

Алексей Северцов

ЭВОЛЮЦИЯ. Есть ли вершина?

Минск
«Дискурс»
2018

УДК 575.8
ББК 28.02
С28

Автор вступительной статьи,
научный редактор А. В. Шубкина

Северцов, А. С.

С28 Эволюция. Есть ли вершина? / Алексей Северцов ; авт. вступ. ст., науч. ред.: А. В. Шубкина. — Минск : Дискурс, 2018. — 288 с. ISBN 978-985-90468-3-4.

Над загадкой происхождения жизни на Земле теория эволюции бьется не одну сотню лет. Она пытается объяснить, как из первой живой клетки возникли около 500 тысяч видов млекопитающих, миллион видов птиц, сотни тысяч видов растений. А количество видов бактерий пока даже сосчитать не удается...

По каким законам шла и идет эволюция? Верно ли утверждать, что выживает сильнейший, или сильнейшим оказывается выживший? И насколько опасно для человека называть себя венцом творения?

УДК 575.8
ББК 28.02

ISBN 978-985-90468-3-4

© Северцов А. С., 2018
© Шубкина А. В., вступительная статья, 2018
© Оформление. ЧУП «Издательство Дискурс», 2018

Оглавление

А. В. Шубкина. Простыми словами о сложном.	7
Введение. О теории Дарвина	10
Глава 1. Изменчивость — материал для естественного отбора.	17
Как работают генотип и фенотип	18
Эпигенетические процессы	29
Воздействие внешней среды	32
Материнский эффект.	34
Резюме.	36
Глава 2. Популяция — элементарная единица эволюции	39
Проблема определения границ популяции	40
Как изучают популяции	51
Резюме.	55
Глава 3. Экология популяций	57
Природный и антропогенный аспекты экологии.	58
Внутрипопуляционные отношения	66

Межпопуляционная конкуренция.....	77
Резюме.....	79
Глава 4. Межвидовые отношения.....	81
Паразиты.....	84
Взаимодействие «хищник — жертва».....	87
Межвидовая конкуренция.....	93
Резюме.....	98
Глава 5. Естественный отбор.....	101
Реакции организмов на изменения условий существования.....	102
Экологические стратегии популяции.....	115
Формы естественного отбора.....	117
Резюме.....	124
Глава 6. Видообразование.....	125
Изоляция.....	128
Основные способы видообразования.....	133
Темпы видообразования.....	147
Резюме.....	151
Глава 7. Концепции вида.....	153
Развитие представлений о видах.....	154
Биологическая концепция вида.....	159
Морфологическая концепция вида.....	162
Эволюционная концепция вида.....	166
Микроэволюция и макроэволюция.....	168
Резюме.....	173

Глава 8. Эволюция онтогенеза	175
Теория филэмбриогенеза	178
Эволюция стадий онтогенеза	184
Резюме.....	195
Глава 9. Функциональная эволюция	197
Структура и функция.....	198
Принципы и типы функциональной эволюции.....	200
Координации (филетические корреляции)	208
Резюме.....	216
Глава 10. Филогенез и макроэволюция	217
Адаптивная зона	219
Направления макроэволюции.....	223
Монофилия и полифилия в происхождении надвидовых таксонов	234
Резюме.....	237
Глава 11. Главные направления эволюционного процесса	239
Биологический прогресс и биологический регресс ...	240
Ароморфная эволюция	243
Алломорфная эволюция.....	249
Специализация	251
Резюме.....	256
Глава 12. О причинах вымирания	257
Прогрессивная эволюция и вымирание.....	258
Антропогенные экологические катастрофы.....	261

Глобальные кризисы	262
Почему вымерли динозавры	266
Резюме	273
Глава 13. Необратимость и направленность эволюции	275
Необратимость	276
Направленность	279
Вместо заключения. Действительно ли человек — царь природы? ...	282

Простыми словами о сложном

Эволюция — едва ли не важнейшая тема не только для биологов, но и для каждого из нас. Кто мы, откуда и как появились — эти вопросы не могут не интересовать любого человека, способного мыслить. Успехи молекулярной биологии в последние десятилетия, казалось бы, поставили другие проблемы, но оказалось, что без понимания общих механизмов развития живого невозможно анализировать происходящее на уровне нуклеиновых кислот. На важность формирования представлений об эволюции повлияла также клерикализация общества.

Химики часто шутят, что их наука — об исключениях. Биология же — наука о статистических закономерностях сложнейших событий. Суть одного из определений понятия «эволюция» заключается в том, что это статистическая трансформация организмов, популяций и видов под действием естественного отбора. В биологии не работают простейшие причинно-следственные связи по принципу «одна причина — одно следствие». На любую особь, любую популяцию, любой вид постоянно действует сложный комплекс факторов среды. Можно говорить только о неравномерности силы действия этих факторов и об изменениях во времени интенсивности каждого из них. Реакции

организмов, популяций и видов на эти воздействия всегда комплексны. Разнонаправленность внешних воздействий приводит к адаптивным компромиссам и к несовершенству изменений в процессе эволюции. Только медленные процессы приспособления и взаимного приспособления под действием слабого, но длительного естественного отбора приводят к оптимизации строения, к совершенствованию процессов онтогенеза и к возрастанию значения внутривидовых взаимодействий.

Книга Алексея Сергеевича Северцова — это рассказ простыми словами о сложном, основанный на многолетнем опыте исследований и преподавания.

Алексей Сергеевич — представитель научной династии ученых-эволюционистов Северцовых. Первые шаги в науке он сделал под руководством Ивана Ивановича Шмальгаузена, крупнейшего российского биолога-эволюциониста XX века. Изначально работы Алексея Сергеевича были связаны с исследованием эволюции морфологических адаптаций земноводных — животных, рискнувших покинуть водную колыбель и освоить принципиально новую среду — сушу. В дальнейшем он не мог обойти стороной экологические аспекты их приспособления и во многом переключился на исследование эволюционной экологии — «исследование экологических отношений, форм и типов борьбы за существование при эволюции видов».

Крупнейшим теоретическим вкладом Алексея Сергеевича мне представляется концепция эволюционного стазиса, основанного на уравнивании точек и сил приложения векторов эволюции. Непременным условием эволюционной стабильности является внутривидовое разнообразие. На любую популяцию любого вида в природе действует множество векторов естественного отбора. Популяции любого вида существуют в сложной среде, и сами они сложно

структурированы. Поэтому каждый фактор внешней среды, вызывающий гибель и/или устранение от размножения части особей в популяции, является причиной возникновения того или иного направления отбора. Этих направлений много, они противодействуют друг другу, и состояние популяции с эволюционной точки зрения — это баланс между противодействующими друг другу направлениями отбора. При этом структура взаимодействий особей в популяции влияет на характер естественного отбора сильнее, чем наследуемость отбираемых признаков.

Алексей Сергеевич — классический представитель отечественной профессуры (более сорока лет руководил созданной им кафедрой биологической эволюции), создатель многолетних курсов «Введение в теорию эволюции», «Теория эволюции», «Направленность эволюции», «Эволюционная экология» биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова, автор трех монографий, двух учебных пособий и учебника, более сотни журнальных статей, лауреат всех трех премий по общей биологии, присуждаемых Президиумом Российской академии наук. Несомненно, написанная им научно-популярная книга будет востребована в современном мире.

А. В. Шубкина

Введение. О теории Дарвина

Прежде чем обсуждать, как происходит эволюция, нужно дать определение этого термина. В переводе с латыни слово *evolutio* означает «развитие». В XX веке биологическую эволюцию часто называли «историческим развитием живой природы». Однако историческое развитие характерно не только для живой природы. Начиная с Большого взрыва Вселенная тоже развивается. Это же свойственно и нашей планете как небесному телу. Поэтому для нас важно не историческое развитие как таковое, а отличие биологической эволюции от любого другого процесса развития.

Биологическая эволюция обладает двумя особенностями. Во-первых, она происходит в чередующихся поколениях. Каждое следующее поколение каждой популяции, каждого вида, населявшего и населяющего биосферу Земли, отличается от предыдущего. Во-вторых, биологическая эволюция адаптивна. Основа биологического разнообразия биосферы в том, что каждый ее компонент приспособлен, адаптирован к тем условиям, в которых он существует. Это относится ко всем формам жизни, существовавшим на протяжении долгой истории биосферы, то есть приблизительно 4 миллиарда лет. Виды, не дожившие до современности,

вымерли как раз потому, что не смогли или не успели приспособиться к изменениям окружающей их среды.

Таким образом, **биологическую эволюцию** можно определить как адаптацию¹ в череде поколений. Эволюция небиологических систем происходит и без смены поколений, и без приспособления к внешним условиям. В самом деле, едва ли движение литосферных плит Земли можно назвать адаптивным процессом.

Теорию биологической эволюции, ставшую основой для дальнейшего развития биологии, выдвинул Чарльз Дарвин на основе всех тех фактов, которые биология накопила к середине XIX столетия. Первое издание его основного труда «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных разновидностей в борьбе за существование» вышло в свет в 1859 году и произвело на современников эффект взорвавшейся бомбы. Логика и фактические обоснования в книге были настолько четкими, что опровергнуть выводы Дарвина, опираясь на факты, было невозможно. До этого эволюцию отрицали и биологи, и небиологи, прямо или косвенно ссылаясь на религиозные представления о сотворении и дальнейшей неизменности всего живого.

Логика теории Дарвина была проста и понятна: все организмы любого вида отличаются друг от друга. Он назвал это явление **неопределенной изменчивостью**. Кроме того, существует и **определенная изменчивость** — однотипные реакции организмов одного вида (или «разновидности»)

¹ Адаптация (лат. *adapto* — «приспосаблию») — процесс приспособления организма к условиям существования, в которых он живет. В свою очередь, свойства и признаки организма, которые обеспечивают ему приспособление к среде обитания, называются адаптациями.

на то или иное внешнее воздействие. Все люди реагируют на холод — это и есть однотипная реакция. Если не очень холодно, кровь приливает к мелким артериям и капиллярам кожи, обогревая поверхность тела. Если же очень холодно, кровь отливает от поверхности тела, сохраняя тепло внутренних органов и мышц. Тогда можно обморозить нос, уши, щеки. Вместе с тем реакции даже на это воздействие у всех индивидуальны — так проявляется неопределенная изменчивость. «Все подобные изменения в строении, крайне незначительные или резко выраженные, появляющиеся среди многих совместно обитающих особей, могут рассматриваться как неопределенные последствия воздействия на каждую отдельную особь, подобно тому как простуда действует неопределенным образом на различных людей соответственно их телосложению или конституции, вызывая то кашли и насморки, то ревматизм или воспаления различных органов», — пишет Дарвин в первой главе своей книги.

Благодаря индивидуальной, неопределенной изменчивости среди двуполых организмов нет таких, которые одинаково реагировали бы на любое внешнее воздействие. Исключение составляют только однайцевые (монозиготные) близнецы. Зигота — это оплодотворенная яйцеклетка. У людей и многих позвоночных животных такие близнецы получают после первого деления зиготы. Иногда две первые дочерние клетки (два первых бластомера), вместо того чтобы продолжить процесс деления, в ходе которого должен сформироваться один-единственный эмбрион, теряют связь друг с другом, и тогда из каждой развивается близнец. У этих близнецов одинаковы все гены, равно как и условия их эмбрионального — а нередко и постэмбрионального — развития. Поэтому на внешние воздействия они реагируют одинаково.

Все организмы любого вида взаимодействуют с окружающей средой, добывают пищу, подвергаются нападениям хищников и паразитов, хищники отнимают друг у друга добычу. Все особи всех видов конкурируют за одни и те же ресурсы, подвергаются воздействию климата, борются за самок и т. д. и т. п. Весь комплекс взаимодействий каждой особи каждого вида со средой обитания Дарвин назвал **борьбой за существование**.

Термин «борьба» подразумевает активность реакций организмов на внешние воздействия. Когда юные лебеди сходят на воду (а это происходит почти сразу после вылупления), их родители изгоняют с части водоема, занятой выводком, всех других водоплавающих птиц — конкурентов за пищу. Описан случай, когда малый белый лебедь в тундре острова Вайгач утопил дикого гуся. Он схватил гуся за шею, опустил его голову в воду и так держал до гибели соперника. Во дворах больших городов — там, где густо посажены деревья, — газон не растет, хотя озеленители регулярно сеют траву: деревья затеняют поверхность земли, и траве не хватает солнечного света. В главе, посвященной борьбе за существование, то есть экологическим взаимодействиям в природе, мы рассмотрим это подробнее.

Взаимодействие с факторами среды приводит к тому, что организмы, лучше приспособленные к условиям существования, чаще выживают и производят потомство, а хуже приспособленные чаще гибнут и оставляют мало потомков или не оставляют совсем. Выживание наиболее приспособленных Дарвин назвал **естественным отбором**.

В результате естественного отбора из поколения в поколение накапливаются изменения организмов, повышающие их шансы на выживание. Организмы изменяются в череде поколений. Поскольку условия существования на территории, где обитает вид (в ареале его распространения),

неодинаковы, внутри вида формируются разновидности. Каждая из них может со временем стать новым видом, который будет отличаться и от исходного вида, и от того, что развился из другой разновидности. Так начинается **дивергенция** (лат. *divergo* — «отклоняюсь»), под которой в биологии понимается расхождение признаков и свойств у первоначально близких групп организмов, возникших от общего предка. По Дарвину, дивергенция ведет к увеличению биологического разнообразия.

Последние главы «Происхождения видов...» посвящены доказательству того, что данные палеонтологии, биогеографии, морфологии, эмбриологии, науки о поведении животных не противоречат теории эволюции, а, напротив, объясняются действием естественного отбора.

Часто можно услышать, что Дарвин открыл естественный отбор. Однако еще в первой половине XIX столетия У. Уэллз, а после него П. Мэттью обращали внимание на дифференциальное (избирательное) выживание организмов. Одновременно с Дарвином А. Уоллес пришел к мысли о том, что естественный отбор — движущая сила эволюции. Однако, в отличие от Мэттью, Уоллес признал приоритет Дарвина и свою основную книгу по эволюции озаглавил «Дарвинизм». Это название стало общепринятым обозначением эволюционной теории в нашей стране и просуществовало до 80-х годов XX века. В англоязычной литературе пишут либо просто о теории эволюции, либо о неodarвинизме.

Главная заслуга Дарвина не в открытии естественного отбора, а в том, что он показал: взаимодействия трех процессов, происходящих в живой природе и доступных для изучения, достаточно для объяснения эволюции. Эти процессы — неопределенная (индивидуальная) наследственная изменчивость, борьба за существование (экологические

взаимодействия) и естественный отбор (дифференциальное выживание и размножение).

Краткая историческая справка приведена здесь потому, что структура современных представлений об эволюции соответствует структуре «Происхождения видов...»: микроэволюция — от возникновения мутаций до видообразования; собственно видообразование и проблема вида; макроэволюция — эволюция надвидовых таксонов (систематических групп организмов)¹. Однако эти разделы продолжают наполняться все новым и новым содержанием по мере развития биологии и проведения специальных эволюционных исследований.

¹ Таксон — группа организмов, объединенных на основании принятых методов классификации. Изучением многообразия живых организмов и распределением их по группам (таксонам) на основании эволюционного родства занимается биологическая систематика (таксономия). Низший таксономический ранг — вид. Группа родственных видов — род. Родственные роды объединяются в семейства и т. д.

Глава 1

Изменчивость — материал для естественного отбора

Как работают генотип и фенотип

Слова «ген», «хромосома», «мутация», «дезоксирибонуклеиновая кислота» (ДНК), «рибонуклеиновая кислота» (РНК) знакомы всем если не со школы, то из телевизионных передач. Большинство небиологов, с которыми мне доводилось разговаривать, представляют изменчивость приблизительно так: есть ген, ответственный за какой-нибудь признак организма, например за зрение, и если в этом гене произошла мутация, то у матери с нормальным зрением родится близорукий ребенок или, напротив, у близорукой матери родится ребенок с нормальным зрением. В первом случае произошла «плохая» мутация, во втором — «хорошая». В природе сортировкой мутаций занимается естественный отбор. Организмы с «хорошими» мутациями выживают и оставляют потомство, а с «плохими» — чаще гибнут (едва ли близорукая обезьяна сможет хорошо лазить по деревьям).

На самом деле все куда сложнее. С точки зрения генетики все организмы, населяющие биосферу Земли, представляют собой результат интеграции двух компонентов: генотипа и фенотипа.

Генотип — это полный набор генов данного организма, то есть вся наследственная информация, закодированная

последовательностями нуклеотидов¹, из которых состоит двухцепочечная спираль ДНК. Сочетание трех нуклеотидов кодирует одну аминокислоту. Аминокислоты, в свою очередь, объединяются в молекулу того или иного белка. У организмов, размножающихся половым путем, генотип состоит из двух наборов генов — геномов. Геном особи — одиночный полный набор генов в яйцеклетке или сперматозоиде. Таким образом, генотип — результат оплодотворения. У бактерий и архей² присутствует одиночный набор генов — геном, а у эукариот, в том числе и у человека, двойной набор — генотип, возникающий в результате объединения геномов яйцеклетки и сперматозоида.

Фенотип — это все, кроме генотипа: сам организм со всеми происходящими в нем процессами обмена веществ, роста, развития и т. д., начиная с оплодотворения или деления бактерии и до смерти.

До того как во второй половине XX века постепенно сформировалась молекулярная генетика, ученые считали, что гены — это участки хромосомы, расположенные линейно вдоль нее. О действии генов можно было судить только по проявлениям мутаций в фенотипе. Однако мутации проявляются редко: обычно они рецессивны. Нормальный доминантный ген, полученный от отца или матери, подавляет действие мутантного. Это происходит потому, что

¹ Нуклеотиды — компоненты строения ДНК и РНК. Каждый из них состоит из остатка фосфорной кислоты и одного из четырех оснований. Пары нуклеотидов в ДНК образуются по принципу дополнительности (комплементарности): гуанин — цитозин и аденин — тимин.

² Археи (лат. *Archaea*) — одноклеточные организмы, не имеющие ядра (прокариоты), которые по структуре генома ближе к эукариотам (надцарство живых организмов, клетки которых имеют ядро), чем к бактериям.

мутантный белок — продукт мутантного гена — включается в обмен веществ организма хуже, чем продукт нормального гена. В связи с этим для изучения мутаций были разработаны методы гибридологического анализа: если скрестить двух близких родственников, например брата с сестрой, то очень велика вероятность, что у их потомков оба гена будут мутантными и проявятся в фенотипе. Излюбленный объект таких опытов — плодовые мушки дрозофилы. Они мелкие, размножаются на искусственных средах, и смена поколений занимает около 18 суток. На дрозофилах и было показано, что мутаций возникает много, бóльшая их часть рецессивна, то есть не проявляется в фенотипе, а накапливается в генофонде популяций. **Генофонд** — это все генетическое разнообразие, существующее в данной популяции данного вида.

Второй важнейший вывод, полученный методами классической (домолекулярной) генетики: мутации вредны. Если они проявляются в фенотипе, то понижают приспособленность.

У бактерий каждая мутация проявляется в фенотипе. За это они платят колоссальной смертностью, которую компенсирует очень быстрое размножение. Кишечная палочка — еще один излюбленный модельный объект генетики — делится каждые 20 минут. Высокая скорость размножения приводит к тому, что бактерии могут приспосабливаться к новым для них условиям, например становиться устойчивыми к действию каждого нового антибиотика. Рано или поздно происходит мутация, вредная в нормальных условиях, но повышающая устойчивость к антибиотику. Выжившая клетка бактерии делится, и ее потомки, устойчивые к новому лекарству, быстро восстанавливают свою численность. Одним из следствий этого является серьезная медицинская проблема: как бороться с бактериальными болезнями?