизнь против засухи».

Разнообразие, порождаемое различными механизмами размножения и мутационным процессом, в принципе носит случайный характер, однако то разнообразие, которое мы наблюдаем в реальном мире, собрано в своего рода узлы: организмы обладают конечным числом различных типов морфологии, физиологии и поведения и занимают конечное число ниш. Эти узлы создаются естественным отбором, действующим в условиях борьбы за существование. Узлы соответствуют «адаптивным пикам», а вид или другую группу, занимающую тот или иной пик, называют адаптированной.

Точнее, борьба за существование дает возможность предсказывать, какой из двух организмов оставит больше потомков. При помощи инженерного анализа можно решить, какая из двух форм зебры бежит быстрее и поэтому может легче спастись от хищников; эта форма оставит больше потомков. Такой анализ может предсказать, к чему приведет эволюция локомоторного аппарата зебры даже при отсутствии в данный момент различий между особями, потому что внимательный инженер может обратить внимание на мелкие усовершенствования структуры этого аппарата, которые обеспечат зебре большую скорость.

Если рассматривать адаптированность как результат естественного отбора, происходящего под давлением борьбы за существование, то она воспринимается как некое относительное, а не абсолютное состояние. Хотя некий вид может сохраняться и оставаться многочисленным, а поэтому в абсолютном смысле слова его можно считать адаптированным, тем не менее в любой момент может возникнуть новая форма, использующая те же самые ресурсы, но обладающая более высокой скоростью размножения, и это может привести к вымиранию более старой формы. Концепция относительной адаптированности устраняет кажущуюся тавтологию в концепции естественного отбора. Без нее теория естественного отбора утверждает, что более приспособленные особи оставляют больше потомков, а затем определяет более приспособленных особей как тех, которые оставляют больше потомков; поскольку в силу простой случайности одни особи всегда будут иметь больше потомков, чем другие, никакого объяснения при этом не достигается. Анализ, в котором ставятся проблемы отыскания функционально эффективных решений, а признаки рассматриваются как способы решения этих проблем, позволяет преодолевать эту тавтологию, заранее предсказывая, какая особь окажется более приспособленной.

Зависимость между адаптированностью и естественным отбором не двусторонняя. В то время как большая относительная адаптированность ведет к естественному отбору, естественный отбор необязательно ведет к большей адаптированности. Попробуем сопоставить два эволюционных сценария. Начнем с популяции, состоящей из 100 насекомых типа *A*, которая располагает ограниченным количеством пищи и которой требуется по одной единице пищевого ресурса на каждую особь. В этой популяции возникла новая мутация *a*, в результате которой плодовитость особи возросла вдвое, но эффективность использования ресурсов абсолютно не изменилась. На графике *I* (рис. 8) показано, что произойдет с составом, численностью и скоростью роста популяции с течением времени. Другой сценарий также начинается с популяции, состоящей из 100 насекомых типа *A*, но в ней возникает другая мутация *a*, которая, никак не влияя на плодовитость своих носителей, повышает вдвое эффективность использования ими ресурсов. То, что произойдет с этой популяцией, показано на графике *II* (рис. 8).

В обоих случаях новый тип *a* замещает прежний тип *A*. В первом случае изменяется только плодовитость; численность взрослых особей

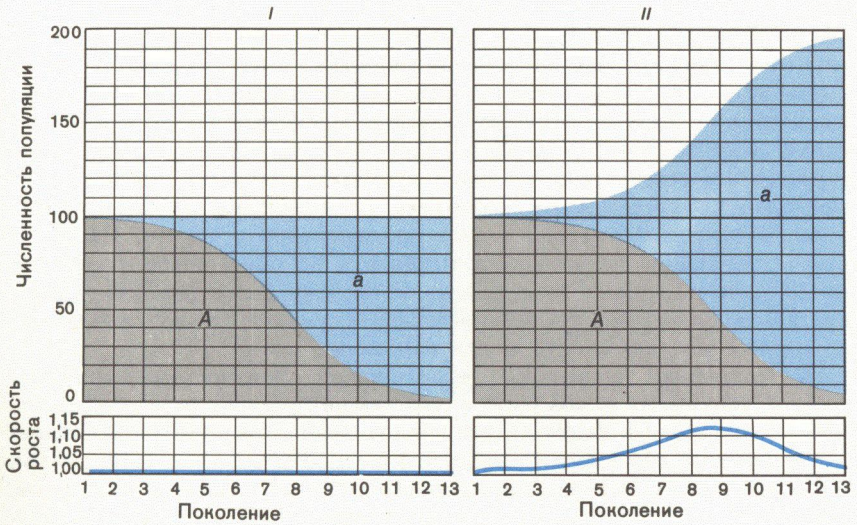


Рис. 8. Две разные мутации оказывают различное демографическое воздействие на популяцию, состоящую из 100 насекомых и располагающую ограниченными пищевыми ресурсами. *I.* Возникает мутация, повышающая плодовитость своих носителей вдвое. Новый тип (*a*) замещает исходный (*A*), но общая численность популяции не повышается: скорость роста (нижний график) остается равной 1,00. *II.* Возникает мутация, повышающая вдвое эффективность потребления ресурса ее носителями. Новая популяция растет быстрее, но лишь в течение недолгого времени; в конце концов скорость роста вновь снижается до 1,00, а общая численность популяции стабилизируется на уровне 200 особей. Вопрос состоит в следующем: привела ли та или другая из этих мутаций к возникновению лучше адаптированной популяции?

и скорость роста их численности остаются неизменными на всем протяжении процесса, и единственный результат возникновения мутации состоит в том, что численность неполовозрелых стадий возрастает вдвое, но они гибнут, не достигнув стадии имаго. Во втором же случае численность как имаго, так и неполовозрелых стадий в конечном счете удваивается, но плодовитость остается на прежнем уровне. У этой второй популяции в процессе эволюции скорость роста на протяжении какого-то периода становится больше 1, однако в конце концов ее численность достигает постоянного уровня и перестает увеличиваться.

В какой из этих двух популяций адаптированность особей в результате мутации повысится и произойдет ли это вообще? Особи той популяции, в которой повысилась плодовитость, будут лучше защищены от таких случайностей, как внезапные изменения температуры, поскольку в этом случае шансы на то, что некоторые из отложенных ими яиц смогут выжить, будут выше. Но вместе с тем их потомки будут больше подвержены эпидемическим заболеваниям, поражающим неполовоз-

релье стадии, и нападением хищников, которых привлекает многочисленность незрелых особей. Особи другой популяции будут лучше адаптированы к периодам недостатка пищи, но одновременно и более подвержены действию таких зависящих от плотности факторов, как хищники или эпидемические заболевания. Следовательно, у нас нет никакой возможности предсказать, приведет ли изменение, возникшее в результате естественного отбора, к повышению или понижению общей адаптированности. Не можем мы также полагать, что популяция в целом выиграла в одном случае по сравнению с другим. Ни та, ни другая популяция не продолжают расти и не обязательно становятся менее подверженными вымиранию, поскольку более высокая численность неполовозрелых стадий или имаго сопряжена для популяции в целом с тем же риском, что и для отдельных семей.

К сожалению, концепция относительной адаптированности также требует допущения *ceteris paribus*, так как на практике нелегко предсказать, какая из двух форм оставит больше потомков. Зебра, имеющая более длинные кости конечностей, что дает ей возможность бегать быстрее, чем другие зебры, оставит больше потомков только в том случае, если бегство от врагов — это действительно та проблема, которая подлечит решению, если несколько большая скорость в самом деле повышает шансы на спасение от хищника и если увеличение длины костей конечностей не связано с нарушением каких-либо других решающих физиологических процессов. Возможно, что львы вылавливают главным образом старых или раненых зебр, которые так или иначе обречены на скорую гибель, так что в общем даже неясно, действительно ли именно скорость бега ограничивает способность льва поймать зебру. Более высокая скорость может понизить эффективность питания зебры, так что если ограничивающим фактором является пища, а не хищники, то решенной окажется не та проблема, какую следовало решить, а это приведет к невыгодному в селективном отношении результату. Наконец, более длинные кости легче ломаются или же требуют большего количества ресурсов для своего развития, а также метаболической энергии для того, чтобы вызывать и поддерживать сокращение прикрепленных к этим костям мышц или изменять его эффективность. На практике анализ относительной адаптированности — весьма хитрая штука, требующая досконального знания всей биологии данного организма.

Не всякое эволюционное изменение можно понять с точки зрения его адаптивного значения. Во-первых, под действием естественного отбора иногда непосредственно возникают изменения, которые не носят адаптивного характера, как, например, изменения плодовитости и эффективности питания в приведенном выше гипотетическом примере.

Во-вторых, многие изменения возникают косвенным путем, в результате аллометрии, или неравномерного (дифференциального) роста (рис. 9). Скорости роста разных частей данного организма различны, так что соотношение размеров частей тела у крупных организмов не та-

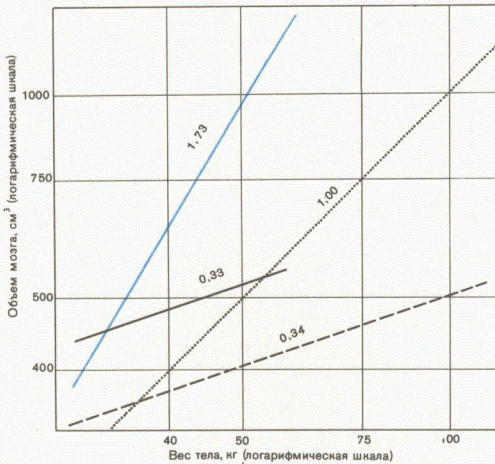


Рис. 9. Причиной многих эволюционных изменений служит аллометрия, или дифференциальный рост разных частей тела. Иллюстрацией аллометрии служит этот график, на котором сопоставлено отношение объема головного мозга к весу тела у ряда видов Pongidae, или высших человекообразных обезьян (прерывистая линия), австралопитека — вымершая линия гоминид (черная линия) — и у линии гоминид, ведущей к современному человеку (цветная линия). Наклон менее 1,00 означает, что объем головного мозга увеличивался медленнее, чем общие размеры тела. Наклон более 1,00, характеризующий эволюционную линию человека, указывает на явное изменение в эволюции объема головного мозга. Обе оси даны в логарифмическом масштабе. Цифрами на кривых указан их наклон.

кое же, как у мелких. Эта аллометрия проявляется как между особями одного и того же вида, так и между разными видами. У разных видов приматов головной мозг увеличивается в размерах медленнее, чем все тело; у мелких человекообразных обезьян головной мозг пропорционально больше, чем у крупных. Поскольку дифференциальный рост постоянен для всех человекообразных обезьян, искать в адаптации причину того, что у гориллы головной мозг относительно меньше, чем, скажем, у шимпанзе, бесполезно.

В-третьих, существует явление плейотропии. Изменения одного гена могут оказывать ряд различных воздействий на физиологию и развитие организма. Естественный отбор может действовать в сторону повышения частоты данного гена из-за какого-либо одного из его эффектов, благоприятных с селективной точки зрения, а при этом будут одновременно отбираться плейотропные эффекты этого гена, никак не связанные с адаптивным признаком. Так, например, фермент, способствующий детоксикации ядовитых веществ путем превращения их

в нерастворимый пигмент, будет подвергаться положительному отбору за эти свои свойства. Попутно изменится и окраска организма, но объяснять адаптивное значение окраски как таковой не нужно, а если и сделать это, то любое объяснение окажется неверным.

В-четвертых, многие эволюционные изменения могут быть адаптивными, но возникающие при этом различия между видами адаптивными не будут, они просто могут возникнуть вследствие того, что виды решили одну и ту же проблему разными способами. Теория популяционной генетики предсказывает, что если данный признак определяется не одним, а несколькими генами, то нередко может существовать несколько альтернативных устойчивых равновесий генетического состава, даже если естественный отбор действует с одинаковой силой. Какого из этих адаптивных пиков в пространстве генетических составов в конечном счете достигнет данная популяция целиком, зависит от случайных событий, имевших место в начале отбора. (В качестве полной аналогии можно привести китайский бильярд. В какую из лунок попадет шар при фиксированной величине силы тяжести, зависит от мелких различий в начальных условиях при введении шара в игру.) Например, у носорога юго-восточной Азии один рог, а у африканского — два. Рога служат приспособлением к защите от хищников, однако было бы неверным утверждать, что один рог представляет собой специфический адаптивный признак в условиях юго-восточной Азии, а два рога — в условиях африканских равнин. Эти два вида, обладая изначально несколько различными морфологическими системами, отреагировали на одни и те же силы отбора несколько по-разному (рис. 10).

Наконец, многие происходящие в процессе эволюции изменения, по всей вероятности, чисто случайны. В настоящее время генетики-популяционисты резко расходятся во мнениях о том, в какой мере эволюция ферментов и других химических соединений происходила в ответ на действие естественного отбора, а в какой представляет собой результат случайного накопления мутаций. Оказалось необычайно трудным получить убедительные доказательства того, что изменения ферментов вызываються отбором, не говоря уже о доводах в пользу адаптивного характера этих изменений; имеющиеся в настоящее время данные склоняют к выводу, что большая часть аминокислотных замещений в процессе эволюции была результатом случайного закрепления мутаций в небольших популяциях. Такие случайные закрепления действительно могут ускоряться естественным отбором, если ген, не подвергающийся действию отбора, генетически сцеплен с каким-либо геном, на который действует отбор. Неотбираемый ген достигает при этом высокой частоты в популяции в качестве «попутчика».

Если адапционистские толкования сопряжены с такими трудностями и если существует так много альтернативных объяснений для эволюционного изменения, то почему биологи вообще не отказываются от таких толкований? К этому их вынуждают два обстоятельства. С одной стороны, несмотря на то что утверждение о всеобщей адаптированно-

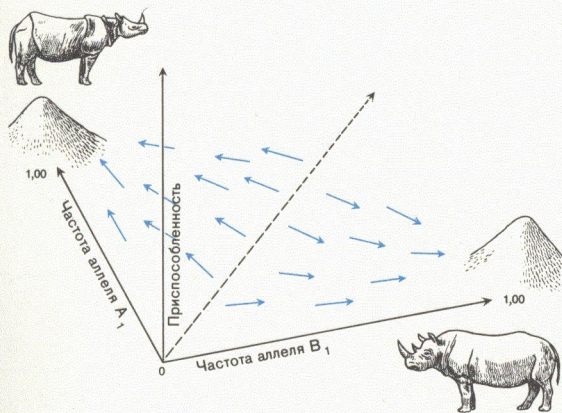


Рис. 10. Два вида, подвергающиеся сходным давлениям отбора, могут выбрать различные пути эволюции. У носорога, живущего в юго-восточной Азии, один рог, а у африканского — два. В обоих случаях рога служат защитным приспособлением, но разное их число не обязательно свидетельствует об адаптивном значении этого различия. Просто в некоем поле генных частот имеется два адаптивных пика, или два решения одной и той же проблемы; какие-то различия в начальных условиях привели к тому, что две популяции носорогов реагируют на сходные давления отбора по-разному. Каждый из двух гипотетических генов представлен двумя аллелями: A_1 и A_2 и B_1 и B_2 . У популяции с генотипом A_1B_2 один рог, а у популяции с генотипом A_2B_1 два рога.

сти трудно проверить, поскольку при помощи упрощающих допущений и изобретательных истолкований можно почти каждому случаю дать объяснение в адаптационистском плане, некоторые из этих допущений в некоторых случаях можно проверить, по крайней мере в принципе. Не столь однозначное эволюционное объяснение, относящее некоторую долю случаев на счет адаптации, а все остальное — на счет аллометрии, плейотропии, случайного закрепления генов, сцепления и косвенного отбора, совершенно не поддается проверке. Оно давало бы биологу возможность принимать адаптационистское объяснение для легких ситуаций, сбрасывая все трудные ситуации в одну кучу и относя их за счет случайностей. Таким образом, биологи в известном смысле вынуждены принимать крайне адаптационистские взгляды, потому что альтернативные объяснения, хотя они, несомненно, во многих случаях достаточно действенны, в конкретных случаях не поддаются проверке.

С другой стороны, совершенно отказаться от понятия адаптации, просто наблюдать происходящее с течением времени изменение и относить его целиком за счет различного успеха размножения разных типов, не пытаясь дать ему функциональное объяснение, означало бы вместе с водой выплеснуть из ванны и ребенка. Адаптация — реально существующее явление. То, что у рыб, тюленей, китов и пингвинов имеются

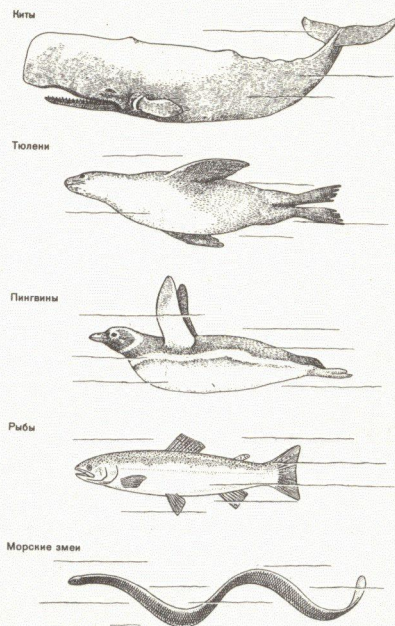


Рис. 11. Реальность явления адаптации неопровержимо подтверждает сходство приспособлений, возникающих у представителей неродственных групп животных в ответ на сходные давления отбора. Для передвижения в воде необходим особый тип строения тела. И мы в самом деле видим, что у китов, тюленей, пингвинов и рыб имеются плавники, а у морской змеи тело сжато с боков.

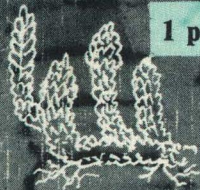
плавательные конечности и что даже у морских змей тело уплощено с боков, нельзя считать случайным (рис. 11). Передвижение в водной среде — реальная проблема, которая была решена во многих совершенно неродственных эволюционных линиях очень сходным образом. Поэтому вполне допустимо рассматривать плавательные конечности как проявление адаптации. А это в свою очередь означает, что допущение *ceteris paribus* должно быть действенным в приложении к природе.

Допущение это может быть действенным лишь в том случае, если как отбор между состояниями признака, так и успех размножения обладают двумя характеристиками: постепенностью и квазинеzáвисимостью. Постепенность означает, что мелкие изменения какого-либо признака приводят лишь к небольшим изменениям в экологических взаимоотношениях: очень слабое изменение формы плавника не может вызвать резкое изменение в опознавании брачного партнера или сразу сделать данный организм привлекательным для хищников. Квазинеzáвисимость означает, что существует много разнообразных альтернативных путей, по которым может происходить изменение данного признака, так что отбор всегда может найти пути, позволяющие воздействовать на данный признак, не затрагивая при этом другие; плейотропные и аллометрические зависимости должны быть изменяемыми. Постепенность и квазинеzáвисимость представляют собой самые основные характеристики процесса эволюции. Без них организмы в том виде, в каком они нам сейчас известны, не могли бы существовать, так как адаптивная эволюция была бы невозможна.

Содержание

	ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА ПЕРЕВОДА	5
	ПРЕДИСЛОВИЕ	8
Э. Майр.	ЭВОЛЮЦИЯ	11
Ф. Х. Айала.	МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИИ	33
Р. К. Дикерсон.	ХИМИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ	67
Дж. У. Шопф.	ЭВОЛЮЦИЯ ПЕРВЫХ КЛЕТОК	109
Дж. У. Валентайн.	ЭВОЛЮЦИЯ МНОГОКЛЕТОЧ- НЫХ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ	149
Р. М. Мэй.	ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ . . .	173
Дж. Мэйнард Смит.	ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ	195
Ш. Л. Уошбери.	ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКА	219
Р. К. Левонтин.	АДАПТАЦИЯ	241

1 р. 60 к.



ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»