

Е.И. Хлебосолов

ЛЕКЦИИ
ПО ТЕОРИИ
ЭВОЛЮЦИИ



Е.И. Хлебосолов

ЛЕКЦИИ
ПО ТЕОРИИ
ЭВОЛЮЦИИ



ББК 28.02 X55

Хлебосолов Е.И.

X 55 Лекции по теории эволюции. — М.: УЦ «Перспектива», 2004. — 264 с.

ISBN 5-7744-0167-7

Книга посвящена изложению фундаментальных проблем теории эволюции с позиций учения Ч. Дарвина и данных современной эволюционной биологии. Главное внимание уделяется анализу экологических факторов эволюции. Обсуждаются вопросы реальности, качественной определенности, целостности, дискретности видов и надвидовых таксонов. Обосновывается точка зрения о единстве механизмов микро- и макроэволюции.

Предназначена для студентов, аспирантов биологических специальностей и широкого круга читателей, интересующихся проблемами эволюционной теории.

ББК 28.02

Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
(проект № **01-04-48235**)

Главный редактор

Редактор

Компьютерная верстка:

Художник

7744-0167-7

Виноградова Н.К.

Гончарова Е.Д.

Кушель Ю.А.

В.А. Хохлов ISBN 5-

Е.И. Хлебосолов, 2004 В.А. Хохлов (рисунки), 2004

Подписано в печать 02.03.2004 г. Формат 60x88/16.

Бумага офсетная. Усл. п. л. 16,5. Тираж 800 экз.

Отпечатано с готовых диапозитивов. Заказ №

Издательство «УЦ Перспектива», 2004г.

Москва 117208, Сумской проезд, 4Б, тел. 316-22-88, 316-47-78.

Лицензия на издательскую деятельность ИД № 03602 от 19.12.2000 г.

Предисловие

Предлагаемая читателю книга посвящена изложению фундаментальных проблем теории эволюции с позиций оригинальной теории Ч. Дарвина и современных данных эволюционной биологии. Главное внимание в ней уделяется анализу экологических факторов эволюции, что обусловлено повышением роли экологических исследований в развитии эволюционной теории, а также научными интересами автора, на протяжении многих лет изучавшего поведение, экологию и эволюцию птиц.

Теория происхождения видов Ч. Дарвина играет ключевую роль в изучении механизмов эволюции живой природы. По своей сути эта теория является экологической. В ней главное внимание уделяется анализу взаимоотношений организмов друг с другом и окружающей средой, в результате которых происходят постепенные эволюционные преобразования признаков организмов, ведущие к появлению новых видов и надвидовых таксонов.

Во времена Дарвина уровень развития экологии был еще невысоким, и эволюционные исследования долгое время были связаны преимущественно с изучением генетических факторов эволюции. В результате сформировалась так называемая синтетическая теория эволюции, в которой главное внимание уделяется анализу роли изменчивости и наследственности в появлении и развитии новых признаков. В рамках синтетической теории не удается понять, каким образом образуются новые виды и происходит повышение уровня организации живых существ. Это ведет к кризису дарвинизма и появлению большого количества альтернативных гипотез и теорий эволюции.

В настоящее время уровень экологических исследований значительно возрос, и экология стала играть важную роль в развитии эволюционной теории. Исследования в области экологии сообществ позволили глубже понять эволюционную роль биотических отношений организмов, механизмы их сосуществования, конкуренции, экологической специализации и дивергенции, закономерности формирования и функционирования сообществ. Появление и развитие поведенческой экологии помогло обнаружить системные свойства поведения и определить значение поведенческих реакций в сегрегации и видовой дифференциации животных. Экологическая морфология выявила тесную взаимосвязь между поведением, образом жизни и морфологической структурой организмов. Исследования, направленные на изучение экологических факторов эволюции, подтверждают основные положения оригинальной теории Дарвина, помогают решению многих трудных вопросов теории вида и видообразования и постепенно ведут к формированию современной эволюционной теории, с помощью которой удастся глубже понять и объяснить механизмы увеличения видового разнообразия и закономерности прогрессивного развития живых существ на Земле.

Одновременно с развитием дарвинизма в науке идет становление более общей теории развития мира, в которой обсуждаются вопросы о происхождении Земли и Вселенной, причинах, движущих силах и конечной цели эволюции, возникновении жизни и разума. Появление общей теории эволюции обусловлено накоплением и синтезом научных знаний. В разных областях науки появляются данные, свидетельствующие о том, что эволюция неорганической материи, растений, животных и человека представляет собой единый, взаимосвязанный процесс развития мира как органического целого.

Изложенные в книге теоретические положения формировались в процессе совместных исследований и многочисленных дискуссий с коллегами, аспирантами и студентами. Выражаю глубокую благодарность своим учителям С.В. Маракову, В.И. Машкину, Н.В. Вронскому, Е.В. Сыроечковскому, А.В. Кречмару, А.В. Андрееву, Ю.И. Чернову, В.М. Константинову, А.А. Захарову, помогавшим приобрести опыт биологических исследований и глубже понять многие трудные вопросы эволюционной теории. Хотелось бы также выразить признательность сотрудникам кафедры зоологии Рязанского государственного педагогического университета за внимательное и доброжелательное отношение к научным исследованиям и работе над книгой. Большую помощь в подготовке рукописи к печати оказали О.А. Макарова, В.А. Хохлов, Н.А. Хлебосолова. Выражаю особую благодарность О.А. Хлебосоловой за постоянную помощь и поддержку в работе.

Раздел I

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ



Глава 1. Понятие биологической эволюции

Приступая к изучению теории эволюции, необходимо в первую очередь определить предмет исследования и сформулировать понятие биологической эволюции. Сделать это непросто. Несмотря на то, что ученые уже несколько столетий изучают процессы развития живой природы, до сих пор неясно, что означает термин биологическая эволюция. Согласно наиболее распространенному определению, эволюцией называется процесс исторического развития живой природы. Это определение при всей его правильности нечетко и слишком обще характеризует специфику биологической эволюции.

Существуют попытки дать более развернутую и содержательную характеристику эволюции на основе вычленения самых существенных ее признаков. А.В. Яблоков и А.Г. Юсуфова (1989) определяют биологическую эволюцию как необратимое и, в известной мере, направленное историческое развитие живой природы, сопровождаемое изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом.

В других определениях подчеркивается прогрессивная направленность эволюции. Согласно А.Б. Георгиевскому (1985), органическая эволюция – это исторический процесс адаптивных преобразований живой природы на разных уровнях ее организации – от макромолекулярного до биосферы в целом, характеризующийся необратимостью и общей прогрессивной направленностью.

Некоторые авторы стремятся выделить главный фактор, характеризующий эволюционный процесс. Например, А.С. Северцов (1987), вслед за И.И. Шмальгаузенем, К.М. Завадским и некоторыми другими биологами, рассматривает в качестве важнейшего результата эволюции приспособленность животных и растений и определяет биологическую эволюцию как происходящий при смене поколений организмов процесс приспособления биологических систем к условиям окружающей среды.

Все эти определения понятия «эволюции» так или иначе характеризуют процесс развития органического мира, однако они носят описательный характер, не объясняют смысла и не вскрывают целостного содержания биологической эволюции как особой формы развития материи. Наблюдая процесс индивидуального развития организмов, мы отчетливо понимаем, что происходящие в них рост и развитие клеток тканей и органов

направлены на формирование целостного взрослого организма, который затем включается в жизнь природных сообществ. В отношении же биологической эволюции ясного понимания причин, движущих сил и конечного результата развития органического мира нет. Эволюционные преобразования организмов происходят медленно, и наблюдать этот процесс непосредственно в природе очень трудно. Поэтому приходится судить о существовании эволюции по ее результатам – постепенному усложнению и увеличению разнообразия форм жизни в истории Земли. Эволюция представляется обычно как неопределенно направленный процесс повышения видового разнообразия и общего прогрессивного усложнения живых существ – от первичных одноклеточных организмов до человека.

Появление и развитие эволюционных взглядов в биологии

Представления об изменяемости органической природы имеют давнюю историю. Эволюционные взгляды прослеживаются в системах древних философов Индии, Китая, Месопотамии, Египта, Греции. Наблюдаемая в природе иерархия живых форм приводила к идее «лестницы существ». С тех пор как люди научились классифицировать объекты окружающей среды, они пытались разделить их на простые и сложные, более или менее совершенные, менее эволюционно продвинутые и прогрессивные (Медников, 1975).

Уже в Древней Греции отдельные философы-натуралисты доходили до представления о естественном развитии всех вещей, в том числе и живых организмов, из первичных элементов или стихий. Аристотель (384-322 гг. до н.э.), крупнейший философ и натуралист древности, придерживался некоторых эволюционных представлений и попытался дать научную классификацию организмов. Он обратил внимание на единство планов строения высших животных, на сходство в положении и строении их органов, установил известную градацию в цепи форм от низших ступеней организации к высшим, наиболее сложным формам (Шмальгаузен, 1969).

Аристотелевский принцип последовательного расположения организмов по сложности их строения использовал для построения своей системы швейцарский натуралист Ш. Боннэ (1730-1793). Боннэ дополнил выделенные Аристотелем ступени лестницы существ снизу «тонкими материями» (огонь, воздух, вода, земля), а выше человека поставил ангелов и Бога. В системе Боннэ лестница была неподвижной: каждый вид существовал на своей ступени, отведенной ему Богом, а читался ряд сверху вниз, т.е. от человека к животным (А.С. Северцов, 1987)

Ж.Б. Ламарк (1744-1829), основатель одной из первых эволюционных теорий, усмотрел в нарастающей сложности организмов явление прогрессивной эволюции. Он первым понял, что ряд этот не нисходящий, а восходящий, читаемый от низших форм жизни к высшим, и что лестница существ отражает эволюцию, т.е. процесс развития по пути усложнения организации. По уровню морфофизиологической сложности весь животный мир Ламарк разделил на 6 ступеней, включающих 14 классов, от

одноклеточных организмов до человека. Расположив организмы по степени сложности, он попытался объяснить их прогрессивное изменение своим законом градации.

Построенная Ламарком система животных явилась принципиально новым шагом по сравнению с лестницей существ Боннэ. В ее основу он положил принцип исторического развития организмов. Иерархическая лестница Боннэ, каждая ступень которой отделена от соседней, превратилась у Ламарка в историческую лестницу, ступени которой связаны тесным родством, или генеалогической преемственностью.

Наличие градаций, или нарастающей сложности живых организмов, само по себе еще не служит доказательством эволюции. В природе изначально могли существовать организмы разной степени сложности. Поэтому дальнейшее утверждение эволюционных взглядов в науке было обусловлено развитием исследований в разных областях биологии: сравнительной анатомии и морфологии, эмбриологии, палеонтологии, экологии, биогеографии и др. Сходство в строении и индивидуальном развитии отличающихся по степени сложности организмов свидетельствовали о том, что разные формы организмов могли происходить друг от друга. Кроме того, анализ палеонтологической летописи показал, что биоты, составленные из примитивных представителей, в процессе эволюции сменялись все более прогрессивными формами.

Успехи в изучении живой природы, достигнутые в XVII – XVIII вв., создали предпосылки для формирования представлений об изменемости видов. Эти представления, носившие эволюционное содержание, получили название трансформизма. Развитию эволюционных представлений способствовали исследования Ж. Бюффона (1707-1788), К. Линнея (1707-1778), Ж.Б. Ламарка (1744-1829), Э. Ж. Сент-Илера (1772-1844), Ж. Кувье (1769-1832), К.М. Бэра (1792-1876), Ч. Лайеля (1797-1875) и целого ряда других выдающихся ученых. Многие из них высказывались об изменемости видов и даже пытались выяснять причины этого процесса. Однако их выступления не поколебали существенно концепции постоянства видов и не привлекли должного внимания биологов. Для широкого и окончательного признания эволюционной идеи, кроме фактического доказательства эволюции, требовалось показать, каким способом осуществляется эволюционный процесс, какие действительные причины и механизмы лежат в его основе. Впечатляющую попытку решить эту проблему предпринял английский натуралист Чарлз Дарвин (1809-1882) в своем фундаментальном труде «Происхождение видов путем естественного отбора» (1859). Дарвин создал стройную эволюционную теорию, которая привела к формированию эволюционного мышления в науке, объединила вокруг себя множество различных дисциплин и придала биологии мощный импульс развития.

*Причины, движущие силы и конечная цель эволюции
органического мира*

Развитие современной биологии происходит преимущественно в рамках теории эволюции Дарвина. Благодаря работам современных исследователей эволюционная теория далеко продвинулась в познании причин и механизмов органической эволюции. Однако дарвинизм включает в себя далеко не все аспекты теории эволюции, а лишь одно из направлений эволюционных исследований, связанного с выявлением механизмов образования новых видов и повышения уровня организации животных и растений.

Теория эволюции в целом значительно шире. В ней помимо проблемы видообразования изучаются фундаментальные принципы, лежащие в основании эволюционного процесса – причины, движущие силы и конечная цель эволюции органического мира на Земле. Общая теория эволюции возникла задолго до появления теории Дарвина и развивается параллельно с ней. В современной науке она занимает небольшое место и имеет преимущественно общепhilosophический характер. По мере расширения наших знаний о природе, принципы, сформулированные в общей теории эволюции, находят все большее применение в практических исследованиях и теоретических построениях биологии. Научный интерес к общей теории эволюции в последнее время неуклонно повышается и связан с развитием представлений о мире как органическом целом. Эти представления составляют ядро новой эволюционной теории, на пороге которой стоит биология и вся современная наука (Хлебосолов, 2000).

Существует много разных точек зрения о том, что представляет собой биологическая эволюция как целостный процесс и что лежит в основании этого процесса. Большинство из них можно свести к трем группам гипотез: (1) телеологические гипотезы развития органического мира; (2) эктогенетические и экстрателлурические гипотезы эволюции; (3) гипотезы адаптациогенеза. В чистом виде эти гипотезы встречаются редко, как правило, они носят смешанный характер, и отнести их к той или иной категории можно лишь на основании того, какому фактору в них уделяется главное внимание.

Телеологические гипотезы развития органического мира

Телеологические, или финалистические гипотезы основываются на традиционных представлениях людей о божественном творении мира. Согласно большинству религиозных учений, а также многих древних и более поздних философских систем, мир появляется и развивается благодаря творческой деятельности трансцендентного по отношению к миру Бога-Творца. Идея мира извечно существует у Бога, но Вселенная, Земля и все на ней, включая человека, появляются постепенно и, развиваясь, достигают соответствия идеальному замыслу Бога о мире. В этом заключается смысл эволюции неорганического и органического мира.

В науке этой точки зрения придерживался Ш. Боннэ. Он впервые использовал термин эволюция (e-volvo – разворачивать), перенося представления о прогрессивном эмбриогенезе у отдельных особей на развитие видов. Боннэ представлял себе это разворачивание как выполнение строго детерминированной программы изменений, заложенной в материю Творцом. Эразм Дарвин (1771-1807) также считал, что способность совершенствоваться за счет своей собственной врожденной активности дана организмам Богом. Это есть некое таинственное начало, неизвестное пока науке.

Признание определенной программы прогрессивного развития органического мира присутствует в эволюционных концепциях витализма, психизма, органицизма, ортогенеза.

Ж.Б. Ламарк в теории градаций полагал, что она выражает собой естественный порядок природы, насажденный верховным Творцом всего сущего. В согласии с этим порядком природа, идущая по пути усложнения, имела цель достигнуть такого плана организации, который допускал бы наивысшую степень совершенства. По Ламарку, непосредственная причина прогрессивного развития организмов обусловлена действием жизненной силы, проистекающей из самой организации живых существ. Через организм протекают флюиды – тепловые и электрические – не только поддерживающие, но и усиливающие его упорядоченность (Назаров, 1991).

Одним из последователей Ламарка был немецкий ботаник К. Нэгели. Согласно его точке зрения, совершенство организации, характеризующееся сложностью строения и дифференцированностью функций, обусловлено принципом усовершенствования. Нэгели однозначно связывает изменение организационных признаков с внутренними причинами, заложенными в строении наследственного вещества. В разработанной Нэгели теории наследственности идиоплазма клетки, которая служит субстратом наследственности, обладает очень сложным строением и наделена внутренним стремлением ко все большему усложнению. Прогрессивное развитие состоит, следовательно, в том, что идиоплазма постоянно усложняется под действием внутренних причин. В итоге весь прогресс органического мира не случайный, а упорядоченный, направленный процесс, идущий по определенному плану. Веский аргумент в пользу данного тезиса Нэгели усматривал в предполагаемой аналогии филогенеза с онтогенезом (Назаров, 1991).

Согласно другому представителю неоламаркизма американскому палеонтологу Э. Копу, прогрессивное развитие организмов происходит благодаря имманентной всему живому «силе роста», или батмизму. Коп считал батмизм носителем того же стремления к усложнению организации, каким Ламарк наделял градацию. Размышляя о причинах батмизма, влекущего живое по пути прогресса, Коп пришел к заключению, что таковыми могут быть только психика, сознание, воздействием которых на косную материю обусловлено само возникновение жизни. Вся прогрессивная эволюция животного мира обязана неуклонному развитию сознания,

интеллекта – единственной силе, способной противостоять универсальному процессу деградации и распада.

Французские генетики Л. Кено и Э. Гийено также уделяли важную роль в эволюции органического мира психическим факторам. Оба этих исследователя стояли на позициях финализма и полагали, что крупномасштабная эволюция, связанная со становлением типов организации, управляется неизвестным нематериальным агентом психической природы. Кено предлагает временно назвать это неизвестное начало «антислучайностью». Согласно его представлениям, антислучайность и изобретательность, лежащие в основе финальности, - это нематериальный фактор психической природы, эквивалентный сознанию и разуму. Он и оказывается направляющим (ортогенетическим) агентом крупномасштабной эволюции. Э. Гийено в виталистической трактовке названного фактора пошел еще дальше. Он был склонен считать, что психическое начало (в форме смутного чувства существования, подсознания, элементарного инстинкта или памяти) разлито во всей живой природе вплоть до одноклеточного организма и отдельной клетки многоклеточных организмов. В психической трактовке антислучайности и изобретательности Кено и Гийено следовали виталистической теории целостности организма Г. Дриша и теории творческой эволюции А. Бергсона (Назаров, 1991).

Очень интересна телеологическая концепция эволюции французского палеонтолога А. Горди, который одним из первых дал последовательное эволюционное толкование смене фаун, доказанной Ж. Кувье. В одной из своих обобщающих работ Горди (1896) подробно рассматривает пути реализации прогресса, который, по его мнению, складывается из постепенного усиления, дифференциации и появления новых форм, увеличения размеров тела, развития двигательной активности, чувствительности и умственных способностей. Согласно Горди, вся история животного мира подобна последовательным фазам развития человека на протяжении его краткой жизни. Как бы ни менялся облик ископаемых форм на разных этапах геологической истории, этот мир, как и мир современных организмов, образует «великое единство», и одна из основных задач палеонтологии состоит в том, чтобы выявить черты сходства между ними.

Лейтмотивом эволюционной концепции Горди служит идея постоянной гармонии и определенного плана филогенетического развития, осуществляющих прогресс независимо от факторов внешней среды. «В истории животного мира, - утверждает Горди, - есть план; палеонтология состоит в изучении этого плана». В трактовке «плана» Горди проявляет себя откровенным теистом. Бог выступает в его системе первопричиной сил жизни, разума и эволюции. Бог не только творец органического мира, но и вечный, деятельный агент, продолжающий руководить делами природы (Назаров, 1991).

К финалистическим концепциям развития мира примыкают эволюционные представления отечественных ученых Ю.А. Филипченко (1882-1930), Л.С. Берга (1876-1950), Д.Н. Соболева (1872-1949). Несмотря на

определенные отличия во взглядах, эти исследователи стояли на позициях автогенеза. Основным законом прогрессивной эволюции у них выступает «автономический ортогенез» - имманентное свойство живой природы производить независимо от внешней среды все более и более совершенные формы. Этот закон не зависит ни от отбора, ни от прямого действия среды. Более глубокой его основой является «органический рост» Копа – стремление к большему усложнению организации, к более совершенному образованию формы. Эволюционные концепции Филипченко, Берга и Соболева опираются на учение Ламарка и его последователей и носят телеологический характер.

Гипотезы адапциогенеза

Гипотезы адапциогенеза основываются на эволюционной теории Ч. Дарвина. По мнению их сторонников, эволюционный процесс заключается, прежде всего, в образовании, накоплении и координации новых адаптаций. Именно на основе адапциогенеза происходит прогрессивное развитие органического мира. Живые существа в процессе борьбы за существование становятся все более приспособленными к окружающей среде, усложняются и совершенствуются.

В эволюционной биологии гипотезы адапциогенеза пользуются широкой популярностью. Они позволяют объяснить механизмы увеличения видового разнообразия и повышения уровня организации живых существ. С позиций адапциогенеза эволюцию в самом общем виде можно охарактеризовать как прогрессивное развитие организмов. Но при этом возникает необходимость понять и определить, что такое прогрессивное развитие, или прогресс, что считать более, а что менее прогрессивным, каковы критерии прогрессивного развития?

В биологии существует несколько критериев прогрессивности эволюционного развития организмов.

Сложность организации. Исторически процесс эволюции сопровождается усложнением строения и функции организмов. Поэтому сложность организации можно рассматривать как один из показателей прогрессивного развития. Но оказывается, что это далеко не универсальная закономерность. В процессе эволюции многие организмы или их системы и органы, наоборот, становятся более простыми. Например, челюсть у крокодила устроена сложнее, чем у человека. Цветы магнолии сложнее цветов колокольчика, хотя последние эволюционно более продвинуты.

Еще одна проблема заключается в том, что усложнение организации делает живые системы менее устойчивыми. Змеи и лисицы питаются мышевидными грызунами. Змеи - холоднокровные животные, они обладают невысоким уровнем энергетического обмена, и им требуется меньше пищи по сравнению с лисицами, которые тратят много энергии на поддержание постоянной температуры тела. Кроме того, в зимний период змеи находятся в спячке, а лисицы вынуждены добывать пищу из-под снега. При этом в годы

низкой численности мышевидных грызунов или в многоснежные зимы лисицы часто погибают от голода. Другим примером может служить сосуществование бактерий и человека. Бактерии существуют на Земле миллиарды лет и не собираются вымирать. История человека насчитывает несколько тысяч лет, а он уже поставил свое существование под угрозу от ядерного оружия, загрязнения окружающей среды и т.д.

Кроме того, в результате эволюции у многих организмов происходит упрощение строения. Например, киты, вторично приспособившиеся к обитанию в воде, утратили многие черты, свойственные наземным млекопитающим. Организмы, обитающие в пещерах или под землей, утрачивают органы зрения и слуха. Особенно заметное упрощение организации животных происходит при переходе к паразитическому образу жизни. У таких животных редуцируются многие органы, и они фактически превращаются в мешок с пищеварительной системой и репродуктивными клетками. Все эти факты говорят о том, что сложность организации не является надежным критерием биологического прогресса.

Мера приспособленности. Еще одним критерием прогресса в теории адаптациогенеза служит лучшая приспособленность организмов, обеспечивающая им успех в борьбе за существование. Но и здесь возникает проблема количественной оценки меры приспособленности. Поскольку все живущие в настоящее время организмы не уничтожены отбором и существуют вместе, значит они хорошо приспособлены к условиям окружающей среды и друг к другу и все в равной степени прогрессивны. То есть, туберкулезная палочка в той же мере прогрессивна, что и человек.

Биологический и морфофизиологический прогресс. Попытку разделить несколько расплывчатое понятие прогресс на два понятия – прогресс биологический и морфофизиологический - предпринял А.Н. Северцов (1925) в теории главных направлений эволюционного процесса. Критериями биологического прогресса, по Северцову, служат (1) увеличение численности, (2) расширение ареала, (3) прогрессивная дифференциация – увеличение видового разнообразия и повышение скорости видообразования. Эволюционный смысл выделенных критериев заключается в том, что даже примитивные формы могут считаться прогрессивными, если они представлены широким набором разных видов и других систематических групп, образуют высокую численность и занимают обширный ареал. Под морфофизиологическим прогрессом понимаются крупные изменения в плане строения организмов (ароморфоз), повышающие энергию их жизнедеятельности.

Однако это уточнение вносит мало ясности в понимание сущности эволюционного прогресса. Численность, пространственное распространение и систематическое положение тех или иных организмов обусловлены не их большей прогрессивностью, а структурой экологической ниши и особенностями биоценологических связей. Даже наиболее эволюционно продвинутые виды в зависимости от своего места в природных сообществах могут быть малочисленными, иметь узкий ареал и не образовывать большого

количества дочерних таксонов. И наоборот, примитивные формы могут занимать такую экологическую нишу, которая позволяет им образовывать высокую численность, широко распространяться по Земле и увеличивать систематическое разнообразие. Более сложная морфофизиологическая организация, как мы показали выше, служит сомнительным критерием эволюционного прогресса. Кроме того, наравне с прогрессом в природе существует и такое явление как морфофизиологический регресс. При этом неясно, можно ли морфофизиологический регресс рассматривать как биологический или эволюционный прогресс.

Одна из самых трудных проблем в теории адаптациогенеза обусловлена сосуществованием в природе высших и низших форм жизни. Если бы эволюция шла постоянно под знаком повышения адаптированности, то она должна была идти во всех группах организмов, и низших и высших. Тогда на Земле вряд ли остались бы примитивные формы, а все организмы были бы эволюционно продвинутыми. Обычно присутствие низших форм объясняют тем, что они не нуждаются в эволюции, поскольку находятся в условиях, в которых высокая организация не нужна. Такое объяснение противоречит главному положению теории эволюции Дарвина об относительном характере адаптаций и постоянном повышении приспособленности организмов в результате борьбы за существование даже при неизменных условиях окружающей среды. Совместное существование разных по уровню организации живых существ на Земле свидетельствует о том, что эволюция идет не во всех группах, а лишь в наиболее эволюционно продвинутых. Появляется новая форма и как бы «застывает», затем появляется еще более совершенная форма и тоже останавливается в своем развитии.

Проблема целостности и направленности эволюции. Большинство сторонников теории адаптациогенеза считает эволюцию живых существ ненаправленным процессом постоянного повышения их приспособленности. Однако, по мнению некоторых авторов, эволюция представляет собой целостный и направленный процесс. Например, Дж. Хаксли (1942) в своей теории ограниченного и неограниченного прогресса признавал, что эволюция в целом, несомненно, прогрессивный процесс, но прогресс этот в основном ограниченный, групповой. Переходя от грады к граде, каждая группа организмов (таксон) развивается прогрессивно, но, в конце концов, приходит к стасигенезу или вымиранию. Лишь одно направление эволюции, которое привело к возникновению человека, представляет собой путь неограниченного прогресса, поскольку обуславливает выход на совершенно новый уровень эволюции – социальный (А.С. Северцов, 1987). Эта теория повторяет в общих чертах теорию цефализации, предложенную американским натуралистом Джеймсом-Дуайтом Дана еще в 1855 году. Согласно этой теории развитие природы направлено на усложнение нервной системы организмов и завершается появлением человека. Дана заметил, что с ходом геологического времени на нашей планете у некоторых ее обитателей появляется все более и более совершенный центральный нервный аппарат –

мозг. Процесс этот, названный им энцефализмом, никогда не идет вспять и выражается полярным вектором времени в сторону усовершенствования центральной нервной системы и мозга.

До наших дней сохранил силу критерий прогресса, предложенный великим эмбриологом Карлом фон Бэром: дифференциация частей организма и специализация их для разных функций. Низшие ракообразные имеют простейшие листовидные конечности, выполняющие все функции одинаково хорошо (или одинаково плохо). У высших ракообразных, например, у речного рака, одни конечности приспособлены для осязания, другие - для захвата пищи и обороны, третьи - для пережевывания, четвертые - для хождения, пятые - для спаривания, шестые - для плавания. Человеческое общество в своем развитии также проходило подобные стадии - от примитивного натурального хозяйства, где каждый обеспечивал себя всем необходимым, до современного высокоразвитого хозяйства, с разделением труда и появлением множества профессий. Из этой аналогии ясно, что одной дифференциации мало. Параллельно ей должна идти интеграция. Чем более специализированы части организма, тем точнее они должны быть согласованы друг с другом. Подобно тому, как современное высокоразвитое общество не может существовать без сложных, порой дублирующих друг друга каналов информации, так и высокоразвитый организм нуждается в весьма сложных системах регуляции: внутриклеточной и межклеточной, межтканевой, гормональной и нервной. Дифференциация и интеграция - это две стороны одной медали, знаменующей прогресс (Медников, 1975). Данный критерий прогресса предполагает не только повышение сложности организации, но и создание из отдельных простых элементов интегрированных биологических систем организменного и надорганизменного уровней.

Эктогенетические и экстрателлурические гипотезы эволюции

В разнообразных эктогенетических концепциях эволюции утверждается, что все основные революционные события в эволюции жизни, вплоть до смен фаун и флор, вызывались геологическими переворотами, крупными изменениями физико-географических условий или космическими причинами. Обе категории явлений хронологически сопряжены и, коль скоро изменение условий на поверхности Земли подчинены определенному ритму, преобразования биоты также носят периодический (циклический) характер.

Отличительной чертой всех эктогенетических гипотез сопряженной эволюции служит представление о том, что в истории Земли длительные периоды, в течение которых изменения земной коры и физических условий на поверхности земного шара происходили медленно и постепенно, чередовались с краткими периодами резких геологических преобразований. В эти краткие периоды только и должно было происходить формирование новых типов организации и сопутствующего вымирания прежних групп.

Известными сторонниками идеи сопряженной эволюции были авторитетные зарубежные и отечественные ученые В.П. Амалицкий, У. Мэттью, П.П. Сушкин, Б.Л. Личков и другие.

Некоторые сторонники эктогенетической гипотезы для объяснения смены фаун привлекают факторы внеземного происхождения. В современной теории эволюции широкое распространение получили «космические» гипотезы О. Шиндевольфа, В.И. Красовского и И.С. Шкловского, объяснявшие резкие эволюционные изменения организмов космическими катастрофами, например, повышением уровня солнечной радиации. Большой популярностью пользуется также астероидная теория, согласно которой глобальные преобразования животного и растительного мира происходили в результате столкновения Земли с крупным космическим объектом – астероидом или кометой. При этом сокращение количества солнечной радиации, достигавшей поверхности Земли, вызванное запылением атмосферы при взрыве астероида, должно было на несколько лет полностью приостановить фотосинтез, понизить температуру воздуха, и, следовательно, повлечь массовое вымирание животных. В настоящее время получают распространение гипотезы, в которых рассматривается совместное влияние космических и земных факторов на эволюцию органического мира (Назаров, 1991).

В качестве примера эктогенетических гипотез рассмотрим получившую широкую известность в нашей стране концепцию палеобиолога В.А. Красилова. Этот автор считает основной причиной этапности макроэволюции «климатические циклы», приуроченные к глобальным фазам орогенеза, или прогрессивной эволюции. Он подошел к проблеме движущих сил макроэволюции с широких системно-биологических позиций. В его представлении, судьбы таксонов любого ранга определяются преимущественно биоценотическими отношениями, состоянием экологических сообществ, которые в свою очередь детерминируются изменениями в равновесии системы «климат – биоценоз». Поэтому Красилов с полным правом рассматривает переломные моменты в истории органического мира как сингенетические (филогенетические) революции.

Сущность концепции Красилова состоит в следующем. Продолжительные периоды гомеостатического (устойчивого) состояния экосистем (они длятся около 100 млн. лет) сменяются относительно краткими периодами, когда вследствие периодических изменений климата экологически закрытые биоценозы превращаются в открытые. При этом снижается давление отбора и изменяется общая направленность развития ценотических популяций, а именно тенденция к сужению экологических ниш, специализации и утрате части адаптивного комплекса сменяется на противоположную – к экологической экспансии и приобретению новых адаптаций. При похолодании биоценозы оказываются перенасыщенными, а при потеплении - недонасыщенными. В первом случае на основе усиления *r*-отбора и элиминации «избыточных» видов происходили упрощение структуры биоценозов и снижение шансов таксонов на перестройки

мегаэволюционного плана. Во втором случае за счет усиления *K*-отбора, дробления экологических ниш, адаптивной радиации шло усложнение биоценозов и становление новых типов организации (Красилов, 1973, 1977, цит. по Назаров, 1991).

В эктогенетических гипотезах эволюции полностью отсутствуют представления о телеологическом характере эволюции. С другой стороны, идея сопряженности тектонических фаз и эволюционных преобразований крупного масштаба в целом чужда системе взглядов как Ч. Лайеля, так и Ч. Дарвина, выдвинувших и всесторонне обосновавших представление о плавности и медленности геологических и биологических преобразований на основе обычных причин, действующих и поныне (принцип актуализма).

Понятие биологической эволюции с позиций разных эволюционных гипотез

Телеологические концепции эволюции основываются на религиозно-философских взглядах и в целом дают логически наиболее непротиворечивое и глубокое объяснение закономерностей эволюции органического мира. В них основное внимание уделяется анализу причин, движущих сил, конечной цели эволюционного процесса. Главная интуиция сторонников телеологических концепций состоит том, что эволюция высших форм организмов из низших форм не может происходить сама по себе без вмешательства высшей, разумной силы, или Бога. Принципиальные трудности в понимании замысла Бога о развитии мира и проверке научными методами существования божественного плана развития природы приводило к отрицанию идеи конечной цели эволюции органического мира, и долгое время телеологические концепции эволюции рассматривались как ненаучные.

Развитие биологии и науки в целом приводит к постепенному восстановлению идеи телеологии и пониманию того, что эволюция органического мира происходит не случайно, а по определенной программе, заложенной в каком-то неведомом нам генетическом коде Вселенной или же в творческой идее ее Создателя. Как раз в живых организмах на каждом шагу развитие определяется не тем, что предшествует данному состоянию организма, а той «задачей», которая «вложена» в данный организм. Многочисленные факты, полученные в наши дни, позволяют все более уверенно говорить о направленном характере биологической эволюции.

Исходя из телеологического подхода, понятие эволюции в наиболее общем виде можно определить как творческий процесс создания и развития мира, конечная цель которого определяется неведомым нам пока Божественным замыслом. Это определение эволюции не имеет в настоящее время надежных фактических оснований в науке, но может служить теоретическим фундаментом для создания новой эволюционной теории, на пороге которой стоит биология и вся современная наука. До сих пор в науке идея Божественного творения мира отвергалась, но здравый смысл, логика и

результаты современных научных исследований вынуждают все большее число ученых принимать эту точку зрения.

Гипотезы адаптациогенеза, в отличие от телеологических концепций, оставляют в стороне вопрос о первопричинах эволюции и уделяют главное внимание анализу конкретных механизмов эволюционного процесса. Они основываются преимущественно на эволюционной теории Ч. Дарвина и исследуют роль биотических и абиотических отношений организмов в появлении и развитии эволюционно значимых признаков, ведущих к появлению новых видов. Согласно теории Дарвина, главную роль в процессе видообразования играют биотические отношения организмов, обусловленные перенаселением, борьбой за существование, специализацией и расхождением в разные экологические ниши. То есть именно характер взаимоотношений организмов определяет возможность самой эволюции и действие ее механизмов при стабильных условиях среды. Гипотезы адаптациогенеза составляют основное содержание современной эволюционной биологии и играют главную роль в развитии эволюционной теории.

Эктогенетические и экстрателлурические гипотезы эволюции, так же как и гипотезы адаптациогенеза, не касаются глубоких религиозно-философских аспектов эволюции и направлены на изучение роли абиотических факторов в эволюционном преобразовании организмов. Несмотря на то, что главную роль в эволюции играют биотические отношения, абиотические факторы также оказывают существенное влияние на процесс эволюционного преобразования организмов. Число видов и уровень организации живых существ во многом определяется разнообразием условий существования на Земле. В этом отношении эктогенетическим и экстрателлурическим гипотезам эволюции принадлежит важная роль в решении многих принципиальных проблем эволюционной теории.

Адаптационные, экстрателлурические и эктогенетические теории эволюции ограничиваются изучением ближайших причин и конкретных механизмов эволюции организмов и не позволяют понять, что представляет собой эволюция мира как целостный, целенаправленный и целесообразный процесс. В рамках только этих исследований мы в настоящее время не можем выявить объективной сущности понятия эволюции.

* * *

Анализ различных точек зрения о причинах, движущих силах, конечной цели, конкретных механизмах эволюции позволяет более точно сформулировать и уяснить себе понятие биологической эволюции. Рассмотренные выше гипотезы развития органического мира по своей сущности не являются антагонистическими, они не противоречат друг другу, а лишь концентрируют внимание на разных аспектах биологической эволюции. Телеологические теории эволюции дают хорошее теоретическое объяснение понятия эволюции, но без достаточных фактических оснований.

Современные научные теории, наоборот, направлены на изучение объективных закономерностей эволюционного процесса, но не вскрывают его фундаментальной сущности. Как показывает анализ тенденций в развитии эволюционной биологии, путь к познанию объективной сущности эволюционного процесса состоит в углублении и расширении эволюционных научных исследований с учетом религиозно-философских взглядов на эволюцию мира. Именно через изучение конкретных механизмов эволюционного процесса можно подойти к более глубокому пониманию первопричин, движущих сил и конечной цели эволюции мира.

Глава 2. Становление и логическое содержание эволюционной теории Ч.Дарвина

Теория эволюции Ч. Дарвина занимает особенное положение в биологии. По своему значению в развитии биологии и науки в целом она стоит выше многих прошлых и настоящих эволюционных построений. Мы уже говорили о том, что теория Дарвина не является всеобъемлющей эволюционной теорией и решает лишь часть проблем теории эволюции. Тем не менее эволюционные построения Дарвина, безусловно, относятся к выдающимся достижениям человеческого ума и занимают ведущее место в теоретической биологии прошлого и настоящего времени. В знаменитом труде Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора» (1859) была разработана стройная и всеобъемлющая концепция образования видов, положено начало строгому научному подходу к изучению проблемы вида и видообразования.

Дарвин хорошо понимал, что проблема эволюции природы имеет глубокие религиозные и философские корни. Он был убежден в божественном творении природы, но считал необходимым для развития человеческого знания проводить глубокий научный анализ проблем эволюции. По его мнению, только через понимание конкретных причин и механизмов эволюционных преобразований организмов можно перейти к решению более фундаментальных проблем эволюции природы и мира. Поэтому Дарвин сознательно разграничил научные и религиозно-философские аспекты развития мира и предпринял грандиозную попытку создания чисто научной теории органической эволюции.

Дарвин предложил стройную теорию появления и развития новых видов и тем самым утвердил в биологии эволюционный подход. В результате не только в биологии, но и в науке в целом сформировалось эволюционное мышление. Эволюционная теория стала осью или синтетическим центром развития биологии и других научных дисциплин. В этом состоит ее безусловное значение для развития науки.

С момента своего появления и до настоящего времени теория Дарвина вызывает много споров и разногласий. В отношении ее существуют самые разные взгляды - от широкого признания до полного отрицания. Особенно много критических замечаний в ее адрес поступает в последнее время в связи с тем, что современная эволюционная теория, основывающаяся на идеях Дарвина, не может решить целый ряд вопросов, имеющих принципиальное значение для понимания механизмов развития природы. В частности, до сих пор не решена стоявшая в центре внимания со времен Дарвина проблема качественного своеобразия вида и качественных особенностей процесса видообразования.

Тем не менее, развитие эволюционной теории неуклонно подтверждает верность основных положений дарвинизма. Становится очевидным, что трудности, с которыми сталкивается теория эволюции, обусловлены не ошибочными взглядами Дарвина, а недостаточной изученностью механизмов эволюционных преобразований организмов в современной биологии. Результаты эволюционных исследований, а также исторический анализ становления оригинальной теории Дарвина раскрывают глубокую логику, точность и гениальность его теоретических построений. В свете современных данных теория Дарвина представляет собой гигантский эволюционный синтез, который существенно опередил уровень научных знаний своего времени. Не превзойден он и по сей день. Поэтому учение Дарвина следует рассматривать не как некую устаревшую систему взглядов, а как современную и актуальную концепцию, внимательное изучение которой помогает лучше понять закономерности эволюции организмов и выбрать правильные пути дальнейшего исследования.

Оригинальность эволюционной теории Ч. Дарвина

Вопрос о степени оригинальности учения Дарвина всегда вызывает много споров. Дарвину не принадлежит идея эволюции органического мира. Как мы отмечали выше, во времена Дарвина эволюционные взгляды были широко распространены в религии, философии и науке. Представления об изменяемости видов также были хорошо известны предшественникам и современникам Дарвина. Эволюционная теория Ж.Б. Ламарка содержала не только идею, но и подробный анализ некоторых механизмов эволюционного преобразования живых организмов.

Почему же эволюционное мышление получило широкое распространение в науке именно после появления теории Дарвина? Уникальность эволюционных взглядов Дарвина состоит в том, что он создал

стройную теорию появления и развития новых видов, состоящую из целого ряда логически взаимосвязанных эволюционных положений. Все эти положения сами по себе оригинальны, а их органический синтез стал тем более оригинальным. Это привело к созданию теории, принципиально отличающейся от всех предыдущих эволюционных учений.

Теория Дарвина объясняла причины, условия и механизмы эволюции организмов. Она давала возможность приступить к конкретным научным исследованиям в области эволюционной биологии. Многообразие и сложная взаимосвязь эволюционных факторов в теории Дарвина содержали в себе широкие потенциальные возможности для развития традиционных и возникновения новых биологических дисциплин, направленных на изучение закономерностей эволюции организмов – морфологии, палеонтологии, экологии, биогеографии, генетики и т.д. Все это позволило теории Дарвина занять центральное место в биологии и предопределило ее ведущую роль в развитии биологической науки в последующие годы. Оригинальность и уникальность эволюционной теории Дарвина особенно хорошо видна при анализе становления эволюционных взглядов Дарвина.

Становление эволюционных взглядов Ч. Дарвина

Вопрос о путях становления эволюционной теории Дарвина крайне сложен. Эволюционная теория является иерархической конструкцией и состоит из трех уровней исследования: изучения адаптации, видообразования и филогении. Стремление найти непротиворечивое объяснение причин и механизмов эволюции на каждом из этих уровней, обнаружить принцип их единства направляло весь творческий поиск Дарвина. Это требовало обобщения огромного массива фактов из самых различных разделов естественной истории. Создание единой теории растянулось на многие годы и представляло собой длительный период внутреннего диалога, в ходе которого исследователь принимал и фальсифицировал последовательную цепь доказательств.

По своей сути теория происхождения видов Дарвина является экологической. В ней главное внимание уделяется анализу взаимоотношений организмов друг с другом и окружающей средой, в результате которых происходят постепенные эволюционные преобразования признаков организмов, приводящие к появлению новых видов и надвидовых таксонов. Логически теория Дарвина состоит из двух тесно связанных фундаментальных частей – теории естественного отбора и принципа дивергенции. При этом принцип дивергенции рассматривается как принцип унификации, с помощью которого можно дать единое объяснение всех уровней и этапов эволюционного процесса. В письме к Дж. Гукеру от 8 июня он писал: «Принцип дивергенции вместе с естественным отбором составляют краеугольные идеи моей книги».

Рассмотрим основные этапы становления эволюционной теории Дарвина. Основанием нашего анализа послужило глубокое научно-

историческое исследование развития эволюционных взглядов Дарвина, проведенное Я.М. Галлом в книге «Становление эволюционной теории Чарлза Дарвина» (1993).

Теория естественного отбора

Логическая цепь размышлений, которая привела к созданию теории естественного отбора, началась с проблемы адаптации. Во времена Дарвина преобладала точка зрения, что в природе существует полная гармония, число мест в экологии природы постоянно, все виды животных и растений совершенно приспособлены к обитанию в характерных для них условиях, и, соответственно, существуют строгие пределы многообразия жизни на Земле.

Во время кругосветного плавания на корабле «Бигль» Дарвин познакомился с палеонтологическими данными о вымерших крупных млекопитающих и птицах Южной Америки, а также с многообразием вьюрков и дроздов пересмешников на Галапагосских островах. Появление новых и вымирание старых видов противоречило взглядам о существовании гармонии природы. Для решения этой проблемы Дарвин обратился к вопросу о месте видов в экологии природы, или, говоря современным языком, к вопросу об экологической нише организмов. Дарвин попытался создать свою концепцию гармонии природы, в которой появление новых видов и вымирание должно было стать неизбежной частью процесса эволюции. Увязав эти два процесса вместе, он предположил, что небольшие изменения в строении могут привести к сохранению одного вида и вымиранию другого в результате борьбы за существование. Таким путем будет поддерживаться баланс природы.

При этом однако встал вопрос о совершенной природе адаптаций. Из концепции Дарвина следовало, что новые виды должны обладать большей приспособленностью по сравнению с вымершими формами. В соответствии с представлениями о существовании гармонии в природе адаптивные изменения организмов могут происходить лишь в результате изменения условий их существования. Но, как показывали факты, вымирание многих видов организмов и замена их более совершенными формами часто происходила без изменения климата или других факторов среды обитания. Из этого следовало, что уровень адаптивности организмов определяется не столько приспособлениями к окружающей среде, сколько их способностью выжить в борьбе за существование с другими организмами. Вид абсолютно приспособлен лишь в том смысле, что он способен в данное время и в данном местообитании выдержать борьбу за существование с другими обитателями данной страны. В случае же инвазии местный хорошо адаптированный вид может быть вытеснен более мощным пришельцем.

Эти взгляды вели к пониманию того, что приспособленность организмов относительна, число мест в экологии природы непостоянно и при усовершенствовании организмов, увеличении их сложности и разнообразия число мест в экологии природы и, соответственно, число видов

может увеличиваться. Эволюция происходит постоянно даже при одних и тех же условиях среды, так как появление новых признаков приводит или к вытеснению примитивных форм более совершенными формами или к созданию новых мест в экологии природы и увеличению видового разнообразия организмов.

Понятие относительной адаптации не только высвободило эволюционный процесс из-под контроля абиотических факторов среды, но привело к представлениям о безграничности эволюции. По Дарвину, появление новых адаптаций происходит в результате разделения труда в группах и всегда ведет к росту многообразия жизни. Если путем разделения труда можно бесконечно совершенствовать адаптации, то не должно существовать пределов многообразия жизни на Земле. Возникновение новых видов не требует обязательного вымирания старых. Разделение труда будет создавать новые «места» или, как теперь говорят, ниши, в сообществах и экосистемах. Если адаптации не абсолютно совершенны, то их всегда можно улучшить и число видов на Земле не является строго фиксированным. Поэтому не существует пределов совершенствования адаптации видов к динамической биотической среде, причем без всяких геологических изменений. При решении проблемы адаптации Дарвин сформулировал важнейшее положение о том, что эволюция есть адаптивный процесс. Так были разрушены старые концепции совершенной адаптации, баланса и гармонии природы и заложены предпосылки к созданию новой эволюционно динамической концепции природы.

Анализ проблемы адаптации вызвал цепь других вопросов, на которые требовалось искать ответы. Каким образом происходит процесс совершенствования, и способна ли сама природа без внешней «интервенции» решать столь сложные задачи? В поисках ответа на эти вопросы творческий ум Дарвина проделал огромную синтетическую работу и привел к созданию теории естественного отбора, составившего важную часть его будущей эволюционной теории.

Естественный отбор. Идея естественного отбора возникла у Дарвина, видимо, по аналогии с искусственным отбором, который проводят селекционеры при выведении новых сортов растений и пород животных. Дарвину было хорошо известно, что селекционеры с помощью искусственного отбора могут существенно изменять признаки домашних животных и растений в нужном для них направлении. Искусственный отбор состоит из двух последовательных действий: выбраковки ненужных вариантов и подбора родительских пар с нужными признаками. Но переносить автоматически принцип искусственного отбора в природу нельзя. Природа не обладает человеческим разумом, поэтому необходимо было найти механизмы, с помощью которых природа без помощи разума отбирает полезные для организмов признаки и создает новые формы и виды.

Перенаселение и борьба за существование. Естественный отбор нельзя рассматривать отдельно от других факторов и механизмов эволюции, которые в теории Дарвина представляют собой единый процесс

эволюционного преобразования организмов – перенаселение, борьба за существование, изменчивость и наследственность, роль поведенческих адаптаций и т.д.

Дарвин предположил, что естественный отбор возникает в результате перенаселения и борьбы за существование. Историки науки приходят к единодушному мнению, что важную роль в возникновении идеи естественного отбора оказали взгляды английского экономиста Т. Мальтуса об экспоненциальном росте численности населения людей при отсутствии лимитирующих факторов. Перенеся этот принцип на популяции животных и растений, Дарвин пришел к выводу о существовании явления перенаселения организмов в природе. Тенденция организмов к размножению в геометрической прогрессии приводит к тому, что они быстро достигают численности, при которой возникает недостаток ресурсов. При этом между ними возникает борьба за существование и конкуренция за ограниченные ресурсы. Таким образом, из идеи сверхплодовитости организмов и ограниченности ресурсов, способных поддержать геометрический рост населения вида, Дарвин логически вывел борьбу за существование в качестве универсального явления природы. По Дарвину, перенаселение и борьба за существование должны вести к дифференцированному выживанию и, соответственно, к отсортированию и адаптивному изменению надлежащей структуры.

Индивидуальная изменчивость. Для того чтобы мог идти процесс отбора и закрепления новых признаков, необходимо, чтобы в популяции существовал определенный запас изменчивости. Дарвин собрал убедительные данные о существовании индивидуальной наследственной изменчивости признаков у домашних и диких животных и растений. Эти индивидуальные различия крайне важны, так как они доставляют материал естественному отбору, который накапливает их подобно тому, как человек накапливает индивидуальные различия у своих домашних животных и культурных растений в удобном для себя направлении. По мнению Дарвина, индивидуальные различия служат материалом для эволюционных изменений любого ранга; накопление естественным отбором слабых различий могло вести к потенциально неограниченным эволюционным изменениям. Дарвин сумел соединить факт изменчивости с представлениями об экспоненциальном росте численности популяций и принципом конкуренции за ограниченные ресурсы. Эта логическая связь и послужила основанием для появления теории естественного отбора, составляющей одну из важнейших оригинальных сторон эволюционной теории Дарвина.

Логическая структура теории естественного отбора. Теория естественного отбора состоит из трех логических выводов, основанных на пяти фактах, частично заимствованных из популяционной экологии и отчасти из явлений изменчивости и наследственности.

1. Виды обладают высокой потенциальной плодовитостью, и их популяционные размеры могли бы расти по экспоненте, если бы все особи, которые рождаются, успешно размножались.

2. За исключением небольших ежегодных флюктуаций и случайных больших флюктуаций, популяции обычно являются стабильными в своей численности.

3. Природные ресурсы лимитированы. В стабильной среде они остаются относительно постоянными.

1-ый вывод. Так как больше особей производится, чем может быть поддержано доступными ресурсами, но популяционный размер остается стабильным, то это означает, что здесь должна быть борьба за существование среди особей популяции. В результате выживает только часть особей среди потомства каждого поколения.

Эти факты вытекают из популяционной экологии и при комбинировании их с определенными генетическими факторами ведут к важным заключениям.

4. Нет двух индивидов (особей), которые были бы полностью идентичными. Каждая популяция содержит большой запас разнообразной изменчивости.

5. Большинство этих вариаций являются наследственными.

2-й вывод. Выживание в борьбе за существование не является случайным, но частично зависит от наследственной конституции выживших особей. Это неравное выживание составляет процесс естественного отбора.

3-й вывод. В каждом поколении этот процесс естественного отбора будет вести к непрерывному градуальному изменению популяций, т.е. к эволюции и созданию новых видов.

Принцип дивергенции

В заслугу Дарвину чаще всего ставится открытие законов наследственной изменчивости и естественного отбора. Реже упоминают борьбу за существование. И совсем редко говорят о принципе дивергенции и роли биотических отношений, прежде всего конкуренции, в образовании видов. Между тем, именно последние положения в наибольшей степени раскрывают экологический подход Дарвина к проблеме происхождения видов и служат основой для изучения движущих сил отбора, направленности эволюции, закономерностей возникновения высших таксонов и целого ряда других проблем эволюционной теории.

Теория естественного отбора сама по себе не может объяснить механизмов направленного изменения признаков организмов. Индивидуальная изменчивость носит ненаправленный характер. Естественный отбор без направляющего действия других эволюционных факторов также не может приводить к накоплению определенных признаков. Поэтому должен существовать механизм, с помощью которого эволюционные преобразования направляются в ту или иную сторону и постепенно приводят к расхождению признаков и видовой дифференциации организмов. В качестве такого механизма Дарвин предложил принцип дивергенции. По мнению Дарвина, многообразие видов в природе объясняется многообразием мест в экономике природы. Кроме того, конкуренция за ограниченные ресурсы и естественный отбор могут бесконечно совершенствовать адаптации, вести к «разделению труда» в

группах и экологической специализации видов, созданию новых мест в экономии природы и увеличению числа видов в природе.

Существующий в природе большой запас внутривидовой изменчивости позволяет виду адаптироваться к различным условиям окружающей среды. Адаптация и «разделение труда» (специализация) подразделяют вид на варианты, которые являются зарождающимися видами. Чем больше вариант будет уклоняться от родительского вида, тем больше шансов на его сохранение, так как откроется больше возможностей для создания своего места в экономии природы. Разделение труда ведет к тому, что на территории может ужиться тем больше видов, чем более они различаются по потребностям и привычкам. Такой ход мысли используется для объяснения того, почему нарастают различия между видами одного рода, предки которых существовали как варианты. Естественный отбор, объясняющий совершенствование адаптаций, одновременно способен объяснить возникновение видов из вариантов и происхождение надвидовых таксонов. Различия между видами и крупными таксонами определяются степенью дивергенции признаков. Отсюда следует вывод о единстве механизмов в происхождении таксонов любого ранга. Тем самым Дарвин обосновывал дивергенцию как универсальную закономерность эволюции, оказывающую влияние на направленность в действии естественного отбора и объясняющую одновременно природу адаптации, многообразия и происхождения видов и таксонов разного иерархического уровня.

Принцип дивергенции был выведен Дарвином из *принципа многообразия*. Согласно этому принципу, наибольшее многообразие жизни достигается при большом разнообразии в строении организмов. Дарвин видел преимущество многообразия форм, населяющих одну территорию, в том, что увеличивается продуктивность сообщества. Дарвин показал, как само разделение труда объясняется борьбой за существование и естественным отбором.

С помощью принципов дивергенции и многообразия Дарвину удалось объяснить, почему виды со временем дивергируют и каким образом закономерности дивергенции направляют действие естественного отбора. Новые виды образуются потому, что живые существа в результате конкуренции за ограниченные ресурсы под действием естественного отбора специализируются, приобретают новые признаки, отличающие их от других организмов, и занимают новые места в экономии природы. Тем самым происходит дивергенция и увеличение суммы жизни на Земле. Если при искусственном отборе направленное изменение признаков определяется потребностями человека и направляется им, то в природе направление естественного отбора задается стремлением организмов под действием конкуренции специализироваться и разойтись в разные экологические ниши.

Роль поведения в экологической сегрегации и дивергенции. Принцип дивергенции был бы не полным, если бы Дарвин не поставил вопрос о механизмах экологической специализации и дивергенции. Расхождение признаков происходит за счет того, что организмы специализируются и

занимают разные экологические ниши. Но как в реальности это происходит? В решении этого вопроса Дарвин обратился к Ж.Б. Ламарку и заимствовал его принцип упражнения и не упражнения органов. Дарвин вслед за Ламарком предположил, что длительное упражнение привычек и поведенческих инстинктов вызывает изменение в строении организмов, но не прямо, а через естественный отбор.

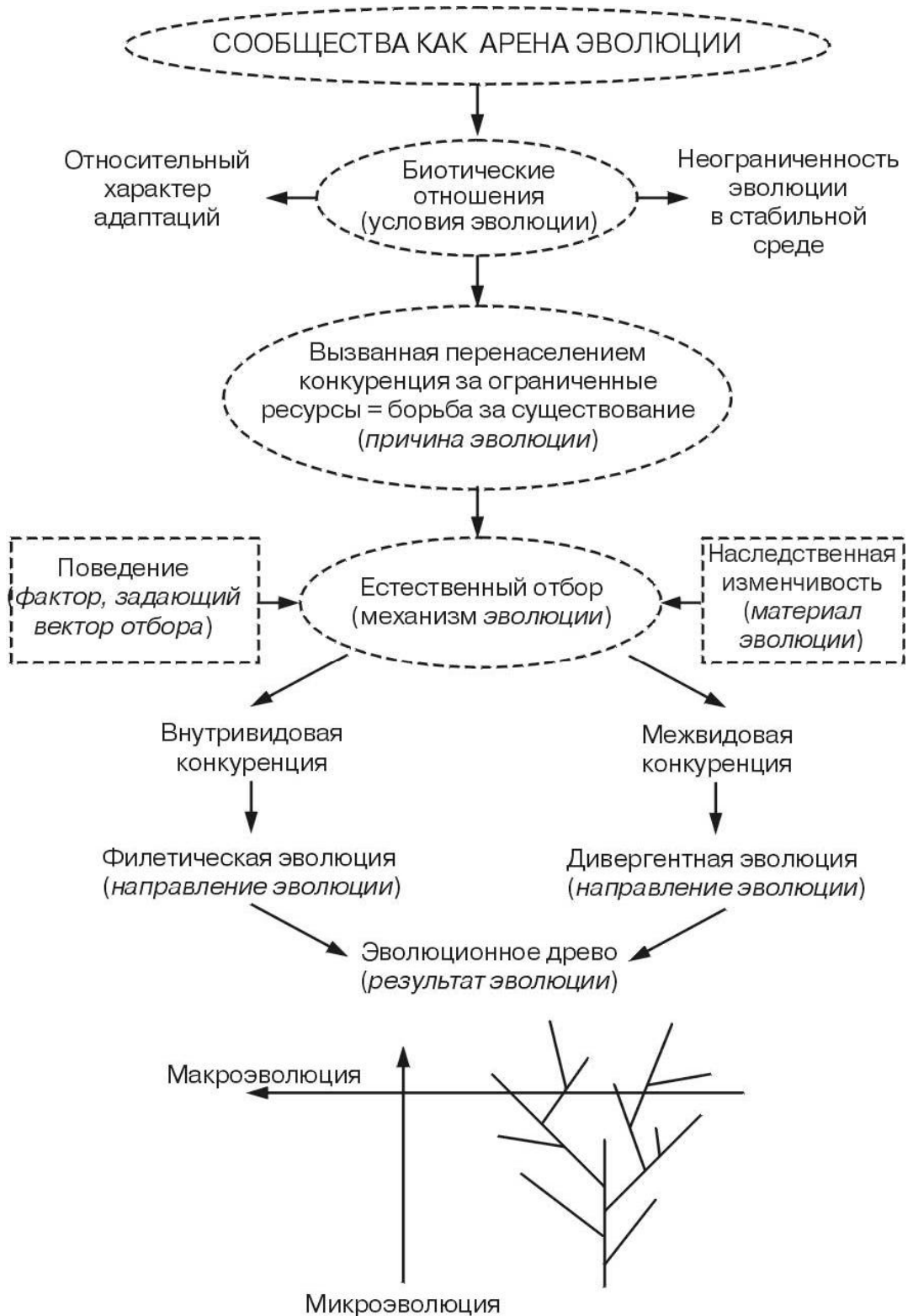
Постулируя важную роль поведения в эволюции, Дарвин стремился показать, что, во-первых, новые разновидности могут возникать, если привычка предотвратит «заболачивающие» эффекты при скрещивании. Во-вторых, изменения в привычках или инстинктах, позволяющие организмам лучше приспособиться к новым условиям существования, будут способствовать их выживанию в борьбе за существование. Те из их потомков, которые унаследуют эти изменения, будут иметь больше шансов выжить и занять новые места в эконии природы.

Таким образом, Дарвин рассматривал поведение как связующее звено между положением вида в эконии природы и его структурными признаками. Устойчивое изменение поведения в новых условиях существования обуславливает «разделение труда» и направляет действие естественного отбора на формирование тех адаптивных признаков, которые способствуют занятию новой экологической ниши и образованию нового вида.

Источники формирования принципа дивергенции. Принципы дивергенции и многообразия возникли из многих источников. Дарвин читал труды многих политэкономов, социологов и философов. Определенное влияние на Дарвина оказали труды Ю. Либиха. В книге, посвященной влиянию химии на физиологию и агрономию, Либих обсуждал проблемы роста многообразия в сельскохозяйственном производстве и его влияние на рост численности людей. Дарвин обратил особое внимание на следующие слова Либиха: «Наука учит нас простейшим приемам получения наибольшего эффекта с наименьшей затратой сил». Но более прямое влияние на Дарвина оказал А. Мильн-Эдвардс, благодаря которому он воспринял доктрину А. Смита о разделении труда и концепцию самого Мильн-Эдвардса о физиологическом разделении труда в эконии природы. Важную роль в создании принципа дивергенции играл и глубокий анализ Дарвином собственно биологических данных. Изучение видообразования у растений, исследования по систематике и географическому распространению усонгих раков, интерес к проблемам эмбриологии, обсуждение фундаментальных вопросов классификации и систематики позволили Дарвину сформулировать принцип дивергенции в качестве широкого унифицирующего принципа. Принцип дивергенции как сложное обобщение не только характеризует Дарвина как блестящего философствующего теоретика, но и как опытного и широкого натуралиста. Можно утверждать, что развитие принципа дивергенции венчало работу Дарвина по созданию теории происхождения видов.

Логическое содержание эволюционной теории Ч. Дарвина

Рассмотрим логическую структуру теории эволюции Дарвина, изложенную в его основном труде «Происхождение видов путем естественного отбора» (рис. 1).



Анализ истории становления эволюционных взглядов Ч. Дарвина показывает, что он смог создать столь целостную, связную, логически безупречную теорию благодаря широкому использованию экологического,

прежде всего синэкологического, подхода. В его основе лежат представления о том, что эволюция происходит преимущественно в результате биотических отношений живых существ в природных сообществах. Именно сообщества, или экосистемы, служат ареной эволюции. Взаимоотношения организмов в сообществах являются необходимым условием и наиболее общей причиной эволюционного процесса.

Синэкологический подход к анализу условий и причин эволюционного процесса, подчеркивающий важность биотических отношений в эволюции, привел к принципиально новому объяснению природы адаптаций. Дарвин отказался от идеи абсолютной приспособленности видов к среде и пришел к выводу об относительном характере адаптаций. Поскольку совершенствование адаптаций происходит в результате взаимодействия организмов в сообществах, эволюция может протекать даже при стабильных внешних условиях. Таким образом, относительность адаптации приводит к пониманию безграничности эволюции.

В результате биотических отношений организмов в сообществе начинает действовать целый ряд эволюционных механизмов, которые способствуют возникновению и развитию эволюционных изменений признаков и постепенно приводят к появлению нового вида. Организмы обладают высокой потенциальной плодовитостью, и их численность могла бы расти по экспоненте, если бы все особи выживали и успешно размножались. Рост численности популяций сдерживается наличием доступных ресурсов. Конкуренция за ограниченные ресурсы приводит к борьбе за существование и дифференцированному выживанию особей в результате естественного отбора. Материалом для отбора служит большой запас изменчивости в природных популяциях организмов.

При анализе механизмов перенаселения, борьбы за существование и индивидуальной изменчивости Дарвин широко использовал эколого-популяционный и генетико-популяционный подходы. В учении о естественном отборе оба этих подхода объединяются вместе.

Борьба за существование и естественный отбор приводят к экологической специализации и расхождению признаков, позволяющих повысить эффективность использования ресурсов и занять большее число мест в «экономии природы». Поведение служит одним из главных факторов, задающих вектор отбора. Устойчивое изменение поведения на протяжении многих поколений способствует постепенному формированию с помощью естественного отбора адаптивных структур, позволяющих эффективнее использовать ресурсы и занимать новые места в «экономии природы».

Экологическая специализация и дивергенция, возникающие в результате борьбы за существование и естественного отбора, ведут к образованию новых видов и надвидовых таксонов. Внутривидовая конкуренция способствует совершенствованию вида в пределах своей экологической ниши и служит главным движущим фактором филетической эволюции. Межвидовая конкуренция, наоборот, способствует дивергентной эволюции и приводит к адаптивной радиации и образованию новых видов.

Их совместное действие ведет к увеличению видового разнообразия и повышению уровня организации живых существ. Формируется так называемое эволюционное древо как закономерный результат эволюции.

* * *

Теория Ч. Дарвина сыграла революционную роль в биологии, определив направление ее развития на многие годы. В то же время сложный, синтетический и во многом умозрительный характер теоретических построений Дарвина вызвал многочисленные споры, разногласия и непонимание современников. Недостаток фактических данных, способных подтвердить или опровергнуть правильность эволюционных взглядов Дарвина, заставил биологов приступить к строгому научному изучению отдельных положений теории видообразования. Начался длительный период развития эволюционной теории Дарвина, который продолжается и поныне. Первым его этапом стало появление так называемой синтетической теории эволюции.

Глава 3. Синтетическая теория эволюция

Несмотря на то, что в теории Дарвина первостепенное значение в появлении новых видов уделяется экологическим факторам, после ее появления наибольшее развитие получило изучение генетических аспектов, таких как изменчивость и наследственность. Развитие этого направления привело к созданию так называемой синтетической теории эволюции (СТЭ), которая строится на принципах неodarвинизма. Важной особенностью последней является ориентация преимущественно на генетические механизмы возникновения эволюционных изменений. В ее наиболее традиционном виде фактически игнорируются экологические аспекты эволюции и все содержание эволюционного процесса сводится к отбору и распределению мутаций в популяциях. Несмотря на то, что в синтетической теории эволюции естественный отбор признается одним из главных факторов эволюции, подлинной причиной возникновения и закрепления тех или иных признаков считается не отбор, а рекомбинация генов.

Согласно общепринятому мнению, синтетическая теория эволюции явилась новым шагом по сравнению с оригинальной теорией Дарвина и представляет собой синтез взглядов Дарвина и данных современной генетики, экологии, палеонтологии и других биологических дисциплин. Однако исторический анализ убедительно показывает, что синтетическая теория не является самостоятельной теорией эволюции. Это лишь одно из направлений развития теории эволюции Дарвина, связанное с более глубоким изучением генетических факторов эволюции. Реальный синтез новых эволюционных данных возможен лишь после того, как будут в достаточной степени изучены не только генетические, но и экологические факторы эволюции, составляющие основу эволюционной теории Дарвина.

Существует несколько причин развития преимущественно генетических факторов эволюции после появления теории Дарвина. Одна из них обусловлена тем, что изучение экологических факторов связано с исследованием сложных и многообразных взаимоотношений организмов с окружающей средой и друг с другом. Во времена Дарвина экология была еще слабо развита, и экологические механизмы эволюции в теории Дарвина были по преимуществу умозрительными. Потребовалось много времени и усилий для того, чтобы получить фактическое подтверждение теоретических построений Дарвина. Лишь в настоящее время экология достигла такого уровня исследований, при котором открываются возможности объективного анализа экологических факторов эволюции. Генетика по сравнению с экологией более узкая научная дисциплина и имеет возможность быстро решать многие стоящие перед ней проблемы с помощью экспериментальных методов исследования. Другая важная причина доминирования генетических исследований в эволюционной биологии состоит в том, что после появления теории Дарвина, критика ее была направлена, прежде всего, на вопросы изменчивости и наследственности. Острота этой проблемы привлекла

широкое внимание ученых и обусловила быстрое развитие эволюционно-генетических исследований.

Развитие эволюционно-генетических исследований

Критика теории Дарвина ранними генетиками. Одно из главных возражений против теории Дарвина касалось проблемы накопления индивидуальных изменений в процессе естественного отбора. Через несколько лет после выхода в свет труда Дарвина шотландский инженер Ф. Дженкин заявил, что случайные изменения растворяются в процессе скрещивания и не могут сохраняться и накапливаться в популяции. Дженкин исходил из того, что возникшее случайно наследственное изменение, которое может быть поддержано отбором, - явление единичное. Вероятность встречи двух особей с одинаковыми изменениями чрезвычайно мала. Поэтому, если один из родителей приобрел новый признак, то у его детей количественное выражение этого признака уменьшится в два раза, у внуков в четыре раза и т.д. В результате новый признак исчезнет и не сможет быть использован отбором.

Решению этой проблемы способствовало развитие экспериментальных исследований наследственной изменчивости как фактора эволюции и обобщение генетиками двух основных открытий: установления корпускулярной природы наследственных факторов (генов) и выявления мутационной изменчивости. Обнаруженный еще в 1865 г. Г. Менделем факт несмешиваемости признаков при скрещиваниях снимало одно из главных возражений классическому дарвинизму - гипотезу о «сливной наследственности». К. Пирсон в 1909 г. математически строго доказал, что наследуемость признаков по менделевскому принципу снимает опаснейшее для Дарвина возражение Дженкина. Один ген не разводится другим. В гетерозиготном состоянии они сосуществуют, оставаясь отдельными. Мутация не «заблачивается», как писал Дженкин, скрещиванием, и новый признак всегда имеет шанс проявиться в фенотипе в неизменном состоянии.

Однако развитие генетики на первых порах способствовало углублению кризиса эволюционной теории Дарвина. Многие основоположники генетики (Г. де Фриз, У. Бэтсон, В. Иогансен) не сумели правильно оценить важнейшее значение своих открытий для дальнейшего развития эволюционной теории. Напротив, они резко противопоставили данные своих исследований дарвинизму.

В наиболее резкой форме против постепенного изменения признаков в процессе естественного отбора выступил Г. де Фриз в своей «Мутационной теории». На основании экспериментальных исследований изменчивости у сорного растения энотеры Г. де Фриз сделал совершенно правильные выводы о том, что мутации возникают скачкообразно, однажды возникшая мутация устойчива, мутации возникают ненаправленно и одна и та же мутация может возникать повторно. Но из этих наблюдений де Фриз сделал неправильные эволюционные заключения. По его теории эволюционные преобразования

совершаются не постепенно в процессе накопления мелких мутаций, как это утверждал Дарвин, а скачкообразно. Время от времени под действием пробудившейся «созидательной силы» природы тот или иной вид, дотоле длительное время пребывавший в неизменном состоянии, испытывает мутацию и практически внезапно превращается в новый вид, который теперь сразу и на столь же долгое время, как и его предшественник, становится постоянным. По де Фризу, видообразование совершается независимо от естественного отбора. Для этого не нужно ни ряда поколений, ни борьбы за существование, ни удаления негодных особей, ни подбора. При этом борьба за существование, в отличие от точки зрения Дарвина, не увеличивает видовое разнообразие, а сокращает его за счет уничтожения неудачных мутантов.

Другой известный генетик, автор концепции «гибридогенеза» Дж. Лотси полагал, что видообразование есть всего лишь процесс рекомбинирования генов при скрещиваниях, а не их изменения путем мутаций, а уж тем более не результат постепенного накопления мелких мутаций отбором. В его гипотезе гибридогенеза абсолютизировалась эволюционная роль комбинативной изменчивости.

Серьезным выступлением против дарвинизма на ранних порах развития экспериментальной генетики были выводы датского исследователя В. Иогансена из опытов по изучению роли отбора в «чистых линиях» у фасоли. Проведя отбор семян по их массе и размерам в продолжение семи поколений, Иогансен обнаружил, что в пределах генетически однородного материала (одной чистой линии) в процессе отбора сохраняется средняя норма, т.е. средние массы и размеры семян не сдвигаются ни в сторону их увеличения, ни в сторону уменьшения. Когда отбор проводился в популяциях, смешанных из чистых линий, результатом его действия оказывалось только выделение этих линий без их генетического изменения. Выводы Иогансена о консервативной функции отбора были подтверждены другими авторами на инфузориях, гидре, тлях, ракообразных и на многих растениях. Влияние работ Иогансена на умы биологов было столь значительным, что на них ссылались как на безупречное доказательство ограниченности значения отбора, а тем самым и ошибочности дарвиновской концепции причин эволюции.

Преувеличение ранними генетиками отдельно взятых факторов эволюции в качестве ведущих привело к ошибочному представлению о ее причинах и механизме, к частичному или полному отрицанию творческого характера борьбы за существование и отбора и даже к пессимизму в отношении самой идеи эволюции. В действительности, спустя четверть века после начала кризиса стало ясно, что противопоставление генетики дарвинизму было искусственным. Во-первых, открытие мутаций свидетельствовало о наличии материала для отбора и, как выражался Дарвин, снимало покров с темного вопроса о причинах наследственной изменчивости. Во-вторых, относительная стабильность генов обеспечивала закрепление результатов действия отбора.

Союз генетики и дарвинизма. Кризис продолжался до тех пор, пока новые факты позволили сделать ряд важнейших обобщений, которые вывели эволюционную теорию на путь синтеза дарвинизма с генетикой. Крупным шагом в изучении закономерностей наследования были работы Т. Моргана и его сотрудников, заложившие основы хромосомной теории наследственности. В итоге этих исследований были углублены фундаментальные понятия классической генетики (понятие гена, генотипа и фенотипа), описаны разнообразные типы генных и хромосомных мутаций, открыты явления рекомбинации при кроссинговере.

Работы Иогансена и других авторов показали, что особенно важным для эволюционной теории было дальнейшее изучение мутационного процесса в природных популяциях. Дарвинизм мог беспрепятственно развиваться только на основе более глубокого познания наследственной изменчивости и воздействия на нее отбора. Многолетними исследованиями на львином зеве и других растениях было доказано существование в популяциях множества мелких мутаций, охватывающих широкий спектр преимущественно физиологических признаков. В некоторых линиях львиного зева частота малых мутаций достигала относительно большой величины (до 5%).

Мутации были получены и в лаборатории воздействием радиевых и рентгеновских лучей на дрожжах (Г.А. Надсон, Г.С. Филиппов) и на дрозофиле (Г. Мёллер). Затем рентгено-мутации удалось обнаружить на растениях, в частности на пшенице (Л.Н. Делоне, А.А. Сапегин). Данные этих экспериментов доказали, что мутации вызываются внешними причинами и не направлены в сторону приспособления, т.е. в этом смысле носят случайный характер.

Можно подвести два итога, вытекающие из развития генетики к концу 20-х годов 19-го столетия. Во-первых, изучение закономерностей наследования полностью утвердило теорию дискретной наследственности и окончательно ниспровергло гипотезу «слитной наследственности». Во-вторых, данные по мутационной изменчивости обосновали дарвиновское положение о неопределенной наследственной изменчивости как поставщике материала для естественного отбора.

Теория дискретной наследственности Менделя и хромосомная теория Моргана сами по себе не были связаны с эволюционным учением. Лишь со второй половины 20-х годов начинает оформляться союз генетики с дарвинизмом. В результате этого возникает новая отрасль биологии – эволюционная генетика и начинает формироваться синтетическая теория эволюции.

Становление синтетической теории эволюции

Исходным моментом для образования тесного контакта между эволюционным учением и современной генетикой явились классические работы Дж. Г. Харди «Менделевские соотношения в смешанной популяции»

(1908), С.С. Четверикова «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926), Р.А. Фишера «Генетическая теория естественного отбора» (1930), Ф.Г. Добжанского «Генетика и происхождение видов» (1937), Дж. Хаксли «Эволюция. Современный синтез» (1942). В этих работах были сформулированы положения и принципы, развитие которых и составляет современное содержание синтетической теории эволюции.

Эволюционно-генетические исследования привели к выявлению нескольких взаимосвязанных эволюционных факторов, с помощью которых можно, по мнению сторонников синтетической теории, объяснить зарождение и формирование новых видов.

Мутационный процесс (1-й эволюционный фактор). Естественно протекающий мутационный процесс все время поставляет новый материал, обогащая тем самым генофонд популяций, делая его все более разнообразным. При этом большая часть мутаций находится в рецессивном состоянии, скрывается в гетерозиготах и не проявляется в фенотипе. Именно эти скрытые в генотипе мутации имеют, с позиций эволюционной генетики, наибольшее значение для эволюции. Они не проявляются в фенотипе, не подвергаются отбору и накапливаются в популяции. Мутационный процесс является случайным и сам по себе не создает новых признаков. В популяциях возникают самые разнообразные мутации, изменяющие исходные признаки и свойства в различных направлениях, осуществляя в классической форме «неопределенную изменчивость» Ч. Дарвина. При этом, согласно правилу Харди-Вайнберга, описывающему частоту встречаемости генов в равновесной популяции свободно скрещивающихся организмов, при отсутствии возмущающих воздействий, таких как повторное мутирование одного и того же гена, отбор или избирательная миграция, т.е. привнесение или убыль аллеля в панмиктической популяции, концентрация генов из поколения в поколение остается неизменной. Поэтому необходимы дополнительные эволюционные факторы, способствующие направленному накоплению мутаций и изменению концентрации генов.

Колебание численности популяций, волны жизни (2-й эволюционный фактор). Изменение численности популяций рассматривалось в эволюционной генетике в качестве эволюционного фактора, выводящего ряд генотипов совершенно случайно и ненаправленно в качестве «кандидатов» на роль новых звеньев в протекающих эволюционных явлениях и процессах и обогащающих основной генофонд населения вида. Еще в 1905 г. С.С. Четвериков опубликовал чрезвычайно интересную работу под заглавием «Волны жизни». В этой работе им было показано, что популяции живых организмов всегда подвержены количественной флуктуации численности и эти «волны жизни» имеют важное эволюционное значение. Основную роль «волн жизни» С.С. Четвериков видел в том, что этот флуктуирующий (и в этом смысле случайный) фактор влияет на направление и интенсивность давления отбора. В дальнейшем его стали рассматривать преимущественно

как фактор, влияющий на случайные колебания концентраций разных генотипов и мутаций в природных популяциях.

По мнению генетиков, волны жизни совершенно случайно и резко изменяют концентрацию всех редко встречающихся в популяциях мутаций и генотипов. Восстанавливающаяся после спада численности популяция включит в свой состав лишь те мутации и генотипы, которые в определенных количественных отношениях присутствуют в репродуктивной совокупности, из которой вновь нарастает численность популяции. При этом ряд присутствовавших в малых концентрациях мутаций совершенно случайно, безотносительно к их селективной ценности исчезнет из популяции. Другие, также находившиеся в предыдущем пике в очень малых концентрациях и случайно оставшиеся в значительно более высоких концентрациях ко времени спада, резко повысят свою концентрацию.

В дальнейшем были выявлены другие варианты действия этого фактора. Э. Майр (1968) предложил так называемый принцип основателя, согласно которому концентрация редких аллелей может существенно повышаться в маргинальных популяциях при заселении новых территорий. Как правило, родоначальниками этих новых популяций являются всего лишь несколько особей, у которых структура генотипа может существенно отличаться от средних значений для данного вида.

В малых популяциях существенное значение приобретают случайные изменения концентраций аллелей, обусловленные случайностью скрещиваний. В результате аллель может либо исчезнуть из популяции, либо, напротив, его концентрация будет увеличиваться вплоть до того, что он станет популяционной нормой. Это явление было открыто Д.Д. Ромашовым и Н.П. Дубининым (1945) и названо ими генетико-автоматическим процессом, однако в мировой литературе получил распространение термин С. Райта «дрейф генов». Роль дрейфа генов в изменении генных частот тем больше, чем меньше численность популяции (обычно менее 500 особей).

Изоляция (3-й эволюционный фактор). Поскольку случайные изменения концентраций мутаций и генотипов не могут сохраняться в панмиктической популяции в условиях свободного скрещивания особей, эволюционной генетике понадобился фактор изоляции, с помощью которого можно было объяснить механизм закрепления возникающих случайно различий. Существуют разные способы изоляции. При географической изоляции происходит пространственный разрыв внутри или между популяциями вследствие расселения или миграции данного вида в новые условия жизни. Биологическая изоляция включает несколько форм - эколого-этологическую, морфофизиологическую и собственно генетическую.

По механизму действия все формы изоляции принципиально сходны: они вызывают и закрепляют групповые различия вследствие нарушения панмиксии, всегда ведущей к нивелировке различий путем скрещиваний, и длительности своего действия.

Изоляция не создает новых генотипов. Для появления новых форм путем подразделения популяций или групп популяций необходимо наличие

генетической гетерогенности. Иными словами, изоляция, осуществляя начальные стадии и усиливая филогенетическую дивергенцию, всегда взаимодействует с первыми двумя рассмотренными факторами – мутационным процессом и популяционными волнами, поставляющими элементарный эволюционный материал.

Изоляция, по убеждению представителей синтетической теории эволюции, является основным фактором, вызывающим расчленение исходной эволюционной структуры на две или более структуры, отличающиеся одна от другой. В то же время, изоляцию нельзя считать, несмотря на длительность ее действия, направляющим фактором эволюции. Ее влияние на эволюционный материал столь же статистично и ненаправленно как и действие двух предыдущих факторов.

Естественный отбор (4-й эволюционный фактор). Поскольку очевидно, что мутационный процесс, колебания численности популяций и изоляция хотя и могут привести к повышению разнообразия наследственной изменчивости в популяции, сами по себе не могут привести к направленному изменению тех или иных признаков и тем более к формированию новых видов. Поэтому в качестве направляющего фактора эволюции в эволюционной генетике рассматривается естественный отбор. Мутационный процесс и популяционные волны служат факторами, поставляющими элементарный эволюционный материал, а изоляция во всех ее формах – фактором, определяющим становление и усиление внутри- и межпопуляционной дифференцировки. Все эти три фактора не влияют на направление эволюционного процесса и в этом смысле не являются «творческими». Естественный отбор, действие которого всегда векторизовано, считается единственным и достаточным элементарным фактором, направляющим эволюцию. Благодаря своему направленному действию в природных популяциях отбор обычно перекрывает давление мутационного процесса и популяционных волн, а действие изоляции лишь усиливает эффективность отбора. Теоретически эти внутривидовые процессы должны завершаться эволюционно значимыми изменениями вида во времени.

Логическая структура синтетической теории эволюции

Совместное действие рассмотренных выше эволюционных факторов должно, с позиций генетических моделей эволюции, приводить к внутривидовой дифференциации и появлению новых видов.



На **рисунке 2** показана логическая схема видообразования по синтетической теории эволюции. В отличие от оригинальной теории Ч. Дарвина, в которой главная роль в образовании новых видов принадлежит экологическим факторам, в синтетической теории ведущее значение в эволюционном преобразовании организмов отводится наследственной изменчивости. В процессе мутации или рекомбинации в популяции появляются гены, несущие новые признаки. С позиций эволюционной генетики в панмиктической популяции не может сформироваться более одного вида, так как скрещивание исключает возможность образования двух сбалансированных генофондов. Как и в случае с Дженкином, упор делается на «заболачивающее влияние скрещивания». Новый признак может сохраниться только в том случае, если обладающие им организмы будут так или иначе изолированы от остальной части популяции.

Даже устойчивое и векторизованное отбором преобразование генетической структуры популяции, будучи обязательной предпосылкой

эволюционного процесса, может не пойти дальше установления в популяции динамического равновесия между двумя или несколькими внутривидовыми группировками (полиморфизм). Чтобы эти группировки сохранились, различия между ними усилились и они достигли, в конечном счете, статуса новых самостоятельных видов, необходим еще один фактор - изоляция. Его значение сводится к возникновению любых барьеров, нарушающих панмиксию, закрепляющих и углубляющих начальные стадии генетической дифференциации.

В популяциях, подвергшихся изоляции, автоматически изменяется селективная ценность генотипов, и они неизбежно попадают под несколько разное давление отбора. Процесс изоляции завершается наступлением репродуктивной изоляции и формированием нового вида.

Поскольку наследственная изменчивость и изоляция сами по себе не обязательно должны приводить к существенному изменению генотипического состава популяций, на помощь привлекаются гипотезы «дрейфа генов», «эффекта основателя», «волн жизни», сальтационных перестроек генотипов и прочие механизмы. С их помощью синтетическая теория стремится объяснить причины далекой и направленной дивергенции признаков, приводящей к образованию новых видов и надвидовых таксонов.

Несмотря на то, что в синтетической теории эволюции естественный отбор признается в качестве одного из важнейших факторов эволюции, его творческая роль фактически игнорируется. Естественный отбор характеризуется таким важнейшим показателем как его направление. Под направлением отбора понимается путь к той биологической «цели», которая достигается положительным отбором определенного генотипа или генотипов в ущерб другим. Однако при этом возникает вопрос о том, что задает направление отбора. В эволюционной генетике действие естественного отбора рассматривается с позиций повышения или понижения жизнеспособности и плодовитости организмов. Однако этим нельзя объяснить дивергенцию признаков и появление новых видов. Разная степень жизнеспособности может приводить лишь к вытеснению одних форм другими и не объясняет причин увеличения видового разнообразия организмов. Для этого необходимо обращаться к анализу адаптации, дивергенции, структуры экологической ниши и других экологических факторов. А эти вопросы до сих пор мало исследованы в эволюционной экологии. Поэтому в генетических моделях эволюции тезис о направляющем действии естественного отбора остается чисто декларативным. Отбор рассматривается фактически только как выбраковщик вредных изменений, а ведущее значение в появлении новых признаков отводится мутационному процессу и сопутствующим ему элементарным эволюционным факторам: колебанию численности популяций, миграции, изоляции и т.д.

Акцент на преимущественное изучение генетических, биохимических, молекулярных механизмов изменчивости, составляющих основное содержание синтетической теории эволюции, привело к отрицанию важной роли экологических факторов эволюции. В рамках синтетической теории

эволюции исследуются лишь механизмы преобразования генетической структуры популяции, ведущие к полиморфизму популяции. Попытки объяснить механизмы внутривидовой дифференциации и возникновения видов на основании только генетических факторов без учета взаимоотношений организмов со средой обитания и друг с другом приводят к искусственности теоретических построений СТЭ. При этом фактически отрицается одно из основных положений теории Дарвина об эволюционном преобразовании признаков с помощью накопления мелких мутаций и единственным способом появления новых видов признается существенное преобразование генотипа за счет крупных мутаций, или сальтаций, которые быстро изменяют все признаки организма и приводят к его репродуктивной изоляции.

С позиций экологии крупные хромосомные перестройки не могут играть в эволюции первостепенной роли. Можно допустить возможность появления крупной системной мутации и даже оставление потомства ее носителями, но появление мутантной особи – это еще не эволюция. Как бы ни была глубока системная мутация, трудно понять, как может она оказать влияние на популяцию независимо от дарвиновских факторов.

Крупные мутации, дающие резкий фенотипический эффект, в отношении адаптации совершенно случайны. Это делает вероятность появления на их основе жизнеспособных преадаптированных форм ничтожно малой, что заставляет отвергнуть мысль о сколько-нибудь значительном участии таких мутаций в процессе эволюции. Внезапное появление у отдельной особи новой системы реакций видового или даже более высокого порядка не приведет к появлению нового вида или надвидового таксона, пока эта система не станет характерной для всей популяции (Назаров, 1991).

Принципиальный вопрос здесь заключается не в том, могут ли системные мутации привести к образованию морфологически нового вида, а в том, способен ли этот вид занять определенную экологическую нишу, найти себе место в природе. Для решения этого вопроса только генетических данных недостаточно, необходим анализ экологических факторов эволюции.

Узкая генетическая направленность синтетической теории предопределила и формирование представлений о виде. Большинство ее сторонников рассматривает вид как популяции свободно скрещивающихся организмов, репродуктивно изолированных от популяций других видов (Майр, 1968). Такое понимание вида (биологическая концепция вида) разделяют многие современные биологи. Даже в том случае, когда предпринимаются попытки сформулировать альтернативные определения вида, они фактически представляют собой лишь модификацию биологической концепции. Критерий репродуктивной изоляции, если и не упоминается прямо, косвенно в них присутствует. По мнению многих ученых, представления о виде могут быть полезны для понимания процессов эволюции только в том случае, если они базируются на генетических факторах. Вид рассматривается как полигон для рекомбинации генов. В

рамках синтетической теории эволюции нельзя решить проблему качественной определенности, целостности, дискретности, реальности вида.

Многие очевидные недостатки синтетической теории эволюции и биологической концепции вида вызвали серьезную критику как со стороны противников популяционно-генетической модели видообразования, так и со стороны некоторых видных генетиков.

По мнению Р. Левонтина (1978), популяционно-генетические исследования в отрыве от данных, получаемых представителями других специальностей, в том числе экологами, не могут раскрыть механизмов микроэволюции и видообразования. Даже если удастся создать количественную генетическую теорию видообразования, это только начало исследований. В конечном итоге необходимо выяснить, каким образом те или иные генетические различия связаны с определенными репродуктивными и экологическими признаками, разделяющими два вида.

Нужно признать справедливой критику синтетической теории эволюции в отношении ее неспособности объяснить механизмы образования видов. Теоретически основываясь на концепции Дарвина, она фактически сконцентрировала внимание на изучении лишь одного из факторов эволюции – наследственной изменчивости. Этим синтетическая теория принципиально отличается от оригинальной теории Дарвина.

Однако нельзя не признать и огромной положительной роли популяционно-генетических исследований в развитии эволюционной теории. С их помощью удалось выявить генетическую структуру популяций, характер взаимосвязи между генотипом и фенотипом. Было выявлено наличие в природных популяциях огромного резерва наследственной изменчивости, которая служит материалом для эволюционных изменений организмов. Генетические исследования показали, что не существует механизмов прямого перехода фенотипической изменчивости в адекватную ей генотипическую изменчивость. Это подтвердило положение о ведущей роли отбора случайных изменений в формировании признаков организмов. Был открыт дискретный характер изменчивости и наследственности, снимающий возражения против теории Дарвина о нивелирующем действии скрещивания. Более того, именно в рамках синтетической теории возник целый ряд концепций, благодаря которым наметился переход от сугубо генетических к эколого-генетическим, экологическим и биоэкологическим подходам в изучении закономерностей эволюции.

Развитие эволюционных исследований в рамках синтетической теории эволюции

Развитие научных исследований во всех областях биологических знаний привело к появлению новых концепций и гипотез, отражающих всю глубину и сложность проблем, стоящих перед эволюционной теорией. Наибольший интерес представляют концепции, связанные с развитием

теории Дарвина. Анализ их позволяет проследить «эволюцию» взглядов современных биологов, воспитанных в значительной мере на идеях синтетической теории эволюции.

Теория нейтральности. Теория нейтральности, разработанная японским биохимиком М. Кимурой (1985), стала важным этапом в развитии популяционной генетики. Согласно этой теории, адаптивный характер носит лишь незначительная часть эволюционных изменений первичной структуры ДНК, тогда как громадное большинство фенотипически скрытых замен нуклеотидов не имеет никакого селективного значения и фиксируется не отбором, а случайным дрейфом. Накопление в популяции нейтральных наследственных изменений и появление на их основе адаптивных признаков происходит в результате направленного отбора фенотипов, несущих эти мутации. Теория нейтральности отрицает прямое влияние отбора на генотипы и рассматривает генотипическую изменчивость только как материал для дальнейшего отбора адаптивных признаков организмов. Несмотря на то, что эта теория всего лишь подтверждает давно известные представления о случайности и нейтральности мутаций, она заставляет обратить пристальное внимание на поиск механизмов, приводящих к накоплению благоприятных мутаций и задающих направление отбора. Тем самым эта теория сближает позиции современной генетической эволюционной теории с концепцией Дарвина, знаменуя переход от чисто генетических к эколого-генетическим исследованиям проблем эволюции.

Теория прерывистого равновесия. Теория прерывистого равновесия была разработана тремя американскими палеонтологами: С. Гулдом, Н. Элдриджем и С. Стэнли (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1977; Stanley, 1979). Согласно этой теории, эволюция идет не постепенно, а своего рода скачками, сменяющимися длительными периодами равновесия, или стазиса. Появление этой теории было обусловлено накоплением палеонтологических данных, со всей очевидностью показавших, что большие разрывы между таксонами объясняются не только неполнотой геологической летописи, но также неравномерностью самого эволюционного процесса. Неравномерность темпов эволюции издавна привлекала к себе внимание ученых. Ч. Дарвин придерживался точки зрения о непрерывном и постепенном характере эволюции. Но подчеркивая постепенность эволюции, Дарвин не сомневался, что периоды, в течение которых виды подвергаются изменениям, хотя очень длинные, если их измерять годами, вероятно, были очень короткими по сравнению с периодами, в течение которых виды сохраняли одну и ту же форму (Дарвин, 1937). Убежденность Дарвина в неравномерности эволюционных изменений была основана не только на его знакомстве с данными палеонтологии, но и логически вытекала из его теории, в которой быстрое появление новых видов он связывал с наличием свободных мест в «экономике природы».

В концепции прерывистого равновесия затрагиваются актуальные вопросы эволюционной теории, касающиеся причин устойчивого состояния и быстрого преобразования видов, механизмов видообразования,

соотношения микро и макроэволюции, направленности эволюционного процесса и ряда других проблем. Привлекая внимание к изучению этих вопросов, гипотеза прерывистого равновесия играет важную роль в развитии эволюционной теории.

С другой стороны, эта модель, построенная на данных палеонтологии и современной генетики, не содержит в себе чего-либо принципиально отличного от основных положений синтетической теории. Некоторые ее построения выглядят весьма искусственными даже с позиций сугубо генетических концепций эволюции, например, положение о том, что отбор не оказывает серьезного влияния на процесс видообразования, а начинает действовать лишь на надвидовом уровне.

Для объяснения механизмов «скачкообразного» появления видов была использована разработанная Э. Майром (1968) модель географического видообразования, идущего на основе быстрого преобразования периферических изолятов и принципа основателя. По мнению сторонников этой концепции, внутривидовая изменчивость не ведет к видообразованию, а появление новых видов происходит случайно в результате крупных хромосомных перестроек и мутаций регуляторных генов.

Объяснив с помощью сальтационного преобразования генотипа механизмы быстрого образования видов, гипотеза прерывистого равновесия не предложила сколько-нибудь удовлетворительного объяснения причин длительного, устойчивого состояния видов и их перехода от фазы стазиса к ускоренному видообразованию, ограничившись общими высказываниями о влиянии различных экологических факторов - конкуренции, хищничества, изменения среды и случайных флуктуаций в размерах популяций.

Неспособность модели прерывистого равновесия ответить на эти вопросы, в большой мере, обусловлена ее ограниченностью лишь палеонтологическими и генетическими данными и игнорированием роли экологических факторов в эволюционном процессе. В этом отношении гипотеза прерывистого равновесия уступает некоторым аналогичными концепциям, например, взглядам Дж. Симпсона (1948), сумевшего создать стройную теорию адаптивных зон и квантового видообразования на основе органического синтеза данных палеонтологии, генетики и экологии (эволюционные взгляды Симпсона подробнее рассматриваются в главе 10).

Не вызывает сомнения большое положительное значение гипотезы прерывистого равновесия, стимулирующей развитие эволюционных исследований. Однако ее разработка должна вестись на основе более глубокого анализа фактических и теоретических данных, имеющих в багаже современной эволюционной теории.

Эпигенетическая концепция эволюции. Эпигенетическая концепция эволюции представляет собой развитие идей И.И. Шмальгаузена и К. Уоддингтона о роли стабилизирующего отбора в создании механизмов устойчивости индивидуального развития организмов. У нас в стране разработкой этой концепции успешно занимался М.А. Шишкин (1981, 1984,

1988). Она получила признание и за рубежом (Ho, Saunders, 1979; Alberch, 1980; Rachootin, Thomson, 1981).

Основные предпосылки эпигенетической концепции состоят в следующем: 1) благодаря высокой автономности и защищенности механизмов индивидуального развития от внешних и внутренних воздействий, любые мутационные нарушения с трудом проявляются в фенотипе; 2) для изменения признаков данного организма под действием мутаций прежде всего должны измениться процессы онтогенеза; 3) направленное действие отбора в сторону новой адаптивной нормы приводит к перестройке и стабилизации механизмов индивидуального развития и контролирующего их генотипа (Шишкин, 1988). Для демонстрации способов эволюционного преобразования организмов была использована разработанная Уоддингтоном концепция эпигенетических ландшафтов, графически изображающая каналлизованность морфогенеза в виде креодов. Мутации и другие мелкие индивидуальные aberrации генома сами по себе не могут устойчиво наследоваться, так как ни один путь развития, реализуемый при их участии, не выходит за пределы пространства возможностей, свойственного данной эпигенетической системе. Воздействие случайных генетических изменений на онтогенез ограничено исторически сложившимися свойствами системы развития. Малые наследственные изменения подвергаются регуляции в процессе эпигеномного формообразования, а крупные мутации нарушают морфогенез, снижают относительную приспособленность и зачастую бывают летальны.

Подлинное эволюционное изменение - это изменение структуры самой системы в результате направленного действия естественного отбора, т.е. в конечном счете, реорганизация контролирующего ее генотипа. Результатом такой перестройки является превращение одной из прежних aberrативных областей эпигенетического пространства в область наиболее вероятных событий. В ней должен сформироваться новый креод за счет канализации одной из уже существующих в данной системе aberrативных траекторий. В обычных условиях все организмы развиваются эквивалентно, реализуя норму. По мере изменения среды в сторону критического порога канализированное развитие сменяется разнонаправленным, т.е. возникает все большее число морфозов. При сохранении таких условий в ряду поколений начинается отбор в пользу наиболее жизнеспособного морфоза, ведущий к постепенному росту его устойчивости и дестабилизации прежней нормы.

Эпигенетическая концепция основывается на традиционных положениях теории эволюции Дарвина. В ней, в отличие от преобладающих в настоящее время генетических моделей, первостепенная роль в эволюционных преобразованиях отводится отбору. Эволюционный процесс рассматривается не как изменение частот генов, а как перестройка всей системы развития организмов в процессе адаптации к новым условиям существования. В эпигенетической модели отбору принадлежит роль создания новых адаптивно ценных вариаций. Тем самым подчеркивается его творческий характер. Созидательное значение отбора обусловлено его

направленностью и заключается в выборе одной из относительно равновероятных флуктуаций системы развития и в превращении ее в новую устойчивую норму. Последняя на всем протяжении своего становления играет роль «цели», определяющей направление корреляций свойств системы в ходе ее преобразования отбором (Шишкин, 1988).

Такой подход к пониманию роли отбора устраняет одну из главных трудностей синтетической теории в объяснении механизмов накопления мелких наследственных изменений, ведущих к широкому внутривидовому полиморфизму, образованию видов и надвидовых таксонов. Именно недооценка созидательной роли отбора чаще всего приводит к критическому восприятию эволюционной теории Дарвина и синтетической концепции, а также стимулирует развитие идеи внезапного (сальтационного) появления новых форм. Развитие представлений о творческой роли отбора и более глубокий по сравнению с генетическими моделями подход к проблеме наследственной изменчивости и ее реализации в фенотипе определили важный вклад эпигенетической концепции в современную теорию эволюции. Наряду с другими современными эволюционными концепциями, основанными на позициях дарвинизма, эта теория являет собой пример реального синтеза различных биологических дисциплин в изучении закономерностей эволюционного процесса.

* * *

Синтетическая теория эволюции на протяжении многих последних лет играла ведущую роль в развитии биологических исследований и привела к глубокому пониманию роли генетических факторов в эволюционном процессе. В настоящее время все большую роль в эволюционных исследованиях начинает играть экология. Благодаря появлению и развитию таких дисциплин как поведенческая экология, экоморфология, экология сообществ изучение экологических факторов эволюции вышло на принципиально новый уровень и ведет к лучшему пониманию сущности вида и механизмов видообразования.

Раздел II

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ



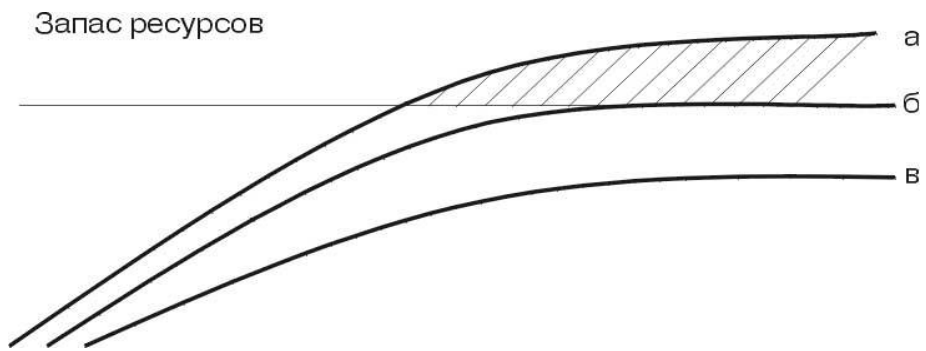
Глава 4. Перенаселение

Явление перенаселения, согласно теории Ч. Дарвина, запускает весь процесс эволюционных преобразований организмов. Быстрый рост популяции приводит к нехватке жизненно важных ресурсов, вызывает борьбу за существование и толкает организмы к специализации, экологической и морфологической сегрегации.

Неизбежность перенаселения Дарвин вывел из закона Мальтуса о неограниченном размножении и проиллюстрировал теоретическими расчетами и фактическими примерами. Пара слонов – одного из менее плодовитых животных – дает за весь период размножения не более шести детенышей, но за 750 лет общая численность ее потомства достигла бы 19 млн. особей. Доказательством высокой размножаемости служит быстрый рост численности видов, ввезенных из других стран, например, чертополоха, рогатого скота и лошадей в Южной Америке. Высокая численность вида поддерживается даже при минимальной плодовитости. Буревестник несет одно яйцо, но это одна из самых многочисленных птиц. По мнению Дарвина, тенденция живого к неограниченному размножению является несомненным фактом.

Дальнейшие исследования показали, что в природе, как правило, не происходит резких колебаний численности животных и растений. Устойчивость популяций может быть обусловлена тем, что плотность населения по каким-либо причинам не достигает критического уровня или в популяции существуют особые механизмы регуляции, препятствующие появлению избыточных особей. Это позволяет утверждать, что численность организмов в природе не достигает значения, при котором между ними может возникнуть конкуренция и борьба за существование (Wynne-Edwards, 1962). Более того, по мнению некоторых исследователей, перенаселение и борьба за существование не только не являются необходимыми факторами эволюции, но наоборот, играют отрицательную роль, снижая темпы эволюции, способствуя угнетению организмов, их повышенной смертности и т.д.

В природе возможны три ситуации, характеризующие взаимосвязь численности организмов с ресурсами. В первом случае число особей не достигает своего предельного значения. Во втором случае размер популяции находится в полном соответствии с запасом ресурсов. В третьем случае количество организмов превышает критический уровень ресурсов, при котором возможно их обитание без конкурентной борьбы за существование (рис. 3).



В двух первых случаях перенаселения не возникает, и только в последнем случае в популяции образуется избыток особей, и, соответственно, появляется возможность эволюции по дарвиновской схеме.

Теоретически трудно объяснить, каким образом в природе может возникать устойчивое состояние перенаселения. Перенаселение ведет к повышению конкуренции и смертности организмов, поэтому должны вырабатываться эффективные механизмы регуляции численности, предотвращающие перенаселение. Но даже если допустить, что в природе отсутствуют такие механизмы регуляции численности, перенаселение может возникать только лишь на короткое время, так как лишние особи быстро погибнут из-за недостатка ресурсов, и численность популяции вновь придет в соответствие с запасом ресурсов. Неясно, может ли в таких условиях начинаться и идти эволюция, тем самым ставится под сомнение одно из важнейших положений дарвинизма о роли перенаселения как пускового механизма эволюционного процесса.

Поэтому одной из важнейших задач эволюционной экологии служит изучение механизмов регуляции плотности населения животных и решение проблемы перенаселения, т.е. вопроса о том, достигают ли организмы такой численности, при которой им не хватает ресурсов, возникает конкуренция, и происходит их избирательная выживаемость или смертность (Лэк, 1957; Wynne-Edwards, 1962; Шилов, 1977).

Экспериментальные исследования проблемы перенаселения

На первый взгляд проблему существования явления перенаселения легко можно решить с помощью экспериментальных исследований и наблюдений в природе. Для этого надо определить и сравнить между собой численность организмов, объем потребляемых ресурсов и запас ресурсов в их местообитаниях. Но сделать это оказалось непросто.

На первых этапах исследований было установлено, что в природе существуют какие-то механизмы регуляции численности, поддерживающие гомеостаз популяции. У растений было выявлено такое явление, как зависимость от плотности аккомодация роста. Например, у зеленой водоросли *Clorella vulgaris* выделяется вещество хлореллин, который при низкой плотности стимулирует рост, а при высокой, наоборот, угнетает растение. У животных также было установлено много разнообразных механизмов, противодействующих перенаселению. Однако в этих исследованиях обычно

не удавалось выяснить характер взаимосвязи между численностью организмов и запасом необходимых ресурсов. Оставалось неясным, ограничивается ли размер популяции именно недостатком ресурсов или какими-то другими факторами.

Детальное изучение механизмов гомеостаза популяций началось сравнительно недавно с появлением новой биологической науки - поведенческой экологии. Одним из основателей поведенческой экологии был известный английский натуралист Д. Лэк. Его книга «Численность животных и ее регуляция в природе» (1957) положила начало всестороннему экспериментальному изучению социальной организации животных и ее роли в регуляции численности, защиты от хищников, формировании стратегий размножения, адаптаций к климату и другим факторам окружающей среды (Панов, 1983; Krebs, Davies, 1987; Хлебосолов, 1990). Результаты этих исследований позволяют не только выявить механизмы поддержания устойчивости природных популяций, но и оценить «давление» жизни и эффективность социальных механизмов, помогающих элиминировать «лишних» особей из перенаселенных популяций.

Многочисленные исследования, проведенные на примере насекомых, рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, показали, что главную роль в регуляции численности популяций играет территориальное и групповое поведение животных.

Территориальность – один из наиболее общих механизмов регуляции плотности населения. Подавляющее большинство животных охраняют индивидуальные территории и тем самым ограничивают численность конспецифичных особей в том или ином местообитании.

Помимо территориальности важную роль в регуляции численности и пространственного распределения животных играют механизмы группового поведения, в основе которого лежат принципы социального доминирования. Поскольку пищевые объекты в природе чаще всего распределены локально и требуют определенных усилий на их поиск, кормление в составе группы оказывается эффективнее, чем в одиночку. При недостатке пищи низкоранговые особи вытесняются из группы, покидают участок обитания этой группы и переселяются в менее пригодные для обитания места.

Эти две формы социального поведения тесно связаны друг с другом и являются крайними точками континуума поведения, связанного с пространственным распределением животных. Животные чутко реагируют на изменение условий существования и быстро изменяют свое поведение. Например, белые трясогузки (*Motacilla alba*) в Англии в зимний период кормятся в стаях на лугах или охраняют индивидуальные кормовые территории по берегам рек. Было установлено, что в зависимости от погодных условий, эффективность кормежки становилась выше попеременно в стаях или на охраняемых территориях, и в соответствие с этим птицы быстро изменяли свое поведение. Владельцы территорий часто оставляли свои участки и присоединялись к стаям, не проявляя заметной агрессии к посторонним птицам. И наоборот, трясогузки, постоянно обитающие в составе группы, при изменении кормовых условий пытались проникнуть на охраняемые территории (Davies, Houston, 1983).

Роль территориального поведения в ограничении численности животных

Многие животные охраняют индивидуальные территории. При этом возникает вопрос, влияет ли охрана территорий на общую численность особей в популяции? Для решения этого вопроса проводились многочисленные исследования, направленные на выявление «избыточных» особей в природе.

Одним из наиболее распространенных методов выявления ограничивающей роли территориального поведения служит искусственное удаление животных с охраняемых территорий. Эти исследования проводились в основном на птицах. После того, как с охраняемых территорий были удалены самцы и самки, освобожденные территории быстро занимали не размножающиеся птицы и сразу приступали к гнездованию. Тем самым было установлено, что в большинстве популяций птиц имеется избыток особей, физиологически способных к размножению, но не гнездящихся из-за отсутствия свободной территории (Хлебосолов, 1990).

В целом ряде других исследований было показано, что социальные механизмы регуляции численности животных действуют не всегда, а лишь в том случае, когда плотность населения достигает критического значения. Например, у некоторых видов животных существует многолетняя циклическая динамика численности. Наблюдения за поведением белых куропаток (*Lagopus lagopus*) в тундре северо-восточной Якутии показали, что численность этих птиц колеблется с правильной периодичностью. В годы максимальной численности плотность гнездования куропаток в оптимальных биотопах достигает 45 пар на 1 км². Соответственно размер охраняемых самцами территорий составляет 2,3 га. В последующие годы при снижении численности популяции размер индивидуальных участков самцов куропаток в тех же местообитаниях увеличивается в 2-3 раза. Визуальные наблюдения и результаты экспериментов по удалению птиц с гнездовых территорий показали, что даже в оптимальных биотопах плотность гнездования куропаток ограничивается с помощью территориального поведения только в период их наибольшей численности. В другие фазы цикла территориальные механизмы ограничения плотности гнездования куропаток в тундре не действуют (Andreev, 1988).

Изучение динамики численности зимующих воробьиных птиц в Европе, главным образом различных видов синиц (*Paridae* spp.), свидетельствует о том, что численность гнездящихся популяций у них подвержена значительным ежегодным колебаниям.

Судя по результатам многочисленных исследований, регуляция численности зимующих птиц происходит, прежде всего, за счет зимней смертности. Например, К. Янсон с соавторами (Jansson et al., 1981) проводил подкормку пухляков (*Parus montanus*) и хохлатых синиц (*P. cristatus*) в

зимний период и установил, что в результате подкормки плотность гнездования птиц в последующем увеличилась почти вдвое. На основании этого был сделан вывод о том, что размер гнездовой популяции этих видов определяется степенью выживания птиц зимой.

Теплая погода зимой и высокий урожай семян приводит к выживанию большего количества синиц зимой и в дальнейшем к увеличению плотности их гнездования (Dunning, Brown, 1982). В условиях теплого климата, например в Англии, плотность гнездования большой синицы (*P. major*) и лазоревки (*P. caeruleus*) вообще не зависит от уровня зимней смертности и ограничивается с помощью территориального поведения летом в сезон гнездования (Slagsvold, 1975).

Все эти данные свидетельствуют о том, что у зимующих воробьиных птиц численность гнездящихся популяций может регулироваться, вернее, ограничиваться как зимой, за счет повышенной смертности, так и летом, с помощью территориального поведения. При благоприятной ситуации с кормом в зимнее время повышается выживаемость птиц и их численность может достигать такого уровня, при котором включаются ограничивающие механизмы территориальности. В суровые зимы при бескормице, наоборот, численность птиц снижается настолько, что отпадает необходимость в регуляции плотности их гнездования весной (Хлебосолов, 1990).

Результаты изучения динамики численности животных свидетельствуют о том, что в природе постоянно или периодически возникает избыточное число особей, и при этом существуют абиотические или биотические механизмы регуляции численности, которые ограничивают дальнейший рост популяции.

Связь размера территорий с запасом пищевых ресурсов

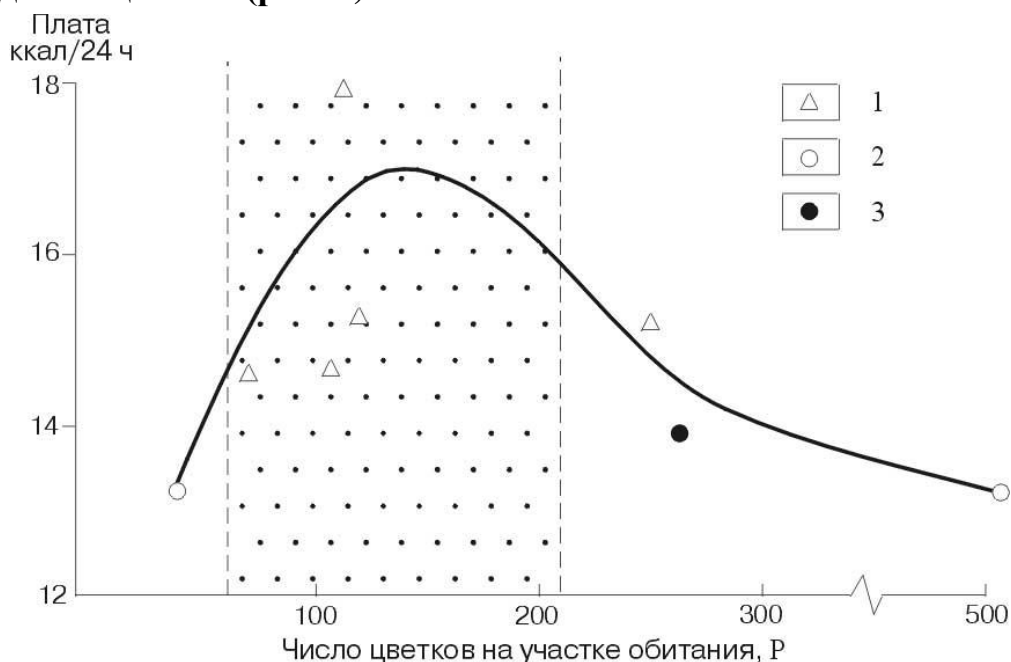
Для подтверждения существования явления перенаселения в природе, помимо выявления избыточных особей и обнаружения механизмов ограничения плотности населения, необходимо определить, существует ли связь между численностью животных и запасом критических ресурсов.

В результате строгих количественных исследований были получены убедительные свидетельства тесной связи размера охраняемых территорий с запасом пищи. Появился целый ряд моделей, демонстрирующих механизмы установления размеров территорий в зависимости от продуктивности местообитаний. В ходе этих исследований несколько раз менялись представления о взаимосвязи территориального поведения с запасом пищевых ресурсов.

Механизмы установления размера территорий. В основе большинства моделей территориальности лежит так называемый принцип экономичности территориального поведения, высказанный впервые Дж. Брауном (Brown, 1964). Согласно этому принципу, территориальность целесообразна лишь в том случае, если выгода, получаемая от охраны территории, превышает затраты на ее охрану. Изучение механизмов регуляции численности

нектароядных птиц показало, что территориальность у них возникает только при определенной плотности пищевых объектов. По мере увеличения или, наоборот, снижения обилия пищи охрана территории в какой-то момент становится невыгодной и птицы оставляют свои участки (Gill, Wolf, 1975).

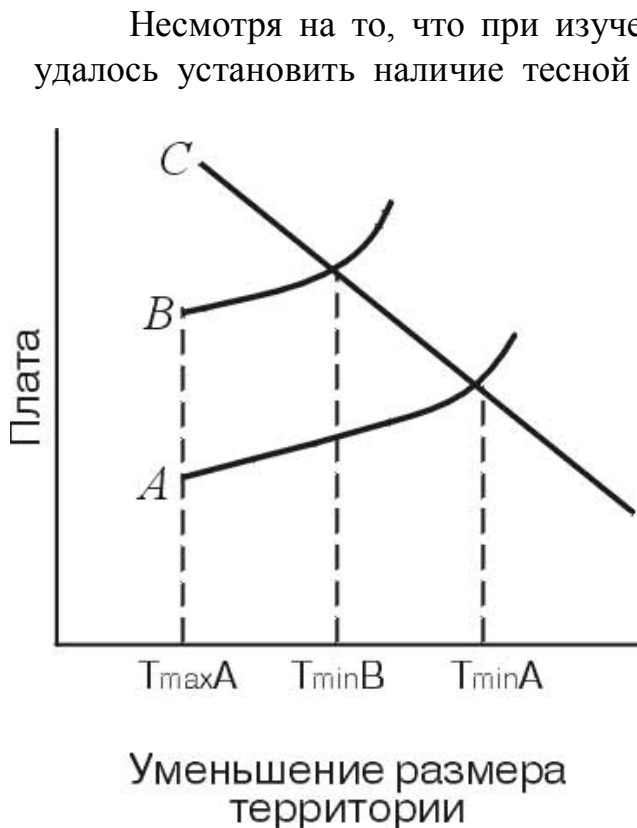
Ф. Карпентер и Р. МакМиллен (Carpenter, MacMillen, 1976) предложили графическую модель, демонстрирующую зависимость территориального поведения птиц от обилия пищевых ресурсов. Результаты исследования биологии гавайских нектарниц (*Vestiaria coccinea*) показали, что птицы ведут себя в соответствии с предсказанной моделью и охраняют территории только в том случае, если они включают в себя примерно от 80 до 200 цветков. Наиболее интенсивно птицы охраняли территории, имеющие от 120 до 130 цветков (рис. 4).



В ряде работ по нектароядным птицам, белой трясогузке и некоторым другим видам было установлено, что охраняемые территории обеспечивают птицам, по крайней мере, суточный запас корма. Например, потребность колибри (*Selasphorus rufus*) в энергии составляет 3,0-7,4 ккал в сутки, а кормовые территории этого вида включают такое количество цветков, которые ежедневно производят нектар энергетической стоимостью 2,8-5,6 ккал (Gass et al., 1976). Эти исследования подтвердили точку зрения, что охрана территории ограничивает плотность населения птиц в соответствии с пищевыми ресурсами.

В дальнейшем появились работы, показывающие, что размер охраняемых территорий не всегда связан непосредственно с количеством корма. Было установлено, что при одном и том же запасе пищевых ресурсов размер территорий может различаться в зависимости от плотности населения и степени напряженности конкурентных отношений птиц. Эти исследования поставили под сомнение взаимосвязь территориального поведения с запасом пищевых ресурсов, а на первое место выдвинули конкурентные отношения претендующих на территорию птиц (Krebs, 1971; Verner, 1977; Myers et al., 1979).

В результате еще более детальных наблюдений удалось вновь подтвердить существование тесной связи территориального поведения с охраной необходимых ресурсов и одновременно объяснить причины изменения размера территорий при колебании численности птиц. Оказалось, что при низкой плотности населения в условиях ослабленной конкуренции птицы имеют возможность удерживать большие индивидуальные территории, включающие несколько высокопродуктивных участков. Поскольку местообитания птиц качественно неоднородны и включают различные по кормовой ценности участки, птицы, согласно принципу оптимального поведения, стремятся кормиться в местах, наиболее богатых пищей. При увеличении плотности популяции затраты на охрану территории возрастают. Птицам становится выгодно сократить их размер, хотя при этом количество наиболее кормных участков на территории уменьшается, и птицы вынуждены больше кормиться в малопродуктивных местах. В результате у них повышаются затраты на добывание пищи. В какой-то момент территории уменьшаются настолько, что рост затрат на добычу корма начинает опережать снижение затрат на охрану меньшей территории. Дальнейшее сокращение территории становится невыгодным для птиц. Этот момент и определяет минимальный размер охраняемой территории. Таким образом, размер охраняемой территории соответствует оптимальным соотношениям затрат, связанных с охраной территории и добычей корма (рис. 5).



Несмотря на то, что при изучении территориального поведения птиц удалось установить наличие тесной связи размеров территорий с запасом пищевых ресурсов, определение реального количества пищи на территории представляет крайне сложную задачу, поскольку для этого необходимо знать степень ее доступности для птиц. В естественных условиях трудно или вообще невозможно выяснить, насколько полно используют птицы запас доступной пищи. Поэтому для выяснения связи размера территории с запасом пищевых ресурсов значительный интерес представляют экспериментальные работы по увеличению или, наоборот, уменьшению количества пищи на охраняемых территориях. При проведении таких экспериментов птицы реагируют на изменение количества пищи сокращением или увеличением размера охраняемых территорий. Это позволяет более точно определить запас доступной пищи на охраняемых территориях птиц.

Интересные данные о связи охраняемых территорий с запасом пищи были получены в экспериментальных исследованиях, направленных на выявление степени доступности пищи в местообитаниях тундровых куликов (Хлебосолов, 1990). В тундре летом различные беспозвоночные, служащие кормом для куликов, достигают высокой численности. Создается впечатление, что для тундровых птиц пищи хватает с избытком, и напряженных конкурентных отношений между ними не возникает.

Для решения вопроса о запасе доступного корма в местообитаниях куликов были проведены эксперименты по огораживанию выводков дутышей (*Calidris melanotos*) на ограниченном участке. Выгородки сооружались в предпочитаемых местообитаниях куликов. Сразу после вылупления птенцов отлавливали, метили кольцами и переносили в выгородку. После этого ежедневно проводили наблюдения за выводком. Птенцов взвешивали, измеряли показатели роста, отмечали направление и скорость перемещения выводка. Параллельно такие же наблюдения вели за помеченными контрольными птенцами, живущими на свободе по соседству с выгородкой.

Поскольку площадь выгородки была заведомо меньше участка обитания птиц в природе, птенцам на огороженном участке через некоторое время стало не хватать корма, у них снизилась скорость роста, и можно было с уверенностью сказать, что птенцы используют весь доступный для них корм.

Основной пищей птенцов дутышей в первую неделю их жизни служат различные двукрылые насекомые, главным образом - комары-звонцы (*Chironomidae*). Учеты комаров внутри выгородки и за ее пределами показали, что подопытные птенцы дутышей использовали не весь имеющийся корм. В выгородке численность комаров-звонцов составляла 760 экз./м², из них 650 мелких (0,2 мг) и 110 крупных (4 мг). Рядом с выгородкой общая численность комаров также была около 700 экз./м², но доля крупных была значительно выше и составляла 350 экз./м². Это свидетельствует о том, что птенцы питались только крупными комарами, а мелкие комары были непригодны для питания. Но и крупные комары были доступны птицам только при высокой численности. После того, как плотность крупных комаров в выгородке снизилась примерно до 110 экз./м², их добывание стало неэффективно и рост птенцов сильно замедлился.

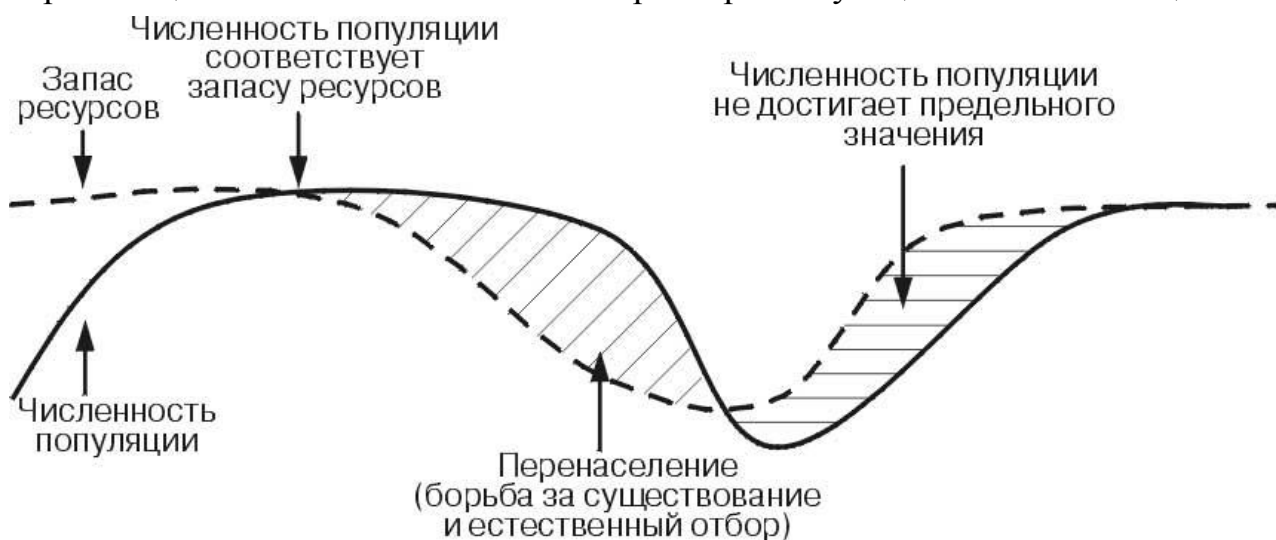
Результаты экспериментов говорят о том, что не все пищевые объекты в тундре доступны для куликов. Для того чтобы служить пищей куликам, они должны быть сравнительно крупными и образовывать достаточно плотные скопления. Проведенные расчеты показали, что гнездовые территории куликов содержат такое количество доступного корма, которое обеспечивает максимальную скорость роста птенцов и высокую степень их выживания. Тем самым удалось выяснить, что с помощью территориального поведения ограничивается плотность гнездования куликов в точном соответствии с запасом пищевых ресурсов.

Динамическая модель регуляции численности организмов в природных популяциях

Рассмотренные выше данные позволяют провести объективный научный анализ вопроса о наличии или отсутствии явления перенаселения в природе. Результаты современных исследований говорят о том, что в популяциях животных имеются эффективные механизмы регуляции численности, с помощью которых плотность населения ограничивается в соответствии с запасом необходимых ресурсов. Тем самым поддерживается баланс между численностью организмов и ресурсами окружающей среды.

Несмотря на наличие механизмов поддержания устойчивости популяций, баланс между численностью популяции и запасом ресурсов часто нарушается. Регулярно появляются избыточные особи, которые постепенно элиминируются из популяции или, наоборот, размер популяции сокращается и не достигает предельно возможного значения. Это обусловлено тем, что в природе постоянно происходят периодические изменения – смена дня и ночи, сезонов года, многолетние колебания климата. Кроме того, в самих популяциях происходят периодические флуктуации, связанные с размножением, миграциями, линькой и т.д. Поэтому процесс регуляции численности носит не статический, а динамический характер.

На **рисунке 6** показана динамическая модель регуляции численности, отражающая изменение соотношения размера популяции и запаса пищевых



ресурсов на разных этапах годового цикла. Рассмотрим ее на примере сезонных изменений в жизни зимующих птиц.

В летний период численность гнездящихся птиц ограничивается с помощью территориального поведения. Плотность гнездования птиц обусловлена запасом пищевых ресурсов, необходимых для успешного выкармливания птенцов. В это время численность птиц находится в соответствии с запасом ресурсов. Зимой количество пищи сокращается, и это ведет к появлению избыточных особей, т.е. перенаселению. В результате много птиц погибает из-за недостатка корма. Весной опять появляется много пищи. Но численность птиц остается невысокой и до появления птенцов следующего поколения не соответствует возросшему уровню ресурсов.

Таким образом, у зимующих птиц перенаселение возникает в зимний период и связано с сокращением запаса пищевых ресурсов. Именно в это время между ними может возникать острая борьба за существование и отбор наиболее приспособленных особей. Весной, наоборот, наблюдается недостаток птиц.

Перенаселение в косвенной форме может возникать и при отсутствии прямого дефицита ресурсов. Как мы отмечали выше, в результате экспериментов по удалению гнездящихся птиц со своих территорий было выявлено наличие большого количества птиц, физиологически способных к размножению, но не гнездящихся из-за недостатка пригодных для гнездования мест. Поскольку успех в борьбе за существование определяется не только выживанием особи, но и возможностью оставить потомство, избыток не гнездящихся особей с эволюционной точки зрения также следует рассматривать как перенаселение. Некоторые птицы, например, кулики, обладают низким уровнем смертности, и в их популяциях имеется большое количество репродуктивно зрелых особей, приступающих к гнездованию только на 5-7 год своей жизни. У этих птиц избыток не гнездящихся особей вызывает постоянную конкуренцию за брачного партнера и место гнездования.

Динамическая модель показывает, что, несмотря на наличие регуляторных механизмов, соотношение между численностью организмов и их ресурсами может существенно изменяться в разные периоды природного цикла. В результате периодических явлений в популяциях может возникать как перенаселение, так и снижение численности ниже предельно допустимого уровня. При нарушении баланса требуется довольно много времени для того, чтобы численность организмов вновь пришла в точное соответствие с запасом ресурсов. Благодаря периодичности природных явлений и динамичному характеру механизмов регуляции численности в природе регулярно возникает перенаселение, с помощью которого, согласно Дарвину, запускается весь дальнейший эволюционный процесс. Популяция может довольно долго находиться в состоянии перенаселения, и именно в этот момент эволюция идет наиболее интенсивно. После того как с помощью механизмов популяционного гомеостаза численность организмов вновь приходит в норму, интенсивность эволюционного процесса снижается.

* * *

В природе существуют различные механизмы регуляции численности животных и растений. Но наличие механизмов регуляции численности не препятствует существованию явления перенаселения в природе. С помощью механизмов популяционного гомеостаза поддерживается только общий баланс между численностью организмов и запасом необходимых ресурсов. В силу разных причин в популяциях часто происходит нарушение этого соотношения, возникает перенаселение и открывается возможность для начала, продолжения или изменения эволюционного процесса. Тем самым

подтверждается важная роль перенаселения как пускового механизма эволюции.

Глава 5. Борьба за существование

Борьба за существование относится к одному из важнейших экологических факторов эволюции. Ч. Дарвин рассматривал борьбу за существование как объективный процесс взаимодействия организмов в природе, вызываемый противоречием между тенденцией организмов к неограниченному размножению и ограниченностью ресурсов окружающей среды. Борьба за существование возникает в результате перенаселения и, в свою очередь, является непосредственной причиной естественного отбора.

Представления Дарвина о борьбе за существование как взаимодействии организмов в природе и о противоречии между количеством нарождающегося в каждом поколении потомства и препятствиями на пути выживания его до следующего размножения составляет основу современного понимания сущности и причин борьбы за существование.

Дарвиновским термином «борьба за существование» описывается тот круг проблем, который изучает экология. Это понятие включает в себя весь комплекс взаимосвязей организмов с окружающей средой. На протяжении жизни каждая особь вступает в определенные отношения как с особями того же вида, так и с особями других видов. Они служат ей пищей, либо являются по отношению к ней хищниками, конкурентами в питании, паразитами. Наконец, каждая особь подвержена влиянию абиотических условий существования. Все эти разнообразные отношения с неживой и живой средой и называют со времен Дарвина борьбой за существование (Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

Формы борьбы за существование

В современной теории эволюции выделяют несколько форм борьбы за существование - биотические отношения организмов и взаимоотношения организмов с абиотическими факторами окружающей среды. К биотическим отношениям относят конкуренцию, хищничество, симбиоз (паразитизм, комменсализм, мутуализм).

Биотические отношения организмов

В учении Дарвина ведущая роль в процессе эволюционных преобразований организмов отводится биотическим отношениям. Поскольку адаптации организмов носят относительный характер, эволюция, по Дарвину, может происходить в результате соревнования и борьбы организмов друг с другом при неизменных условиях окружающей среды. Помимо этого, разные формы биотических отношений имеют неодинаковое эволюционное значение. Дарвин в качестве главной формы борьбы за существование рассматривал конкуренцию за ограниченные ресурсы. По его мнению, недостаток ресурсов и обусловленная этим внутривидовая и межвидовая конкуренция ведут к специализации, расхождению в разные экологические

ниши, дивергенции и образованию новых видов. В современной эволюционной теории конкуренция также рассматривается как ведущая форма борьбы за существование, так как именно в соревновании проявляются основные противоречия между организмами, выступающие источником их эволюции.

Конкуренция

Под конкуренцией подразумевается ситуация, при которой для двух особей или для двух видовых популяций не имеется достаточного количества ресурса среды. Использование ресурса одной особью или одним видом уменьшает потребление его другой особью или другим видом, рост и выживание которых определяются недостатком этого ресурса.

Существуют различные подходы к определению понятия конкуренции в зависимости от того, рассматриваются ли причины, вызывающие конкуренцию между организмами, использующими общие ресурсы, или же за основу берется результат влияния конкуренции на репродуктивный успех и популяционную динамику конкурирующих организмов. Примером первого подхода может служить определение, данное А. Мильне (Milne, 1961), согласно которому конкуренция - это стремление двух или более животных получить преимущественный доступ к использованию общих ресурсов, если их запас недостаточен для обоих (или всех) животных. В определениях подобного рода внимание акцентируется, прежде всего, на ресурсах, за которые происходит конкуренция. Отражением второго подхода служит определение конкуренции, данное Ю. Одумом (1986), которое гласит, что конкуренция - это любое взаимодействие между популяциями двух или более видов, которое неблагоприятно сказывается на их росте и выживании. Существуют попытки дать определения конкуренции, которые отражали бы одновременно оба этих подхода (Law, Watkinson, 1989; Wiens, 1989).

Формы конкуренции

В природе существуют разные формы конкуренции. В экологических исследованиях, направленных на изучение взаимоотношений организмов в природных сообществах, обычно различают так называемую *интерферентную* конкуренцию, при которой происходят прямые столкновения между особями, и *эксплуатационную* конкуренцию, обусловленную использованием общих ресурсов (Miller, 1967). В эволюционной теории обычно выделяют внутривидовую и межвидовую конкуренцию. По своему эволюционному значению эти две формы конкуренции существенно различаются.

Внутривидовая конкуренция возникает между особями, занимающими одну и ту же экологическую нишу, обладающими одинаковой морфофизиологической конституцией и имеющими одинаковые потребности в пище и других ресурсах. В результате внутривидовой конкуренции

возникают и усиливаются различия между особями данного вида, которые ведут к постепенной дифференциации признаков и дивергенции.

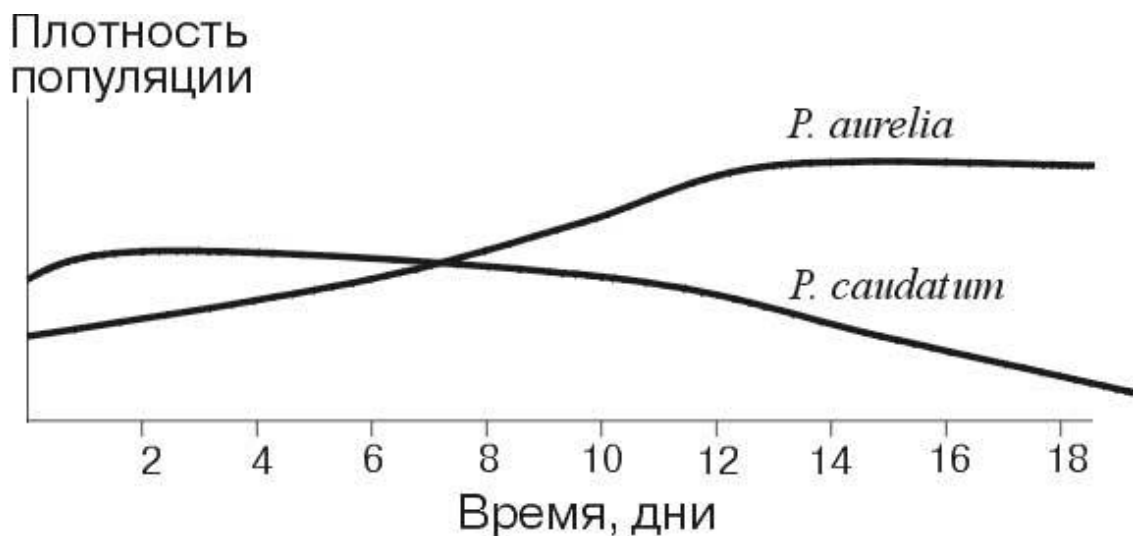
Межвидовая конкуренция, наоборот, способствует поддержанию целостности видовых популяций. Конкуренция с другими видами заставляет совершенствоваться адаптации к использованию специфических ресурсов и не позволяет организмам выходить за рамки своей собственной экологической ниши.

В природе существует баланс между этими двумя формами конкуренции. В зависимости от конкретной экологической ситуации, они могут уравнивать друг друга или же одна из них преобладает.

Принцип конкурентного исключения

Систематическое изучение экологической и эволюционной роли конкуренции началось в прошлом столетии, когда экология оформилась в научную дисциплину. Оно было связано с наблюдением и анализом взаимоотношений организмов в природных сообществах и развитием экспериментальных методов.

Впервые детальные экспериментальные исследования механизмов



внутривидовой и межвидовой конкуренции были проведены русским ученым Г. Гаузе и изложены в его знаменитой книге «Борьба за существование» (Gause, 1934). В опытах Гаузе разные виды инфузорий содержались вместе в условиях ограниченного количества пищи. Это приводило к их взаимному вытеснению. Например, при выращивании двух близкородственных видов инфузорий *Paramecium caudatum* и *P. aurelia* в одной культуре уже через 16 суток в пробирке оставались только особи *P. aurelia*, а все особи *P. caudatum* погибали (рис. 7). Гаузе на основании собственных экспериментов и математических работ В. Вольтерра (Volterra, 1926) и А. Лотки (Lotka, 1932) сформулировал положение о том, что в результате конкуренции два сосуществующих вида не могут занимать идентичные ниши. Совместное обитание возможно лишь в том случае, если виды используют разную пищу или ведут характерный образ жизни и, благодаря этому, получают преимущество над своим конкурентом (Gause 1934). Многие экологи и

прежде придерживались точки зрения о том, что совместно обитающие виды должны обладать различными требованиями к среде обитания (см. обзор, Hutchinson, 1975). Однако после работ Г. Гаузе (1934), Д. Лэка (Lack 1944), Ч. Элтона (Elton 1946) и ряда других исследователей это положение оформилось в принцип конкурентного исключения. Согласно этому принципу, два вида с одинаковыми экологическими требованиями не могут сосуществовать в одном месте (Hardin 1960).

Принцип конкурентного исключения играет исключительно важную роль в изучении взаимоотношений организмов в природных сообществах и анализе экологических факторов эволюции, так как устанавливает взаимосвязь между конкуренцией, экологической сегрегацией и видовой дифференциацией организмов.

Современные представления о роли конкуренции в формировании сообществ и эволюции организмов

Многочисленные исследования, направленные на изучение взаимоотношений организмов в природных сообществах, привели к созданию хорошо обоснованной и логически непротиворечивой теории конкуренции. Однако методические трудности изучения конкуренции, сложная структура природных экосистем, затрудняющая выявление взаимосвязей между организмами, возможность неоднозначной трактовки полученных данных не позволяют однозначно определить экологическую и эволюционную роль конкуренции. Поэтому мнения ученых о значении конкуренции в организации сообществ и процессе эволюционных преобразований организмов широко расходятся.

В экологии сообществ хорошо известны такие явления как экологическое высвобождение, компенсация плотностью, конкурентное исключение, сдвиг ниши, смещение признаков и некоторые другие, демонстрирующие существование конкуренции в природе. Изучению этих явлений и процессов посвящено много работ, которые стали классическими и вошли во многие сводки по экологии (см. напр., Пианка, 1981; Одум, 1986; Джиллер, 1988; Бигон и др. 1989). В природе организмы находятся в естественном состоянии и образуют систему с многообразными связями. Измерение показателей системы позволяет судить о факторах, поддерживающих ее существование, в том числе и о конкуренции. Однако природные экосистемы обычно находятся в состоянии равновесия, и это не позволяет проследить сам процесс их формирования. Поэтому при изучении природных сообществ ученые, как правило, получают лишь косвенные свидетельства конкуренции, основанные на сравнительных, коррелятивных наблюдениях.

Еще в начале становления экологии как самостоятельной науки многие исследователи ясно понимали важную роль экспериментального изучения конкуренции (Tensley, 1914). Эксперименты в лаборатории и в природе стали особенно широко проводиться после работ Г. Гаузе в начале сороковых

годов прошлого столетия. В настоящее время они приобретают все большую популярность среди биологов. В основе большинства экспериментов лежит манипулирование пищевыми ресурсами или плотностью популяций одного из потенциально конкурирующих видов и анализ ответной реакции другого вида (или других видов). Результаты экспериментов показывают наличие определенных взаимодействий между совместно обитающими видами, которые могут свидетельствовать о наличии конкуренции между ними (Connell, 1983; Schoener, 1983; Wiens, 1989).

Однако экспериментальный подход к изучению конкурентных отношений имеет целый ряд недостатков, препятствующих однозначной интерпретации полученных результатов. Эксперименты могут выявлять элементарные процессы, происходящие в сообществах, но они вряд ли могут решить проблему распределения видов в природе, дифференциации ниш, образования видов. Один из главных недостатков экспериментов, в том числе природных, - невозможность учитывать и моделировать все разнообразие отношений между организмами в сообществах. В большинстве экспериментальных работ анализируются взаимодействия лишь двух видов, тогда как естественные сообщества включают большое число видов животных и растений со сложными и многообразными связями (McIntosh, 1970; Alley, 1982; Underwood, 1986). Как правило, в природе или в экспериментах удается обнаружить различия в занимаемых нишах или ответные реакции потенциально конкурирующих видов при искусственном воздействии на их популяции. Но эти различия или реакции не обязательно служат свидетельством существования конкуренции в настоящем или в прошлом, а могут быть обусловлены различной приспособленностью видов к условиям среды обитания или их избеганием друг друга. С другой стороны, отсутствие ответных реакций видов не может служить доказательством отсутствия конкуренции, поскольку существует вероятность того, что какие-то аспекты взаимоотношений организмов не были учтены (Connell, 1983; Schoener, 1985; Low, Watkinson, 1989).

Для получения достаточно строгих данных при планировании и проведении экспериментов следует соблюдать целый ряд условий: проведение контрольных наблюдений за организмами или популяциями, не подвергающимися экспериментальному воздействию; многократное повторение экспериментов с целью исключения влияния случайных факторов; достоверное определение ресурсов, за которые происходит конкуренция; выбор подходящего времени и места проведения эксперимента; учет различного влияния межвидовой и внутривидовой конкуренции на поведение организмов. Лишь немногие из известных экспериментов удовлетворяют указанным выше условиям.

Трудности в изучении конкуренции приводят многих ученых к мнению об отсутствии конкурентных отношений между организмами или, по крайней мере, о незначительном влиянии конкуренции на структуру сообществ. Исследование целого ряда природных сообществ, для которых постулировалось организующее влияние конкуренции, обнаружило

случайное распределение видов в этих сообществах (Connor, Simberloff, 1979). Всесторонний анализ литературных данных, используемых для доказательства существования конкуренции, с применением критериев строгости этих доказательств, также показал, что большинство данных удовлетворяет лишь одному или нескольким критериям, поэтому все они могут рассматриваться лишь как косвенные и нестрогие свидетельства конкуренции (Wiens, 1989). Все это свидетельствует о возможности существования неконкурентных механизмов формирования сообществ и заставляет искать альтернативные способы регуляции биотических взаимодействий организмов в природе.

Особенно много споров возникает вокруг принципа конкурентного исключения, на котором в значительной степени основывается модель дивергентной эволюции. Теоретическим фундаментом большинства современных моделей конкуренции служат уравнения Лотки-Вольтерра или их модификации, которые описывают механизмы взаимодействия между организмами при их устойчивом сосуществовании. Однако в экологии сообществ появляется все больше фактов, свидетельствующих о малой вероятности достижения устойчивого конкурентного равновесия в природе. Когда в модели конкуренции вводятся предположения вариативности среды обитания, становится теоретически возможным длительное сосуществование экологически сходных организмов без их взаимного вытеснения.

При условии сезонного изменения в способах использования ресурсов можно построить модель сосуществования двух видов, использующих одни и те же ресурсы (Stewart, Levin, 1973). Сообщества в изменяющихся во времени условиях среды обитания при нелинейной динамике численности составляющих его видов также могут неопределенно долго существовать без достижения устойчивого равновесия (Levins, 1979). В ряде работ было показано, что даже незначительные колебания условий окружающей среды, связанные с изменением температуры, присутствием хищников и других экологических факторов, могут изменять конкурентоспособность видов и приводить к их длительному сосуществованию (Klomp, 1961; Miller, 1967; Schoener, 1977; Hutchinson, 1978; den Boer, 1980).

Согласно одной из компромиссных точек зрения, наиболее напряженные конкурентные отношения между организмами существовали в прошлом, и они привели к расхождению видов по нишам и ослаблению конкуренции. Эта теория получила название «призрак конкурентного прошлого» (Lack, 1971; MacArthur, 1972; Connell, 1980). Однако эта теория объясняет лишь изменения в степени напряженности конкурентных отношений между организмами в процессе их эволюции и не решает вопроса о существовании конкуренции как таковой.

В настоящее время вопрос о роли конкуренции в организации современных сообществ остается открытым. Несмотря на постоянное повышение уровня знаний и увеличение количества эмпирических данных, представления о конкуренции во многом еще зависят от превалирующих среди ученых субъективных мнений и от числа их сторонников.

Трудности в изучении механизмов конкуренции носят концептуальный характер и обусловлены преобладанием редуцированного подхода в биологии. Изучение конкурентных взаимоотношений организмов в сообществах проводится преимущественно в рамках концепции многомерной ниши Хатчинсона, и сравнительный анализ затрагивает не ниши как таковые, а лишь отдельные показатели экологической ниши видов, входящих в данное конкретное сообщество (Hutchinson, 1957). Эти показатели могут широко варьировать в разных условиях в зависимости от места, времени и характера взаимоотношений организмов. При таком подходе трудно выявить специфические адаптации, позволяющие животным занимать характерные экологические ниши и сосуществовать с другими видами.

В настоящее время в экологических исследованиях получил широкое распространение целостный подход к изучению структуры экологической ниши видов, основанный на концепции одномерной иерархической ниши (James et al., 1984; Schoener, 1989; Wiens, 1989; Хлебосолов, 2002). В этой концепции экологическая ниша определяется как система, целостные свойства которой обусловлены характером выполняемой видом функции в экосистеме и выражаются в специфическом способе добывания пищи, или кормовом поведении организмов. Для успешного выполнения своей функции, т.е. добывания пищи характерным способом, у животных формируются разнообразные экологические, морфологические, физиологические, генетические и другие адаптивные признаки.

Представления о целостности экологической ниши и соподчиненном характере связей между различными показателями ниши позволяют более обоснованно подходить к изучению механизмов конкуренции между видами. В концепции одномерной иерархической ниши системным признаком, характеризующим нишу вида как целое, служит кормовое поведение. Поэтому анализ конкурентных отношений организмов в сообществе должен проводиться именно на уровне кормового поведения. Все другие показатели ниши носят соподчиненный характер, степень их специфичности широко варьирует, и перекрывание ниш по этим показателям не может служить надежным критерием напряженности конкурентных отношений. Анализ ведущих и второстепенных факторов экологической сегрегации, по которым происходит расхождение видов по нишам, может помочь однозначному решению вопроса о существовании конкуренции в природе.

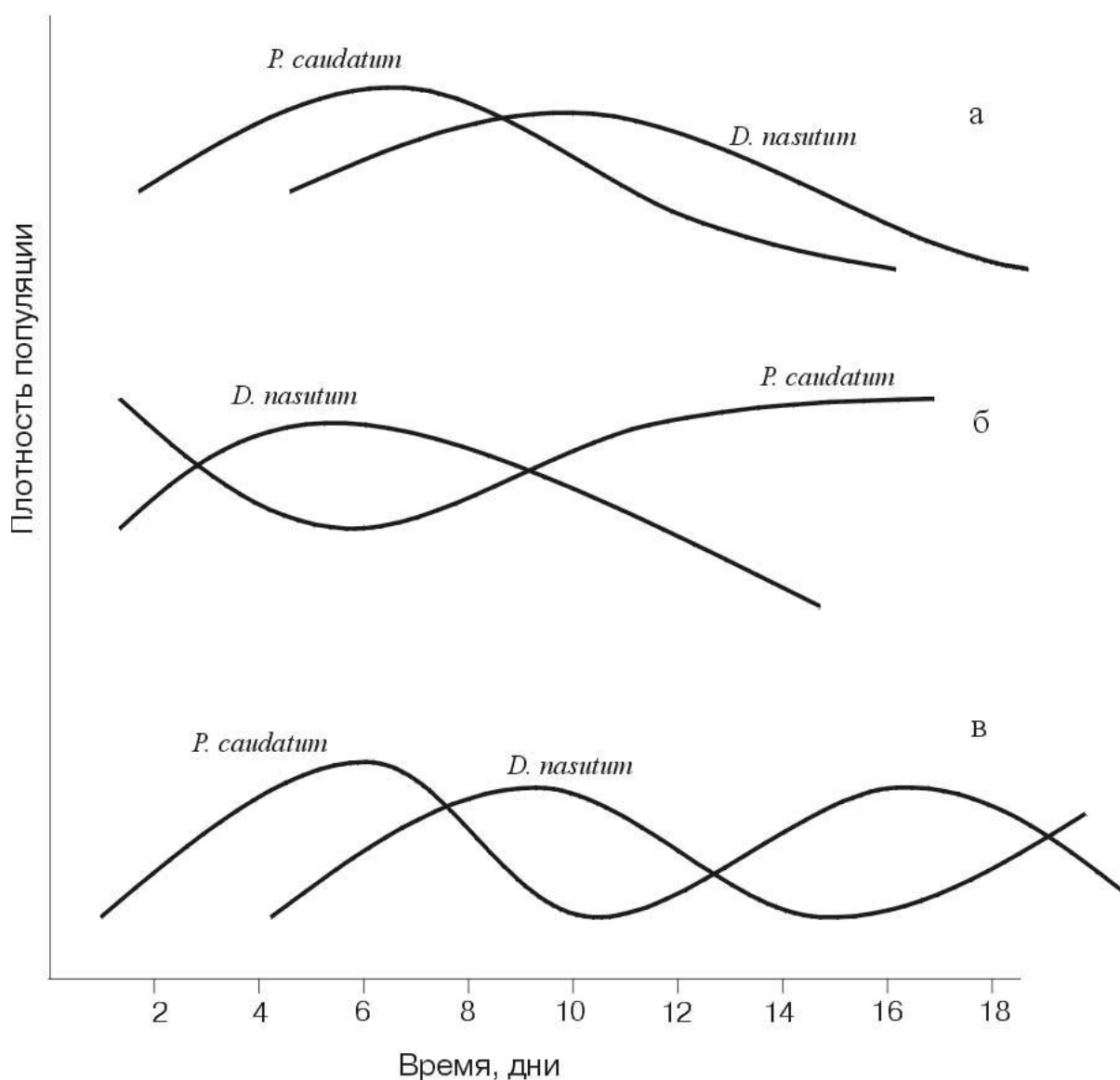
Большинство данных о конкуренции носит косвенный характер. В рамках концепции одномерной иерархической ниши открывается возможность получить прямые свидетельства наличия или отсутствия межвидовой конкуренции в природе. Выявление целостных свойств ниши позволяет проводить анализ взаимоотношений организмов в сообществе с позиций качества экологических ниш совместно обитающих видов. Поскольку главным показателем экологической ниши вида является кормовое поведение, критерием оценки качества ниши может служить эффективность добывания пищи.

Современные методы изучения кормового поведения животных позволяют определить эффективность кормежки с помощью оценки затрат времени и энергии на добывание пищи (Schoener, 1971; Дольник, Дольник, 1987; Андреев, 1984; Бардин и др., 1991; Ильина, Грачева, 1991). Изучение межвидовых отношений животных с учетом качества ниш показывает, что виды животных, использующие энергетически

дорогостоящие способы добывания пищи, стремятся занять местообитания тех видов, которые обладают более эффективным кормовым поведением. При этом возникают агрессивные межвидовые отношения, препятствующие проникновению животных в кормовые станции других видов. Они вынуждены вернуться на свою территорию и продолжать кормиться прежним способом. Это служит отчетливым свидетельством существования межвидовой конкуренции у животных (Хлебосолов, 1994).

Хищничество

Хищничество традиционно рассматривается как одна из важных форм борьбы за существование. Г. Гаузе (1934), наравне с опытами по конкуренции между инфузориями, изучал механизмы взаимодействия между хищником и жертвой. В одной культуре содержались вместе инфузории *P.*



caudatum и их хищник *Dididium nasutum*. Когда в плотную популяцию жертвы добавляли несколько особей хищника, последние быстро размножались, уничтожали практически всех инфузорий и затем погибали сами (рис. 8, а). В том случае, если на дне пробирки был осадок, служивший укрытием, не все особи *P.c.* погибали, и после снижения численности

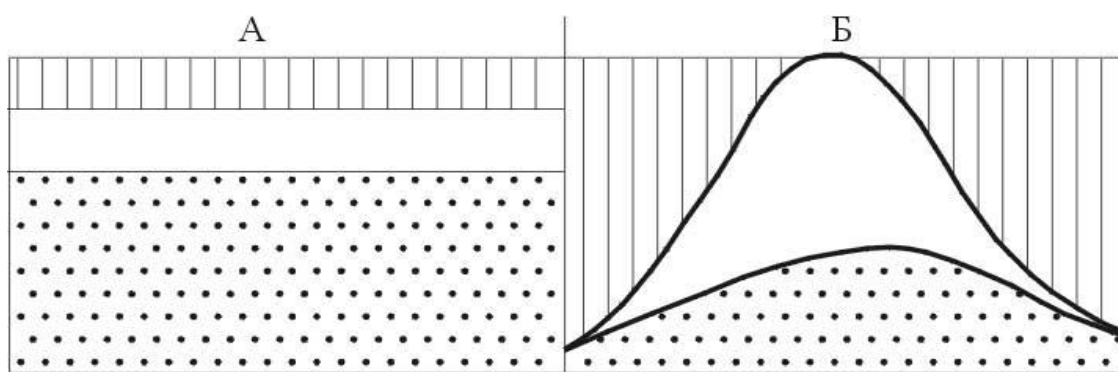
хищника *D.n.* вновь быстро размножались (рис. 8, б). Наконец, при периодическом добавлении в культуру жертвы и хищника, происходило циклическое колебание численности хищника и жертвы (рис. 8, в).

Изучение динамики численности животных в природе показало, что хищники могут выступать регуляторами стабильности в виде ограничения беспредельной размножаемости популяций. Это особенно наглядно видно на примере видов животных, обладающих циклической динамикой численности популяций – белых куропаток, леммингов, зайцев-беяков и некоторых других. Когда численность жертвы достигает значительной величины, популяции хищников благодаря обилию пищи также увеличиваются. При сокращении численности популяции жертвы погибает и часть популяций хищников.

Существует мнение, что хищники влияют не только на изменение численности жертв, но и обуславливают так называемую сопряженную эволюцию, при которой увеличение приспособленности хищников к добыванию жертв сопровождается появлением у жертв адаптивных признаков, позволяющих эффективно спастись от хищников. Например, травоядные копытные животные, обитающие на открытых местах, под воздействием хищников приобретают способность к быстрому бегу. Не только взрослые, но и их детеныши уже через несколько дней после рождения способны бегать с большой скоростью.

Несмотря на то, что взаимоотношения хищников и жертв играют важную роль в регулировании биотических связей организмов в природе, эволюционная роль хищничества как одной из форм борьбы за существование, судя по всему, невелика. Результаты современных исследований показывают, что численность хищников может зависеть от численности жертв, но сами хищники оказывают лишь незначительное влияние на популяции жертв в естественных условиях. Большинство животных обитает в закрытых местообитаниях, и они редко становятся добычей хищников. Например, дневные хищные птицы не могут охотиться на мышевидных грызунов в лесу, так как густая растительность мешает обнаружить жертву. Только совы приспособились к добыванию мышей и полевок в ночное время на слух.

Существенный урон хищники могут наносить только видам, образующим высокую плотность населения и одновременно обитающим в открытых, лишенных надежных укрытий биотопах. У таких животных вырабатываются различные способы снижения воздействия хищников. Одной из адаптивных стратегий служит циклическое колебание численности. Цикличность позволяет значительно сократить период воздействия хищников на популяции видов-жертв и, главное, препятствует достижению хищниками максимально возможной численности.



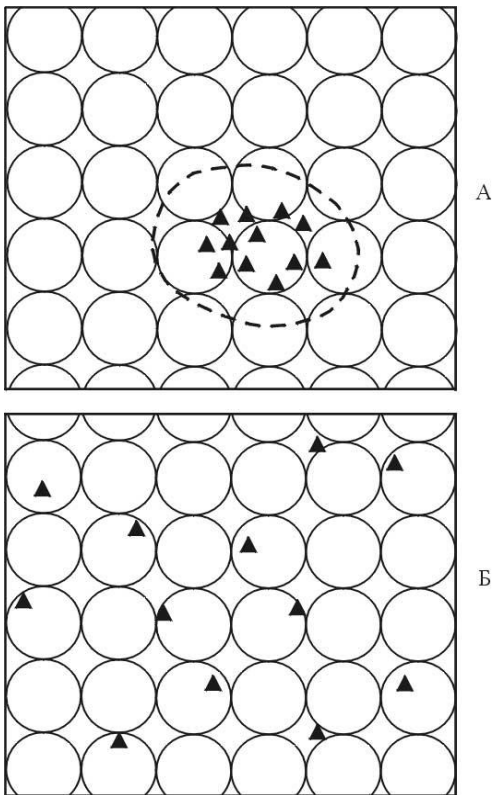
На **рисунке 9** приведена схема, иллюстрирующая механизм снижения воздействия хищников на популяцию жертв при циклических колебаниях. Если бы плотность населения жертв оставалась неизменной, то хищники могли бы беспрепятственно размножаться, достигая высокой численности и наносить большой урон популяциям жертв (точечная штриховка в левой части рисунка). Циклические колебания, сопровождаемые кратковременным повышением и затем быстрым снижением численности жертв, не позволяют хищникам размножиться до такого уровня, при котором они могли бы нанести заметный ущерб популяциям видов-жертв. В результате отрицательное воздействие хищников снижается (площадь точечной штриховки в правой части рисунка меньше, чем в левой части).

При циклических колебаниях происходит некоторое недоиспользование видом-жертвой потенциально доступных пищевых ресурсов в период низкой численности. По-видимому, это один из главных недостатков цикличности. При незначительном влиянии хищников для популяции вида-жертвы оптимальна стабильная численность, поскольку поддерживающие стабильность этой системы социальные механизмы позволяют эффективно регулировать численность организмов в строгом соответствии с имеющимися ресурсами. Наоборот, при повышенном воздействии хищников на популяцию цикличность является оптимальным, а в некоторых случаях, возможно, единственным способом избежать крайне высоких потерь.

Еще одним способом снижения влияния хищников служит колониальное гнездование птиц. Птицы, живущие в открытых местообитаниях, часто образуют плотные гнездовые поселения на ограниченной территории. Адаптивность такого поведения обусловлена тем, что большинство наземных и пернатых хищников во время гнездования птиц обитают на ограниченных участках и лишены возможности широко перемещаться из-за того, что они охраняют индивидуальные территории или привязаны к своим гнездам, норам, логовам и т.д. Птицы при образовании плотной колонии попадают в пределы участка обитания лишь одного или нескольких хищников, и те не успевают нанести им большого вреда. В том случае, если бы эти птицы были распределены более равномерно, они бы подверглись воздействию значительно большего числа хищников (**рис. 10**).

Животные могут снижать урон от хищников и за счет изменения своего репродуктивного поведения. В том случае, когда самка может в одиночку выкормить свое потомство, она предпочитает обходиться без помощи самца, так как при этом снижается плотность населения популяции и, соответственно, уменьшается степень воздействия хищников. Этим в значительной степени определяется разнообразие брачных систем животных.

Существует много других адаптаций, позволяющих избежать больших потерь от хищников. Большинство из них связано с изменением социального поведения и организации и не приводит к появлению



эволюционно значимых морфологических, физиологических и других признаков организмов. Даже в том случае, если животные приобретают адаптивные признаки, позволяющие снизить отрицательное воздействие хищников, это не приводит к появлению эволюционно новых форм. В процессе эволюции экологическая сегрегация и видовая дифференциация организмов вызываются конкуренцией за ограниченные ресурсы, в результате которой животные расходятся в разные экологические ниши, и у них формируются специфические видовые признаки. Появление адаптаций, связанных с влиянием хищников, носит подчиненный характер и зависит от условий, в которых оказывается вид, занимающий данную нишу. Эти адаптации могут лишь модифицировать адаптации, обусловленные спецификой экологической ниши вида, и не влияют на его эволюционную судьбу.

Симбиоз

Различные формы симбиотических отношений организмов, так же как и хищничество, играют значительно меньшую роль в эволюционных преобразованиях организмов по сравнению с конкуренцией, поэтому могут рассматриваться в качестве второстепенных форм борьбы за существование. В результате симбиоза повышается или, наоборот, понижается приспособленность организмов к условиям существования и редко происходит появление новых видов. Организмы, перешедшие к паразитическому образу жизни, могут образовывать эволюционно новые

формы, но этот процесс следует рассматривать не как особенное явление, связанное с симбиозом, а как обычное освоение новой ниши в результате конкуренции с исходной формой. Примером эволюционно значимой формы симбиоза может служить лишайник как новая форма, возникающая в результате тесного сожительства водорослей и грибов. Взаимодействие этих изначально самостоятельных форм организмов привело к освоению новой ниши и формированию нового симбиотического организма.

Роль абиотических факторов

Эволюционную роль абиотических факторов оценить довольно трудно. С одной стороны, многообразие условий окружающей среды влияет на видовое разнообразие организмов. Но с другой стороны, увеличение видового разнообразия происходит в результате биотических отношений преимущественно за счет конкуренции и вызванной ею экологической специализации организмов. Очевидно, что влияние абиотических факторов само по себе не может приводить к направленной эволюции и появлению эволюционно новых форм организмов. Организмы оказываются в разных условиях окружающей среды за счет того, что занимают разные экологические ниши и имеют различное пространственное распределение. Климат и другие абиотические факторы могут оказывать лишь общее модифицирующее влияние на формирование видовых адаптивных признаков, связанных с освоением специфической экологической ниши. Например, у всех видов животных, обитающих в пустынях, формируются сходные адаптивные признаки: редкая и короткая шерсть, типичная пустынная окраска, физиологические адаптации к обитанию в условиях жары и недостатка влаги. В полярных районах, наоборот, у всех животных шерсть густая и длинная, зимой она приобретает белую защитную окраску, многие животные запасают пищу или впадают в спячку для переживания длинной и холодной зимы. Все эти адаптации обеспечивают лучшее выживание организмов в разных климатических условиях, но не влияют на структуру экологической ниши и специфические видовые признаки каждого конкретного вида. В том случае, если бы не было перенаселения и борьбы за существование, все организмы обитали бы в оптимальных климатических условиях и вряд ли стали бы распространяться в холодные или, наоборот, в жаркие безводные районы и занимать там новые экологические ниши.

* * *

Анализ взаимоотношений организмов в природе показывает, что конкуренция является одной из наиболее эволюционно значимых форм борьбы за существование. В результате конкуренции за ограниченные ресурсы происходит специализация организмов, их расхождение в разные экологические ниши и образование новых видов. Все остальные формы борьбы за существование носят подчиненный характер и зависят от того, в

каких условиях оказывается вид, занимающий ту или иную экологическую нишу. Основные видовые признаки организмов определяются структурой их экологической ниши и специфическими способами использования ресурсов. Приспособления, связанные с защитой от хищников, воздействием других организмов или абиотических факторов окружающей среды, могут модифицировать специфические видовые признаки, но редко приводят к образованию новых эволюционных форм.

Глава 6. Теория экологической ниши

Избыточная численность организмов, конкуренция и естественный отбор являются необходимыми условиями дифференциации видов. Однако видовое разнообразие организмов в конечном итоге определяется наличием мест в экологии природы, или количеством потенциальных экологических ниш. Поэтому центральным вопросом в изучении экологических факторов эволюции является вопрос о структуре экологической ниши вида. Для того чтобы понять, что такое вид как феномен экологический, необходимо понять, что представляет собой его ниша.

Исследования, посвященные теории экологической ниши, получили чрезвычайно широкое развитие в биологии. Но, несмотря на значительный объем фактических данных и теоретических обобщений, концепция ниши еще недостаточно разработана и вызывает много споров. Пока не удастся в полной мере определить сущность понятия экологической ниши и выявить ее основные характеристики (Hutchinson, 1978; Law, Watkinson, 1989; Schoener, 1989).

В концепции ниши одной из главных является проблема целостного описания структуры экологической ниши. Факторы окружающей среды, действующие на вид, весьма многообразны. Из сложного комплекса условий обитания трудно вычлениить именно те из них, которые существенны для характеристики экологической ниши вида. В работах, посвященных описанию структуры экологической ниши, обнаружены многие отдельные факторы, играющие важную роль в экологической сегрегации и видовой дифференциации организмов, однако не выявлены показатели, характеризующие нишу вида как целостную экологическую единицу.

Отсутствие целостных представлений о структуре экологической ниши вида мешает решению целого ряда других вопросов. Например, неясно, является ли ниша характеристикой среды или свойством организма. То есть существуют ли объективно в природе свободные экологические ниши, которые могут занимать разными видами, или же ниша формируется в результате собственной жизнедеятельности организмов. Не удастся также решить вопрос о роли конкуренции в расхождении организмов по экологическим нишам и формировании сообществ.

В настоящее время, благодаря всестороннему изучению биоэкологических отношений организмов, а также выявлению важной роли поведения в разделении ресурсов, стало возможным сформулировать четкие представления о сущности и структуре экологической ниши вида. Это, в свою очередь, позволяет выявить специфические поведенческие, экологические и морфологические черты животных организмов и способствует лучшему пониманию исторического процесса образования видов.

Ниже мы рассмотрим основные этапы развития теории экологической ниши, которые привели к формированию целостных представлений о механизмах экологической сегрегации и расхождении животных по

экологическим нишам, а также обсудим актуальные проблемы и перспективы дальнейших исследований в этой области. Поскольку концепция экологической ниши сформировалась и развивается преимущественно в орнитологии, в центре нашего внимания будут находиться работы, направленные на изучение структуры экологической ниши птиц.

Мы не ставили задачу дать всеобъемлющий обзор исследований по проблеме экологической ниши. Подробно с различными аспектами теории экологической ниши можно познакомиться в сводках отечественных и зарубежных авторов (Schoener, 1974, 1977, 1989; Roughgarden, 1979; Пианка, 1981; Шишкин, 1982; Abrams, 1983; Connell, 1983; Шенброт, 1986; Джиллер, 1988; Бигон и др., 1989; Low, Watkinson, 1989; Wiens, 1989).

Появление и развитие теории экологической ниши

Представления о важной роли экологической ниши в процессе образования новых видов существуют давно. Идеи об «экономии природы», соответствующие современному понятию экологической ниши, наиболее ярко были сформулированы в трудах К. Линнея, У. Пейли и Ч. Лайеля (Галл, 1993).

Точка зрения о том, что каждый вид занимает в природе определенное место, была развита и широко использована Ч. Дарвином при обосновании теории происхождения видов. По Дарвину, борьба за существование вынуждает организмы изменяться и совершенствоваться с тем, чтобы, занимая новые места в природе, эффективно и более разнообразно использовать ресурсы и в конечном итоге выжить в этой борьбе. Это служит главной причиной расхождения признаков и появления новых видов (Дарвин, 1937).

В современном виде концепция ниши появилась в экологии сравнительно недавно. Одним из первых слово «ниша» в экологическом смысле использовал, по-видимому, Р. Джонсон (Johnson, 1910, цит. по Gaffney, 1975), однако он не развил свои представления о нише в качестве самостоятельной концепции. Е. Гриннел (Grinnell, 1917), Ч. Элтон (Elton, 1927), Г. Гаузе (Gause, 1934), Г. Хатчинсон (Hutchinson, 1957) и некоторые другие исследователи впервые предложили и обосновали понятие ниши как положение организмов в сообществе. Благодаря работам Дж. Гексли (Huxley, 1942), Д. Лэка (Lack, 1947, 1971), Дж. Симпсона (1948), Э. Майра (1947, 1968, 1974), связавших воедино представления об экологической нише, конкуренции, теории естественного отбора и приложивших их к анализу видообразования и распространения видов в природе, концепция экологической ниши стала одной из центральных в изучении экосистем и интерпретации эволюции видов.

Первые попытки целостного описания экологической ниши животных

Еще в начале прошлого столетия предпринимались попытки разработать подходы к изучению экологической ниши животных как целостной функциональной единицы (Grinnell, 1917; Elton, 1927; Шульпин, 1940; Познанин, 1941; Промптов, 1940, 1956; Odum, 1945). В этом плане наиболее важная роль принадлежит исследованиям Е. Гриннела и Ч. Элтона.

Е. Гриннел, изучая закономерности распределения животных в Калифорнии, попытался выявить наиболее важные факторы среды обитания, определяющие численность и географическое распространение видов. Впервые Гриннел использовал термин «ниша» в статье, посвященной анализу биотопического распространения и ареала калифорнийских кривоклювых пересмешников *Taxostoma redivivum* (Grinnell, 1917). В этой работе и в целом ряде других исследований он четко обосновал и развил свои представления об экологической нише животных (Grinnell, 1917, 1924, 1928).

Принято считать, что Гриннеловское понятие ниши в целом эквивалентно понятию местообитание (Dice, 1952; Krebs, 1978; Hurlbert, 1981). Однако при более строгом и внимательном анализе его работ можно видеть, что Гриннел рассматривал нишу не как местообитание или биотоп, а как взаимосвязанную систему адаптаций организмов к существованию в том или ином местообитании. Наибольшее значение он придавал трофическим адаптациям, таким как тип пищи и способ ее добывания. В качестве ведущего адаптивного признака он признавал кормовое поведение, особенности которого влияют на выбор кормовых субстратов, или микроместообитаний; последние, в свою очередь, определяют биотопическое и, соответственно, географическое распространение видов. Кормовое поведение тесно связано с морфологической структурой организма и типом используемой пищи. По Гриннелу, ниша - это в значительной мере свойство вида, который, обладая специфическим поведением, морфологическим строением и физиологией, выбирает подходящие для него местообитания.

Несмотря на то, что Гриннел при изучении экологической ниши уделял основное внимание адаптациям вида к условиям обитания, он ясно понимал роль конкурентных отношений в формировании видовой структуры населения животных. В статье, посвященной экологии рыжеспинной гаички (*Parus rufescens*), Гриннел предположил, что ее распространение может ограничиваться присутствием других видов синиц этого семейства (*Baeolophus*, *Psaltriparus*, *Chamaea*), лучше приспособленных к местным условиям, и поэтому более конкурентоспособных (Grinnell, 1904). В этой же работе он высказал общие положения о том, что в сходных местообитаниях могут совместно обитать только виды, питающиеся разным кормом или обладающие разным кормовым поведением, так как вид, лучше приспособленный к условиям данного местообитания, неизбежно вытеснит вид, менее приспособленный.

Ч. Элтон использовал понятие ниши для характеристики положения и взаимоотношений организмов в сообществе. Он отмечал, что ниша организма может быть определена в значительной степени его размером и кормовыми привычками. Выражение «кормовые привычки» Элтон применял

одновременно для характеристики методов добывания корма и состава пищи. Иногда он употреблял этот термин только лишь как эквивалент кормового поведения и подчеркивал важную роль последнего в определении ниши вида. Он писал, что многие животные обладают достаточно сложными кормовыми привычками и используют разнообразную пищу, но даже у этих животных наблюдается определенная закономерность в использовании кормовых методов и выборе пищевых объектов. Элтон считал полезным для описания ниши вида включать, помимо кормового поведения, некоторые другие характеристики, например, место гнездования, взаимоотношения с хищниками (Elton, 1927).

Широко распространена точка зрения о том, что представления Гриннела и Элтона об экологической нише различны: первый использует понятие ниши для описания местообитаний и привычек животных, а второй - для обозначения функциональной роли видов в сообществе (Krebs, 1978; Риклефс, 1979; Джиллер, 1988). Однако сравнительный анализ двух концепций показывает, что их основные положения сходны. Оба автора определяют место видов в природе прежде всего с точки зрения их адаптации к условиям среды обитания и определяют нишу как функциональную единицу внутри биологического сообщества. Они рассматривают трофические факторы, прежде всего кормовое поведение, в качестве важнейшего компонента экологической ниши. В обеих концепциях, в особенности у Гриннела, подчеркивается тесная взаимосвязь между кормовым поведением, структурой кормовых станций, биотопическим и географическим распространением животных (Udvardy, 1959; James et al., 1984; Schoener, 1989).

В первых работах по теории экологической ниши не удалось в полной мере сформулировать целостного представления о нише, так как еще не были изучены отдельные экологические факторы, определяющие механизмы разделения ресурсов и экологической сегрегации животных. Поскольку функциональное единство той или иной системы обеспечивается структурным множеством составляющих ее элементов, объективно нельзя было сформулировать целостного понятия экологической ниши вида без предварительного изучения отдельных ее показателей. Основой для таких исследований послужила концепция многомерной ниши Хатчинсона, согласно которой ниша определяется как сумма всего многообразия ресурсов, используемых популяцией вида (Hutchinson, 1957, 1959, 1978). Эта концепция доминировала в биологии на протяжении нескольких последних десятилетий.

Изучение отдельных аспектов экологической ниши видов

Хатчинсон рассматривал нишу как многомерное пространство, или гиперобъем, в пределах которого условия среды позволяют особи или виду существовать неопределенно долго. Градиент каждого фактора среды можно представить себе как некое измерение пространства. Если данная ниша имеет

n значимых измерений, то ее можно описать в терминах n - мерного пространства. Вся совокупность оптимальных условий, при которых данная организменная единица может существовать и воспроизводить себя, Хатчинсон назвал фундаментальной нишей. Фундаментальная ниша представляет собой наибольший абстрактный гиперобъем, когда вид не ограничен конкуренцией с другими видами, а физическая среда оптимальна. В противоположность этому фактический диапазон условий существования организма, который всегда меньше фундаментальной ниши или равен ей, называется реализованной нишей (Hutchinson, 1957; Пианка, 1981, Одум, 1986).

Предложенное Хатчинсоном определение ниши оказало большое влияние на развитие экологической теории. Это связано с тем, что, во-первых, нишу Хатчинсона можно описывать с помощью количественных показателей и оперировать с ней математически. Во-вторых, ниша определялась им, исходя из свойств организмов и их взаимоотношений в сообществе. Хатчинсон отчетливо представлял, что характеристики ниши вида могут широко варьировать в зависимости от условий обитания и, прежде всего, от результатов конкуренции с другими видами. Он допускал объективное существование вакантных экологических ниш в природе, которые могут заполняться организмами, преадаптированными к данным условиям существования. Но в то же время подчеркивал, что в процессе эволюции организмов или сообществ конфигурация нишевого пространства может изменяться и ниши, прежде занимаемые одним видом, могут быть поделены между несколькими более специализированными видами. В-третьих, большое значение для развития концепции экологической ниши имели разработанные Хатчинсоном понятия фундаментальной и реализованной ниши. Фундаментальную нишу иногда называют преконкурентной, или потенциальной нишей, а реализованную нишу - постконкурентной, или фактической нишей. Это вызвало большой интерес к изучению роли конкуренции в разделении ресурсов среды обитания.

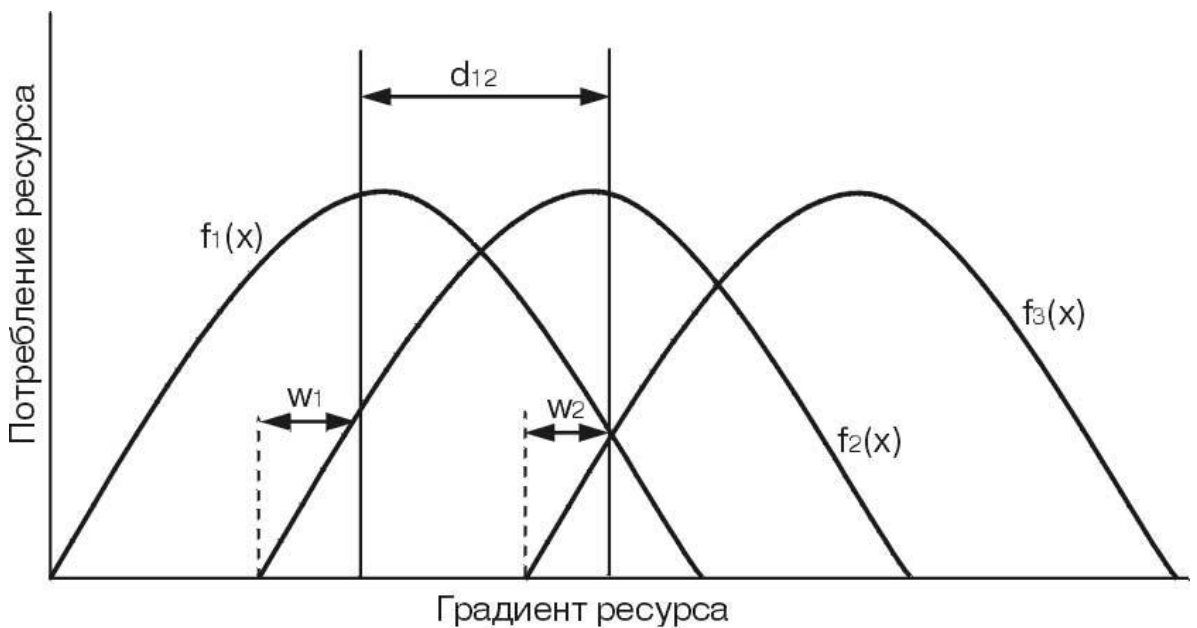
Развитие концепции многомерной ниши было связано, прежде всего, с работами Р. МакАртура и его коллег, которые разработали формализованные методы оценки степени перекрывания и ширины ниш и положили начало большому количеству эмпирических и теоретических исследований по экологии сообществ в последующие три десятилетия (MacArthur, MacArthur, 1961; MacArthur, Pianka, 1966; MacArthur, Levins, 1967; MacArthur, Wilson, 1967; MacArthur, 1968, 1970, 1972).

Р. МакАртур и Р. Левинс (MacArthur, Levins, 1967) впервые рассмотрели концепцию лимитирующего сходства организмов с целью выразить количественно тот уровень, до которого может доходить сходство между сосуществующими видами. Они взяли за основу модель конкуренции типа предложенных Лоткой-Вольтерра (Lotka, 1925; Volterra, 1926), при условии разделения видов по одномерному спектру ресурсов и нормального распределения функции использования. В дискретном виде формула имеет следующий вид:

$$\lambda_{12} = \frac{\sum P_2 h}{\sum P_1 h^2}$$

где λ_{12} - коэффициент конкуренции, отражающий меру конкурентного воздействия вида 2 на вид 1, $P_i h$ - функция использования ресурса h видом i .

При условии предельной плотности насыщения в модели Лотки-Вольтерра можно рассчитать коэффициент конкуренции, обеспечивающий возможность совместного существования и при обратном пересчете дающий величину лимитирующего сходства двух видов. Каждый вид, входящий в данную систему, использует ресурс определенным способом, описываемым



соответствующей функцией использования ($f(x)$), и степень разделения ниши или степень лимитирующего сходства характеризуется отношением d_{ij}/w_{ij} , где d - разность средних значений использования ресурсов для видов i и j , а w_{ij} общая ширина кривой использования (одно стандартное отклонение) (рис.11). МакАртур и Левинс (MacArthur, Levins, 1967) установили, что лимитирующее отношение d/w для успешной инвазии вида, пытающегося «втиснуть» свою нишу между нишами двух уже имеющих видов, равно 1,56.

В дальнейшем были разработаны более строгие модели и методы анализа уровня сходства между сосуществующими видами. Они включали большее число конкурирующих видов, отличное от нормального распределение функции использования ресурсов, более чувствительные способы расчета (MacArthur, 1972; Roughgarden, 1974; May, 1981). Исходя из теоретических соображений, имеется известный предел перекрывания ниш, и сосуществование видов, использующих один и тот же ресурс, возможно лишь в том случае, когда среднее различие между ними превышает

типичную внутривидовую изменчивость, т.е. $d > w$. Обычно отношение $d/w < 1$ указывает на потенциально сильную конкуренцию за данный ресурс, тогда как отношение $d/w > 3$ позволяет считать, что между видами нет взаимодействия, то есть нет перекрытия ниш (May, 1981; Abrams, 1983; Джиллер, 1988).

Ширина, или размер ниши, наравне со степенью перекрытия служит важнейшим показателем, определяющим степень специализации или генерализованности организмов, и как результат, - число видов в сообществе и плотность их «упаковки». Р. Левинс (Levins, 1966) одним из первых предложил формализованную модель описания ширины ниши. В дальнейшем были разработаны специальные математические индексы, описывающие ширину ниши, и предложены теории, объясняющие взаимосвязь между шириной ниши и напряженностью конкурентных отношений между видами (Routhgarden, 1974; Hurlbert, 1978; Feinsinger et al., 1981). По мнению ученых, виды, имеющие широкую нишу, перекрываются в большей степени, чем узкоспециализированные виды. При возрастании межвидовой конкуренции степень перекрытия ниш увеличивается. Это в свою очередь побуждает организмы специализироваться в использовании ресурсов, и ширина их ниш уменьшается (Svardson, 1949; MacArthur, 1972, однако см. Abbott et al., 1977).

В рамках концепции ниши Хатчинсона были проведены многочисленные исследования отдельных факторов экологической сегрегации организмов. В этих исследованиях ставилась задача выявить отличия в использовании ресурсов и тем самым показать существование определенной избирательности, которая может быть обусловлена действием конкуренции. Этот полезный метод изучения роли конкуренции в структурировании сообществ оказался малоприменимым для понимания природы и свойств самой ниши. Поэтому в биологии начался поиск способов более целостного описания структуры экологической ниши вида.

Поиски путей целостного описания структуры экологической ниши

Характерной особенностью модели экологической ниши Хатчинсона служит априорное предположение о независимости и равнозначности переменных среды, по которым анализируется расхождение организмов по нишам. Выделяют отдельно трофическую, пространственную, временную и другие компоненты ниши (Одум, 1986). По своей природе эти показатели отличаются друг от друга и вряд ли могут рассматриваться в качестве равнозначных составляющих экологической ниши вида. Поэтому многие исследователи отмечали необходимость дифференцированного подхода к анализу различных показателей ниши (Whittaker et al., 1973; Kulesza, 1975; Schoener, 1989). Постепенно экологическую нишу стали определять не как сумму всего разнообразия ресурсов, используемых популяцией вида, а как спектр использования ресурсов по одной или нескольким из наиболее важных (или наиболее доступных для измерения) осей ниши.

Предпринимались попытки оценить значимость отдельных показателей ниши и установить характер взаимосвязи между ними. Было обнаружено, что разделение ресурсов и расхождение видов по нишам происходит, в первую очередь, по местообитаниям, затем по пище и в меньшей степени по времени (Schoener, 1974, 1989).

В результате более детального изучения трофических отношений животных, прежде всего птиц, наряду с пищей и местообитаниями, в качестве одного из главных показателей экологической ниши стали рассматривать кормовое поведение. Было установлено, что птицы кормятся характерным для каждого вида способом, и стереотип кормового поведения сохраняется в разных условиях обитания. На основании сравнительного анализа состава пищи, пространственного распределения и кормового поведения пришли к выводу, что эти факторы иерархически взаимосвязаны: особенности кормового поведения в значительной степени определяют выбор птицами пищевых объектов и местообитаний (MacArthur, 1958; Root, 1967; Williamson, 1971; Holmes et al., 1979; Robinson, Holmes, 1982). Это позволило предположить, что способ добывания пищи служит ведущим фактором, определяющим экологическую дифференциацию и расхождение птиц по нишам (Hespenheide, 1975; Eckhardt, 1979; Чернов, Хлебосолов, 1989).

Дальнейшие исследования подтвердили эту точку зрения и привели к созданию концепции одномерной иерархической ниши, с помощью которой открывается возможность целостного описания структуры экологической ниши вида. В настоящее время эта концепция разработана достаточно полно только для птиц, однако она имеет большое значение для развития общей теории экологической ниши (James et al., 1984; Schoener, 1989; Wiens, 1989; Хлебосолов, 1996, 1999, 2002).

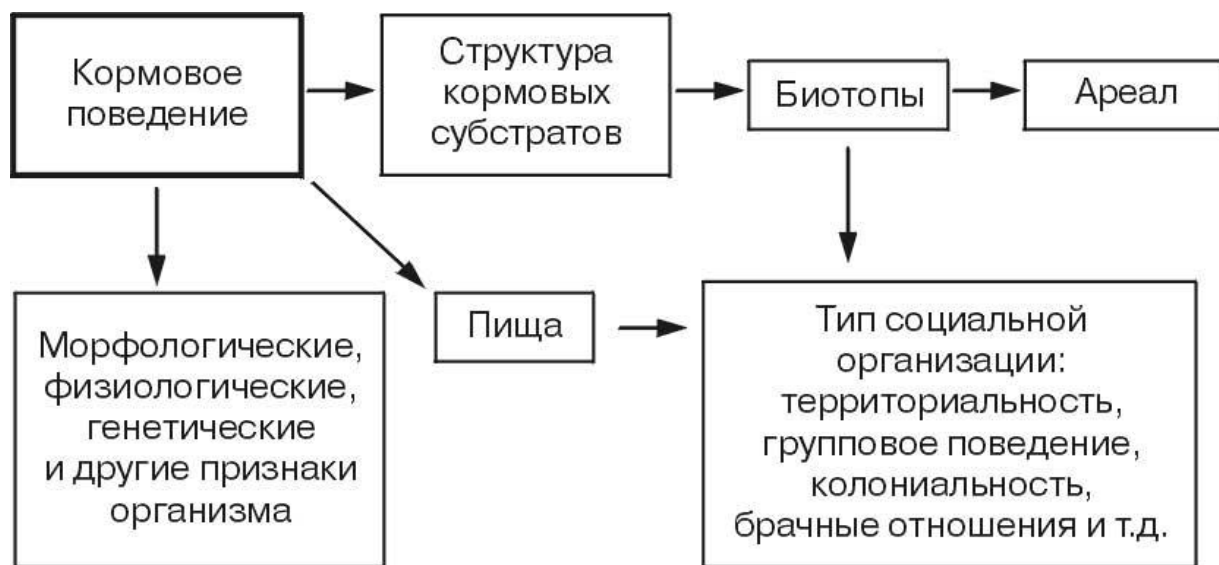
Концепция целостного описания экологической ниши птиц

Концепция одномерной иерархической ниши положила начало новому этапу в развитии теории экологической ниши. Основой для создания этой концепции послужили идеи Е. Гриннела о ведущей роли кормового поведения в разделении ресурсов и иерархической структуре экологической ниши птиц. Результаты многолетних исследований, выполненных в рамках концепции многомерной ниши Хатчинсона, позволили подтвердить и уточнить представления Гриннела и сформулировать современную концепцию одномерной иерархической ниши.

Главной особенностью концепции одномерной иерархической ниши служит то, что она рассматривает нишу как целостную функциональную единицу. В этой концепции экологическая ниша определяется как система, целостные свойства которой обусловлены характером выполняемой видом функции в экосистеме и выражаются в специфическом способе добывания пищи, или кормовом поведении птиц. Для успешного выполнения своей функции, т.е. добывания пищи характерным способом, у птиц формируются

разнообразные экологические, морфологические, физиологические, генетические и другие адаптивные признаки. Кормовое поведение является устойчивым, стереотипным видовым признаком, определяющим выбор птицами характерных микроместообитаний, их биотопическое и географическое распределение, состав пищи, тип социальной организации и т.д. При этом кормовое поведение, как особенный биологический феномен, не ставится в один ряд с другими признаками вида. Это системный признак, который обуславливает развитие всех остальных признаков данного вида, является их интегральным выражением и целостно выражает специфику экологической ниши вида (Хлебосолов, 1993 а, 1996, 1999, 2001 а, 2002).

Различные показатели экологической ниши вида образуют систему



иерархически соподчиненных адаптаций птиц к условиям среды обитания. Особенности кормового поведения птиц влияют на выбор кормовых субстратов и состав используемой пищи; эти факторы определяют характер предпочитаемых местообитаний и географическое распространение видов. Пища и структура местообитаний, в свою очередь, оказывают влияние на развитие тех или иных форм социального поведения. Кормовое поведение определяет также формирование морфологических, физиологических, генетических и других признаков птиц (**рис. 12**). Таким образом, в систему взаимодействия птиц со средой обитания последовательно включаются различные факторы, которые в той или иной степени характеризуют специфичность отношения вида к среде и в соответствии со своим местом в системе соподчиненных показателей участвуют в процессе разделения ресурсов.

Кормовое поведение, структура кормовых станций и состав пищи определяют так называемую трофическую нишу вида. Трофические факторы играют первостепенную роль в экологической сегрегации, расхождении по нишам и видовой дифференциации птиц. Однако образ жизни и взаимоотношения птиц в сообществе зависят не только от трофических, но и других экологических факторов, связанных с размножением, защитой от хищников, воздействием климата и т.д. Вместе с трофической нишей они

составляют общую экологическую нишу вида. Развитие этих адаптаций носит подчиненный характер и зависит от условий, в которых оказывается вид, благодаря своей трофической специализации.

Выявление целостных свойств кормового поведения позволяет успешно использовать концепцию одномерной иерархической ниши при изучении организации сообществ и экологических факторов видообразования. При этом концепция одномерной иерархической ниши сталкивается с определенными трудностями, обусловленными тем большим значением, которое уделяется кормовому поведению птиц в процессе экологической сегрегации и расхождении видов по экологическим нишам. Они касаются проблемы устойчивости кормового поведения птиц в природе, механизмов формирования видового стереотипа кормового поведения, методов целостного описания кормового поведения птиц. Рассмотрим эти вопросы подробнее.

Устойчивость кормового поведения птиц

Концепция одномерной иерархической ниши необходимо предполагает существование у птиц устойчивого видового стереотипа кормового поведения. Но поведение традиционно рассматривается в качестве одного из наименее устойчивых признаков, помогающих животным быстро приспособиться к резким изменениям условий среды обитания и сохранить эволюционную пластичность (А.Н.Северцов, 1939; Калабухов, 1950; Майр, 1968). Поэтому предположение о ведущей роли поведения, тем более только одной его формы - кормового поведения, в расхождении птиц по экологическим нишам и формировании специфических морфологических признаков на первый взгляд противоречит общепринятым представлениям об экологической и эволюционной роли поведения в целом.

Вопрос о степени устойчивости кормового поведения птиц далеко неоднозначен и вызывает много споров. В целом ряде исследований был обнаружен высокий уровень стереотипности пищедобывательной активности у птиц одного и того же вида (Промптов, 1956; MacArthur, 1958; Root, 1967; Parnell, 1969; Williamson, 1971; Hutto, 1981; Greenberg, 1984; Brown, Fredrickson, 1986; Хлебосолов, 1993 а). В то же время, имеются работы, в которых подчеркивается широкая изменчивость кормового поведения птиц в разных экологических ситуациях (Murton, 1963; Davies, 1977; Rabenold, 1980; Roper, 1986; Wiens, 1989; Резанов, 1996, 2000).

Для решения этой проблемы необходимо различать кратковременную изменчивость кормового поведения птиц, обусловленную ситуационной экологической ситуацией, и эволюционно значимую устойчивость поведения птиц в организованных сообществах. Хорошо известно, что условия существования птиц в природе нестабильны, состав и распределение ресурсов подвержены значительным сезонным и многолетним колебаниям. Птицы должны обладать адаптациями, позволяющими использовать нестабильные пищевые ресурсы. При изменении экологической ситуации

они вынуждены изменить поведение и кормиться нехарактерным для них способом. Но такое изменение поведения носит обычно кратковременный характер и в целом не ведет к нарушению видового стереотипа кормового поведения птиц (Root, 1967; Morse, 1971; Davies, Green, 1976; Fitzpatrick, 1980; Tye, 1989).

Устойчивость кормового поведения птиц в природе можно объяснить наличием межвидовой конкуренции и высоким уровнем консерватизма биоценотической организации сообществ (Плотников, 1979; Чернов, 1996). Птицы не могут свободно изменить свое кормовое поведение в ту или иную сторону без снижения эффективности кормежки и повышения конкуренции с близкими видами (Root, 1967; Holmes, Robinson, 1981; Whelan, 1987). Нестабильность условий среды способствует повышению вариабельности применяемых кормовых методов, но действие межвидовой конкуренции вынуждает птиц пользоваться привычными для них способами поиска и добывания пищи и повышает устойчивость кормового поведения.

Механизмы формирования видового стереотипа кормового поведения птиц

Согласно концепции одномерной иерархической ниши птицы выбирают пищу и местообитания, исходя из особенностей своего кормового поведения. При этом возникает вопрос, определяется ли избирательность пищи и кормовых станций поведением птиц или, наоборот, обитание в тех или иных условиях оказывает влияние на выбор соответствующих кормовых методов. Очевидно, что в процессе эволюционного развития трофических адаптаций, именно разнообразие пищевых объектов и кормовых станций в значительной мере предопределило возникновение тех или иных способов добывания пищи. Но по мере того, как вид, специализирующийся в добывании пищи тем или иным способом, приобретает соответствующие морфологические признаки и его поведение становится инстинктивным, он в самом себе начинает нести информацию о своей нише. При изменении условий или в результате расселения птицы выбирают местообитания, уже исходя из особенностей своего поведения. Поэтому в отношении механизмов формирования современных сообществ следует говорить о том, что именно кормовое поведение птиц предопределяет выбор кормовых станций и пищевых объектов, а не наоборот. Это позволяет отнести кормовое поведение к наиболее значимым показателям экологической ниши вида, а пищу и местообитания к факторам, зависимым от первого.

Проблема целостного описания кормового поведения птиц

Одна из трудностей, с которой сталкивается концепция одномерной иерархической ниши, связана с проблемой целостного описания кормового поведения птиц. Внешне поведение проявляется в сравнительно простых действиях организма, направленных на поиск и добывание пищи. Но

поскольку в нем соединяются воедино многообразные признаки самого организма и факторы среды, внутреннее содержание поведения весьма сложно и требует значительных усилий для выявления его специфических особенностей.

У экологически близких видов птиц, питающихся сходной пищей и обитающих в одной и той же среде, сравнительно легко обнаруживаются специфические отличия в манере кормового поведения. Они выражаются в использовании тех или иных кормовых маневров, разной последовательности их выполнения, продолжительности высматривания добычи, направления и длины прыжков и полетов и т.д. Но даже в этом случае возникают трудности целостного описания кормового поведения птиц, часто приходится разбивать единый процесс локомоции на отдельные элементы и использовать для их описания различные методы (Remsen, Robinson, 1990; Хлебосолов, 1999; Резанов, 2000).

При сравнительном анализе кормового поведения птиц из разных родов, семейств и отрядов у них помимо специфичной манеры кормежки обнаруживаются отличия в стратегии кормового поведения, типе используемой пищи, предпочитаемых местообитаниях. При этом кормовое поведение птиц внутренне становится еще более сложным, и крайне трудно выявить его специфичные черты (Хлебосолов, 1999).

Важная роль поведения в экологической сегрегации и расхождении птиц по нишам обуславливает необходимость разработки строгих математических методов, позволяющих проводить описание, оценку и сравнительный анализ кормового поведения птиц и других животных, как по отдельным параметрам, так и в целом.

Экологическая ниша – свойство вида или характеристика среды

Развитие целостных представлений о структуре экологической ниши позволяет решить вопрос о роли факторов среды и самих организмов в формировании ниши вида.

В рамках концепции одномерной иерархической ниши экологическая ниша определяется как специфическая функция того или иного вида в экосистеме, которая характеризуется способом использования ресурсов, или кормовым поведением организмов. Функция представляет собой определенное взаимодействие организмов того или иного вида с факторами среды. Поскольку во взаимодействие включены одновременно и вид и среда, ни одному из них нельзя приписать исключительной роли в организации этого взаимодействия. Функциональные свойства ниши не сводятся к отдельным свойствам организмов и среды. Это совершенно новые целостные свойства ниши как системы, которые возникают в результате специфического взаимодействия вида со средой. Нишу следует рассматривать не отдельно с позиций организма или с позиций среды, а как некоторую целостную функциональную единицу внутри природного

сообщества. Свойства ниши определяются, в конечном итоге, структурой более высокой по сравнению с видами и отдельными факторами среды системой – биоценозом, или экосистемой. Поэтому вопрос, является ли ниша характеристикой среды или свойством организма, теряет свой первоначальный смысл. В этом плане важнее понять, какую роль в формировании ниши вида играют факторы среды и какую сами организмы.

Функция вида в экосистеме определяется способом использования ресурсов и зависит от состава используемой пищи, структуры местообитаний и возможных методов добывания пищи. Пища и местообитания являются характеристикой среды. Они в значительной мере определяют количество возможных методов добывания пищи. Однако разнообразие кормового поведения определяется не только составом пищи и структурой местообитаний, но и свойствами самих организмов. В процессе эволюции происходит повышение уровня организации животных, связанное с усложнением строения, дифференциацией и интенсификацией функций, развитием нервной системы и т.д. Это позволяет им применять новые способы добывания пищи и формировать новые ниши при одних и тех же условиях окружающей среды. Таким образом, пища и местообитания образуют некоторую базовую основу разнообразия ниш, а за счет эволюционного развития самих организмов увеличивается число возможных методов добывания пищи и, соответственно, растет число экологических ниш.

* * *

Теория экологической ниши прошла долгий путь развития от первых попыток определить нишу как целостную функциональную единицу через дифференцированное изучение отдельных ее показателей до создания современной концепции целостного описания экологической ниши вида. Важным шагом на этом пути стало обнаружение целостных свойств кормового поведения, которое является ключевым системным признаком, обуславливающим функциональное единство ниши при структурной множественности составляющих ее элементов. Кормовое поведение характеризует экологическую нишу вида как целое, влияет на формирование и синтезирует в себе все другие признаки вида. Поэтому изучение системных свойств поведения и разработка методов его описания служит одним из наиболее актуальных и перспективных направлений исследований в теории экологической ниши, поведенческой экологии и экологии сообществ.

Глава 7. Естественный отбор

Теория естественного отбора занимает одно из центральных мест в общей теории видообразования Ч. Дарвина. С ее помощью Дарвин попытался объяснить механизмы постепенного эволюционного преобразования признаков, ведущего к появлению нового вида. Дарвин определял естественный отбор как переживание наиболее приспособленных особей. По Дарвину, отбор – это и сохранение положительных вариантов, и устранение отрицательных, происходящих через выживание и гибель особей. Представления Дарвина о естественном отборе не претерпели существенных изменений до наших дней. С современных позиций естественный отбор можно охарактеризовать как процесс избирательного выживания и размножения организмов, следствием которого является совершенствование адаптаций и видообразование благодаря накоплению и интеграции полезных изменений признаков.

Механизм действия естественного отбора

Естественный отбор находится в теснейшей связи с борьбой за существование, так как полностью зависит от ее наличия и степени напряженности. Борьба за существование ведет к сравнительной оценке особей данной популяции и избирательному выживанию одних особей за счет элиминации (гибели) других. В этом заключается общий механизм естественного отбора. Механизм действия отбора кажется довольно простым, но в действительности очень трудно понять диалектическую взаимосвязь двух сторон единого процесса – выживания и размножения одних организмов за счет гибели других.

Некоторые авторы подчеркивают преимущественно элиминирующую роль естественного отбора. Одна из трактовок действия естественного отбора, сформулированная еще Гуго де Фризом (1903), сравнивает его с ситом, через которое просеивается песок. При просеивании более крупные камешки – неприспособленные особи – задерживаются, т.е. элиминируются как не соответствующие условиям, а более мелкие – адаптивные особи – проходят через это сито. Согласно этим представлениям, отбор, отсекая неадаптивные варианты, сохраняет приспособительную норму, но ничего нового не создает. Возникновение новых адаптаций приписывается другим эволюционным факторам – изменчивости, стремлению к совершенствованию, наследованию благоприобретенных свойств и т.д. Л.С. Берг (1922) в своей теории эволюции, названной им «Номогенез, или развитие на основе закономерностей», развивая этот подход, выделил консервирующую роль естественного отбора – единственную, которую он признавал. Согласно Бергу, отбор, уничтожая неадаптивные варианты организации, но ничего не создавая, служит не движущим, а консервативным, сдерживающим эволюцию фактором. При учете подхода

Л.С. Берга становится понятным, для чего необходимо четкое разграничение понятий элиминации и отбора (А.С. Северцов, 1987).

И.И. Шмальгаузен (1969) считал, что естественный отбор прямо противоположен процессу элиминации. Если при индивидуальной элиминации гибнут особи, менее приспособленные к данной обстановке, то выживают и оставляют потомство, т.е. отбираются наиболее приспособленные. Переживание одних особей есть результат истребления других. Естественный отбор не есть выбор положительных особей, а их сохранение в результате гибели отрицательных уклонений, менее приспособленных к жизни при данных условиях. Это, по мнению Шмальгаузена, имеет существенное значение, так как делает понятным накопление и комбинирование многих безразличных изменений в процессе видообразования.

Поскольку отбор – это переживание более приспособленных особей, им сохраняется любое уклонение, повышающее адаптивность. Такие изменения накапливаются, и в ряду поколений усиливается фенотипическое выражение адаптивного признака. Творческая роль естественного отбора обусловлена тем, что именно отбор, а не изменчивость создает новые адаптации. В результате действия естественного отбора из хаоса неопределенной изменчивости возникают новые приспособления, перестраивается организация, появляются новые жизненные формы. Иными словами, творческая роль естественного отбора выражается в том, что без его действия новые адаптации не могут возникать, а существующие не могут сохраняться, что и определяет всю прогрессивную эволюцию (А.С. Северцов, 1987).

Такой подход к объяснению механизмов действия естественного отбора на первый взгляд вполне согласуется с учением Ч. Дарвина. Однако при более глубоком анализе вскрываются логические противоречия, которые не позволяют отводить отбору непосредственной творческой роли в создании новых форм. Дарвин создал теорию естественного отбора по аналогии с искусственным отбором, при котором производится выбраковка нежелательных признаков и подбор родительских пар с нужными признаками. При искусственном отборе творческая роль в создании новых признаков принадлежит человеку. Найти источник творчества в создании естественных форм оказалось значительно труднее. В природе механизм отбора ненужных вариантов можно объяснить с помощью избирательной элиминации малоприспособленных особей. Однако весьма сложно понять, каким образом производится подбор родительских пар, обладающих полезными признаками, и осуществляется постепенное, направленное развитие признаков, приводящее к появлению новых видов.

Особенно трудно понять механизм действия естественного отбора при дивергентной эволюции, при которой из одного предкового вида в результате расхождения признаков образуется несколько новых видов. Формирование полезных признаков у зарождающихся видов должно идти в принципиально разном направлении. Отбор, действуя внутри единой популяции исходного

вида, каким-то образом должен оценивать, отбирать и накапливать эти признаки отдельно для каждой вновь возникающей формы. Сам по себе отбор не может этого делать, поэтому необходимы дополнительные эволюционные факторы, с помощью которых действие отбора направлялось бы в ту или иную сторону.

В рамках современной синтетической теории эволюции, характеризующейся преимущественно генетической направленностью эволюционных исследований и слабой изученностью экологических факторов эволюции, понять механизм действия естественного отбора и его творческую роль в создании новых форм весьма сложно. С одной стороны, логически легко доказать, что естественный отбор не в состоянии самостоятельно создавать новые формы и является лишь выбраковщиком вредных признаков. Это сито, которое элиминирует и сортирует варианты организаций, уже существующие в популяции, и не ведет к возникновению новых свойств организмов. Поэтому возникает необходимость найти те эволюционные механизмы, с помощью которых создаются новые формы.

С позиций эволюционной генетики новые адаптивные признаки возникают только в результате изменчивости. Поскольку эта точка зрения противоречит основным положениям дарвинизма, предпринимаются попытки обосновать и объяснить творческую роль отбора за счет элиминации вредных признаков и якобы неизбежного в результате этого автоматического накопления полезных признаков у выживших особей. Подобно тому, как при изготовлении статуи творчество заключается в отбивании лишних кусков от камня, предполагают, что и отбор может создать нечто новое за счет отсеивания и выбраковки бесполезных признаков. Но такая аналогия логически несостоятельна, поскольку при создании статуи камни отбивают не случайно, а с определенным замыслом. Эволюционная наука сталкивается с необходимостью объяснить творческую роль естественного отбора без творца.

В оригинальной теории Дарвина естественный отбор действует не самостоятельно, а в сочетании с другими генетическими и экологическими факторами, такими как изменчивость, наследственность, перенаселение, борьба за существование, экологическая сегрегация, дивергенция. Взаимодействие этих факторов и обуславливает возникновение и направленное изменение признаков, приводящее постепенно к появлению нового вида. Творческую роль, по Дарвину, выполняет не отбор как таковой, а стремление организмов ко все более полному использованию ресурсов окружающей среды. Поскольку в природе существует большое разнообразие ресурсов, перенаселение и конкуренция приводят к специализации, расхождению в разные экологические ниши и видовой дифференциации организмов.

В прошлом трудности в изучении сущности и структуры экологической ниши не позволяли объяснить причин длительной, направленной и закономерной эволюции по типу ортогенеза. Поэтому Л.С. Берг, Д.Н. Соболев, А.А. Любищев и многие другие исследователи не

признавали творческой роли отбора, а на первый план выдвигали автономное и имманентное живым организмам свойство изменяться во времени. В свете современных данных эволюционной экологии становится ясным, что противники абсолютизации отбора были совершенно правы, не соглашаясь с утверждением о творческой роли отбора, хотя они и не смогли достаточно убедительно обосновать свою точку зрения или предложить альтернативные механизмы создания новых форм.

Развитие эволюционно-экологических исследований позволяет лучше понять и объяснить механизмы действия естественного отбора с позиций оригинальной теории Дарвина. Исследования в области поведенческой экологии и экологии сообществ вскрыли механизмы экологической сегрегации и расхождения организмов по нишам и позволили точнее определить место и роль естественного отбора в процессе появления адаптивных признаков и формирования новых видов.

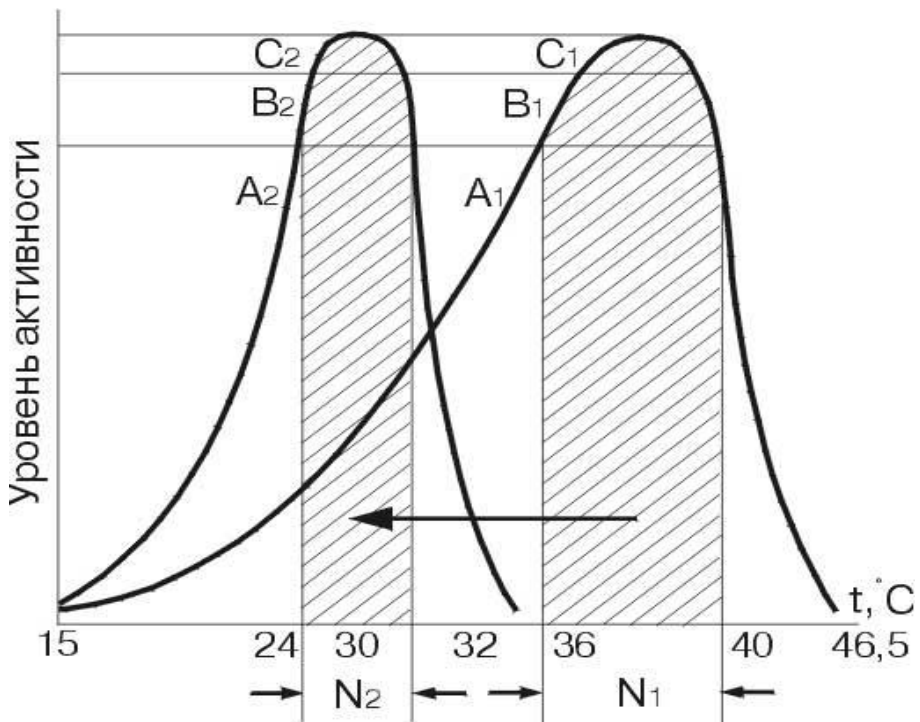
Согласно современным представлениям, естественный отбор самостоятельно, без помощи других эволюционных факторов не приводит к появлению новых адаптивных признаков. Творческий процесс создания новых форм в природе происходит благодаря тому, что перенаселение и конкуренция создают так называемое давление жизни, которое приводит к дивергенции, т.е. экологической и морфологической дифференциации вида на самостоятельные формы. При этом характер дивергенции определяется биоценотическими отношениями, а вектор отбора задается поведением организмов. Роль отбора в этом процессе состоит в элиминации тех вариантов, которые не совпадают с вектором, направляющим развитие признаков в сторону освоения той или иной экологической ниши. Таким образом, отбор не играет самостоятельной творческой роли, но в качестве одного из эволюционных механизмов участвует в творческом процессе образования новых форм.

Формы естественного отбора

Различные формы естественного отбора выделяют в зависимости от эволюционных последствий, к которым приводит его действие. Как правило, отбор подразделяют на два основных типа - движущий и стабилизирующий. Общее учение о движущей и стабилизирующей формах отбора, об их взаимодействии в процессе эволюции создали Р.А. Фишер (Fisher, 1930), И.И. Шмальгаузен (1939, 1946, 1969), Дж. Симпсон (1948) и некоторые другие ученые.

Движущий отбор. Механизм движущего отбора заключается в сохранении полезных отклонений от средней нормы, которые оказались приспособленными в новых условиях среды, за счет элиминации представителей прежней нормы.

Поясним действие движущего отбора на конкретном примере. Для этого воспользуемся данными по изменению активности животных в зависимости от изменения температуры среды. У пустынной ящерицы



(*Crotaphytus collaris*) оптимальная температура жизненной активности 38°C , летальная $46,5^{\circ}\text{C}$. Предположим, что средняя норма активности у данного вида находится в пределах $36-40^{\circ}\text{C}$, что отмечено на рисунке 13 заштрихованной частью.

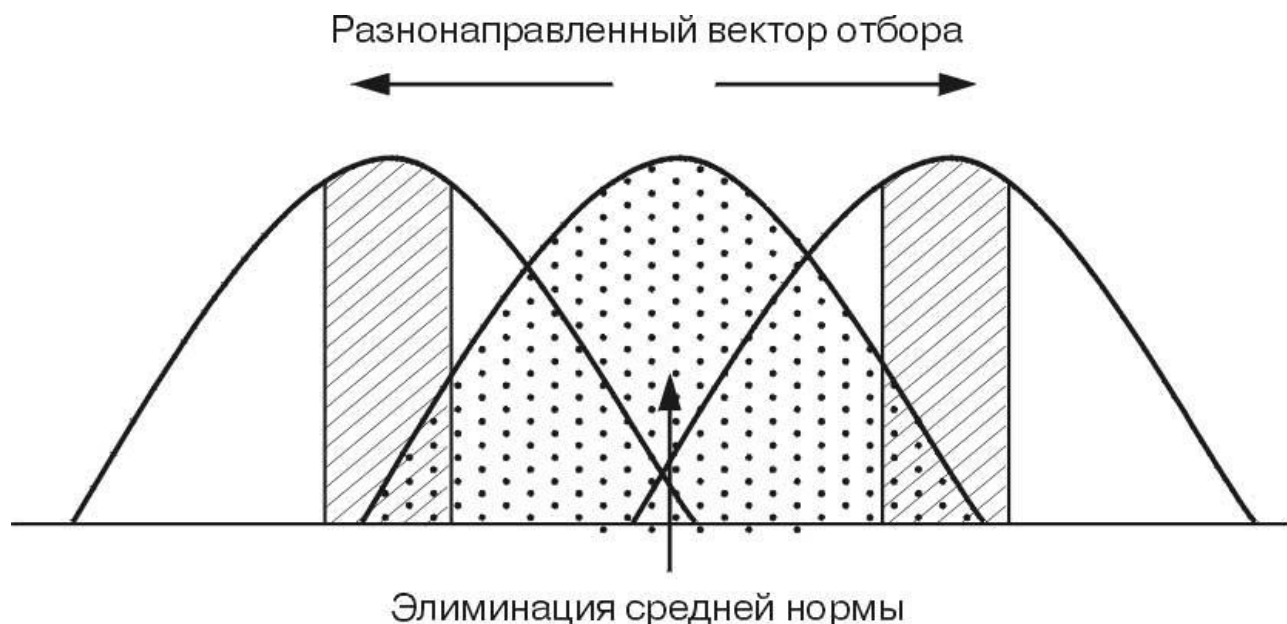
Если организм попадает в температурные условия ниже 36°C или выше 40°C , из-за снижения активности он окажется менее приспособленным, чем в условиях оптимальной температуры ($36-40^{\circ}\text{C}$). Предположим теперь, что температура среды понизилась. Адаптивной реакцией на это понижение температуры будет соответствующий сдвиг средней нормы активности ящериц. Если ранее средняя норма активности приходилась на температурный диапазон $36-40^{\circ}\text{C}$, теперь она находится, допустим, в пределах $24-30^{\circ}\text{C}$, что соответствовало бы температурным условиям районов севернее пустынь Средней Азии, где обитает этот вид ящериц.

Сдвиг средней нормы в сторону приспособления к новым температурным условиям с $36-40$ на $24-30^{\circ}\text{C}$ и есть результат действия движущего отбора. Те ящерицы, норма реакции которых не соответствовала новым температурным условиям средней активности ($24-30^{\circ}$), элиминировались. Наследственные же отклонения от прежней нормы, т.е. мутанты, оказавшиеся лучше приспособленными к новым температурным условиям, будут сохраняться. Такими сдвигами и осуществляется эволюция адаптивных норм реакции в процессе движущего отбора (Георгиевский, 1985).

Движущий отбор может быть *направленным* и *дизруптивным*. Направленный отбор заключается в выживании и размножении адаптивных

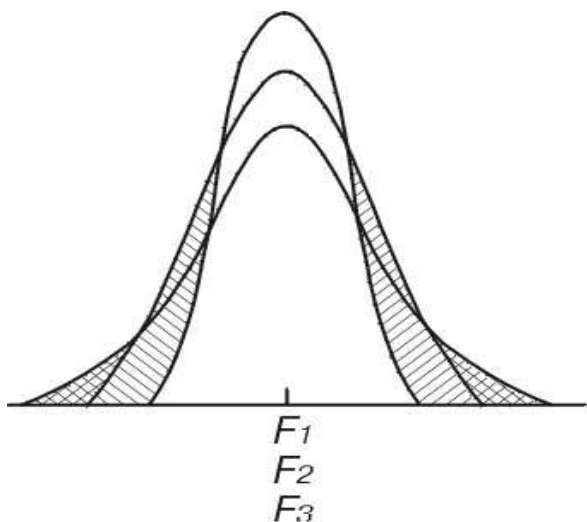
уклонений от прежней нормы в длительно и однонаправленно изменяющихся условиях среды. Векторизованное развитие популяции под действием направленного отбора без распадаения ее на дочерние популяции носит название *филетической* эволюции. Рассмотренный выше процесс эволюционного изменения нормы температурной реакции ящериц служит примером действия направленного отбора.

Дизруптивный (от англ. disruptive – разрывающий) отбор осуществляется на основе выживания и размножения более адаптивных крайних уклонений от нормы за счет элиминации средних вариантов. Эту



форму отбора вызывают длительно и разнонаправленно изменяющиеся условия среды, ставшие причиной расчленения ранее единой популяции на две и более дочерних популяций (принцип «ножниц»). В основе дизруптивного отбора лежит дарвиновская *дивергентная* эволюция – экологическое расхождение близкородственных форм. В результате дивергенции происходит создание внутривидового полиморфизма и в дальнейшем распадение ранее целостной полиморфной популяции на отдельные самостоятельные формы. Эти процессы были положены Дарвином в основу утверждений о создании отбором все большего многообразия форм живой природы (**рис. 14**).

Стабилизирующий отбор. Стабилизирующий отбор по результатам действия противоположен движущему отбору. Он сохраняет установившуюся в данных условиях норму при элиминации всех выраженных уклонений от нее. В относительно неизменной среде преимущественно обладают типичные, хорошо приспособленные к ней особи. В этом случае отбором будут уничтожаться или устраняться от размножения все более или менее резкие отклонения от среднего типа популяций и соответственно будут положительно отбираться уже количественно преобладающие в ней особи, фенотипически и генотипически сходные друг с другом (**рис. 15**).



Действие стабилизирующего отбора можно проиллюстрировать работой Б. Бампаса. Этот американский орнитолог зимой 1898 г. собрал на улицах Манхэттена 327 домовых воробьев (*Passer domesticus*), окоченевших от сильного мороза и метели. Воробьи были подвергнуты биометрическому анализу, параллельно их отогревали в лаборатории. Выжили лишь те птицы, признаки которых приближались к средней норме,

тогда как уклоняющиеся по любым признакам (длина крыла, длина цевки, высота клюва, масса тела, длина тела и т.д.) и в сторону их увеличения, и в сторону их уменьшения погибли (А.С. Северцов, 1987).

Одна из форм стабилизирующего отбора – *балансируемый* (*уравновешивающий*) отбор заключается в выживании внутривидовых форм, неравноценных между собой по приспособленности, но сосуществующих на одной территории благодаря полезности совместного их обитания для вида в целом. В более кратком определении балансируемый отбор направлен на поддержание внутривидового полиморфизма. Поясним это явление на примере.

Внутривидовой полиморфизм хорошо изучен на популяциях наземной улитки *Ceræa nemoralis*. Названный вид обладает большим разнообразием форм по окраске раковины. Одни популяции имеют желтую раковину, другие – буровато-коричневую. Обнаружилась тесная связь между условиями существования в разных участках ареала вида и приуроченностью к ним форм с определенной окраской раковины. Основной хищник улиток – певчий дрозд (*Turdus philomelos*) – находит их при помощи зрения. Этот биотический фактор вызвал и поддерживает устойчивый наследственный полиморфизм популяций по покровительственной окраске. Одно из мест обитания улиток – смешанные и лиственные леса. Осенью и весной в них образуется подстилка из красновато-бурых опавших листьев, и в этот период преобладают формы с бурыми раковинами. Летом подстилка становится зеленой, и преимущество переходит к желтой форме. Таким образом, сезонные изменения среды, на фоне которых фактором отбора выступают птицы, оказываются причиной поддержания нескольких типов окраски раковины, полезных популяции в целом (Георгиевский, 1985).

Противники дарвинизма часто отрицают эволюционную роль естественного отбора в создании новых форм, утверждая, что отбор выступает лишь «консервативным» фактором. Поскольку все организмы хорошо приспособлены к обитанию в тех или иных условиях, с помощью отбора жестко фиксируется наследственная основа нормы реакции, а все отклонения от нее отменяются. Однако учение о двух формах отбора –

движущем и стабилизирующем - помогает в определенной мере снять это возражение. Создание новых форм происходит с помощью движущего отбора при изменении биоценотической обстановки, а устойчивое существование этих форм поддерживается стабилизирующим отбором. При этом стабилизирующий отбор не абсолютно жестко закрепляет норму реакции. Под покровом адаптивной нормы идет накопление в генотипах рецессивных мутаций, которые составляют резерв наследственной изменчивости как материала для эволюции. Эта форма естественного отбора проявляет свое действие при установившихся экологических условиях и биоценотических соотношениях. Она означает наличие известного равновесия между популяцией и внешней средой. Поддержание установившихся сложных взаимоотношений между элементами и факторами биоценоза является условием для нормального осуществления жизненных функций и успешного размножения особей любой популяции, входящей в состав данного биоценоза. Именно поддержание этих соотношений на известном уровне является вместе с тем и основой для дальнейшей эволюции.

Направление действия естественного отбора

Механизм действия естественного отбора один и тот же при всех его формах. Неодинаковые результаты действия отбора обусловлены разным направлением его действия, которое определяется условиями борьбы за существование и биоценотическими отношениями организмов.

Движущий и стабилизирующий отбор по существу составляют две стороны одного процесса. В природе обе эти формы отбора постоянно сосуществуют, и можно говорить о преобладании той или иной формы в данный период времени по данному признаку. Организмы постоянно вынуждены приспосабливаться к условиям окружающей среды. При изменении условий обитания или при появлении новой экологической ниши движущий отбор будет способствовать эволюционному преобразованию признаков и постепенно приведет к созданию хорошо приспособленной новой формы. На этом функция движущего отбора заканчивается, и в действие вступает стабилизирующий отбор, который будет поддерживать установившуюся в данных условиях адаптивную норму.

Направление действия отбора зависит преимущественно от того, находится ли вид в условиях своей собственной экологической ниши или пытается занять новую свободную нишу. В случае, когда резко изменяются условия среды или организмы того или иного вида приобретают прогрессивные признаки, позволяющие им выйти в новую адаптивную зону и занять в ней разные экологические ниши, возникает интенсивный направленный или дизруптивный отбор, который приводит к быстрому образованию одного или нескольких новых видов. Затем, если экологическая ниша вида остается неизменной в течение длительных (геологических) периодов времени, действие стабилизирующего отбора приводит к тому, что

вид, занимающий эту нишу, не меняется, хотя мутационный процесс и борьба за существование продолжают. Возникает так называемое явление персистирования.

Примером персистентных форм может служить *Lingula*, представитель брахипод, которая, судя по строению раковины, не менялась, начиная с кембрийского периода, т.е. не менее 500 млн. лет. Мечехвост *Limulus*, примитивное, близкое к трилобитам морское членистоногое сохранился с силурийского периода. Изучение методом электрофореза белкового полиморфизма в популяции мечехвостов из Мексиканского залива показало, что изменчивость их по 25 локусам не ниже, чем у молодых видов, и, следовательно, сохранение этого вида обусловлено не отсутствием изменчивости, а действием стабилизирующего отбора (А.С. Северцов, 1987).

Анализ проблемы направленности отбора показывает, что не сам отбор, а характер биоценологических связей обуславливают формирование новых признаков. Отбор только лишь элиминирует неадаптивные варианты, а создание адаптивных форм происходит в результате направленного изменения признаков, обусловленного необходимостью освоить новую экологическую нишу или приспособиться к изменениям условий окружающей среды. В этом плане особенный интерес представляет изучение механизмов дизруптивного отбора, который делит исходно единую популяцию на ряд дочерних.

Согласно представлениям эволюционной генетики, в панмиктической популяции без изоляции не может происходить дивергенции, а возникает только сбалансированный генетический полиморфизм, т.е. увеличивается генетическое разнообразие популяций. Для возникновения новых видов необходимы изоляция и обособление генофондов популяции. Иными словами, лишь ограничение частоты скрещиваний между группами, которым благоприятствует дизруптивный отбор, т.е. изоляция между этими группами, может обусловить не возникновение полиморфизма, а разделение первоначально единой популяции на две или более самостоятельные части. Это очень важный для теории эволюции вопрос, так как здесь речь идет о возможности существования дивергентной эволюции без предварительной изоляции.

Для доказательства реальности существования дизруптивного отбора в природе необходимо выяснить, могут ли несколько одновременно действующих и разнонаправленных векторов отбора привести не только к полиморфизму популяции, но и к изоляции дочерних группировок. Экспериментальные исследования и наблюдения в природе должны быть нацелены на изучение взаимосвязи между отбором как элиминирующим фактором и механизмами, направляющими развитие особей в разные стороны. Изучение этого вопроса помогает лучше понять характер взаимосвязи между генетическими и экологическими факторами эволюции, в частности роль изменчивости и отбора в появлении и развитии новых признаков (А.С. Северцов, 1987).

Таким образом, естественный отбор при единстве механизмов действия приводит к разным эволюционным результатам в зависимости от того, в

какую сторону он направлен. Движущий отбор вызывает историческую изменчивость индивидов и популяций в целом, а стабилизирующий отбор определяет их устойчивость. Две основные формы естественного отбора отражают диалектический характер селективного процесса, ведущего, с одной стороны, к эволюционным изменениям популяций, а с другой стороны, к стабилизации уже достигнутых результатов эволюционного развития. Изменяемость и устойчивость – это тесно взаимосвязанные стороны эволюционного процесса, естественный отбор не только создает, но и поддерживает многообразие форм живой природы (Георгиевский, 1985).

Доказательства существования естественного отбора в природе

Теория естественного отбора, созданная Ч. Дарвином, прошла длительный путь развития и в настоящее время детально и всесторонне разработана. Однако до сих пор неясно, существует ли реально естественный отбор в природе. Изучать естественный отбор очень сложно. Эволюционные преобразования организмов происходят медленно, редко приходится наблюдать эволюционный процесс непосредственно. Ученые вынуждены судить о результатах эволюционных изменений только на основании сравнительного анализа современных и предшествующих форм. При изучении механизмов естественного отбора, не удастся проследить появление новых видов в природе. В то же время существует много работ, показывающих, что действие естественного отбора ведет к повышению полиморфизма популяций и направленному эволюционному изменению фенотипических и генотипических признаков организмов.

Классическим примером действия естественного отбора в природе служит явление так называемого «индустриального меланизма» у чешуекрылых (меланос – по-гречески черный).

По всей Европе и Азии, от Англии до Японии, обитает бабочка – березовая пяденица (*Biston betularia*). Обычная ее форма белого цвета с мелкими черными пятнышками на крыльях и теле. Такие бабочки очень трудно различимы на своем субстрате – березовых стволах, покрытых лишайниками. В 1735 г. в Англии на заводах Дерби впервые был применен для выплавки чугуна каменный уголь. За 100 лет во влажном английском климате копоть и другие загрязнения уже настолько задымили леса, что в окрестностях промышленных центров лишайники на коре берез погибли, а сама кора стала черной. В результате покровительственной оказалась уже не светлая, а черная окраска бабочек, и начался отбор меланистических форм.

В 1850 г. в окрестностях английского города Манчестера была поймана березовая пяденица необычайной расцветки – черная с редкими белыми пятнышками, как бы негатив типичной. С каждым годом темные бабочки стали попадаться все чаще и постепенно образовали угольно-черную форму *B. betularia f. carbonaria* и темно-серую форму *B. betularia f. insularia*. В настоящее время *B. carbonaria* преобладает в восточной и юго-восточной

Англии, где задымление лесов наиболее интенсивно; *B. insularia* встречается в менее задымленных местах, а исходная форма доминирует в сельских районах Северной Шотландии, Уэльсе и Ирландии, т.е. там, где промышленность отсутствует или копоть уносят западные ветры, дующие с океана. В тех случаях, когда район обитания пяденицы только начинает подвергаться индустриальному загрязнению, типичная форма вытесняется сначала формой *B. insularia*, и лишь потом – более темной формой *B. carbonaria*.

Элиминирующим фактором для *B. betularia* служат главным образом птицы. Английский исследователь Г. Кетлуэлл, возглавлявший исследования по промышленному меланизму у этого вида, подметил, что в «закопченном» лесу белые формы видны с далекого расстояния и должны уничтожаться птицами. Наоборот, в местностях, не подверженных влиянию индустриализации, меланисты более заметны, чем типичные бабочки.

Выводы Кетлуэлла оспаривались теми, кто считал, что птицы не охотятся за сидящими бабочками. Поэтому Кетлуэлл обратился за помощью к одному из основателей этологии Н. Тинбергену. Прямые наблюдения, документированные кино съемкой, с непреложной убедительностью показали, что в чистом лесу птицами (мухоловками, овсянками, поползнями и горихвостками) уничтожаются в первую очередь темные формы, а в загрязненном – светлые. Это же подтвердили и эксперименты с мечеными бабочками. В задымленном лесу в окрестностях Бирмингема было выпущено по 50 светлых и черных бабочек, через сутки птицы уничтожили 43 светлых и только 15 черных пядениц.

Помимо окраски, у бабочек изменяется поведение: белые пяденицы активно выбирают светлый фон, а черные – темный. Кетлуэлл проделал такой опыт: он выкрасил внутреннюю поверхность бочонка черными и белыми полосами, и затем выпускал туда бабочек разного цвета – около 70% бабочек предпочитали садиться именно на те полосы, которые соответствовали их же цвету.

Изменение окраски сопровождалось изменением генетической структуры популяции. Под действием отбора аллель, определяющий черную окраску *B. carbonaria*, стал доминантным, а исходный тип светлой окраски – рецессивным.

Этот пример, хотя и косвенно, подтверждает, что формирование новых адаптаций особей происходит именно в результате естественного отбора.

* * *

Рассмотренные выше данные свидетельствуют о том, что появление и развитие новых адаптаций происходит с помощью естественного отбора. Однако сам отбор способен лишь элиминировать ненужные варианты, а формирование новых признаков происходит за счет освоения организмами специфической экологической ниши и приспособления к новым условиям обитания. В настоящее время отсутствуют надежные данные,

свидетельствующие о появлении новых видов в результате естественного отбора. Для того чтобы доказать существование естественного отбора в природе, необходимо проводить параллельное изучение действия отбора и биоценологических отношений организмов. Сравнительный анализ механизмов естественного отбора и закономерностей изменения структуры экологической ниши организмов позволит выяснить вопрос о роли отбора не только в повышении полиморфизма популяции, но и в формировании новых видов.

Раздел III

УЧЕНИЕ О ВИДЕ

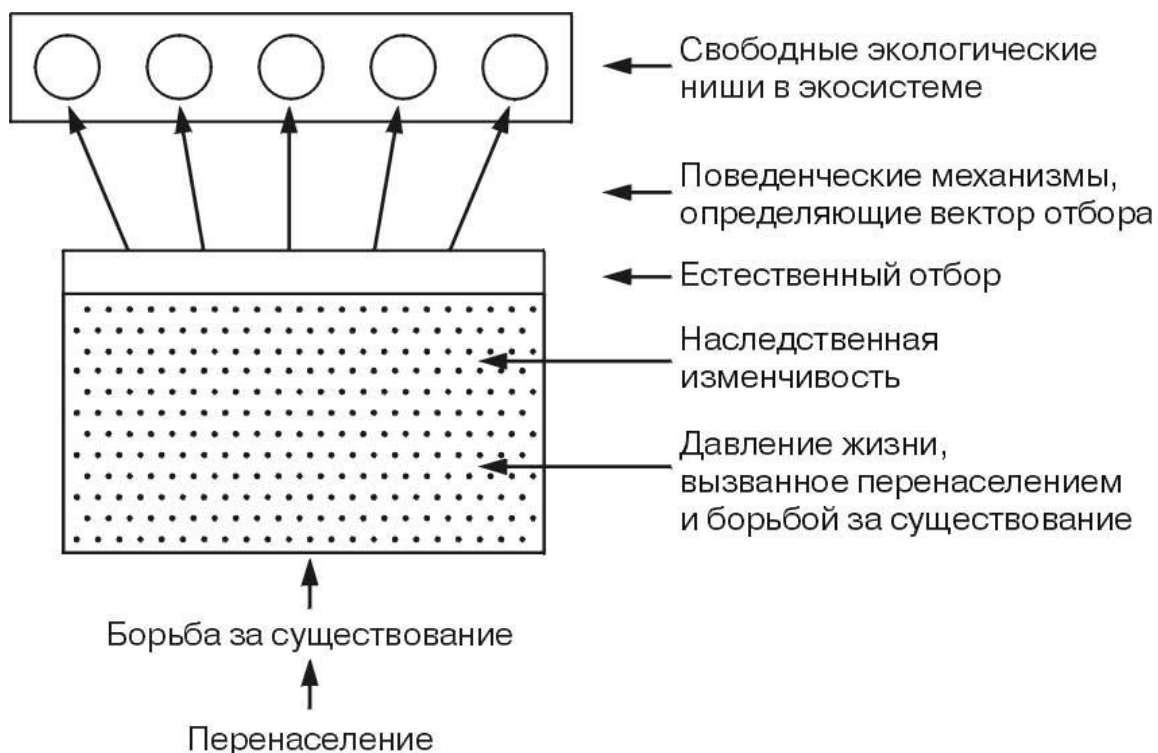


Глава 8. Видообразование

Видообразование - основное явление эволюции. Образование нового вида является фундаментом процесса эволюции и ее узловым пунктом, поскольку вся эволюция может быть представлена как совокупность процессов видообразования. В труде Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора» была разработана стройная логическая схема видообразования, в которой появление нового вида происходит в результате сложного взаимодействия различных экологических и генетических факторов эволюции. Дальнейшее развитие теории видообразования было связано с детальным изучением этих факторов и анализом характера взаимодействия между ними. В настоящее время этот процесс приближается к своему завершению. В эволюционной биологии получены многочисленные данные, позволяющие понять роль каждого из эволюционных факторов в процессе формирования нового вида и составить целостную картину эволюции организмов.

Взаимодействие эволюционных факторов в процессе образования новых видов

Общая схема видообразования. В предыдущем разделе мы подробно рассмотрели основные экологические факторы эволюции. Сравнительный анализ этих данных позволяет построить общую схему образования видов, которая, в сущности, не отличается от логической схемы видообразования, изложенной в оригинальной теории Дарвина, и в настоящее время находит весомое фактическое подтверждение в современных экологических и генетических исследованиях (Рис. 16).



Пусковым механизмом эволюции служит фактор перенаселения. Избыточное число особей в популяции вызывает борьбу за существование и конкуренцию за ограниченные ресурсы. Возникает так называемое «давление жизни», заставляющее организмы уходить от конкуренции за счет использования дополнительных ресурсов. Начинается специализация и экологическая сегрегация, в результате которой организмы расходятся в разные экологические ниши и образуют новые виды. Для того чтобы в одной популяции могли сформироваться несколько новых видов, необходимы: свободные экологические ниши, определяющие качественное своеобразие видов; естественный отбор, отсекающий варианты, развитие которых не направлено в сторону освоения новой экологической ниши; поведенческие механизмы, задающие направление отбора; наследственная изменчивость, предоставляющая материал для эволюции. После того, как новые виды сформируются, начинается их устойчивое историческое существование под действием стабилизирующего отбора.

Структура экологической ниши. Ведущую роль в определении качественного своеобразия биологических видов играют специфические особенности потенциальных экологических ниш, освоение которых в процессе эволюции и приводит к появлению новых видов. Как мы отмечали выше, число и своеобразие экологических ниш видов определяется, с одной стороны, разнообразием условий окружающей среды, а с другой стороны, разнообразием способов использования ресурсов, которые зависят от уровня организации самих организмов. В процессе эволюции строение живых существ становится все более сложным, происходит дифференциация и интенсификация функций, развивается нервная система и т.д. Это позволяет им применять новые способы добывания пищи, формировать новые ниши при одних и тех же условиях окружающей среды и увеличивать свое видовое разнообразие. Именно структура экологической ниши определяет характерные черты качественного своеобразия вида и играет важнейшую творческую роль в создании новых видов.

Поведение. Стремление занять новые экологические ниши возникает в результате перенаселения и конкуренции за ресурсы в предыдущей нише. Борьба за существование вынуждает особей того или иного вида изменить привычные способы использования ресурсов и попытаться добывать пищу другим образом. Таким образом, освоение новых экологических ниш происходит в результате изменения поведения организмов.

Как известно, еще Ж.Б. Ламарк отводил поведению важную эволюционную роль. Описывая причины и механизмы преобразования форм организмов, Ламарк (1935) отмечал, что «изменения во внешних условиях способны породить у животных новые потребности и понудить их к новым действиям; новые действия могут повлечь за собой новые привычки и новые наклонности; наконец, частое или редкое пользование тем или другим органом может видоизменить последний». Ламарк убедительно обосновывал точку зрения, что «не орган, т.е. не природа и форма частей тела животного, обуславливают привычки и частные способности последнего, но напротив,

его привычки, образ жизни и те внешние условия, в которых находились особи, от которых данное животное происходит, обусловили с течением времени форму его тела, число и состояние его органов и наконец присущие ему способности». Положение Ламарка о важной роли поведения в образовании формы животных не получило широкого признания в биологии и фактически было отвергнуто вместе с идеей о наследовании приобретенных признаков.

Дарвин так же, как и Ламарк придавал большое значение поведению в процессе эволюционного преобразования признаков, и в «Происхождении видов» неоднократно возвращался к обсуждению этого вопроса. Во многих местах своей работы он подчеркивал, что возникновение новых привычек должно предшествовать появлению новых признаков. Дарвин не видел существенного противоречия ламарковского принципа упражнения и неупражнения органов теории естественного отбора и считал, что «унаследованные особенности, стоящие в связи с употреблением органов, а может быть и их неупотреблением, усиливаются под влиянием естественного отбора. Таким образом, сохраняются и все случайные полезные особенности и те особи, которые в наибольшей степени унаследовали результаты усиленного полезного употребления какого-нибудь органа» (Дарвин, 1937).

Предположение о важной роли поведения в формообразовании животных организмов высказывалось многими исследователями после Ламарка и Дарвина. А.Н. Северцов (1939) в работе, посвященной изучению морфологических закономерностей эволюции, неоднократно обсуждал важность функциональных приспособлений как первого этапа филогенеза. А.Н. Промптов (1940, 1956) обосновал важное эволюционное значение поведения в формировании адаптивных морфологических признаков птиц. Д.Н. Кашкаров (1939) считал, что дивергенция начинается, как правило, не с морфологических признаков, а с изменения психологии и поведения организмов, которые приводят новую форму в новое положение.

Н.И. Калабухов (1950) в результате многолетних исследований механизмов дивергенции эколого-физиологических признаков млекопитающих установил, что в тех случаях, когда у близких форм нельзя еще обнаружить определенных различий по собственно физиологическим признакам, уже имеет место дивергенция по особенностям поведения. Эти особенности поведения, ставящие животных в условия более благоприятные по отношению к ряду факторов внешней среды, накладывают глубокий отпечаток на всю совокупность их жизненных отправлений и приводят к последующим, не только физиологическим, но и морфологическим изменениям.

Э. Майр (1968) рассматривал изменение поведения в качестве главной причины возникновения эволюционных новшеств. Он полагал, что переход в новую нишу или адаптивную зону всегда начинается с изменения поведения, другие приспособления к новой нише, в частности структурные, приобретаются вторично.

Н.В. Кокшайский (1980), развивая представления о роли окружающей среды в возникновении эволюционных изменений, выступал против широко распространенной точки зрения о единстве формы и функции. По его мнению, форма и функция неразрывно связаны между собой, но отнюдь не едины, так как причина эволюционных преобразований заключается не в единстве, а в постоянно возникающем противоречии между формой и функцией. Рассматривая вопрос о происхождении и эволюции особенностей поведения птиц, связанных с визуализацией добычи, Кокшайский (1974) предположил, что поведение дает самый первый толчок в начальных эволюционных преобразованиях органов.

Таким образом, поведение наряду с экологической нишей играет важную творческую роль в появлении новых видов. Структура экологической ниши определяет качественное своеобразие вида, а с помощью поведения происходит непосредственный процесс формирования его характерных признаков.

Естественный отбор. Переход в новую экологическую нишу и изменение поведения не могут сами по себе без помощи естественного отбора привести к эволюционному преобразованию признаков и формированию нового вида. В результате перенаселения и конкуренции некоторые особи данной популяции лишаются привычных ресурсов и будут пытаться использовать дополнительные ресурсы новой ниши. Занятие видом новой потенциальной ниши затрудняется отсутствием адаптивных признаков, позволяющих эффективно использовать ресурсы новым способом. Но постоянная необходимость вести себя именно таким образом приведет к появлению вектора отбора, способствующего накоплению и закреплению мутаций, повышающих приспособленность организмов к условиям данной ниши. Эти мутации под действием направленного отбора (направленность отбора задается особенностями поведения организмов в условиях новой ниши, т.е. новой функцией вида в экосистеме) будут накапливаться до тех пор, пока не сформируется новая адаптивная форма, или новый вид, структурная организация которого будет соответствовать новой экологической нише. При этом отбор будет лишь элиминировать те мутации, которые не способствуют освоению новой ниши, а накопление мутаций, ведущих к повышению приспособленности организмов к условиям новой ниши, будут происходить за счет лучшего выживания и оставления потомства особями, у которых эти мутации возникли. Отбор элиминирует «ненужные» и не препятствует развитию «нужных» признаков. То, какие признаки являются нужными и какие ненужными, а также качественное своеобразие этих признаков определяется не отбором, а структурой экологической ниши и поведением организмов. Таким образом, естественный отбор сам по себе не играет определенной творческой роли в создании новых видов, но в сочетании с другими эволюционными факторами служит важным механизмом направленного изменения признаков, способствуя элиминации неадаптивных признаков и открывая возможность лучшего выживания и размножения адаптивных форм.

Наследственная изменчивость. Мутационный процесс как эволюционный фактор поддерживает высокую степень гетерогенности природных популяций и является источником наследственной изменчивости. Мутации, возникающие в популяции, носят нейтральный характер и не могут направлять протекание эволюционных изменений, поэтому мутационный процесс является лишь поставщиком элементарного эволюционного материала. В процессе видообразования мутации, возникающие в популяции исходного вида, будут уничтожаться отбором, если они не способствуют развитию признаков, повышающих приспособленность организмов к условиям новой экологической ниши, или, наоборот, будут сохраняться и накапливаться в популяции, если приведут к повышению эволюционной ценности новых селективных признаков. Мутационный процесс самостоятельно не может создавать новых форм, но служит важнейшим источником наследственной изменчивости, обеспечивающий возможность отбора благоприятных изменений.

Перенаселение и борьба за существование. Эти два фактора эволюции запускают и поддерживают высокую интенсивность эволюционного процесса. Благодаря их действию, в природных популяциях существует постоянное «давление жизни», вызывающее необходимость в специализации, расхождении организмов в разные экологические ниши, сегрегации и видовой дифференциации организмов. Перенаселение и борьба за существование не влияют непосредственно на направление эволюционных преобразований, но вместе с другими эволюционными факторами участвуют в процессе образования новых видов.

Таким образом, виды в природе возникают благодаря совместному действию нескольких эволюционных факторов. Каждый из этих факторов выполняет специфическую роль, но все вместе они составляют единый «творческий» процесс формирования новых видов.

Дивергентная и филетическая эволюция

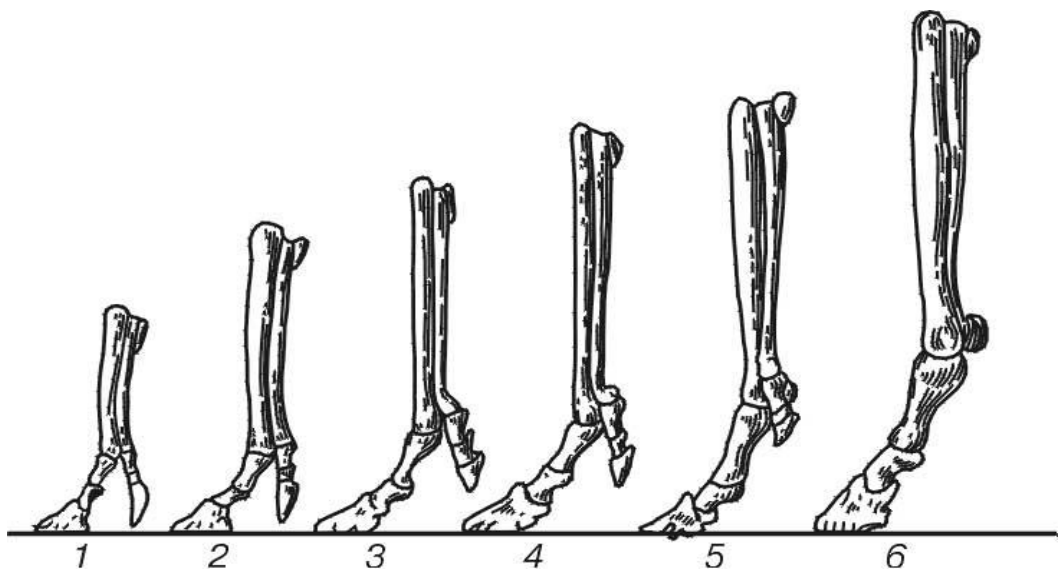
Выше мы рассмотрели механизмы так называемой *дивергентной* эволюции, когда из одного предкового вида возникает несколько новых видов в результате экологической специализации и дивергенции. Эта форма эволюции наиболее широко распространена. При наличии большого количества свободных экологических ниш в природе она приводит к быстрому увеличению числа новых видов. Но после того как все потенциальные ниши оказываются занятыми, скорость образования новых видов резко снижается и начинается процесс *филетической* эволюции, в результате которой идет приобретение и накопление новых приспособлений, т.е. трансформация вида (фратрии) во времени.

Существуют определенные трудности в понимании механизмов филетической эволюции. Согласно общему положению, каждый вид занимает специфическую экологическую нишу. Рассматривая видообразование как смену изменяющихся поколений, мы вынуждены

признать и постоянную смену экологической ниши развивающимся во времени видом. При этом остается неясным, каким образом происходит смена ниш и кто занимает предыдущие ниши этого вида. Вероятность того, что новый вид полностью «уйдет» из предыдущей ниши в процессе своего развития, маловероятна. Если одна часть видовой популяции перейдет в новую нишу, а другая останется в прежней, то появятся два разных вида – предковый и новый. Но это можно рассматривать как частный случай дивергентной эволюции. С точки зрения экологии филогенетическую эволюцию следует считать редким и маловероятным явлением. Косвенным подтверждением этому служит факт устойчивого существования, или персистирования видов, у которых экологическая ниша не изменяется в течение длительных геологических периодов времени.

В пользу существования филогенетической эволюции свидетельствуют результаты палеонтологических исследований, согласно которым эта форма эволюции очень широко распространена, составляет подавляющее большинство (9/10) палеонтологических данных и лучше всего изучена. Хорошо известны палеонтологические ряды форм моллюсков, лошадей, других копытных, хоботных, сирен, некоторых хищных, которые, очевидно, имеют значение настоящих филогенетических линий.

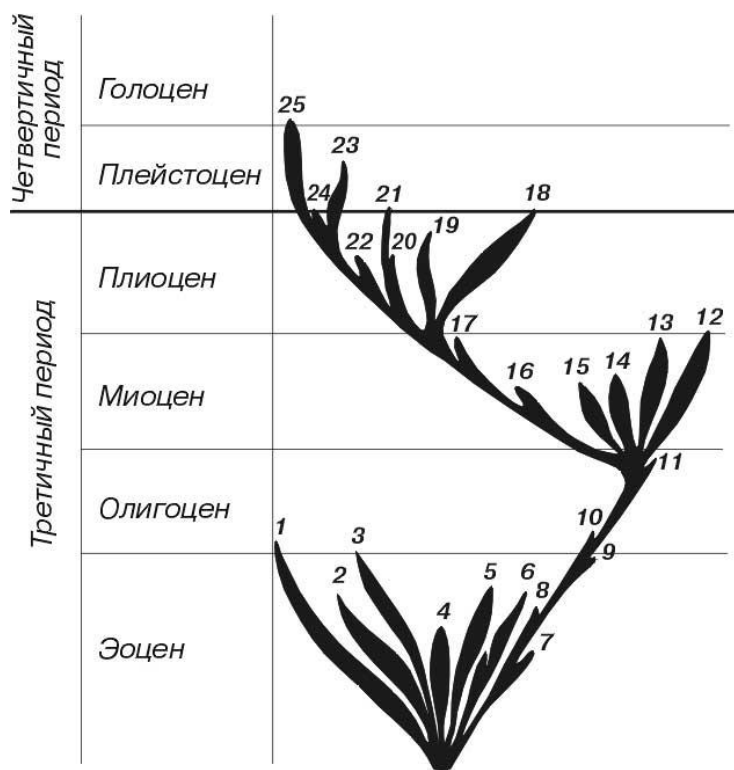
Ярким примером типичного ортогенетического ряда служит генеалогия лошади. От примитивных форм первых копытных прослежен полный ряд предков лошади, начинающийся от *Hyopsodus* и ведущий через *Eohippus*, *Orohippus*, *Mesohippus*, *Merychippus*, *Pliohipus*, или *Hipparion*, к современному роду *Equus*. В этом ряду происходило преобразование конечностей с постепенной редукцией малой берцовой и локтевой костей, редукция боковых пальцев вплоть до образования однопалой формы с небольшими рудиментами 2-го и 4-го пальцев (рис. 17), постепенное увеличение коронки коренных зубов и усложнение их строения, наконец, неуклонное увеличение общих размеров тела. Здесь мы видим действительно весьма последовательный ход изменений, ведущих к современной однопалой лошади.



При желании можно рассматривать такие филогенетические ряды в качестве примера филетической эволюции. Но не исключено, что они служат примером не филетической, а далекой дивергентной эволюции, в результате которой происходит постепенное, длительное расхождение видов в разные экологические ниши. В том случае, если условия новой ниши будут существенно отличаться от условий предшествующей ниши, организмы, которые попытаются занять ее, вынуждены будут проходить долгую направленную эволюцию с целым рядом промежуточных форм до тех пор, пока не придут в соответствие с условиями этой новой ниши.

По-видимому, в палеонтологической летописи именно эти ряды промежуточных форм от одного вида к другому и рассматриваются как случаи филетической эволюции, принимая эти промежуточные формы за самостоятельные виды. Фактически это может служить примером образования лишь одного нового вида через промежуточные формы, в результате далекой дивергенции, связанной с освоением принципиально новой экологической ниши.

Подтверждение сказанному можно найти в самой палеонтологии. Современные исследования показали, что древнейшие лошади развивались по очень многим направлениям, образуя не один ряд форм, а целый пучок родословных ветвей со многими разветвлениями (рис. 18). Из всех этих ветвей и разветвлений огромное большинство вымерло, не оставив никакого потомства в современной фауне. Само собой разумеется, что если мы будем искать предков современной лошади среди всего этого богатства ископаемых форм, то неизбежно придем к установлению одного ряда, так как только один исторический ряд прямых потомков и мог привести к определенной современной форме (Шмальгаузен, 1969).



Таким образом, и с позиций палеонтологии филетическую эволюцию можно рассматривать как частную форму дивергентной эволюции. Но тогда встает вопрос, каким образом в процессе эволюции возникают признаки, ведущие не только к увеличению видового разнообразия в результате адаптивной радиации форм, но и к повышению уровня организации и появлению новых таксонов крупного масштаба. По-видимому, такие признаки должны возникать именно в результате

филетической эволюции, сопровождающейся прогрессивным усложнением организмов.

Вопрос об организации популяций и особенностях их взаимоотношений со средой, ведущих к прогрессивной (ароморфной) эволюции, представляет собой большую и особую проблему, которую трудно решить даже с учетом современных экологических данных. По своему происхождению ароморфные изменения, как и все приспособления, есть результат накапливающего действия естественного отбора. По-видимому, сначала они служат приспособлениями к тем частным условиям, в которых они возникли. Впоследствии, при расселении потомков, ароморфные приспособления оказываются эффективными для широкого круга новых условий и помогают расселяться все далее и далее. Возникают новые господствующие на Земле группы, вытесняющие своих менее совершенных предшественников и проникающие в ранее недоступные им области (Завадский, 1967).

Теоретически ароморфные виды могут возникать двумя путями – в процессе накопления видом прогрессивных признаков внутри одной экологической ниши (филетическая эволюция) или же, что более вероятно, в результате освоения принципиально новой экологической ниши, требующей коренного преобразования признаков (дивергентная эволюция). Например, выход позвоночных животных на сушу мог быть связан с постоянным стремлением организмов, обитавших на границе водной и воздушной среды, занять пустующие ниши на суше. Это привело к постепенному формированию легких, выходу на сушу и последующей адаптивной радиации, приведшей к заселению суши многими видами животных.

Таким образом, все формы эволюции можно свести к одной форме – дивергентной эволюции, связанной с расхождением организмов в разные экологические ниши. В зависимости от того, насколько сильно различаются условия предшествующей и новой ниш, эволюция видов может происходить (1) без образования ярко выраженных промежуточных форм, (2) через ряд промежуточных орогенных форм или же (3) за счет формирования коренных усовершенствований, ведущих к повышению общего уровня организации вида и появлению нового крупного таксона.

Аллопатрическое и симпатрическое видообразование

В зависимости от того, возникает ли вид из пространственно разобщенных внутривидовых единиц или, наоборот, из популяций, местообитания которых налегают друг на друга, различают соответственно два способа видообразования: аллопатрический и симпатрический.

Аллопатрическое видообразование. Аллопатрическим называется образование видов из внутривидовых форм, территориально изолированных друг от друга, поэтому его называют еще географическим. Аллопатрическое видообразование происходит на основе формирования и полного обособления географических рас через их изоляцию различными

природными барьерами - реками, горными хребтами, лесами, степями и т.д. Согласно современным эволюционным взглядам, это наиболее широко распространенный способ видообразования.

Сценарий аллопатрического видообразования выглядит следующим образом. Вид, занимая территорию, разделенную физико-географическими барьерами, в которой отдельные изолированные части ареала находятся в различных условиях существования, неизбежно распадается на географические расы в результате автогенетических процессов или под давлением разных векторов отбора. При длительной географической изоляции они с течением времени могут приобрести и морфофизиологические различия, приводящие к возникновению той или иной формы «потенциальной» биологической изоляции.

В том случае, когда сформированные географические расы обособляются настолько, что получают возможность относительно самостоятельного существования и эволюционного развития, их именуют подвидами. Считается, что подвид является не только крупной частью вида, но и одной из заключительных стадий эволюционных изменений, протекающих в рамках вида. Если между длительно изолированными подвидами возникает хотя бы относительно кратковременный разрыв ареала, то дивергенция между ними еще усиливается, а при вторичном соприкосновении может привести к сосуществованию в непосредственном соседстве или даже на одной и той же территории уже двух новых форм, достигших достаточно высокой степени биологической изоляции. Таким образом, возникают два или несколько новых видов. В биологической литературе можно найти много примеров аллопатрического видообразования.

Симпатрическое видообразование. Сущность симпатрического видообразования заключается в том, что зарождающийся новый вид сосуществует с исходным видом в одном местообитании в рамках одной популяции.

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

коробочки перестали открываться, а у семян редуцировались летучки, благодаря чему они не отвеивались от зерен ржи. Таким образом, репродуктивная изоляция во времени привела к возникновению трех новых форм, а экологическая изоляция – к появлению четвертой (А.С. Северцов, 1987).

Веским аргументом в пользу симпатрического видообразования служат примеры видообразования в озерах. Например, 10 000 лет назад на о-ве Минданао (Южные Филиппины) после извержения вулкана сформировалось оз. Лаоно. В результате от одного исходного вида *Barbus binotatus* в озере возникло около 18 эндемичных видов рыб, принадлежащих к 5 родам. В оз. Байкал шла сопряженная эволюция байкальских бокоплавов и питающихся ими бычков семейства Cobitidae. Насчитывается примерно 250 эндемичных видов бокоплавов, принадлежащих к 30 родам семейства Gammaridae. Бычки представлены двумя подсемействами, одно из них (Cattocomorphorinae) насчитывает 5 родов, другое (Abyssocottinae) – 3 рода. Всего в Байкале около 50 видов бычков (А.С. Северцов, 1987). Много примеров и подробный анализ механизмов симпатрического видообразования имеется в работе В.В. Гриценко с соавторами «Концепции вида и симпатрическое видообразование» (1983).

Симпатрическое видообразование происходит под действием дизруптивного отбора, в результате которого первично единая популяция распадается на экологические расы и становится полиморфной. Дальнейшая сегрегация приводит к формированию новых видов, которые могут продолжать сосуществовать вместе или расселяться в разные местообитания. С точки зрения симпатрического видообразования подвиды следует рассматривать не как зарождающиеся виды, а как географические расы одного полиморфного вида. Образование подвидов происходит в том случае, если в процессе расселения вид занимает в новой области ту же экологическую нишу, что и раньше, но наследственно изменяется в сторону приспособления к новой географической среде. Подвид может стать самостоятельным видом только в том случае, если особи его займут новую экологическую нишу. При этом характер их географического распространения будет независимым от исходного вида, и может произойти широкое перекрывание или, наоборот, полное разъединение ареалов этих двух видов.

Аллопатрическое и симпатрическое видообразование с позиций современной экологии

В современной теории эволюции аллопатрическое видообразование признается ведущим способом формирования новых видов. В то же время возможность симпатрического видообразования оспаривалась еще во времена Ч. Дарвина и продолжает вызывать сомнения в наши дни.

Возражения против симпатрического видообразования поступают преимущественно со стороны генетики, которая не допускает развития и

усовершенствования биологических изолирующих механизмов в экологических расах, пока они находятся в широком контакте с соседними популяциями. Считается, что поглощающее действие скрещивания в панмиктической популяции способно растворить малочисленную новую форму в массе особей среднего типа, и образование нового вида не произойдет.

Частично это возражение снимается за счет представлений о многообразии систем скрещивания. Популяция является структурированной системой, и свободного скрещивания между собой всех особей данной популяции, практически не бывает. В природе имеются различные формы репродуктивной изоляции, возникающей в результате селективного скрещивания и инбридинга. С их помощью свободный обмен генов ограничивается, и тем самым создаются условия для генетической изоляции форм в рамках одной видовой популяции.

Кроме того, с экологических позиций именно симпатрическое видообразование следует считать ведущей формой образования видов, а существование аллопатрического видообразования в природе, наоборот, кажется сомнительным и маловероятным. Это вытекает из общепринятого положения о том, что каждому виду в природе соответствует своя экологическая ниша. Вид имеет определенное пространственное распространение, или ареал, и во всех точках своего географического распространения он должен занимать характерную для него нишу. В том случае, если разные популяции этого вида будут разделены природными барьерами, структура экологической ниши отдельных популяций не изменится, и вряд ли произойдет образование разных видов вследствие одной лишь географической изоляции. Утверждение генетиков о формообразующей роли случайных автогенетических процессов несостоятельны, а отбор в изолированных популяциях будет поддерживать у всех особей данного вида специфические признаки, направленные на эффективное использование ресурсов характерным для данной экологической ниши способом. Подтверждением этому могут служить многочисленные случаи длительного, устойчивого существования изолированных популяций видов без заметного изменения фенотипических и генетических признаков. Например, на Пиренейском полуострове и на юге Дальнего Востока обитает голубая сорока (*Cyanopica cyana*), популяции которой пространственно разделены и не обмениваются генами. Тем не менее, эти птицы на протяжении долгого времени остаются одним видом.

Затруднение, связанное с возможностью нивелирующего действия скрещиваний при симпатрическом видообразовании, вследствие которого якобы происходит не накопление адаптивных различий, а их сглаживание, теоретически легко преодолимо, если принять во внимание наличие новой потенциальной ниши и, главное, вектора отбора, направленного на повышение приспособленности организмов к условиям данной ниши.

Особь, у которых в результате мутации появился признак, повышающий эффективность использования ресурсов новым способом,

имеют значительно больше шансов выжить и оставить потомство, чем особи, не обладающие таким признаком. Однажды возникнув, этот признак в дальнейшем проявится и у потомков данной особи. За счет дифференцированного выживания этот признак будет накапливаться в популяции и постепенно вытеснит бывшую нормальную форму. Даже если не брать во внимание наличие разнообразных изолирующих поведенческих и экологических механизмов и допустить существование в популяции абсолютной панмиксии, формирование новой формы будет происходить в популяции только за счет направленного отбора.

Накопление мутаций и развитие нового признака будет происходить независимо от того, образует данная особь пару с особью, имеющей тот же признак, или с особью исходной формы. В потомстве смешанной пары этот новый признак будет вновь проявляться, подхватываться и накапливаться, а все промежуточные особи будут элиминироваться отбором. Вначале особи новой формы будут малочисленны, но при достаточно острой конкуренции и интенсивном давлении отбора уже через несколько поколений замещение старой формы особями новой формы будет происходить очень быстро в геометрической прогрессии и приведет к появлению нового вида в рамках исходной популяции прежнего вида. Принципиально важным в данном случае является не характер скрещивания или наличие изоляции, а устойчивое стремление индивидов изменить поведение и использовать дополнительные ресурсы среды иными, непривычными для них способами. Это служит вектором отбора, направляющим часть популяции к освоению новой ниши и способствует сохранению и развитию признаков, повышающих эффективность существования организмов в новых экологических условиях.

Пространственные аспекты видообразования

Решить объективно вопрос о соотношении аллопатрического и симпатрического видообразования в природе можно только в рамках широкого исследования пространственных аспектов видообразования с помощью современных методов биогеографии и эволюционной экологии. Из-за отсутствия четких представлений о сущности и структуре экологической ниши видов, долгое время в биологии отсутствовали научные основания для изучения пространственных механизмов видообразования. В настоящее время, благодаря развитию целостных представлений о структуре экологической ниши, изучение пространственных отношений организмов выходит на совершенно новый уровень, позволяющий не только описывать особенности географического распространения организмов и их сообществ, но и выявлять конкретные механизмы их формирования. Становится возможным решать целый ряд актуальных для теории эволюции вопросов, в том числе тех из них, которые способствуют более глубокому пониманию закономерностей аллопатрического и симпатрического видообразования.

При изучении пространственных факторов видообразования часто возникает вопрос об экологической определенности организмов в разных частях ареала. Размер, форма ареала, а также характер распределения организмов внутри ареала существенно отличаются у разных видов животных. Одни из них имеют весьма ограниченное географическое распространение, у других ареал значительно шире и включают в себя территории, существенно отличающиеся климатом и другими природными факторами. Чрезвычайно важно выяснить, чем определяются особенности географического распространения организмов, и каким образом им удается сохранить неизменной структуру экологической ниши и специфичность экологических требований к среде в разных частях своего ареала.

Примером такого исследования служит изучение механизмов формирования ареала у каменок (*Oenanthe*, *Turdinae*, *Passeriformes*). (Хлебосолов, 1994; Хлебосолов и др., 2001). Каменки представляют собой экологически компактную группу птиц, добывающих корм на земле и населяющих открытые местообитания. Область распространения большинства видов каменок включает аридные территории Южной Европы, Центральной Азии и Северной Африки (Cornwallis, 1975; Cramp, 1988; Панов, 1999). Обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe*) в отличие от других видов этого рода обитает в самых разных экологических условиях и занимает обширный ареал, включающий значительную территорию Африки, большую часть Евразии и некоторые районы Северной Америки. Причины столь широкого географического распространения и высокой экологической пластичности обыкновенной каменки долгое время были неизвестны.

С помощью модели одномерной иерархической ниши мы провели два независимых, но логически связанных исследования, характеризующихся различными подходами к изучению структуры экологической ниши и географического распространения обыкновенной каменки. Одно из них было направлено на сравнительное изучение поведения и экологии нескольких совместно обитающих видов каменок в Туве (*Oenanthe isabellina*, *O. oenanthe*, *O. deserti*, *O. pleschanka*) (Хлебосолов, 1994). В другой работе проводился сравнительный анализ поведения и экологии обыкновенной каменки в разных точках ее географического ареала (Хлебосолов и др., 2001).

Изучение биологии каменок в Туве показало, что каждый вид обладает специфичным кормовым поведением. Это позволяет им по-разному добывать пищу в неоднородных местообитаниях. Птицы, в зависимости от особенностей своего кормового поведения, занимают различные местообитания от участков с совершенно ровной поверхностью почвы до весьма неровных, скальных участков местности. При этом обыкновенная каменка занимает местообитания с неровностью микрорельефа от 3 до 9 см. Степень неровности поверхности земли служит тем фактором среды обитания, который определяет различия в способах добывания пищи и

формирования структуры экологической ниши разных видов каменок (Хлебосолов, 1994).

Результаты сравнительного изучения кормового поведения и местообитаний обыкновенной каменки в разных географических районах (Кольский п-ов, Мещерская низменность, Северный Кавказ) подтвердили точку зрения, что характер экологической ниши этого вида определяется в первую очередь особенностями кормового поведения и структурой кормовых стаций птиц. Во всех районах исследований обыкновенные каменки кормились одинаковым способом. При этом, как в Туве, они обитали в тех местах, где степень неровности микрорельефа составляла от 2 до 10 см. Показатели кормового поведения и структуры местообитаний обыкновенной каменки несколько варьировали в разных географических районах, но изменчивость ведущих показателей ниши в целом не превышала уровень межвидовых отличий (Хлебосолов и др., 2001).

Полученные данные позволяют утверждать, что широкое географическое распространение обыкновенной каменки обусловлено особенностями структуры земной поверхности в разных географических районах. В горной местности существует широкий градиент местообитаний от совершенно ровной поверхности до участков, покрытых крупной щебенкой, камнями и скальными выходами. Каждый вид, в том числе и обыкновенная каменка, занимает определенный спектр местообитаний. Это обуславливает возможность их совместного обитания. Однако на равнинных территориях разнообразие микрорельефа снижается и здесь преобладает структура земной поверхности, соответствующая специфическим требованиям обыкновенной каменки. Это позволяет обыкновенной каменке выйти за пределы совместного обитания разных видов каменок в аридных горных территориях и широко распространиться по Земле.

Результаты этой работы свидетельствуют о том, что географическое распространение каменок, в частности форма и размер их ареала, определяются специфическими пространственно-экологическими факторами, определяющими структуру экологической ниши того или иного вида, и не зависит от наличия или отсутствия изолирующих природных барьеров.

Географический викариат

Явление экологического и таксономического викариата играет важнейшую роль в биогеографии и теории эволюции, так как ставит вопрос о существовании экологически эквивалентных видов в разных географических районах. В природе существует много видов, которые на первый взгляд занимают сходные экологические ниши в разных сообществах. Это противоречит основным положениям эволюционной теории, согласно которой каждому виду в природе должна соответствовать уникальная экологическая ниша. С помощью модели одномерной экологической ниши становится возможным проводить точный сравнительный анализ степени

сходства или различий ниш у экологически близких видов и тем самым решать проблему викариата.

Хорошими модельными видами для изучения этой проблемы служат пеночки (*Phylloscopus*, *Sylviidae*, *Passeriformes*). Они обладают высоким видовым разнообразием и имеют широкое географическое распространение. Было проведено исследование поведения и экологии шести видов пеночек, обитающих в Европе и на северо-востоке Азии (Дубровский и др., 1995; Хлебосолов, 1995; Хлебосолов и др., 2003). В европейском лесу объектами изучения стали три массовых вида пеночек: весничка (*Phylloscopus trochilus*), теньковка (*Ph. collybita*) и трещотка (*Ph. sibilatrix*). В Магаданской области были выбраны три совместно обитающих вида пеночек: корольковая пеночка (*Ph. proregulus*), зарничка (*Ph. inornatus*), таловка (*Ph. borealis*).

Можно было предположить, что пеночки занимают эквивалентные ниши, т.е. являются викарирующими видами. Однако сравнительное изучение экологической ниши этих птиц показало, что все виды пеночек заметно отличаются своими требованиями к среде обитания и занимают характерные для каждого вида ниши. Лесная растительность в Европе и на северо-востоке Азии имеет разную структуру. Это обуславливает отличие в выборе кормовых станций, кормовом поведении и, соответственно, географическом распространении птиц. Структура экологической ниши обуславливает и разный характер пространственных отношений пеночек в условиях их совместного обитания. Места кормежки дальневосточных пеночек нередко располагаются в кронах одних и тех же деревьев. Поэтому во многих типах биотопов их участки обитания частично или полностью перекрываются. Лишь в тех местах, где имеются подходящие кормовые станции только для одного вида, пеночки разделены пространственно (Хлебосолов, 1995). У европейских пеночек биотопические различия выражены более отчетливо, чем у дальневосточных пеночек. Это связано с тем, что кормовые станции этих птиц, как правило, расположены не в кронах одних и тех же деревьев, а приурочены к разным типам леса, характеризующимся определенными условиями произрастания (Хлебосолов и др., 2003).

Результаты работы говорят о том, что все виды пеночек занимают характерные экологические ниши и особенности их географического распространения обусловлены не наличием каких-либо преград в прошлом и настоящем и не замещением одних видов другими, а специфическими условиями обитания в разных географических районах. Это подтверждает и тот факт, что весничка по северу узкой полосой проникает далеко на восток, а ареал таловки, наоборот, простирается на северо-запад Европы.

Принцип конкурентного исключения

В экологии и теории эволюции существует принцип конкурентного исключения, согласно которому два вида организмов, обладающих одинаковыми требованиями к среде, не могут сосуществовать на одной

территории. Принцип конкурентного исключения играет важную роль в понимании механизмов видообразования и формирования современных сообществ, так как устанавливает взаимосвязь между такими важными экологическими факторами как конкуренция и экологическая сегрегация, приводящих к расхождению видов в разные экологические ниши. Однако совместное обитание видов, занимающих сходные экологические ниши, часто вызывает среди ученых сомнения в существовании принципа конкурентного исключения в природе.

В орнитологии классическим примером этого служит проблема взаимоотношений двух близких видов птиц - зяблика (*Fringilla coelebs*) и юрка (*F. montifringilla*). Зяблик населяет большую часть территории Европы. Юрок распространен в Сибири и на севере Европы, где ареалы двух видов широко перекрываются. Повышенный интерес к этим видам возник после работы Д. Лэка (Lack, 1971), в которой анализировались механизмы экологической изоляции у вьюрковых птиц. Лэк не смог обнаружить сколько-нибудь существенных отличий в поведении, экологии и морфологии зяблика и юрка. Он пришел к выводу, что это экологически очень близкие виды, между которыми существует напряженная конкуренция, и их изоляция происходит за счет географического разделения. Более детальные исследования биологии этих птиц в Скандинавии показали наличие различий в сроках прилета, территориально-брачных отношениях, привязанности к местам гнездования и в некоторых других чертах образа жизни. Однако агрессивных отношений, а также существенных трофических и пространственных различий, лежащих в основе дифференциации ниш между видами, обнаружено не было (Udvardy, 1956; Jarvinen, Vaisanen, 1979; Mikkonen, 1985).

Для выявления механизмов экологической сегрегации зяблика и юрка было проведено сравнительное изучение структуры экологической ниши этих птиц в северо-таежных лесах Карелии, где они обитают совместно (Хлебосолов, Захаров, 1997).

Результаты исследований выявили существенные отличия в поведении и экологии птиц, позволяющие этим видам занимать разные экологические ниши во время гнездового сезона. У них хорошо выражены отличия в кормовом поведении, структуре кормовых станций и биотопическом распределении. Зяблики во время кормежки, как правило, неторопливо передвигаются шагами вдоль толстых веток деревьев, часто останавливаются для высматривания добычи и склевывают пищу с окружающих веток и листьев преимущественно с помощью дотягивания. Лишь при кормежке на тонких ветках зяблики чаще передвигаются с помощью прыжков. По-видимому, такая манера кормежки наиболее эффективна в густых кронах деревьев, где расстояние между ветками небольшое, и вокруг толстых веток, служащих субстратом для передвижения птиц, образуется достаточно наполненное листьями и тонкими веточками пространство. В районе исследований такие «густые» микроместообитания существовали в кронах берез и елей. Причем птицы предпочитали держаться в наиболее густых

участках, расположенных в средней и наружной частях крон. Поэтому обитание зябликов было приурочено к участкам смешанного сосново-елово-березового леса.

Юрки кормятся интенсивнее зябликов, они редко останавливаются для высматривания добычи, постоянно передвигаются с помощью прыжков по веткам и между ветками, редко применяют дотягивание и чаще всего склевывают жертву сразу после прыжка. Такой способ кормежки эффективен в разреженных кронах деревьев, где расстояние между ветками достаточно большое и концентрация листьев и мелких веточек невысока. Подходящие условия для кормежки юрков существуют в кронах сосны. При этом птицы предпочитали кормиться во внутренних, менее густых частях кроны. Поэтому в районе исследований разреженные сосняки служили для юрков подходящими местообитаниями.

Существенные отличия в кормовом поведении и предпочитаемых кормовых станциях зябликов и юрков позволяет говорить о том, что в районе исследований эти два вида занимают различные экологические ниши. Поэтому их совместное существование не противоречит принципу конкурентного исключения. Каждый вид, исходя из своих экологических требований к среде, занимает определенный ареал. Там, где подходящие для обитания зябликов и юрков местообитания расположены вместе, ареалы двух видов перекрываются.

Роль климата в повышении видового разнообразия животных

Видовое богатство животных определяется преимущественно разнообразием пищи, местообитаний и форм поведения, которые позволяют по-разному использовать ресурсы окружающей среды. Однако большую роль в увеличении видового разнообразия организмов играет климат и другие физико-географические особенности Земли. Хорошо известно, что видовое разнообразие организмов повышается в условиях теплого и стабильного климата. Это связано с тем, что в благоприятных климатических условиях организмы имеют возможность глубже специализироваться и занимать более узкие ниши при одном и том же разнообразии пищевых ресурсов и местообитаний.

Например, упоминавшиеся выше четыре вида каменок *Oenanthe isabellina*, *O. oenanthe*, *O. deserti* и *O. pleschanka* обитают в аридных и полуаридных областях южной Европы и Центральной Азии. В зимний период птицы мигрируют в более южные районы, в частности в Африку. В течение всего года они находятся в благоприятных климатических условиях и имеют возможность глубоко специализироваться в добывании пищи. Каменка *O. lugens* населяет пустынные районы Ближнего Востока и является оседлым видом. Эти птицы обитают в очень неустойчивых климатических условиях (летом жарко и сухо, весной и осенью влажно, зимой холодно), поэтому вынуждены использовать разнообразные способы питания. Применяемые ими методы поиска и добывания пищи включают в себя все те

приемы, которые четыре предыдущих вида используют каждый в отдельности. В результате образуется новый неспециализированный вид.

Таким образом, разнообразие климатических условий наравне с пищей и местообитаниями в значительной степени обуславливает число потенциальных экологических ниш и ведет к повышению видового богатства животных на Земле.

* * *

Развитие экологии и в первую очередь теории экологической ниши приводит к существенному повышению значимости экологических исследований в решении многих трудных вопросов эволюционной теории. С помощью концепции одномерной иерархической ниши стало возможным определить экологическую нишу вида как целостную функциональную единицу при множественности составляющих ее структурных элементов и выявить единство эволюционного процесса как закономерный результат совместного действия разнообразных экологических и генетических факторов эволюции. Благодаря точному знанию специфических экологических требований организмов к среде обитания и характера биотических отношений открываются широкие перспективы для изучения механизмов видообразования и лучшего понимания сущности и природы биологического вида.

Глава 9. Функциональная концепция вида

Теория вида является одной из наиболее сложных и слабо разработанных теорий в эволюционной биологии. Несмотря на то, что наукой накоплено большое количество данных, характеризующих разные аспекты вида, вопрос о сущности вида еще далеко не решен. Это обусловлено сложной структурой вида и многообразием показателей, с помощью которых можно охарактеризовать его свойства. Животные и растительные организмы обладают многими признаками, которые могут широко перекрываются у разных видов. Представители школ традиционной систематики, палеонтологии, морфологии, экологии, исследователи генетики популяций, молекулярной биологии по-разному подходят к решению коренных вопросов структуры вида, микроэволюции и видообразования. Это мешает обнаружить границы между видами, выявить их качественную определенность, целостность, дискретность и ставит вопрос о реальности существования видов в природе. Вид - понятие многоплановое, поэтому вопрос о реальности и сущностных свойствах вида можно рассматривать с разных позиций: (1) философской логики и естественнонаучного познания, (2) устойчивости и изменчивости вида в эволюционном процессе, (3) многообразия критериев и признаков вида.

Вид как философское и научное понятие

Изучение феномена биологического вида помимо всесторонних научных знаний требует и глубокого философского анализа понятия «вид». Термин «вид» перешел в биологию из философии. Вид в логическом смысле есть выражение сходства или одинаковой сущности у группы единичных предметов. Это противоречивая категория, отражающая объединение индивидов в коллектив и в то же время разъединение таких коллективов друг от друга в пределах рода. В философии Аристотеля видом называется известное множество в том случае, если его удастся подчинить, как часть, множеству более высокого ранга – роду. Аристотель применял термин «вид» для характеристики групп животных любого ранга, если она оказывалась частью группы большего объема (рода).

Сам термин «вид» (*species*, от латинского *specere* – смотреть, разглядывать) подчеркивает, что это нечто такое, что можно различать, видеть. В отличие от вида наблюдать воочию родовую категорию мы не можем, и возникает принципиальный вопрос, а существует ли она в действительности или же это чисто умозрительное понятие.

Платон считал, что категории рода объективно существуют в мире идей. Причем эти идеи (ноумены, или сущности первого порядка) более реальны, чем сами предметы (феномены). Именно на уровне идей существует реальная взаимосвязь видов, родов и более высоких категорий. Мыслители, придерживающиеся взглядов Платона, называются реалистами.

Другие философы и ученые возражали против этого и считали, что существуют только отдельные предметы (виды) и объединение их в более широкую совокупность предметов (роды, отряды, классы) является субъективным действием, так как реальных связей между предметами нет. Такие исследователи называются номиналистами.

Платоновский мир идей – это отражение существенного свойства мира – его классифицируемости. Если номиналист Диоген говорил, что видит лошадь, но не видит «лошадности», то реалист Платон мог возразить ему, что «лошадность» существует в мире идей, и поскольку материальный мир тесно связан с миром идеальным, в природе также должны существовать объективные группировки предметов и живых существ разного иерархического уровня.

Философские споры древних не прекращаются и в наши дни. Имеется много разных точек зрения о реальности видов в природе. Некоторые ученые строго придерживаются указанных выше философских взглядов. Другие, наоборот, рассматривают вид в качестве естественнонаучного понятия, отражающего определенный круг явлений органической жизни, и вовсе не касаются философских аспектов проблемы вида.

С.А. Усов (1888) выступил с работой, провозглашавшей, что истину о виде можно постигнуть только с помощью философской логики. Он утверждал, что вид – это ноумен, а особи – реальные феномены. По Усову, вид вовсе не есть сумма, собрание особей, а некий абстракт, идеальный образ, отвлеченная идея. К такой идее вида как бы приписываются особи, по мнению систематика, наиболее ему отвечающие. Вид как абстрактная идея некоей непознаваемой сущности может существовать совсем без особей, проявляться в одной особи или в миллионе особей (Завадский, 1968).

Многие биологи подвергают сомнению реальность вида из-за своих номиналистических взглядов, согласно которым общее существует только через единичное и вне единичного существует только в форме субъективной идеи, каковой и является понятие вида. По мнению Д. Дэвидсона (1954), единственной общей особенностью всех определений вида является утверждение, что вид состоит из множества особей, которые обладают известными общими признаками. Дэвидсон подчеркивал, что тенденция говорить и думать терминами, относящимися к группам особей, является примером чисто мыслительного объединения, так как в природе существуют лишь особи, а любые их группы создаются в мозгу систематиков.

Некоторые авторы рассматривают вид как реально существующее явление, но не соглашаются с характеристикой популяции и вида как целостных живых образований, а продолжают трактовать его как простую совокупность особей. Основной довод их состоит в указании на большое пространственное обособление и разобщенность организмов и столь большую свободу их перемещения в пространстве, что якобы прямым наблюдением можно установить суммативный характер вида. Индивид мы зрительно воспринимаем как нечто пространственно непрерывное и компактное. В противоположность этому элементы вида могут быть

вкраплены отдельными точками в большие территории, например, по одному на гектаре, могут рассеиваться на миллионы квадратных километров и т.п. (Завадский, 1968).

Уже в начале XX в. зародились и успешно развивались представления о реальности и целостности вида. В основе этих взглядов лежит положение о том, что вид - это не сумма особей, а целостная система, одна из основных форм существования живого. В.Л. Комаров в работах 1901-1912 гг. поставил вопрос о целостности вида, как о сложно организованной племенной общности организмов. И.К. Пачоский в 1904-1925 гг. развивал идеи целостности вида как географической и экологической определенности. Вид, по Пачоскому, - коллективная единица растительного бытия, она живет своей собственной жизнью и имеет свой собственный округ распространения. Это известное целое, состоящее из органически связанных частей. Именно вид фактически является действительной жизненной единицей. (Завадский, 1968). Н.И. Вавилов в известной работе «Линнеевский вид как система» (1931), предложил и обосновал понятие вида как развивающейся, динамичной системы, включающей комплекс полиморфных популяций, изменяющихся в пространстве и времени. В.В. Васнецов (1938) в концепции экологических корреляций и С.А. Северцов (1941, 1951) в теории конгруэнций разрабатывали представления о виде как о жизненной форме, определяющейся всем комплексом экологически коррелированных приспособлений, которые были исторически приобретены во время адаптивной радиации предков каждого вида в их взаимодействии со средой. Тем самым в понятие «целостность» включалось не только единство на основе взаимодействия частей, но и единство на основе сходства состава и реакций на среду. В рамках этого подхода началась разработка теоретических положений и изучение конкретных механизмов, интегрирующих вид в целостное образование.

Развивая представления о целостности вида, некоторые биологи приходили к отождествлению вида с живым организмом. Биологи разных направлений высказывались в пользу того, что вид – это особый индивид, своеобразный организм. Н.А. Северцов в 1850-х годах считал вид органической совокупностью, столь же реальной, как и особь, который может быть уподоблен коллективно организованному существу. Г. Вильморен (1894 г.) считал, что всех представителей вида в целом можно рассматривать как один организм. Наравне с видом к особому классу индивидов пытались относить и биоценоз (И.К. Пачоский, Ф. Клементс, В. Шелфорд, А. Тенсли и др.). Эти аналогии опирались на факт интегрированности вида и биоценоза (Завадский, 1968).

Представления о виде как особом способе существования жизни имели фундаментальное значение для развития теории вида и значительно опередили свою эпоху. Основная слабость концепций целостности вида заключалась в отсутствии фактических доказательств. В течение десятилетий эти идеи оставались на положении непроверенной гипотезы, и лишь в настоящее время, в связи с развитием представлений о системной

организации жизни, они становятся предметом глубоких научных исследований.

Устойчивость и изменчивость вида в эволюционном процессе

Вопрос о реальности существования видов в природе широко обсуждается в связи с проблемой устойчивости и изменчивости вида в процессе эволюционного развития.

Благодаря работам Дж. Рея (1686-1704), К. Линнея (1751), О. Декандоля (1819 г.) и некоторых других биологов, сформировались представления о конкретности, естественности и качественной определенности вида как множества родственных, сходных по строению организмов, которые при размножении дают потомство, сохраняющее это сходство. Линнею принадлежит заслуга установления того факта, что вид есть основная форма существования живой природы, ее реальная и элементарная единица и что из таких единиц и складывается структура органического мира.

В это время накапливались аргументы в пользу неизменности видовых признаков, обосновывавшие и утверждавшие идеи постоянства реального вида. Было установлено, что вид сохраняет свои морфологические особенности как при смене поколений, т.е. во времени, так и при изменении условий внешней среды, т.е. в пространстве. Факт устойчивости вида был чрезвычайно важен для доказательства его реальности. Действительно, если бы виды не обладали устойчивостью, то нельзя было бы констатировать самого явления вида как качественной определенности.

Об устойчивости и неизменности видов свидетельствовала и такая его черта, как дискретность. Вид оказался образованием, представляющим собой некую биологическую отдельность. Эта отграниченность вида от других, близких ему видов констатировалась как при морфологическом изучении, так и в опытах по скрещиваниям. Между видами обнаружили «разрывы сплошности» (хиатусы) как по морфологическим признакам, так и в физиологическом отношении. Этот факт, в свою очередь, приводил к выводу, что вид не является произвольно выхваченным участком непрерывного ряда, а существует в природе реально, обладая более или менее четкими естественными границами. Считалось, что задача выделения видов была бы неосуществимой, если бы границы вида расплывались и исчезали в переходных состояниях.

Таким образом, наблюдавшаяся устойчивость и дискретность видов использовалась в качестве довода в пользу постоянства вида. Сформировалась точка зрения, согласно которой виды имеют реальное существование в природе и изменения одного вида в другой не происходят.

После того как Ж.Б. Ламарком и Ч. Дарвином была создана эволюционная теория, господствующей идее «реального неизменного вида» была противопоставлена концепция «развития без видов».

Ламарк, будучи крупнейшим систематиком растений и животных, долгое время не сомневался в реальности и постоянстве видов. Но после того, как у него сформировались эволюционные идеи, он пришел к отрицанию реальности вида. Позиция Ламарка в вопросе о соотношении между эволюцией и реальностью вида была весьма противоречивой, но в целом он склонялся к мысли, что постоянных видов в природе нет, а существуют лишь непрерывные ряды особей, последовательно сменяющих друг друга в процессе эволюции. Ламарк, убежденный в истинности эволюционной идеи, не сумел совместить эту идею с фактом обособленности видов и предпочел отказаться от положения о реальном существовании видов. Так в процессе познания вида возникла альтернатива: или «реальный неизменный вид», или «развитие без видов». Вопрос о соотношении между устойчивостью и изменчивостью вида стал одной из центральных проблем биологии (Завадский, 1968).

Попытку объединения идей реальности и изменчивости видов предпринял Ч. Дарвин в своей теории видообразования. Дарвин как создатель теории образования новых видов, не сомневался во временном существовании видов. По его мнению, если бы виды не существовали, они не могли бы и изменяться. Сформировавшийся вид Дарвин рассматривал как качественно определенное образование, способное самовоспроизводиться до тех пор, пока отбор не произведет тех или иных преобразований (Дарвин, 1937).

Изучив состояние дел в систематике, Дарвин выяснил, что нет никакой определенной видовой степени различия; одни виды отделены от других большими разрывами, вторые – гораздо меньшими, а третьи стоят на грани между видами и подвидами. Констатируя это положение в современной ему систематике, Дарвин писал, что размеры различий, признаваемые необходимыми для возведения двух форм на степень видов, не поддается определению. В итоге Дарвин пришел к выводу, что господствующее понимание превращает вид в бесполезное отвлеченное понятие, а термин «вид» является совершенно произвольным, придуманным ради удобства, для обозначения группы особей, близко между собой схожих, существенно не отличающимся от термина «разновидность», обозначающего формы, менее резко различающиеся и колеблющиеся в своих признаках (Дарвин, 1937).

Основываясь на достижениях современной ему науки, Дарвин еще не мог последовательно и достаточно правильно решить противоречие между устойчивостью и изменчивостью вида. Обсуждая перспективы развития разных отраслей биологии в заключительной главе «Происхождения видов», Дарвин отмечал: «...мы будем относиться к видам таким же образом, как относятся к родам те натуралисты, которые допускают, что роды – только искусственные комбинации, придуманные ради удобства. Многим такая перспектива, может быть, не улыбается, но зато мы навсегда освободимся от тщетных поисков за неуловленной до сих пор и неуловимой сущностью слова «вид» (Дарвин, 1937).

Учение Дарвина положило начало новой эпохе изучения «реального развивающегося вида». Но, несмотря на то, что эволюционная теория после Дарвина прошла длительный путь развития, до сих пор еще не создано общепринятого определения вида и не решена дилемма – либо «реальный неизменный вид», либо «развитие без вида». В ходе изучения сложнейшей внутренней структуры вида в биологии преобладали попеременно противоположные точки зрения. Объективное решение этой проблемы стало возможным только в последнее время благодаря глубокому изучению экологических факторов эволюции.

Поиски универсальных критериев вида

Долгое время в биологии велись поиски показателей, с помощью которых можно было бы охарактеризовать вид как единое целое и однозначно отличать виды друг от друга. По мере углубления представлений о свойствах и структуре вида становилось все труднее находить единые подходы к определению вида. Вначале вид был понят как феномен морфолого-физиологический, то есть как определенный тип структуры и функции; затем как феномен эколого-географический, то есть как некоторое целостное природное образование, занимающее в природе определенное, только ему свойственное место; и, наконец, как феномен генетический, то есть как некоторый единый генный фонд, коллективным носителем которого являются входящие в состав вида и генетически между собой связанные особи (Скворцов, 1967).

Современный этап исследований характеризуется накоплением фактов, описывающих структуру вида с позиций данных морфологии, физиологии, генетики, биохимии, палеонтологии, экологии, поведения и других наук. Отражением этого служит многообразие критериев или основных признаков, с помощью которых определяют вид в ботанике и зоологии. С их помощью во многих случаях удается обнаружить отличия между видами и решать некоторые вопросы практической систематики. Но среди этих признаков вида нет ни одного, который можно было бы использовать как единственный, абсолютный видовой признак. Все они характеризуют лишь отдельные аспекты вида и не позволяют понять вид как некое специфическое целое (Завадский, 1968; Маур, 1982; А.С. Северцов, 1987).

Вид не имеет не только внешне морфологических, но и анатомических, гистологических, цитологических, биохимических, генетических и других «видовых» признаков, которые позволяли бы характеризовать именно вид, а не иные внутривидовые или надвидовые группы. При использовании этих признаков в качестве критериев вида нет никакой возможности определить, какая именно степень различия структур должна быть принята за видовую. Возникает принципиально не решаемый вопрос о «достаточной степени различия», сущность вида становится неуловимой, и границы вида можно устанавливать лишь произвольно.

Вид как целое определяется не этими отдельными признаками, а некоторым универсальным системным показателем, который объединяет в себе все частные признаки вида и выражает их в целостном виде. Как отмечал К.М. Завадский (1968), характеристика сущности вида требует выделения признаков, наиболее глубоко определяющих его специфичность и позволяющих понять его особое положение среди других образований живой природы. До сих пор этого сделать не удавалось. Поэтому поиск абсолютных критериев вида стали считать малоперспективным и вид продолжают описывать как комплекс морфологических, генетических, экологических и других признаков. Лишь в последнее время в результате детальных исследований поведения и экологии животных были получены данные о том, каким образом многообразные признаки организмов того или иного вида организуются в единую, целостную систему, характеризующуюся определенностью по отношению к окружающей среде и другим видам.

Функциональная концепция вида

Трудности, связанные с определением сущности вида в биологии, обусловлены недостаточной изученностью экологических факторов микроэволюции и видообразования. М.С. Гиляров (1954) подчеркивал, что специфика вида определяется не морфологическими и не физиологическими признаками, а определенным характером отношений между особями, биологическим единством и определенными требованиями к условиям существования.

Согласно общепринятой в биологии точке зрения, одним из наиболее важных факторов, влияющих на возникновение и судьбу нового вида, служит наличие свободной экологической ниши. Качественная определенность, целостность и дискретность видов обуславливаются, прежде всего, свойством экологической ниши как комплекса биотических и абиотических факторов, определяющих саму возможность существования вида на данной территории и поддерживающих систему адаптаций, общих для всех особей данного вида (Гриценко и др., 1983). Поэтому для характеристики сущности вида необходимо, в первую очередь, выявить основные параметры экологической ниши и установить механизмы, с помощью которых достигается соответствие формы и строения организмов характеру их ниши.

Несмотря на широкое признание важной роли экологических факторов в эволюционных преобразованиях организмов, экологические концепции вида фактически отсутствуют и до сих пор неясно, что представляет собой вид как категория экологическая. Изучение экологической сущности вида долгое время тормозилось отсутствием целостных представлений о структуре экологической ниши вида. В настоящее время благодаря развитию системных методов исследования и концепции одномерной иерархической ниши появилась возможность изучения целостных свойств биологического вида как системы.

Выше мы отмечали, что первые попытки определить вид как целостную систему неоднократно предпринимались еще в начале прошлого столетия. В строгом смысле слова ранние представления биологов о виде были не системными, а комплексными, так как в них главное внимание обращалось не на свойства вида как специфического целого, а лишь на сложность внутренней структуры вида и на наличие определенных связей между признаками вида. Для того чтобы действительно понять вид как систему, причем именно как систему специфическую, отличную от любых других видов, необходимо выяснить, каким образом многообразные признаки вида организуются в единую, целостную структуру, характеризующуюся определенностью по отношению к окружающей среде и другим видам. Широкие перспективы в решении этой проблемы открывают представления об иерархическом характере связи между различными экологическими факторами, влияющими на поведение, образ жизни и формообразование организмов, сформулированные в концепции одномерной иерархической ниши.

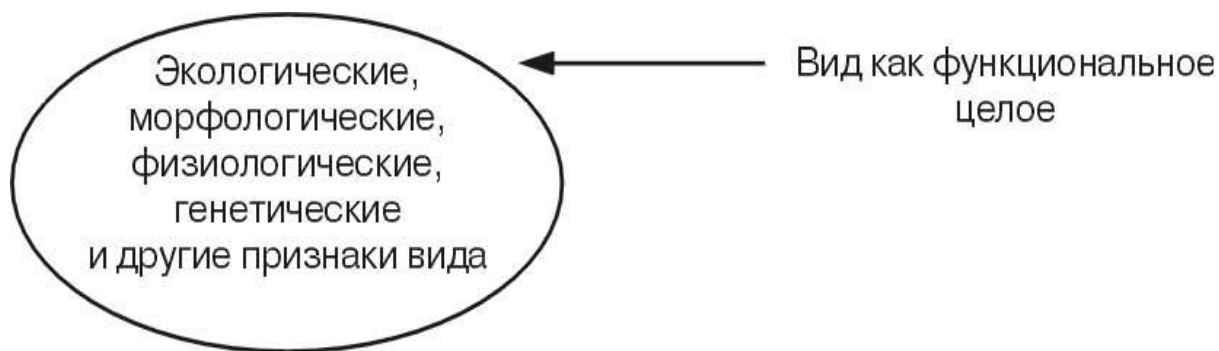
Последовательное развитие концепции одномерной иерархической ниши и системного подхода к изучению вида привело к появлению функциональной, или этолого-экологической концепции вида (Хлебосолов, 2003). В рамках функциональной концепции биологический вид рассматривается как система, целостные свойства которой обусловлены характером выполняемой функции в вышестоящей экосистеме и выражаются в специфическом способе добывания пищи, или кормовом поведении организмов данного вида. Элементами системы вида служат всевозможные, иерархически связанные адаптивные признаки, обеспечивающие эффективное выполнение видом своей функции в природе (**рис. 19**). Согласно этой концепции, каждый вид выполняет в природных сообществах специфическую функцию, которая определяется структурой его экологической ниши и характеризуется кормовым поведением. Для успешного выполнения этой функции, т.е. добывания пищи характерным способом, у организмов того или иного вида формируются своеобразные экологические, морфологические, физиологические, генетические и другие адаптивные признаки. Под влиянием кормового поведения все прочие адаптивные признаки организма связываются в единую интегрированную систему, обуславливающую как специфику, так и целостность вида.

Сущность вида с позиций современной эволюционной экологии

Развитие эволюционно-экологических исследований, в особенности появление и развитие концепции одномерной иерархической ниши и функциональной концепции вида, позволяет успешно решать многие принципиально важные вопросы теории вида, в частности, фундаментальный вопрос о реальности и сущностных свойствах вида.

Качественная определенность, целостность и дискретность вида. Важнейшим показателем реального существования вида служит его качественное своеобразие, целостность и дискретность.

В результате развития целостных представлений о структуре экологической ниши вида удалось обнаружить, что каждый вид обладает специфическим способом использования ресурсов и выполняет уникальную функцию в экосистеме. Качественная определенность организмов того или иного вида обуславливается тем, что животные добывают пищу характерным для каждого вида способом и стереотип кормового поведения сохраняется в разных условиях обитания. Трофические факторы весьма многообразны, поэтому способ использования ресурсов может характеризоваться различными показателями: составом используемой пищи, местом и временем кормежки, методами охоты и т.д. Кормовое поведение как интегральный признак в целостной форме отражает специфичность отношения животных того или иного вида к различным трофическим факторам, несет в себе



информацию о пищевых, пространственных и других экологических потребностях вида, и поэтому может всесторонне характеризовать положение вида в системе биоценологических связей. С другой стороны, поведение определяет формирование всех других адаптивных признаков вида. Поэтому поведение можно рассматривать в качестве абсолютного критерия вида. Все остальные морфологические, физиологические, генетические, биохимические и другие критерии и признаки вида носят соподчиненный характер.

Поскольку целостность вида как системы обуславливается выполняемой им функцией в экосистеме, определять сущность биологического вида и проводить анализ различий между видами следует не на уровне отдельных признаков, а с позиций вида как функционального целого. Поведение служит главным системным признаком вида, оно является важным каналом межорганизменных и межвидовых взаимодействий и связующим звеном между животным и окружающей средой. Именно по этому признаку разные виды четко отличаются друг от друга. Анализ целостных свойств вида, в свою очередь, позволяет лучше понять особенности и характер взаимосвязи всех других более частных признаков вида. Хотя отдельные признаки могут совпадать или широко перекрываться, тем не менее их набор и соотношение будут специфическими для каждого вида. Таким образом, с помощью функциональной концепции удастся

решить проблему единства вида при множественности его отдельных показателей и объективно устанавливать границы между видами по признакам, характеризующим их целостные свойства.

Эволюционная устойчивость и изменчивость вида. Как мы отмечали выше, биологи при обсуждении вопроса о реальности видов сталкиваются с проблемой соотношения устойчивости и изменчивости видовых признаков организмов. Возникает дилемма «либо виды без эволюции, либо эволюция без видов». То есть если виды неизменны, то они дискретны и поэтому реальны, если же виды исторически изменяются, то они не дискретны и как таковые в природе не существуют. В рамках функциональной концепции вида это противоречие решается следующим образом.

Поскольку поведение организмов определяет функциональную роль и качественное своеобразие видов в природе, именно оно играет важнейшую роль как в поддержании устойчивости видовых признаков, так и в процессе эволюционных преобразований организмов. Устойчивость поведения организмов в природных сообществах можно объяснить высоким уровнем консерватизма биоценотической организации (Плотников, 1979; Чернов, 1996). Прочность экосистемных связей не позволяет организмам выходить за рамки адаптивной нормы изменчивости, обусловленной кратковременными флуктуациями окружающей среды, и поддерживает свойственный каждому виду стереотип поведения. Только изменение самой структуры экосистемы и характера биоценотических связей может приводить к эволюционно значимому изменению поведения отдельных видов в сообществе. Таким путем регулируется соотношение между эволюционной лабильностью и устойчивостью поведения. За счет лабильности поведения организмы могут быстро приспосабливаться к изменившимся условиям среды. Но затем, если эти условия долгое время остаются неизменными, новая форма поведения стабилизируется, становится эволюционно устойчивой и обуславливает формирование адаптивных морфологических и физиологических признаков вида.

Понимание того, как изменяется эволюционная роль поведения в зависимости от структуры биоценотических связей организмов, позволяет решить проблему реальности развивающегося вида. При появлении в природе новой потенциальной экологической ниши ее быстро начнут занимать особи какого-либо вида, вытесняемые из своих типичных условий обитания вследствие внутривидовой конкуренции. Поскольку животные могут легко изменять свое поведение, они будут пытаться кормиться таким способом, который является наиболее подходящим в новых условиях обитания. Тем самым они начнут выполнять новую функцию в природных сообществах и в этом плане их сразу же можно считать новым видом. Эффективность поиска и добывания пищи вначале будет невысока, так как эти особи не обладают соответствующими морфологическими и физиологическими адаптациями. Но постепенно в процессе естественного отбора у них сформируются признаки, соответствующие новому кормовому поведению. Формирование вида заканчивается после того, как его

поведенческие, морфофизиологические и прочие признаки придут в полное соответствие с условиями экологической ниши, на пути освоения которой данный вид возникает и развивается.

Таким образом, изменение поведения и появление функционально нового вида происходит очень быстро, с эволюционной точки зрения практически мгновенно. Формирование всех других признаков, обеспечивающих эффективное поведение особей данного вида в новых условиях, происходит постепенно в процессе эволюции. Но этот процесс эволюционного преобразования признаков следует рассматривать не как формирование нового вида через ряд промежуточных форм, а как постепенное приведение всевозможных частных признаков прежнего вида в соответствие с особенностями поведения функционально уже существующего нового вида. При этом отпадает необходимость выделения переходных форм и установления границ между ними. В данном случае имеется лишь определенное противоречие между новой функцией и старой формой, которое последовательно преодолевается в процессе эволюции. Функционально новый вид появляется сразу же после занятия новой ниши и изменения поведения, а структурные признаки организмов постепенно преобразуются и приходят в соответствие с выполняемой функцией. Продолжительность этого процесса зависит от интенсивности отбора и от того, насколько сильно отличаются условия новой ниши от предыдущей.

Репродуктивная изоляция и вид. В современной синтетической теории эволюции доминирует так называемая концепция биологического вида. Одним из главных критериев вида признается репродуктивная изоляция, или нескрещиваемость с другими видами (Dobzhansky, 1937; Huxley, 1942; Майр, 1947). Исходя из функциональной концепции вида, факт нескрещиваемости нельзя признать надежным критерием вида. Формирование нового вида начинается внутри свободно скрещивающейся популяции исходного вида сразу же после появления дополнительных ресурсов среды, занятия новой ниши и изменения функциональной роли организмов в экосистеме. Ту часть популяции, или тех особей, которые пытаются использовать эти ресурсы и встают на путь освоения новой ниши, с функциональной точки зрения, уже можно считать новым, становящимся видом. Репродуктивная изоляция возникает как адаптация к снижению репродуктивных потерь при скрещивании особей новой и старой формы. Пониженная приспособленность промежуточных форм служит дополнительным вектором отбора, способствующим более быстрому и эффективному разделению популяции на два вида. Отбор, элиминирующий промежуточных особей, будет способствовать развитию разнообразных изолирующих механизмов, вначале поведенческих, пространственных, а постепенно и физиологических. Однако процесс формирования нового вида и последующее совместное обитание этих двух видов возможно и без репродуктивной изоляции между ними. Существуют все переходные формы от видов, совершенно неспособных скрещиваться с ближайшими видами, к видам, легко скрещивающимся и дающим плодовитое потомство, способное во многих поколениях сохранять

свои особенности. Известно, что не только между хорошими видами, но и между видами разных родов и даже семейств может не быть барьера нескрещиваемости. Это позволяет рассматривать репродуктивную изоляцию не как причину, а как следствие внутривидовой дифференциации организмов.

С позиций функциональной концепции вида фактор репродуктивной изоляции вообще не представляет существенного значения для характеристики вида. Поскольку главные видовые признаки определяются функциональной ролью вида в природе, статус вида будет определяться преимущественно тем, какую нишу он занимает, как ведет себя и какие адаптивные признаки в связи с этим будут у него поддерживаться и развиваться отбором.

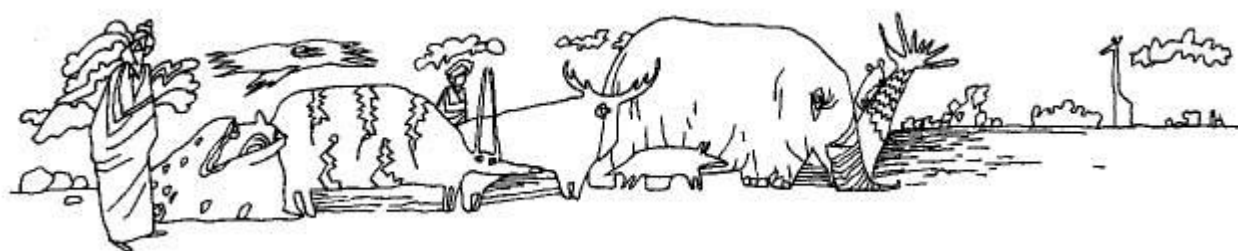
Как мы увидим позже (глава 12), не только виды, но и более крупные таксономические подразделения животных выполняют специфические функции в экосистеме и являются реальными целостными образованиями. Несмотря на то, что они состоят из разных видов и не связаны между собой репродуктивно, принципиальных отличий между видами и высокими таксонами в этом плане нет. Все эти группы организмов составляют единую, иерархически организованную функциональную структуру природных сообществ.

Философские аспекты теории вида. Функциональная концепция вида позволяет понять, чем обуславливается целостность вида. Однако она не объясняет конкретных механизмов преобразования отдельных свойств вида в свойства самого вида как некоего целого. Для этого необходимо за внешними явлениями увидеть идеальное содержание вида и на этом идеальном уровне проводить анализ. Функция вида задает условия, необходимые для формирования целостности вида, однако с точки зрения философской логики, сам этот процесс может совершаться только на основании идеи о том, какие структурные элементы и в каком порядке должны соединяться для достижения единства и успешного выполнения видом своей функции. То есть функция вида, выраженная в его специфичном поведении, является лишь вторичным системным признаком и определяет структуру вида не прямо, а через его идею, на основании которой затем формируются все остальные признаки вида. Современное состояние науки не позволяет проводить строгого научного анализа явлений, выходящих за рамки эмпирических данных. Тем не менее результаты изучения целостных свойств вида и других биологических систем способствуют лучшему пониманию общих принципов организации систем и дают возможность приступить к разработке научных методов их исследования, в том числе и на нетрадиционном пока для науки идеальном уровне. Ниже (глава 13) мы более подробно рассмотрим принципы организации систем, включая их идеальные основания.

В данной главе изложены результаты исследований, которые привели к появлению функциональной концепции вида в биологии. Решающую роль в этом сыграло развитие эволюционной экологии, экологии сообществ, поведенческой экологии, а также системного подхода к изучению проблемы вида и видообразования. Долгие годы исследования в биологии были направлены на изучение многообразных признаков и критериев вида. Синтез этих данных привел к выявлению целостных свойств вида. Идея о том, что специфические свойства вида определяются его ролью в функционировании сообществ, существует давно. Однако дать целостную характеристику вида стало возможным лишь после того, как были обнаружены целостные свойства экологической ниши вида и системные свойства поведения животных. Функция вида в экосистеме определяется и описывается именно поведением. Кормовое поведение является ключевым системным признаком, характеризует вид как целое, влияет на формирование и синтезирует в себе все другие признаки вида. Изучение системных свойств экологической ниши и поведения лежит в основании функциональной концепции вида и служит одним из наиболее актуальных и перспективных направлений исследований в эволюционной экологии и систематике.

Раздел IV

МАКРОЭВОЛЮЦИЯ



Глава 10. Закономерности филогенеза

В предыдущих разделах мы подробно рассмотрели факторы и механизмы видообразования. Процессы, ведущие к образованию новых видов, принято называть микроэволюцией. Но в ходе эволюции организмы все больше расходятся между собой и достигают таких различий, которые приводят к появлению более крупных таксонов: родов, семейств, отрядов, классов и т.д. Процессы формирования таксонов надвидового ранга называют макроэволюцией, или филогенезом. Исследование закономерностей филогенетического развития организмов проводится в рамках разных биологических дисциплин: палеонтологии, эволюционной морфологии, эмбриологии, генетики, систематики и т.д. В задачу нашей работы входит анализ закономерностей филогенеза с позиций экологии. Изучение экологических факторов макроэволюции помогает решению целого ряда актуальных проблем макроэволюции и эволюционной теории в целом.

Соотношение механизмов микро- и макроэволюции

Одним из наиболее сложных вопросов филогенетического развития организмов является вопрос о механизмах макроэволюции. В современной теории эволюции сформировались две точки зрения по этому вопросу. Согласно более традиционным взглядам, макроэволюция не имеет никаких собственных механизмов, полностью сводится к микроэволюционным изменениям и является лишь их обобщенной картиной, рассматриваемой в широкой исторической перспективе. Сторонники противоположной точки зрения считают, что в основе микро- и макроэволюции лежат принципиально разные причины и механизмы.

Традиционные взгляды базируются на теории Ч. Дарвина, в которой отчетливо выражено единство процессов эволюции на разных уровнях организации живых существ. В основе представлений Дарвина о механизмах филогенетического развития организмов лежит ключевое положение об отборе малых изменений как универсальном механизме эволюционной истории. По Дарвину, высшие таксоны любого ранга формируются в результате более или менее длительной дивергенции видов, возникших от общего предка. Новые признаки, формирующие общий план строения будущего крупного таксона, приобретаются постепенно, шаг за шагом, в ходе смены многих поколений, за счет кумулятивного (накапливающего) и интегрирующего действия естественного отбора.

Рассматривая вариегат как зарождающийся вид, Дарвин одновременно высказывался о едином пути возникновения высших таксонов. Дарвин с помощью разработанных им принципов дивергенции и многообразия сумел показать, что в процессе экологической специализации и расхождении организмов в разные экологические ниши различия в признаках будут

постепенно увеличиваться вплоть до появления новых видов и высших таксонов. Если величина дивергенции превращает сорт в самостоятельный вид, то нет оснований для сомнения в том, что аналогичная закономерность не действует на уровне вид-род-семейство и т.д. Отсюда следует вывод о единстве механизмов в происхождении таксонов любого ранга. (Галл, 1993).

Однако в эволюционной теории издавна существовали представления о наличии каких-то важных различий между процессами «обычного» видообразования и возникновения крупных таксонов. С точки зрения результата процесса, специфичность эволюции на надвидовом уровне, определяемая иным масштабом преобразований, для всех очевидна. Многие исследователи приходят на этом основании к заключению, что специфичны и процесс, и сами факторы, ведущие к макроэволюции.

Еще Ж.Б. Ламарк выделял два независимых направления эволюции. Одно из них связано с усложнением и прогрессивным развитием живых существ и обусловлено внутренним стремлением организмов к совершенствованию. Другое направление эволюции характеризуется увеличением видового разнообразия организмов, происходит в результате приспособления к многообразным условиям обитания и не ведет к существенному изменению их уровня организации. Аналогичные взгляды о различии прогрессивной и приспособительной эволюции высказывали неоламаркисты К. Нэгели (1884) и Э. Коп (1887). Разделявший эти взгляды Ю.А. Филипченко (1926, 1929) ввел для обозначения соответствующих процессов термины «микро»- и «макроэволюция», постепенно вошедшие в научный обиход и ныне широко используемые, хотя сама проблема соотношений микро- и макроэволюции остается остро дискуссионной (Иорданский, 1994). Б. Ренш (1959) также считал, что эволюция может идти и по горизонтали и по вертикали. Адаптивную радиацию (возникновение разнообразия на данном уровне организации) он назвал кладогенезом, а выход на новый уровень адаптивной радиации – анагенезом (А.С. Северцов, 1987).

В современной синтетической теории эволюции вопрос о различии механизмов микро- и макроэволюции возник на несколько иной основе. Как мы отмечали выше, анализ процесса видообразования только с позиций эволюционной генетики без учета экологических факторов эволюции не позволяет понять, каким образом образуются новые виды. Хотя естественный отбор и признается направляющим фактором эволюции, ведущим к образованию новых видов, механизм его направляющего действия в синтетической теории остается неизвестным. В то же время, элементарные эволюционные факторы (волны жизни, миграция, изоляция, эффект основателя, дрейф генов, эффект бутылочного горла и т.д.), которым в синтетической теории эволюции уделяется большое внимание, могут приводить к формированию лишь генетически неоднородной, полиморфной популяции. Их действие не направлено и не способно вызвать появления новых видов. Поэтому с позиций синтетической теории образование новых

видов или любых других таксонов, так или иначе, происходит в результате крупных генетических перестроек организмов. Возникающие таким путем «обнадеживающие уроды», репродуктивно изолированы от других особей своей популяции и становятся родоначальниками нового вида, рода, семейства и т.д. Сторонники синтетической теории склонны считать, что изменение структуры генотипа с помощью мелких мутаций способствует лишь увеличению разнообразия генофонда популяций и не может привести к образованию новых видов, а тем более крупных таксонов. Поэтому микроэволюцией следует называть не процесс видообразования, а процесс увеличения генетического полиморфизма популяций, а макроэволюцией - появление новых видов и надвидовых таксонов. При этом в основании этих двух процессов должны лежать принципиально разные эволюционные механизмы.

Механизмы макроэволюции с позиций эволюционной экологии

В настоящее время благодаря широкому изучению экологических факторов эволюции становится возможным однозначно решить вопрос о закономерностях макроэволюции и о соотношении процессов механизмов микро - и макроэволюции. Для этого необходимо найти такой логический путь, который с неизбежностью привел бы к выводу, что дивергенция признаков проявляется от первых шагов внутривидовой дифференциации до происхождения таксонов любого ранга (Галл, 1993).

Рассмотренные в предыдущих главах экологические факторы видообразования отчетливо показывают, что попытки разделить эволюцию организмов на два процесса, имеющих разные механизмы, весьма искусственны и не имеют под собой достаточных оснований. Процесс видообразования происходит в результате направленного действия естественного отбора, вектор которого определяется конкуренцией за ресурсы, экологической специализацией, структурой экологической ниши, специфическим поведением организмов. Продолжительное разнонаправленное действие естественного отбора неизбежно должно приводить к далекой дивергенции и образованию видов и более крупных таксонов. Таким образом, анализ экологических факторов эволюции позволяет решить принципиальное затруднение синтетической теории эволюции с объяснением направленного изменения признаков, приводящего к появлению новых видов и эволюции на надвидовом уровне.

Более трудная задача состоит в том, чтобы выяснить единство действия эволюционных механизмов, направленных на увеличение видового разнообразия и повышение уровня организации живых существ, т.е. объяснить с единых позиций одновременное существование дивергентной (адаптивной) и филетической (прогрессивной) эволюции. Этот вопрос мы рассмотрим на примере двух близких по содержанию теорий – теории квантовой эволюции Дж. Симпсона (1948) и теории главных направлений эволюции, разработанной А.Н. Северцовым (1939) и И.И. Шмальгаузенем

(1939). Эти две теории, дополненные результатами современной эволюционной экологии, позволяют построить непротиворечивую модель единства механизмов эволюции на микро- и макроэволюционном уровнях.

Теория квантовой эволюции Дж. Симпсона

Выше говорилось, что синтетическая теория возникла в результате преобладающего развития исследований генетических факторов эволюции. В этом «синтезе», помимо экологии, не было очень важной дисциплины, призванной исследовать закономерности макроэволюции, - в нем не было палеонтологии. На долю Дж. Симпсона выпала честь заполнить этот пробел. В книге «Темпы и формы эволюции» Симпсон предпринял попытку доказать единство факторов и механизмов микро- и макроэволюции. Доказательству этого фундаментального положения фактически подчинено все содержание книги. Оно проходит лейтмотивом через ее основные главы, получая подтверждение с разных сторон и из разных источников (Назаров, 1991).

Симпсон придерживался традиционной точки зрения дарвинизма о единстве факторов и движущих сил для всех уровней эволюции. Главное отличие надвидовой эволюции от эволюции в рамках вида Симпсон усматривал не в самих этих процессах, а в масштабах достигаемого ими результата. Различие ее результатов связано исключительно с разной комбинацией этих факторов, а также с разной продолжительностью и интенсивностью их действия. Следовательно, за образование высших таксонов ответственны те же причины, которые лежат в основе микроэволюции.

Симпсон не сомневался в том, что на протяжении всего процесса эволюции действуют «одни и те же главные силы», вызывающие «сходные процессы и следствия», он, однако, полагал, что в отдельные моменты их баланс и взаимодействие должны сильно варьировать, в результате чего в самом характере процесса эволюции могут возникать большие различия.

Для того чтобы показать единство механизмов эволюции на всех уровнях и в то же время подчеркнуть определенную специфику микро- и макроэволюционных преобразований, Симпсон в своей книге разработал концепцию адаптивной зоны, провел анализ темпов и форм эволюции и обосновал собственно гипотезу «квантовой эволюции».

Концепция адаптивной зоны. Концепция адаптивной зоны, которая лежит в основании теоретических построений Симпсона, по своей природе глубоко экологична. Именно благодаря этой концепции Симпсону удалось объяснить различия в формах, темпах и направлениях эволюции при общем единстве эволюционных механизмов. Под адаптивной зоной он понимал комплекс условий внешней среды, в которых протекает эволюция данного таксона и которые определяют направление его эволюции. Симпсон схематически изображает адаптивную зону в виде коридора, в котором протекает филогенез данной группы. Адаптивная зона характеризуется эволюционирующим в ней таксоном высокого ранга. Эта зона в свою очередь

подразделяется на подзоны подчиненных систематических групп и далее на видовые экологические ниши.

Возникновение нового таксона надвидового ранга происходит в результате освоения новой адаптивной зоны, достаточно широкой для того, чтобы в ней могло идти образование новых видов. Однако вселение в новую зону непосредственно не приводит к появлению таксона высшего ранга. После возникновения важных адаптаций, повышающих уровень организации живых существ и позволяющих занять новую адаптивную зону, начинается процесс дивергенции, названный американским палеонтологом Г. Осборном (1929) адаптивной радиацией. Таксон, занявший новую адаптивную зону, выходит из конкуренции с ближайшими родственниками, и начинается его эволюция внутри этой зоны. Межгрупповая конкуренция внутри данного таксона приводит к дивергенции, которая продолжается до тех пор, пока все экологические ниши в адаптивной зоне не будут заняты. В результате дивергенции в данной адаптивной зоне возникает веер новых филумов (А.С. Северцов, 1987).

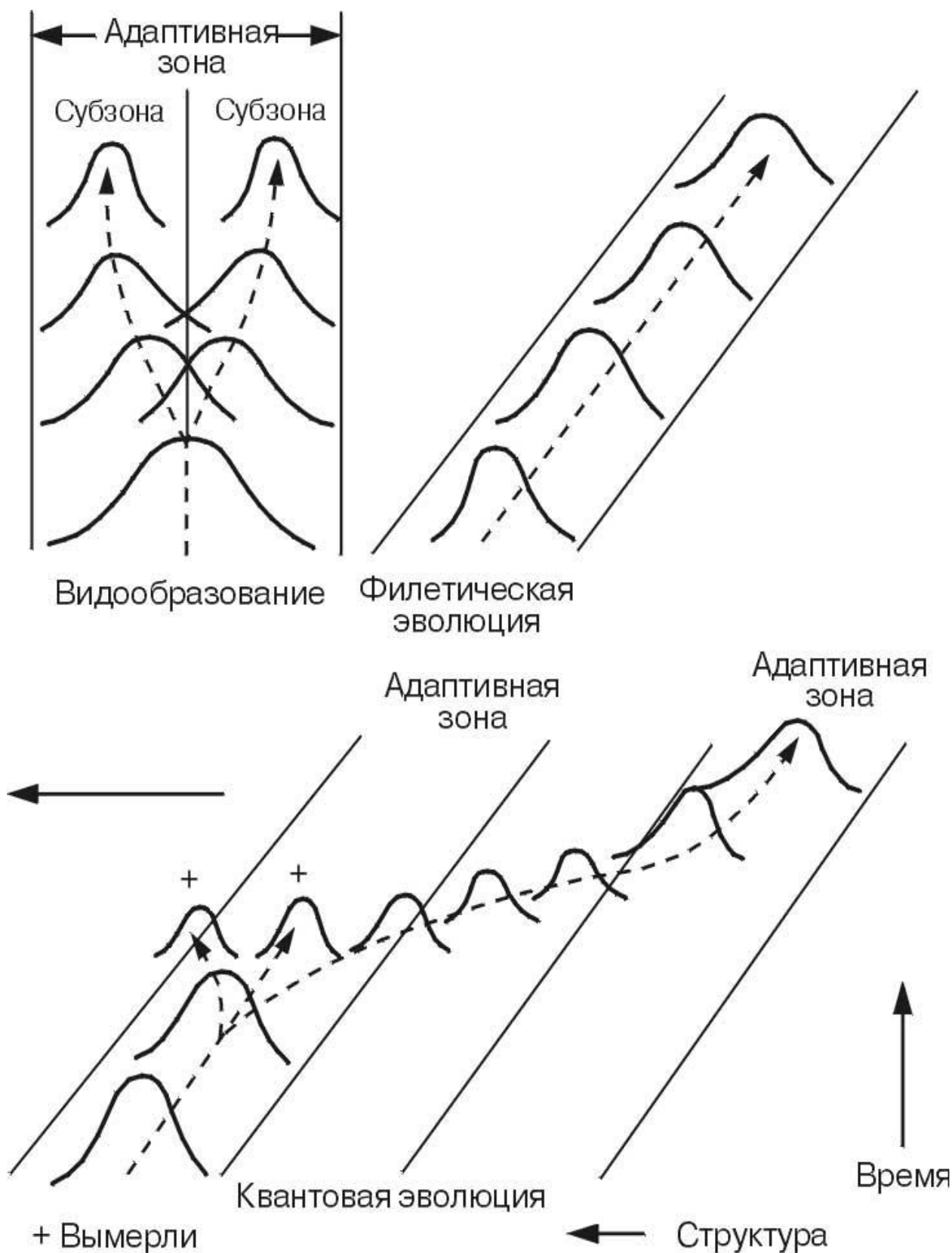
Понятие адаптивной зоны подразумевает не только возможности эволюции данного таксона, задаваемые средой его обитания, но и ограничения, затрудняющие изменение направления эволюции. Наличие границ определяет сама организация таксона, эволюционирующего в данной адаптивной зоне. Исходная организация, перестройка которой ограничена координационными системами, не может меняться любым образом, что ставит пределы широте адаптивной радиации и степени дивергенции, а в результате ускоряет формирование границ адаптивных зон каждого из направлений адаптивной радиации. Для выхода в новую адаптивную зону необходима глубокая перестройка организации. Поэтому при дивергенции какого-либо таксона чаще всего наблюдается дробление его адаптивной зоны, а не выход в новую зону.

Формы и темпы эволюции. Концепция адаптивной зоны позволила Симпсону выделить несколько форм эволюции, которые отличаются направлением, темпом и масштабами эволюционных перестроек. Симпсон в зависимости от отношения популяций к существующим адаптивным зонам подразделяет эволюцию на три формы - видообразование, филетическую и квантовую эволюцию. При этом он подчеркивает, что ни одна из них, возможно, и не встречается в природе в чистом виде, ибо эволюционные события представляют собой сложные явления, складывающиеся из двух, а то и всех трех форм.

Видообразование происходит в результате адаптивной радиации таксона внутри новой адаптивной зоны. При дивергенции, или адаптивной радиации эволюционные изменения возникают на основе одной и той же организации, приводят к освоению многочисленных экологических ниш внутри данной адаптивной зоны и образованию таксонов среднего ранга: родов, семейств, отрядов (**рис. 20**).

Филетическая эволюция состоит в длительном, направленном сдвиге средних значений признаков популяции. При этом популяция изменяется в

целом, а не дробится. Все развитие совершается в пределах одной и той же адаптивной зоны, строго следуя за ее сдвигом. В результате филетической



эволюции один таксон превращается в другой таксон того же ранга. Она ясно выражена в средних и больших широко распространенных популяциях, представляющих средние таксономические уровни – роды и семейства. Как мы отмечали выше (глава 8), с современных экологических позиций

филетическую эволюцию можно рассматривать как частный случай далекой дивергентной эволюции. Поэтому по классификации Симпсона ее можно отнести к видообразованию.

Квантовая эволюция, по словам Симпсона, представляет собой самый важный, хотя и самый гипотетичный, вывод из его исследования. На подобное название его натолкнула исключительная быстрота эволюционных превращений, связанная с переходом популяции в новое состояние равновесия, напоминающая пороговую реакцию (или квантовый эффект), - шаг должен быть сделан целиком или не сделан совсем. Принципиальные отличия этой формы эволюции от двух предыдущих связаны со сменой адаптивной зоны, с переходом группы в новую зону, с наличием преадаптивной фазы. Для данной формы эволюции, гораздо более чем для филетической, характерна прямолинейная направленность. Квантовая эволюция распадается на три фазы: неадаптивную, во время которой группа утрачивает равновесие; преадаптивную, в течение которой группа под сильным давлением отбора сдвигается в сторону нового равновесия; адаптивную, когда достигается новое равновесие. Симпсон считает квантовую эволюцию преобладающим способом возникновения высших таксонов: семейств, отрядов, классов. Рисуя поэтапно картину квантовой эволюции на примере развития гипсодонтности при переходе ранних предков лошади, питавшихся листьями (*Anchitherium*), к более поздним предкам, питавшимся травой (*Merychippus*), Симпсон воспользовался моделью так называемого адаптивного ландшафта, предложенной Райтом (Wright, 1931). В этой модели вершины холмов, соответствующие оптимальному состоянию приспособленности («адаптивным вершинам»), были разделены долинами, представлявшими собой «ничейные» адаптивные зоны.

Разные формы эволюции, по Симпсону, обусловлены действием одних и тех механизмов – накоплением мелких мутаций с помощью естественного отбора. Темпы и результаты эволюционных преобразований зависят лишь от направления и интенсивности отбора и определяются тем, идет ли эволюция по типу дивергенции или филетической эволюции внутри одной адаптивной зоны, или происходит квантовая эволюция при смене адаптивной зоны. Эволюция на надвидовом уровне отличается такой же непрерывностью, как и преобразования популяций в пределах вида. Отличительные признаки рода, семейства и отряда в типичных случаях возникают в виде единичных малых мутаций в популяции, которые затем в ней распространяются. Симпсон твердо придерживался той точки зрения, что макроэволюция представляет собой сумму длинной серии непрерывных изменений, которая может быть таксономически разбита на горизонтальные филетические подразделения любой величины, включая подвиды. Если возникает новый класс, то степень его отличия от предков достигает сначала такого порядка, который при сравнении друг с другом одновременно существующих групп был бы признан подвидовым, затем видовым, потом родовым и т.д. (Назаров, 1991).

Одним из наиболее серьезных и объективных затруднений на пути к утверждению единства микро- и макроэволюции Симпсон считал наличие

крупных разрывов в палеонтологической летописи – факт, используемый в качестве главного козыря в сальтационистских теориях. Симпсон признает, что чем выше таксономическая категория, тем обычнее внезапность ее возникновения в летописи, пока она не становится универсальной в отношении отрядов, классов и типов. В целом можно сказать, что систематический характер разрывов в палеонтологической летописи животного мира - всеобщее явление.

Однако отсутствие переходных форм в летописи, по Симпсону, вовсе не означает, что их вообще не существовало, как это утверждают представители сальтационистских теорий. Наиболее вероятной причиной их выпадения из палеонтологической летописи, помимо геологических факторов, могла быть их принадлежность к малочисленным популяциям, отличавшимся исключительно высокими темпами эволюции. Переход к новым типам строения, согласно концепции Симпсона, связан не с увеличением приспособленности и дифференциацией в пределах старой адаптивной зоны, а с ее сменой, т.е. занятием совершенно новых экологических позиций (Назаров, 1991). Переход в новую адаптивную зону характеризуется малочисленностью переходной группы и высокими темпами ее эволюции, т.е. жесткой элиминацией и сопряженным с ней интенсивным отбором на приспособление к новым условиям среды. Малочисленность и высокие темпы эволюции переходных групп обуславливают крайне малую вероятность обнаружения палеонтологических остатков таких групп. Как показал Симпсон, палеонтологические исследования постепенно выявляют переходные формы между таксонами среднего ранга - семействами, надсемействами, подотрядами, отрядами. В то же время пробелы между таксонами высокого ранга - подклассами, классами, надклассами, - как правило, не заполняются (А.С. Северцов, 1987).

Теория главных направлений эволюции А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена

В теории квантовой эволюции Дж. Симпсона было показано, что направление филогенеза каждого конкретного таксона определяется адаптивной зоной, в которой этот таксон эволюционирует, и возможностями перестройки организации данной группы. Теория главных направлений эволюционного процесса анализирует соотносительную роль каждого из упомянутых факторов в определении этих направлений, показывает, какими путями может повышаться приспособленность, т.е. какими путями вообще может происходить эволюция.

В теории главных направлений эволюции в качестве наиболее общего и очевидного направления эволюции признается прогрессивная эволюция, или биологический прогресс. А.Н. Северцов (1925) рассматривал биологический прогресс как наиболее общее выражение адаптивности эволюции. Он выделил несколько путей достижения биологического прогресса и определил его эколого-морфологические критерии.

Ароморфоз, или морфофизиологический прогресс, - это повышение уровня организации в общепринятом смысле слова. Термин «ароморфоз» обозначает преобразование организации. В современной литературе чаще употребляют слово «арогенез», т.е. путь, направление эволюции.

Идиоадаптация – выработка частных приспособлений. Сюда относятся все случаи прогрессивной эволюции без повышения уровня организации. Специализация и адаптивная радиация происходят именно в результате идиоадаптации. Синонимами понятия идиоадаптация могут считаться термины алломорфоз, аллогенез, кладогенез и т.п.

Общая дегенерация, морфофизиологический регресс, или вторичное упрощение организации. Этот способ биологического прогресса наблюдается, как правило, при переходе к паразитическому или сидячему образу жизни.

Ценогенез – выработка провизорных приспособлений, обеспечивающих выживание организмов на ранних стадиях онтогенеза.

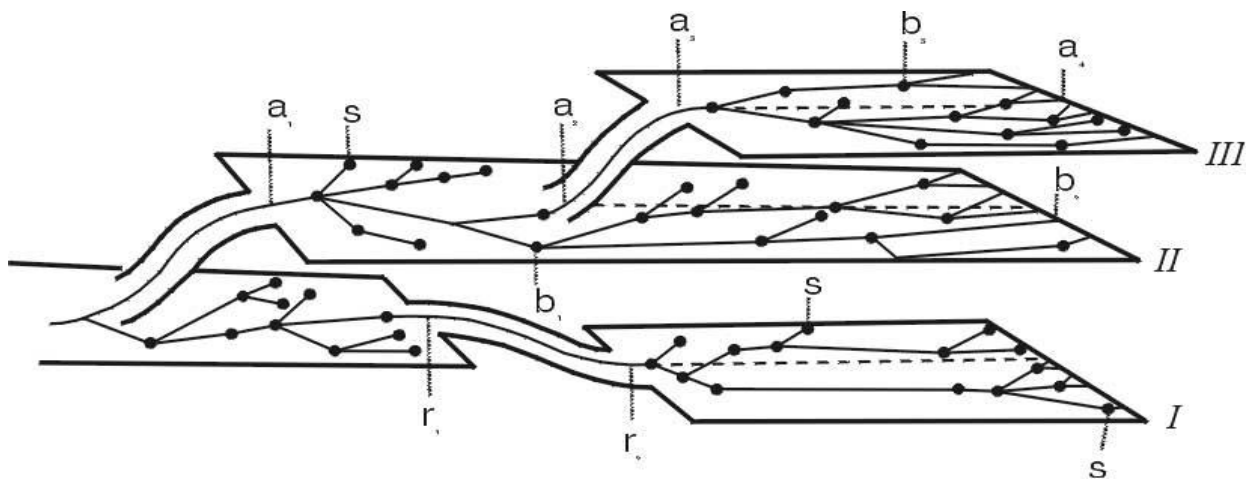
Предложенные А.Н. Северцовым способы достижения биологического прогресса по своей сути экологические, хотя сам подход к проблеме явно морфологический: биологический прогресс рассматривается как выработка морфологических приспособлений, обеспечивающих выживание в данной среде обитания. Эти приспособления могут быть более или менее частными или же настолько существенными, что обеспечивают переход на новый уровень организации.

Эколого-морфологический подход к этой проблеме дал возможность рассматривать ароморфозы не только как морфологические адаптации, позволяющие подняться на новый уровень организации, но и как приспособления широкого значения, обеспечивающие повышение экологической валентности таксона, расширение его адаптивной зоны или переход в новую адаптивную зону.

При идиоадаптации происходит перестройка признаков, характерных для предков, и образование большого числа близких форм, различающихся адаптациями одного масштаба. Развитие группы по пути идиоадаптации происходит на основании общих принципиальных особенностей строения и функционирования организмов при сохранении того же, что и у предков, типа отношений со средой внутри одной адаптивной зоны.

При дегенерации происходит снижение экологической валентности потомков по сравнению с предками, сужение адаптивной зоны или же возврат в предыдущую адаптивную зону.

Таким образом, с точки зрения морфологии биологический прогресс может достигаться путем любых перестроек организации – от общего усложнения до общего упрощения. Перечисленные способы достижения биологического прогресса иллюстрирует схема, предложенная А.Н. Северцовым (**рис. 21**).



И.И. Шмальгаузен несколько видоизменил и предложил более подробную классификацию форм биологического прогресса. Идиоадаптацию И.И. Шмальгаузен разделил на два типа приспособлений: алломорфоз и специализацию, выделил несколько типов специализации (теломорфоз, гиперморфоз, катаморфоз, гипоморфоз) и рассматривал общую дегенерацию как один из типов специализации – катаморфоз. Одновременно он показал, что в большинстве филогенетических ветвей, по крайней мере у позвоночных животных, наблюдается довольно четкое чередование фаз преобразований организации в филогенезе - эволюция крупного таксона начинается обычно с ароморфоза, затем таксон переходит к алломорфозу и далее к специализации.

Смена фаз в эволюционном процессе

Вопрос о смене фаз в эволюционном развитии является одним из наиболее важных при сравнительном анализе механизмов микро- и макроэволюции. Симпсон в квантовой теории постулировал единство процесса эволюционных преобразований организмов на всех уровнях эволюции. В качестве главных факторов эволюции он признавал естественный отбор и накопление мелких мутаций, которые постепенно приводят к появлению видов и надвидовых таксонов. Однако Симпсон не смог обнаружить общих эволюционных механизмов, действие которых приводило бы одновременно к появлению новых видов в процессе дивергенции в новой адаптивной зоне и к образованию крупного таксона при освоении новой адаптивной зоны.

Видообразование Симпсон рассматривал с позиций синтетической теории эволюции. Он не видел определенной направленности процесса видообразования и склонялся к идее о ведущей роли изоляции в появлении видов, а затем и более высоких таксонов.

Для объяснения механизмов коренного преобразования организмов и выхода их в новую адаптивную зону Симпсон включил понятие преадаптации. По Симпсону, появление нового признака, ведущее к повышению уровня организации живых существ, начинается со случайной преадаптивной фазы. Общая картина макроэволюции представляется ему

следующим образом. Некогда целостная популяция распадается на множество мелких изолированных линий, у которых происходят неприспособительная дифференцировка и случайное закрепление мутаций. Среди таких инадаптивных линий оказывается одна или несколько популяций, преадаптированных к новой экологической станции (зоне), которые под сильным давлением отбора быстро эволюционируют в направлении приспособления к новым условиям. Таким образом, непереносимое условие квантовой эволюции связано, по Симпсону, с требованиями преадаптации. Группа может осуществить такую эволюцию только в том случае, если она обладает преадаптацией к действительно возможному новому способу существования (Назаров, 1991).

А.Н. Северцов и И.И. Шмальгаузен в теории главных направлений эволюционного процесса значительно глубже подошли к решению этой проблемы. В отличие от концепции Симпсона в этой теории появление принципиально нового признака и освоение новой адаптивной зоны обусловлено не случайной преадаптацией, а постепенным приспособлением к новым условиям обитания. Изначально ароморфозы формируются как частные адаптации к конкретным условиям адаптивной зоны, в которых протекает эволюция исходной группы. Например, переход кистеперых рыб к легочному дыханию был связан с обитанием в бедных кислородом пересыхающих водоемах. Достаточно широкие приспособления, перекрывающие весь спектр изменений внешнего фактора, позволяют группе перейти через неадаптивную зону в новую адаптивную зону. После того, как ароморфная группа расширит свою адаптивную зону, под действием движущего отбора начинается освоение новой зоны и адаптивная радиация, сопровождаемая быстрым появлением новых видов. Это означает, что группа перешла к алломорфозу, т.е. выработке частных приспособлений. По мере специализации и освоения данной зоны начинает преобладать стабилизирующий отбор и темпы эволюции этой группы снижаются (А.С. Северцов, 1987).

Таким образом, теория главных направлений эволюции содержит наиболее общую характеристику тех путей, которыми осуществляется адаптация организмов к условиям существования. Путь, по которому идет данная систематическая группа, определяется в равной мере организацией составляющих ее особей и существующими в данный момент времени экологическими факторами, в первую очередь конкуренцией с другими группами, находящимися на том же уровне организации. Поскольку во время создания этой теории экологические факторы эволюции были еще недостаточно хорошо изучены, трудно было объяснить конкретные способы образования новых видов и более высоких таксонов. Однако концептуальные основы единства механизмов микро- и макроэволюции в ней были четко сформулированы.

Последовательное развитие идей, изложенных в квантовой теории эволюции Симпсона и теории главных направлений эволюции, с помощью данных современной эволюционной экологии, позволяет выявить единство

механизмов эволюции на видовом и надвидовом уровнях и построить логически непротиворечивую схему эволюционного процесса, который приводит одновременно к увеличению видового разнообразия и повышению уровня организации живых существ.

Направленность эволюции как фактор, обуславливающий единство механизмов эволюции на видовом и надвидовом уровнях

Очевидно, что в основании появления новых видов и надвидовых таксонов лежит единый процесс повышения разнообразия форм, направленный на все более полное использование ресурсов окружающей среды. Увеличение видового разнообразия происходит благодаря тому, что организмы под действием конкуренции и давления движущего отбора специализируются, занимают свободные экологические ниши и тем самым более эффективно используют ресурсы среды. В новой адаптивной зоне процесс видообразования должен проходить очень быстро до тех пор, пока не будут заняты все экологические ниши. Высокая скорость эволюции здесь обусловлена не только наличием свободных экологических ниш, но и частным характером приспособлений, не требующих глубокой перестройки организации. Образование новых видов идет по типу дивергенции. При далекой дивергенции в отдельных филумах может появляться большое число промежуточных форм, которые в процессе эволюции приобретают все более совершенные приспособления к условиям своей ниши. Это так называемая филетическая эволюция по Симпсону. В процессе дивергенции организмы все больше расходятся между собой и постепенно приобретают признаки, позволяющие относить их к разным систематическим группам среднего уровня: родам, семействам, отрядам.

После того как все экологические ниши в данной адаптивной зоне будут заняты, процесс дивергенции прекращается и происходит эволюционная стабилизация, при которой стабилизирующий отбор строго сохраняет норму и удерживает виды в рамках своих экологических ниш. Темпы эволюции снижаются, и возникает персистирование, т.е. фенотипическая неизменность видов на протяжении длительного периода времени. При этом напряженность процесса эволюции не уменьшается, так как существуют еще не занятые адаптивные зоны, и конкуренция за ресурсы заставляет организмы проникать в эти зоны. Но теперь это становится возможным только за счет коренного преобразования организации и появления нового класса.

Выработка приспособлений к условиям новой адаптивной зоны, по-видимому, начинается сразу же после освоения предыдущей адаптивной зоны и эволюционной стабилизации. Это медленный процесс, в ходе которого идет постепенное накопление и координация признаков до тех пор, пока не произойдет качественного скачка и группа не получит возможности проникнуть в новую адаптивную зону. В нем участвуют не все виды, а лишь те из них, которые в силу обстоятельств оказались на границе двух

адаптивных зон и вынуждены под давлением конкуренции постепенно осваивать новую адаптивную зону. При этом ароморфные признаки возникают не за счет приспособления к частным условиям обитания в старой адаптивной зоне по типу преадаптаций, а в результате стремления организмов занять экологические ниши в новой адаптивной зоне.

Выработка ароморфных адаптаций в предыдущей адаптивной зоне идет долго, но переход в новую зону осуществляется быстро, сразу же после появления нового признака. Вслед за этим открывается широкая возможность для освоения многообразных экологических ниш в рамках данного уровня организации в новой адаптивной зоне. Таким образом, идет постоянная смена фаз эволюционного развития – общее повышение организации, затем увеличение видового разнообразия на этом уровне организации, и вновь повышение организации. В результате постепенно заполняются все свободные адаптивные зоны и экологические ниши в природе.

Процесс повышения организации не отличается принципиально от дивергенции организмов, находящихся на одном и том же уровне организации. Появление ароморфного вида, как и при дивергенции, обуславливается необходимостью занять новую экологическую нишу, но именно такую нишу, для освоения которой уже недостаточно частных приспособлений, а требуется более высокий уровень организации. Выработка частных приспособлений в процессе дивергенции и появление коренных изменений, приводящих к повышению организации, происходят одним и тем же путем накопления мелких мутаций в процессе направленного отбора. В последнем случае наблюдается лишь больший масштаб преобразований и требуется значительно больше времени на их осуществление. При арогенезе вначале обычным путем образуется вид, который несет в себе признаки нового класса или другого высокого таксона. В дальнейшем при его дивергенции в новой адаптивной зоне появятся роды, семейства и отряды, которые также будут нести в себе признаки этого класса.

Таким образом, филогенез представляет собой единый процесс адаптивного развития, направленный на все более полное использование ресурсов окружающей среды, который осуществляется с помощью одних и тех же механизмов на всех уровнях эволюционных преобразований организмов. Давление жизни приводит к увеличению разнообразия форм и занятию новых экологических ниш и адаптивных зон при единстве механизмов микро- и макроэволюции. Несмотря на то что на уровне классов и более высоких таксонов наблюдается повышение уровня организации, или прогрессивное развитие, а на уровне видов, родов, семейств, отрядов идет адаптивная эволюция, принципиальных различий между вертикальной и горизонтальной типами эволюции нет. Отличия между таксонами носят преимущественно количественный характер и обусловлены разным сочетанием экологических и морфофизиологических факторов, характеризующих способы использования ресурсов различными систематическими и экологическими группами организмов.

Филогенез как целостный необратимый процесс развития биосферы

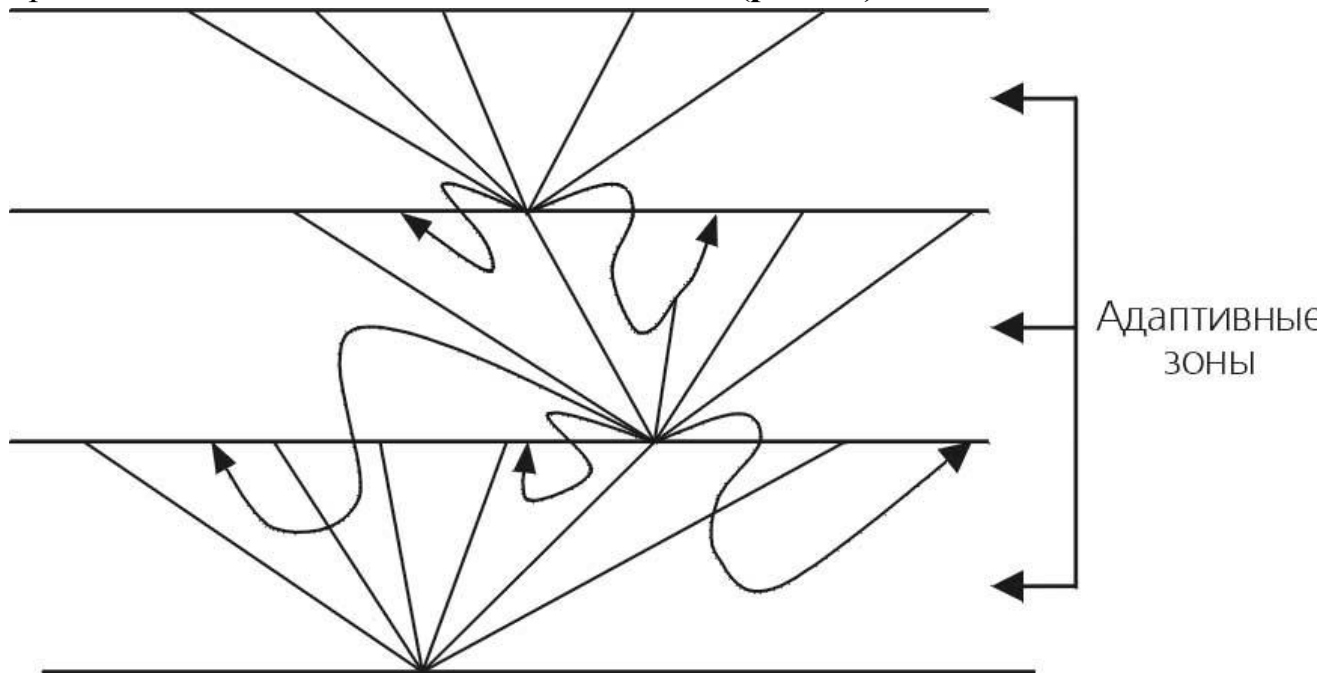
Приведенный выше анализ причин и механизмов макроэволюции с позиций эволюционной экологии характеризуют филогенез как единый, целостный процесс развития природных сообществ и самой биосферы. Целостный подход к явлению филогенеза позволяет успешно решить целый ряд связанных между собой проблем, которые вызывают много споров среди исследователей эволюционной теории. К ним относится проблема необратимости эволюции, проблема прогрессивности эволюции при общей дегенерации и упрощении организации и проблема одновременного существования в природе разных по уровню организации форм организмов.

Единство и целостность филогенетического развития организмов обусловлены общей направленностью эволюционного процесса на все более полное и эффективное использование ресурсов окружающей среды. Природа не терпит пустоты, и в ходе эволюции происходит создание многообразных форм, способных эффективно использовать разнообразные ресурсы среды. Этот единый процесс дифференциации и специализации осуществляется как путем формирования частных адаптаций, так и с помощью повышения уровня организации. В процессе эволюции появляются новые виды и таксоны разного систематического уровня, которые занимают разные экологические ниши и адаптивные зоны и по-разному используют ресурсы среды.

Исходя из такого представления о процессе филогенеза, можно предположить, что эволюция имеет строго направленный прогрессивный характер и не может быть обратимой. Однако эволюционные исследования показывают, что отдельные признаки организмов могут возвращаться к состоянию, свойственному предкам. Более того, эволюционный процесс ведет иногда к утрате потомками признаков, приобретенных предками, упрощению организации и общей дегенерации. Возникает вопрос, можно ли считать такие преобразования прогрессивными и не служит ли это свидетельством обратимости эволюции?

Для того чтобы правильно ответить на этот вопрос, необходимо рассматривать эволюционный процесс не с позиций отдельных групп или филумов, а с позиций целостности филогенеза. Поскольку эволюция направлена на повышение разнообразия живых форм и более эффективное использование ресурсов среды, то любые изменения, которые приводят к повышению биологического разнообразия природных сообществ, можно рассматривать как прогрессивное развитие. В целом в природе идет процесс повышения уровня организации и увеличения видового разнообразия живых форм за счет прогрессивного развития и освоения новых адаптивных зон и экологических ниш. Но одновременно с этим происходит и процесс совершенствования и рационализации адаптаций в предыдущих адаптивных зонах и экологических нишах. Очень часто это связано с тем, что некоторые группы, возникающие в процессе дивергенции в новой адаптивной зоне,

возвращаются в предыдущую адаптивную зону, вытесняют менее приспособленные виды и занимают их место (рис. 22).



Приобретение прогрессивного признака позволяет не только освоить новую адаптивную зону, но и дает определенное преимущество в использовании ресурсов в старой адаптивной зоне. Организмы, вернувшиеся в старую адаптивную зону, как правило, утрачивают многие частные признаки и сохраняют в той или иной мере признаки ароморфные. Поэтому регрессивное развитие не может быть идентифицировано с повторением в обратном порядке ранее пройденных прогрессивным развитием стадий и форм. Регресс, как и остальные тенденции развития, представляет собой развитие вперед, т.е. процесс появления качественно новых структур и явлений, но с той специфической особенностью, что уровень организации этих образований менее высок, чем у исходных форм. Всякий регрессивный процесс в конечном итоге вторичен по отношению к прогрессивному развитию, ибо только в ходе последнего достигается исходный для данного регрессивного движения уровень совершенства (Молевич, 1972).

Таким образом, при целостном подходе к анализу процесса филогенеза положительно решается проблема прогрессивной направленности эволюции при наличии упрощения и дегенерации отдельных групп. В результате вытеснения примитивных форм более прогрессивными формами может происходить упрощение и даже общая дегенерация последних. Но при этом уровень организации и сложность экосистем повышается, так как адаптивные зоны наполняются в целом более высокоорганизованными формами. Например, в триасе гастроподы были заменены более прогрессивными группами брюхоногих. В конце мела аммониты и наутилиты – современными головоногими моллюсками: кальмарами, осьминогами, каракатицами. В третичном периоде многие группы пресмыкающихся были вытеснены и заменены птицами и млекопитающими.

Исходя из этих позиций, можно объяснить и факт одновременного существования форм, имеющих разную степень сложности и организации.

Если рассматривать эволюцию не на уровне развития отдельных организмов или филумов, а в качестве целостного процесса, направленного на более полное использование ресурсов среды, то становится понятным, почему в природе существуют одновременно примитивные и сложные формы. Эффективное использование многообразных ресурсов среды возможно только при большом многообразии в строении и организации живых существ, составляющих природные сообщества. В природе существует множество экологических ниш и адаптивных зон, требующих разного строения и разного уровня сложности занимающих их организмов. Их взаимодействие и совместное существование обеспечивает нормальное функционирование экосистем и биосферы в целом. Поэтому эволюция направлена не столько на повышение организации всех без исключения групп, сколько на создание многообразных форм, приспособленных к эффективному использованию ресурсов среды на разных уровнях организации.

* * *

Анализ закономерностей эволюции с позиций эволюционной экологии позволяет сделать вывод о единстве механизмов микро- и макроэволюции. Несмотря на то, что в процессе эволюции происходит последовательная смена фаз эволюционного развития, ведущих к увеличению видового разнообразия и повышению общего уровня организации, в основе этих двух модусов эволюции лежит общее стремление организмов под действием конкуренции занять новые экологические ниши и более эффективно использовать ресурсы окружающей среды. При адаптивной радиации образование новых видов происходит в результате развития приспособлений, не требующих повышения уровня организации при освоении свободных экологических ниш. При прогрессивной эволюции идет формирование более сложных структурных адаптаций, позволяющих занять экологические ниши в условиях, существенно отличающихся от прежних. Эволюционный процесс в целом направлен на создание многообразных форм, приспособленных к эффективному использованию ресурсов среды на разных уровнях организации. Поэтому эволюцию следует рассматривать не с позиций отдельных организмов, а как целостный процесс, в котором эволюционная судьба каждого вида и их взаимодействие подчинены общей цели прогрессивного развития биосферы.

Глава 11. Эволюция онтогенеза

Изучение эволюции онтогенеза, или индивидуального развития организмов, имеет большое значение в познании закономерностей макроэволюции и составляет одну из сложнейших и интереснейших проблем биологии. В теории индивидуального развития сталкиваются между собой многие философские и научные аспекты эволюционной теории и общей теории развития. В рамках онтогенетических исследований обсуждаются фундаментальные проблемы единства микро- и макроэволюции, целостности и изменчивости развивающихся структур, целесообразности и случайности эволюционных изменений на разных уровнях организации жизни. Изучение закономерностей онтогенеза, помимо конкретных экспериментальных исследований, включает необходимость познания общих законов развития живой материи и решения целого ряда научно-философских проблем естествознания. Поэтому теория индивидуального развития организмов до сих пор остается крайне слабо разработанной.

Механизмы детерминации онтогенеза

Исследование закономерностей развития живых существ началось на самых ранних этапах познания природы человеком. Еще в трудах древнегреческих философов-атомистов (Левкипа, Демокрита, Эпикура) получила философское обоснование теория пангенеза, согласно которой все природные тела состоят из вечных и неизменных атомов. Разнообразное сочетание атомов обуславливает и различие между частями живых существ. Причина всяких изменений, увеличений или уменьшений конечных тел природы состоит в соединении и разъединении атомов. Поэтому в природе ничего не может возникнуть заново. В развивающемся организме, указывал Демокрит, может идти только простое увеличение тех частей семени, которые происходят от тела в целом и от важнейших частей его, как-то: костей, мяса и мускулов материнского организма. Таким образом, теория пангенеза отрицала всякое развитие. Впоследствии идеи пангенеза вошли в преформистские теории онтогенеза.

Уже в древности преформистские идеи развития подверглись серьезной критике. Аристотель, наблюдая за эмбриональным развитием птиц, пришел к выводам, что части развивающегося организма не предобразованы изначально в семени, а возникают путем последовательного новообразования. Аристотель в философской форме сформулировал эпигенетический принцип развития. «Так как одна часть появляется раньше, - писал Аристотель, - другая - позже, то возникает вопрос, не образует ли одна из них другую и не существует ли она благодаря непосредственному следованию за другой, или одна просто возникает за другой?». Здесь Аристотелем поставлены те основные вопросы онтогенеза, которые до сих пор волнуют научную мысль (Карако, 1974).

Дальнейшее развитие представлений о причинах формообразовательных процессов, в результате которых происходит усложнение организации развивающегося организма, ознаменовалось борьбой идей о роли внутренней и внешней регуляции процессов онтогенеза, преформистских и эпигенетических подходов. Экспериментальные наблюдения показывали, что в процессе индивидуального развития «организованные» части животного возникают из «неорганизованных». Но поскольку развитие связано с преемственностью, и каждый новый шаг в развитии делается возможным лишь благодаря предшествовавшему состоянию, возникает проблема поиска «абсолютного начала» и детерминирующих факторов сохранения и развития.

До тех пор, пока не были изучены генетические основы наследственности и не возникли представления о наследственной обусловленности индивидуального развития, единственно возможным объяснением столь загадочного явления как зарождение и развитие казалась идея преформизма, или допущение полной предобразованности зародыша в «семенных началах». Вследствие развития генетических исследований идеи чистого преформизма были опровергнуты и явление преформации получило подлинно научное объяснение. Стало очевидным, что в генотипе признаки не предобразованы, а лишь предопределены или преддетерминированы. Поэтому развитие многоклеточного организма из оплодотворенного яйца, или его аналогов при вегетативном размножении, представляет собой эпигенетический процесс, основа которого преформирована в строении исходной клетки. Индивидуальное развитие особи представляет собой реализацию наследственной информации, заложенной в зиготе, осуществляющуюся с помощью поглощения вещества, энергии и дополнительной информации, поступающей из внешней среды. Таким образом, была выявлена причина внутренней предопределенности развития организма, которая фиксируется в его генотипе в форме унаследованной программы развития. В этой программе и предопределен весь ход онтогенеза.

Однако до сих пор в биологии не решен вопрос о механизмах детерминации генотипом признаков развивающегося организма. Генотип представляет собой специфический тип организации живой материи, в котором закреплены, закодированы наследственные свойства и причинно-следственные отношения будущих состояний развивающегося организма. С помощью генотипа потомкам передается наследственная информация, определяющая их будущие морфофизиологические особенности. Но как происходит развитие организма на основе этой информации, до сих пор остается загадкой.

Существует проблема дуализма гена и субстрата развития. Генотип, составляя материальную основу наследственности, в то же время не может содержать в себе материальных оснований и движущих сил, непосредственно осуществляющих процесс дифференциации, преобразования и координации признаков будущего организма. Таких оснований не удастся обнаружить не

только в генотипе, но и в любом другом органе или системе органов живого существа. Исходя из принципа целостности организма, в нем принципиально не может быть части, содержащей первопричину развития всех остальных частей и всего организма в целом. Поэтому генетической детерминации нельзя приписывать причины развития. Взаимодействие между генотипом и другими частями организма должно осуществляться неким третьим началом, общим и для генотипа и для всех остальных частей организма. С точки зрения логики это начало должно заключаться в некоторой сверхорганизменной субстанции, которая является причиной и движущей силой индивидуального развития и обуславливает единство всех частей организма как целого.

Это хорошо осознавали многие выдающиеся исследователи прошлого. У Аристотеля началом живого тела является душа. Поэтому последовательное возникновение отдельных органов зародыша обусловлено его душой. Повышение сложности развивающегося организма Аристотель видел в градации души. Закон всемирного тяготения И. Ньютона и принцип активности субстанции Г.В. Лейбница требовали признания наличия сил, заложенных в самой материи и обеспечивающих последовательное превращение ее форм. В теории развития К.Ф. Вольфа способность к росту и становлению структурной организации живые тела получают благодаря наличию некоей «существенной силы» организма. Русский биолог К.М. Бэр в своей знаменитой работе «История развития животных» (1828-1837) относил процессы дифференциации и интеграции к проявлению «более общих и высших отношений», которыми считал «господствующую сущность животного» или его идею. Идея, по мысли Бэра, управляет и развитием организма. Телеологические концепции эпигенетического развития организмов в XIX в. развивались и известными французскими биологами К. Бернаром, Ж. Кювье и отчасти Ж.Б. Ламарком.

Представления о созидающем и регулирующем нематериальном начале получили в эмбриологии особенно широкое распространение благодаря виталистической теории целостности организма, разработанной Г. Дришем (1891). Дриш экспериментально изучал изоляцию бластомеров на ранних стадиях развития и выяснил, что на этих стадиях клетки зародыша эквипотенциальны, т.е. обладают равными возможностями. Например, если разделить два первых бластомера, то каждый из них даст начало нормальному зародышу. Следовательно, идея целостного организма заложена в каждой его части. Исходя из представлений об организме как о развивающейся машине, Дриш пришел к выводу о невозможности такой самодифференцирующейся и самостоятельно поддерживающей свою целостность машины. Не найдя выхода из этого противоречия, он прибавил к машине «инженера», нематериальную силу, направляющую развитие к конечному совершенствованию, которую он вслед за Аристотелем назвал энтелехией (А.С. Северцов, 1987).

Виталистические представления довольно долго существовали в биологии, затем интерес к ним ослабел. Но в свете современных данных

биологии идеи свержения организменного начала как причины целостности организма представляются крайне интересными и важными для познания механизмов развития живых существ.

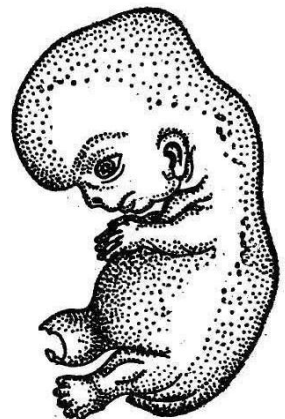
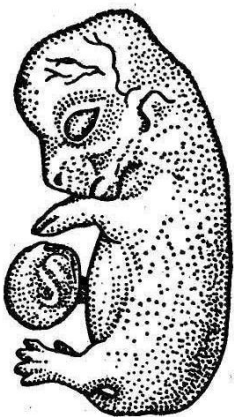
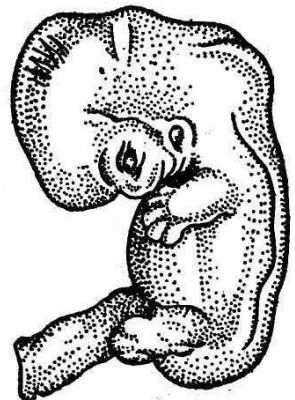
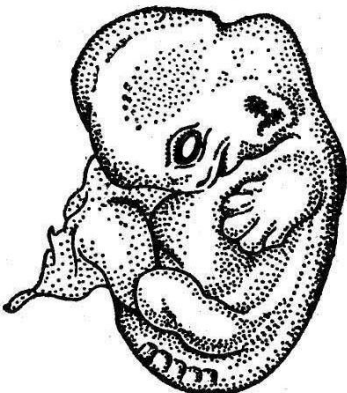
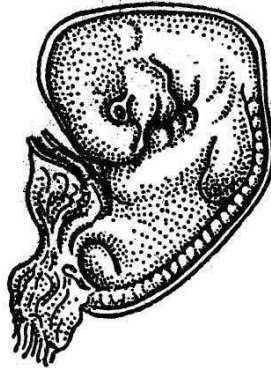
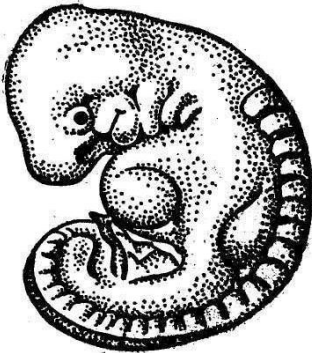
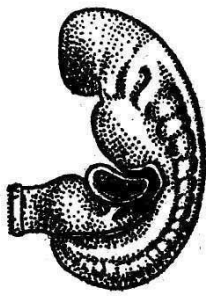
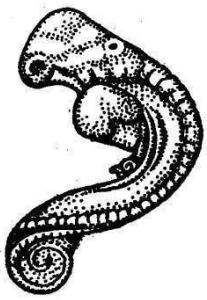
Стремление избежать идеалистического объяснения причин индивидуального развития и противопоставить им представления о сугубо материальных причинах и механизмах онтогенеза неизбежно приводит к созданию концепций механистического детерминизма и идее самоопределяющихся и самоподдерживающихся механизмов развития. Однако до сих пор попытки обнаружить внутренние причины автономного развития частей зародыша не привели к успеху.

В современной генетике и эмбриологии причинная цепь от гена к признаку пока еще изучена очень слабо. В эмбриологии описывается план развития организма, а в генетике – механизм наследования этого плана. Общим для обеих наук являются поиски причинности и механизма развития, и здесь, по-видимому, обе заходят в тупик. Теория развития нуждается в разрешении противоречия между определяющей морфогенетической ролью, преемственностью и постоянством генетических структур клеточного ядра, с одной стороны, и прогрессивной дифференцировкой клеток, тканей и частей развивающегося зародыша, с другой, т.е. в выяснении отношения наследственности и эпигенетических моментов развития (Каракко, 1974).

По своей общетеоретической значимости вопрос о детерминации индивидуального развития занимает ведущую позицию в изучении эволюции онтогенеза, так как именно здесь ведется поиск причин и движущих сил развития живых организмов. Перед современным учением об онтогенезе стоит задача обнаружить наиболее общие принципы развития, анализ которых позволил бы не только раскрыть роль генетических и эпигенетических факторов в развитии живых систем, но и выявить причины более фундаментальных природных явлений и процессов, благодаря которым органические существа появляются, живут и развиваются. Именно здесь возникают серьезные трудности применения научного подхода к исследованию сложнейших вопросов теории развития. Детальный анализ этой проблемы, как и прежде, приводит к необходимости признать существование внешнего по отношению к развивающемуся организму агента нематериальной или тонкоматериальной природы - души, энтелехии, жизненной силы.

Соотношение между индивидуальным и историческим развитием организма

В эволюционном развитии организмов изменения онтогенеза и филогенеза взаимосвязаны и взаимообусловлены. В историческом развитии организма (филогенез) перестраивается его индивидуальное развитие (онтогенез). С другой стороны, историческое развитие строится только на почве индивидуальных изменений признаков организации, т.е. на почве изменений онтогенеза (Шмальгаузен, 1969). Представления о том, что в



эволюционном развитии онтогенез и филогенез тесно связаны, общеприняты. Однако в истории биологии идут долгие споры о характере отношений между индивидуальным и историческим развитием и о том, какому из этих

процессов принадлежит ведущая роль в эволюционных преобразованиях организмов.

Еще в XVIII в. наряду с представлениями о «лестнице существ» иногда производилось сопоставление между последовательными стадиями зародышевого развития и степенями усложнения животного организма. В совершенно ясной форме учение о параллелизме было изложено в конце XVIII в. К.Ф. Кильмейером.

Сравнение стадий развития зародыша высшего животного со степенями усложнения организации, ведущими от низших животных к высшим, проводилось затем многими авторами первой половины XIX столетия, например, известным немецким зоологом-анатомом И. Меккелем, который посвятил этому вопросу специальное исследование. Знаменитый эмбриолог К.М. Бэр, хотя и был решительным противником этого учения, с другой стороны, сам замечал некоторую связь между последовательностью в развитии признаков у зародыша и их систематическим значением. Он отмечал также сходство между зародышами, относящимися к одному типу животного царства (**рис. 23**). С исключительной тщательностью Бэр провел сравнение эмбрионального развития многих позвоночных животных и в результате этого дал безупречную формулировку некоторых закономерностей, не потерявшую своего значения и в настоящее время. Положения Бэра сводятся к следующему.

1. Эмбрионы обнаруживают, уже начиная с самых ранних стадий, известное общее сходство в пределах типа. Это положение можно назвать законом зародышевого сходства.

2. Эмбрионы последовательно переходят в своем развитии от общих признаков ко все более специальным признакам. Позднее всего развиваются признаки, указывающие на принадлежность эмбриона к определенному роду, виду, и, наконец, развитие завершается появлением характерных особенностей данной особи.

3. Эмбрионы различных представителей одного типа в своем развитии все более обособляются друг от друга. Это положение может быть названо законом эмбриональной дивергенции.

У Бэра эти обобщения могли иметь лишь скромное значение эмпирических правил, так как вне эволюционной теории они не имели разумного объяснения.

Эволюционное учение, разработанное Ч. Дарвином, ярко высветило фундаментальное значение проблемы онтогенетического развития. Зародышевое сходство объясняется теперь действительным родством организмов, а их постепенное расхождение (эмбриональная дивергенция) служит очевидным отражением исторического расхождения данных форм (филогенетической дивергенции). В зародыше потомков, писал Дарвин, мы видим «смутный портрет» предков. Следовательно, по индивидуальному развитию можно проследить историю данного вида.

Ф. Мюллер в работе «За Дарвина» (1864) сформулировал мысль, что изменения онтогенетического развития, лежащие в основе процесса

эволюции, могут выражаться в изменениях ранних или поздних стадий развития органов. В первом случае сохраняется лишь общее сходство молодых эмбрионов. Во втором случае наблюдается продление и усложнение онтогенеза, связанное с надставкой стадий и повторением (рекапитуляцией) в индивидуальном развитии признаков более далеких взрослых предков.

Работы Мюллера послужили основой для формулировки Э. Геккелем (1866) основного биогенетического закона, согласно которому онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза. То есть органическая особь повторяет во время быстрого и краткого течения своего индивидуального развития важнейшие из тех изменений формы, через которые прошли ее предки во время медленного и длительного течения их палеонтологического развития по законам наследственности и изменчивости. Признаки взрослых предков, которые повторяются в эмбриогенезе потомков, он назвал палингенезами. Приспособления к эмбриональным или личиночным стадиям получили название ценогенезов.

Однако представления Геккеля сильно отличались от взглядов Мюллера в вопросе о соотношении онтогенеза и филогенеза в процессе эволюции. Мюллер считал, что эволюционно новые формы возникают путем изменения хода индивидуального развития, свойственного их предкам, т.е. изменения онтогенеза первичны по отношению к филогенетическим изменениям. По Геккелю, наоборот, филогенетические изменения предшествуют изменениям индивидуального развития. Эволюционно новые признаки возникают не в ходе онтогенеза, а у взрослого организма. Эволюционирует взрослый организм, и в процессе этой эволюции признаки сдвигаются на более ранние стадии онтогенеза. Таким образом, возникла проблема соотношения онтогенеза и филогенеза, которая не разрешена и до сих пор.

Геккель в отличие от Мюллера считал, что на филогенез оказывают влияние лишь удлинение онтогенеза путем надставки стадий, а все другие стадии остаются без изменения. Следовательно, Геккель принял только второй путь исторических изменений онтогенеза (по Мюллеру) и оставил в стороне изменение самих стадий онтогенеза как основы филогенетических преобразований. Именно на этой форме взаимообусловленности онтогенеза и филогенеза делали акцент Дарвин и Мюллер. Трактовка биогенетического закона в понимании Мюллера позднее была развита А.Н. Северцовым (1910-1939) в теории филэмбриогенезов. Северцов разделял взгляды Мюллера о первичности онтогенетических изменений по отношению к изменениям взрослых организмов и рассматривал онтогенез не только как результат филогенеза, но и как его основу. Онтогенез не только удлиняется путем прибавления стадий: он весь перестраивается в процессе эволюции; он имеет свою историю, закономерно связанную с историей взрослого организма и частично ее определяющую.

Филэмбриогенезы – это эмбриональные изменения, связанные с филогенетическим развитием взрослого организма. В процесс эволюции перестраиваются все стадии развития. Новые изменения падают нередко на

последние стадии формообразования. Онтогенез усложняется путем прибавления, или надставки, стадий (анаболия). Только в этом случае имеются все предпосылки для повторения в онтогенезе исторических этапов развития данных частей у далеких предков (рекапитуляция). Онтогенез может, однако, изменяться и на любых иных стадиях развития, отклоняя при этом все позднейшие стадии от прежнего пути (девиация). Наконец, возможно и изменение самих зачатков органов или частей (архаллаксис). Тогда весь онтогенез оказывается измененным и в индивидуальном развитии потомков не сохраняется указаний на последовательность прохождения исторических этапов развития их предков.

С генетической точки зрения все три рассмотренных способа эволюции онтогенеза объясняются масштабом наследственной индивидуальной изменчивости. Если мутации затрагивают жизненно важные структурные гены, с самого начала определяющие развитие сложных органов, отклонение в их развитии пойдет по пути архаллаксиса. Если мутации затрагивают гены, ответственные за морфогенез на средних и поздних стадиях, происходят изменения типа девиации и анаболии.

Биологическая сущность основного биогенетического закона Э. Геккеля

Биогенетический закон Геккеля и теория филэмбриогенезов Северцова играют важную роль в развитии морфологии и самого эволюционного учения. Изучение индивидуального развития животных дало достаточно доказательств их исторического развития. Биогенетический закон является важной составной частью разработанного Э. Геккелем метода тройного параллелизма, с помощью которого производят реконструкцию филогенеза. Этот метод основан на сопоставлении данных морфологии, эмбриологии и палеонтологии. Морфологи при реконструкции филогенеза до сих пор пользуются геккелевским принципом, согласно которому онтогенез потомков кратко повторяет, рекапитулирует этапы филогенеза предков.

Несмотря на то, что биогенетический закон Геккеля широко используется в эволюционной биологии, многие ученые оспаривают правомерность применения его при реконструкции филогенеза. Формулировка этого закона не раскрывает полностью характера взаимоотношений между индивидуальным и историческим развитием организма и поэтому вызывает много споров и разногласий.

Это обусловлено разными причинами. Одна из них состоит в неоднозначности понятия филогенез, а другая в недостаточной изученности характера взаимоотношений филогенеза и онтогенеза. Кроме того, биогенетический закон содержит в себе важную философско-познавательную проблему соотношения целостности и изменчивости развивающегося организма. Поэтому нам следует подробнее рассмотреть этот вопрос, исходя из общетеоретических представлений.

Филогенез определяют обычно как историческое развитие организма. Но в этом определении содержится некоторая двусмысленность. Организм – это живое существо, которое имеет ограниченный срок жизни и не может развиваться исторически. И.И. Шмальгаузен (1969) определил филогенез как эволюцию организации особи, точнее линию развития данного типа организации. Отсюда следует, что в процессе филогенеза эволюционирует не индивид, а его организация. Но носителями той или иной организации являются конкретные организмы. Поэтому здесь возникает необходимость, во-первых, четко разграничить между собой понятия эволюции отдельных особей и эволюции их организации, а во-вторых, найти способ органического соединения этих понятий в единый процесс эволюционного развития особи и ее организации. Именно в этом и заключается вся сложность и острота вопроса о взаимоотношении индивидуального и исторического развития организма, онтогенеза и филогенеза.

Эта проблема имеет продолжительную историю в философии и науке. В свое время Аристотель решал данную проблему следующим образом. Поскольку каждое живое существо, в конечном счете, смертно, то бессмертным в смысле «продолжения своего бытия» будет не живое существо, а его «наподобие себя» или форма, которая для организма является и его «законом». Форма у Аристотеля выступает как формальная и целевая причина, определяющая «границы роста» и «величину» организма. Для раскрытия сущности взаимодействия формы и материального субстрата организма Аристотель исходит из соотношения возможности и действительности в развитии. Возможность – это материя – страдательная, отвлеченная, всеобщая готовность. Поэтому она нуждается в воздействии на нее активного начала – души. Душа имеет божественное происхождение, поэтому «божественное» является тем конечным состоянием, к которому стремится организм в своем развитии. Организм достигает конечного состояния на основе внутренней цели, обуславливающей развитие организма в его стремлении к божественному (Каракко, 1974).

В современной биологии развития стоит все та же проблема различения конкретного живого организма и некоего абстрактного понятия уровня организации, аналогичного понятию «формы» Аристотеля. В науке не принято пока говорить о цели развития, тем не менее, хорошо известно, что филогенез имеет прогрессивную направленность и уровень организации живых существ неуклонно повышается. Этот процесс носит линейный характер и ведет к появлению все более высокоорганизованных форм в процессе эволюции. Однако повышение абстрактного по своему понятию уровня организации совершается в результате смены многих поколений конкретных особей, т.е. в результате последовательного ряда онтогенезов. Последний процесс, в отличие от линейно направленного филогенеза, носит циклический, или периодический характер. В каждом новом поколении особей сохраняются все прежние признаки и возникают незначительные изменения, которые в ходе смены поколений накапливаются и ведут к повышению организации (рис 24).

Исходя из такого понимания соотношения филогенеза и онтогенеза, становится более понятной тесная внутренняя связь этих двух процессов, а



также логическая и биологическая сущность биогенетического закона. При анализе взаимоотношения филогенеза и онтогенеза необходимо отвлечься от одностороннего понимания организма как только конкретной, реально наблюдаемой нашими органами чувств смертной особи и допустить необходимость существования другой формы жизни – некоего бессмертного «сверхорганизма», состоящего из исторического множества репродуктивно связанных между собой особей, которые, умирая и сменяя друг друга в череде поколений, изменяют, накапливают и передают друг другу свои признаки и тем самым обеспечивают эволюционное развитие этого «сверхорганизма».

Подобно тому, как рост и развитие обычного организма происходит в результате дифференциации, усложнения и замены одних клеток, тканей и органов другими, точно так же и поступательное эволюционное развитие «сверхорганизма» происходит в ходе постепенной смены составляющих его примитивных форм все более совершенными формами. То есть можно рассматривать филогенез как аналог онтогенеза на более высоком иерархическом уровне жизни.

Исходя из такого понимания филогенеза, можно точнее сформулировать сущность биогенетического закона. Несмотря на то, что в онтогенезе мы наглядно видим повторение исторических этапов развития организма, фактически онтогенез не повторяет, а, наоборот, сам служит конкретным выражением и содержанием филогенетического развития. Филогенез - это абстрактное понятие. Эволюция как таковая происходит не на уровне филогенеза, а на уровне конкретных особей и представляет собой эволюцию онтогенезов. То есть историческое развитие организма, или повышение организации как таковой, происходит в результате эволюционного изменения хода индивидуального развития особей при смене поколений по одному из модусов филэмбриогенеза. Филогенез есть

результат эволюции онтогенеза. При этом под онтогенезом следует понимать все стадии развития организма, включая взрослую форму.

Видимость повторения филогенеза в онтогенезе возникает потому, что в процессе индивидуального развития каждой конкретной особи высшего организма сложные формы возникают не сразу сами по себе, а формируются из более простых форм, унаследованных от предков. По словам И.И. Шмальгаузена (1969), рекапитуляция логически необходима, так как имеется тесная зависимость между предыдущими и последующими фазами развития, т.е. когда последующая фаза может быть осуществлена только на базе предыдущей. Так, например, рекапитуляция соединительнотканной, хрящевой и костной стадий развития скелета позвоночных есть выражение такой последовательности зависимости: хрящ может развиваться только из мезенхимы, а костная ткань внутреннего скелета (первичная) формируется на основе хрящевого скелета.

Каждая предыдущая стадия является базой для развития последующей, и более поздние стадии в своем строении и в процессах формообразования почти полностью зависят от предыдущих. Во многих случаях формообразовательные процессы столь сложны, что не допускают существенных изменений начальных или средних стадий развития. Лишь тогда, когда основы будущей структуры жизненно важного органа заложены, возможны некоторые варианты ее изменения, не нарушающие жизнеспособности организма. Исходя из этих общих закономерностей, очевидно, что повышение уровня организации тех или иных организмов должно происходить за счет усложнения их индивидуального развития, прежде всего за счет надставки конечных стадий развития.

Согласно некоторым трактовкам биогенетического закона, стадии онтогенеза высших организмов напоминают по своему строению взрослые формы организмов, находящихся на низших ступенях эволюционного развития. Однако еще К.М. Бэр (1828) утверждал, что зародыш высшей формы никогда не похож на другую форму, а лишь на ее зародыш. Этот вывод можно считать справедливым, если рассматривать эволюцию онтогенеза не как краткое повторение филогенеза, а как его основу и содержание. При эволюции путем анаболии предыдущая, бывшая у предков конечной, стадия развития оказывается палингенетической рекапитуляцией. Она отражает организацию предков на предшествующем этапе эволюции. Однако поскольку анаболия возникает у не вполне сформировавшегося организма, следует утверждать, что рекапитулируют признаки не взрослых предков, а их зародышей.

С этих позиций можно считать, вслед за А.Н. Северцовым, что для Геккеля биогенетический закон был, скорее, не самостоятельной эволюционной закономерностью, а лишь служебным принципом, с помощью которого данные эмбриологии можно использовать для установления родства и происхождения организмов, т.е. для реконструкции филогенеза. Но возможность реконструкции филогенеза на основании анализа стадий онтогенеза обусловлена не тем буквально, что онтогенез есть краткое и

быстрое повторение филогенеза, а тем, что особи в процессе эволюции из поколения в поколение приобретают все более сложную программу индивидуального развития. При этом необходимость повторения предыдущих стадий индивидуального развития диктуется тем, что образование любой сложной структуры в нашем материально-временном мире может происходить только путем ее последовательной «сборки» из более простых предшествующих элементов.

Эта закономерность носит универсальный характер. Например, для того, чтобы построить современный автомобиль, вначале необходимо изготовить колесо, которое было изобретено много веков назад. Затем колеса крепят к раме, и появляется нечто вроде повозки. После того как на раму с колесами поставят двигатель, эта конструкция напоминает первый автомобиль. Так в процессе изготовления современного автомобиля быстро повторяются все стадии развития автомобильного транспорта. Технология сборки современного сложного автомобиля, конечно, отражает основные исторические этапы развития конструкторской мысли, но ни в коем случае не повторяет ее. Наоборот, именно в современном автомобиле отчетливо выражается результат исторического развития технической мысли человека.

Причинно-следственные связи в эволюции онтогенеза и филогенеза

Биогенетический закон и теория филэмбриогенезов, выявляя онтогенетические механизмы эволюционных преобразований органов, не касаются прямо вопроса о первичности или вторичности онтогенеза и филогенеза. Отношение к этому вопросу зависит от логических предпосылок, на которых основывается тот или иной исследователь. В биологии существует две противоположные точки зрения.

Одни авторы склоняются к идее о первичности филогенеза. В онтогенезе отчетливо проявляется присущая организмам внутренняя предопределенность развития. Эта предопределенность развития вырабатывается в процессе филогенеза, или исторического развития организмов. Для каждого отдельного организма она фиксируется в его геноме в форме унаследованной программы развития. В этой программе и предопределен весь ход онтогенеза. Таким образом, онтогенез должен рассматриваться как своеобразное развертывание информации, аккумулированной в процессе филогенеза группы (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Отсюда следует, что закономерности филогенеза определяют характер эволюции онтогенеза, т.е. филогенез первичен по отношению к эволюции онтогенеза.

Однако существует и другая точка зрения о первичности онтогенеза по отношению к филогенезу. Логически она обосновывается тем, что изменить направление исторического развития организма можно только за счет изменения хода его индивидуального развития. Поэтому онтогенез следует рассматривать в качестве основы и причины филогенеза (Шмальгаузен, 1969). С позиций генетики первичность онтогенетических изменений по

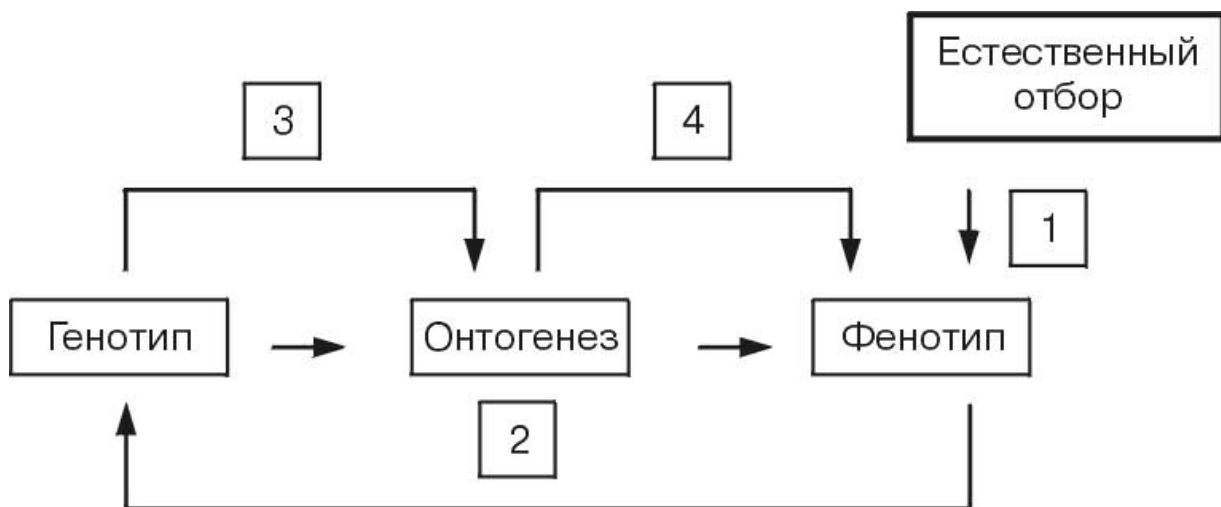
отношению к эволюции взрослых форм объясняется тем, что следующему поколению могут быть переданы родителями лишь генотипы. Поэтому только изменения в гаметах или зиготе могут определять наследственно обусловленные отличия следующего поколения от предыдущего. То есть в основе филогенетического развития лежит первоначально изменение генотипа, которое приводит к изменению индивидуального развития и которое затем приводит к изменению исторического развития организма (А.С. Северцов, 1987).

Существование противоположных точек зрения о соотношении филогенеза и онтогенеза обусловлено тем, что в эволюционных исследованиях не всегда четко различаются процессы эволюции онтогенеза отдельных особей и эволюции организации живых существ в целом.

В том случае, когда речь идет об эволюции организации, то очевидно, что именно филогенез определяет направление эволюции онтогенеза. Изменения онтогенеза в конечном итоге задаются общей направленностью эволюции, т.е. телеологическими (конечная цель) или телеономическими (ближайшая цель) факторами. Характер эволюции конкретных особей (онтогенез) в процессе смены поколений определяется «задачей» повышения уровня организации живых существ (филогенез). Исходя из этого, следует говорить о ведущей роли филогенеза в эволюции онтогенеза, вернее не самого филогенеза, а тех факторов, которые обуславливают общее прогрессивное развитие живой природы. Однако сам процесс повышения уровня организации происходит в результате эволюции конкретных особей. В этом смысле можно утверждать, что историческое развитие осуществляется за счет эволюции онтогенеза.

Для того чтобы увязать между собой эволюцию индивидуального и исторического развития в единый, логически непротиворечивый процесс, необходимо выявить характер взаимосвязи между наследственной изменчивостью, индивидуальным развитием особи, естественным отбором и эволюцией организации (рис. 25).

Главная связующая роль в этом процессе принадлежит естественному отбору. Ведущее значение филогенеза в эволюции онтогенеза обусловлено направленным действием естественного отбора. Закономерное историческое



развитие организации происходит благодаря тому, что отбор из поколения в поколение отбирает фенотипы с определенными признаками. Отбор фенотипов в нужном направлении приводит к изменению генотипа особей, участвующих в размножении в следующем поколении и, соответственно, к изменению программы индивидуального развития фенотипов, которые затем вновь подпадают под действие естественного отбора. Таким образом, запускается цикл последовательных изменений генотипа и индивидуального развития, который, повторяясь из поколения в поколение, постепенно приводит к появлению нового признака или новой организации.

Ближайшей причиной изменения хода индивидуального и исторического развития служит изменение генотипа. Но это изменение происходит не прямо, а через естественный отбор, с помощью которого отбираются фенотипы с нужными признаками, тем самым изменяется генотип особей следующего поколения и, соответственно, изменяется характер онтогенеза и филогенеза. Направленное действие самого отбора зависит от целого ряда других эволюционных факторов, с помощью которых происходит направленная эволюция. Мы подробно рассмотрели эти факторы в предыдущих разделах и здесь не будем на них останавливаться.

В наиболее общей форме характер причинно-следственных отношений между филогенезом и онтогенезом можно выразить следующим образом. Филогенез – это историческое развитие организации особи, которое задается некоторым общим вектором эволюции, непосредственно направляется отбором и осуществляется в ходе эволюции онтогенеза, или индивидуального развития особей при смене поколений по дарвиновским принципам.

* * *

Эволюция индивидуального развития организма представляет собой одну из ключевых проблем эволюционной теории. Изучение механизмов детерминации онтогенеза, соотношения между индивидуальным и историческим развитием организма, причинно-следственных связей в эволюции онтогенеза и филогенеза позволяет лучше понять сущность эволюции органического мира как единого, целостного процесса и ставит перед исследователями задачу познания общих законов развития живой материи и решения целого ряда научно-философских проблем естествознания.

Глава 12. Принципы систематики

Систематика возникла на заре развития биологии и относится к одной из важнейших биологических дисциплин. Классификация дает возможность человеческому уму справиться с огромным числом окружающих его естественных явлений. Первая задача классификации состоит в том, чтобы расположить бесконечное богатство природы на группы и классы вещей по их сходствам и различиям и тем самым расширить кругозор, охватываемый нашими умственными способностями. Эта классификация искусственная и создается для удобства работы исследователя. По мере расширения и углубления знаний о природе классификация становится все более естественной, способной в сжатой и наглядной форме отразить структуру, функцию и эволюцию многообразных биологических систем и биосферы в целом. Современный этап развития биологической систематики характеризуется постепенным переходом от задач и методов практической классификации, направленной на характеристику вида как единицы классификации и анализа его положения среди высших таксонов, к созданию теоретической систематики, ориентированной на познание сущности вида и выявление причин и механизмов филогенетического развития организмов. Это обусловлено интенсивным развитием экологии и смежных с ней дисциплин – поведенческой экологии, экологической морфологии, экологической генетики. Особенно важную роль в развитии систематики играют исследования в области экологии сообществ и эволюционной экологии, способствующие более глубокому пониманию экологических факторов видообразования и решению проблем качественной определенности, целостности, реальности вида и высших таксонов. Все это создает необходимые условия для создания современной теории систематики.

Принципы классификации организмов

В систематике существуют два основных принципа классификации организмов – принцип родства и принцип дивергенции. Согласно первому из них, те или иные виды организмов объединяются в сходные таксономические категории на основании родственных связей. В соответствии со вторым принципом, основное значение при выделении сходных видов имеют адаптивные признаки, возникающие в процессе дивергенции и адаптивной радиации.

Роль принципов родства и дивергенции в теории систематики четко сформулировал Ч. Дарвин. Он признавал генеалогию в качестве основополагающей идеи классификации. По его мнению, расположение групп внутри каждого класса в должном подчинении и отношении друг к другу, чтобы быть естественным, должно быть строго генеалогическим. Однако Дарвин полагал, что генеалогический порядок недостаточен для ранжирования групп и генеалогия сама по себе не дает классификации.

Размер различий в разных ветвях или группах, находящихся на одной и той же степени кровного родства с общим предком, может колебаться весьма значительно, так как он зависит от разных степеней изменений, пройденных этими группами.

По Дарвину, различия между видами и надвидовыми таксонами определяются степенью дивергенции признаков. Таксономическая дивергенция есть результат действия естественного отбора, создающего множество адаптаций и специализаций. Следовательно, естественный отбор способен прямо объяснить природу классификации организмов - разделение труда в группах. Специализация видов в использовании спектра ресурсов позволяет понять, почему группы включаются друг в друга и соподчиняются.

В «Происхождении видов» Дарвин очень четко сформулировал мысль о том, что в основе естественной системы должны лежать не только генеалогические связи организмов, но и принцип дивергенции. Согласно этому принципу размещение форм по разным родам, семействам, отрядам и классам определяется размером изменений, пройденных разными группами в процессе эволюции. Генеалогия и дивергенция, по Дарвину, могут сосуществовать и, более того, лишь вместе они способны объяснить иерархичность таксонов (Дарвин, 1937).

Дарвин как создатель теории адаптивной эволюции высоко ценил значение приспособительных признаков и уделял много внимания их изучению. Но вместе с тем он прекрасно понимал, что приспособления к одинаковым условиям существования нередко приводят к выработке сходных морфологических адаптаций у неродственных организмов. Поэтому Ч.Дарвин в своих суждениях о степенях родства между теми или иными конкретными группами организмов предпочитал исходить из анализа структур, не очень подверженных влиянию внешних факторов, то есть более консервативных, и признавал генеалогию в качестве основополагающей идеи классификации (Галл, 1993).

Этот же подход к адаптивным структурам был воспринят филогенетикой и систематикой. Сдержанное, а позже и отрицательное отношение к адаптивным признакам со стороны систематиков-филогенетиков получило в дальнейшем подтверждение практикой. Разработка филогении ряда групп животных методом тройного параллелизма показала, что системы этих групп, построенные в додарвиновскую эпоху, по сути дела представляют собой не системы таксонов, а системы жизненных форм. Установление этих обстоятельств повлекло за собою выделение двух категорий признаков - филогенетических и адаптивных. Большинство систематиков классического периода были последователями концепции, утверждающей непригодность и даже вредность адаптивных структур как материала для филогенетических выводов. Таким образом, уже в начале классического периода развития филогенетической систематики возникло серьезное противоречие между ее теорией и практикой. Теория естественного отбора утверждала адаптивность филогенеза, а практика

свидетельствовала о том, что адаптивные структуры не могут служить фактическим основанием для реконструкции этого процесса (Юдин, 1974).

Выход из этого весьма серьезного конфликта был найден В.О. Ковалевским, показавшим, что для правильной оценки филогенетического значения морфологических структур, используемых в качестве признаков, обязательно применение не одного, а многих методов анализа. В том числе необходим и морфофункциональный метод, пренебрежение к которому влечет за собой потерю связей между филогенетикой и экологией. Искусственное ограничение фактического содержания понятия «филогенетический признак» не только препятствует установлению связи систематики с экологией и функциональной морфологией, но и тормозит продвижение теории естественного отбора в систематику (Юдин, 1974).

Изучение образа жизни организмов и их взаимоотношений часто может способствовать выявлению причин общности или различий таксонов. По мнению Л.П. Познанина (1949), только в экологии и условиях существования можно найти объяснение всех эволюционных изменений строения организма, и поэтому всегда необходимо знать, с какой экологической особенностью связан данный комплекс морфологических признаков и каково значение этой экологической особенности в общей жизнедеятельности организма.

В некоторых случаях генеалогически близкие виды расходятся экологически настолько далеко, что на основе морфофизиологических показателей их приходится относить к разным таксонам. Э. Майр (Mayr, 1965) подчеркивал, что термин «родство» имеет два четко различных значения: генетическое и генеалогическое. Для практических целей эти два значения совпадают, пока мы имеем дело с близкими родственниками. Но в филогении, связанной с тысячами и миллионами поколений, с тысячами и миллионами возможностей для изменения частоты генов вследствие мутаций, рекомбинаций и отбора, уже неправомерно выражать родство в терминах генеалогии. Теперь основным соображением для биолога становится степень генетического сходства. Если один из видов подвержен интенсивному давлению отбора и в результате резко дивергирует от генеалогически ближайших родичей, то эти виды могут стать генетически настолько различными, что с биологической точки зрения было бы абсурдным продолжать называть их близкими родственниками. Майр в качестве примера приводит птиц и крокодилов, которые близки генеалогически, но находятся на разных уровнях организации и поэтому относятся систематиками к разным классам.

Таким образом, разнообразие и сходство организмов, которое мы наблюдаем в природе и которое отражено в таксономии, обусловлено особенностями происхождения организмов и образом их жизни. Несмотря на то, что в систематике преобладает стремление выразить родственные отношения, существующие таксономические системы отражают не только родственные связи, но и эколого-морфологическую дифференциацию организмов.

Исходя из сказанного выше, можно предположить, что для построения естественной системы организмов надо каким-то образом соединить в рамках одной таксономической системы два независимых принципа – родства и дивергенции. Для того чтобы осуществить такой синтез, необходимо вначале четко отделить эти принципы друг от друга и выяснить роль каждого из них в филогенетическом развитии организмов. В задачу генеалогических исследований должно входить выявление родственных связей организмов в процессе эволюции, решение проблем монофилии и полифилии, конвергенции и параллелизма и т.д. Изучение экологических факторов дивергенции и адаптивной радиации должно быть направлено на выявление причин, механизмов и направления филогенеза. Синтез этих данных позволит построить естественную систему организмов, отражающую характер взаимоотношения организмов в природе и их генеалогические связи в прошлом и настоящем.

Исследования родственных связей организмов с давних пор проводятся в разных областях эволюционной биологии. Их результаты хорошо известны и не требуют подробного анализа. Значительно сложнее обстоит дело с изучением механизмов экологической дивергенции и роли адаптивных признаков в построении таксономической системы. Ключевым моментом в решении этой задачи служит вопрос о соотношении таксономической и экологической классификаций организмов.

Взаимосвязь таксономической и экологической классификаций

Поскольку в систематике прочно утвердился принцип родства и фактически игнорируется принцип дивергенции, в экологии предпринимаются попытки построения самостоятельной экологической классификации организмов, основанной на выделении и анализе адаптивных признаков. В систематике единицей таксономии служит вид. В практике классификации вид трактуется формально и фактически не несет на себе экологической нагрузки. В экологии, напротив, распространена точка зрения, что происходящие в природных сообществах процессы приводят к появлению не видов как таковых, а лишь определенных адаптивных типов, или жизненных форм. Поэтому сообщества должны характеризоваться не видовым составом, а преобладанием тех или иных жизненных форм (Кашкаров, 1933; Чернов, 1996). Был предложен целый ряд понятий жизненной формы и их классификаций, выделяемых по отдельным экологическим признакам: характеру питания, способам передвижения и защиты от врагов, сезонной активности, приуроченности к разным ярусам растительности или почвы, месту и способам размножения, отношению к климату, ландшафтным зонам, а также по приспособленности ко всему комплексу факторов среды.

Поскольку адаптивные признаки, возникающие в процессе дивергенции организмов, играют, безусловно, важную роль в построении естественной таксономической системы, должна существовать некая

основная экологическая единица таксономии. Очевидно, в качестве такой экологической, или морфо-экологической единицы классификации в таксономии можно было бы использовать понятие жизненной формы. Но этому препятствуют современные представления о жизненной форме и экологической классификации организмов.

В теории жизненных форм сложилась логически парадоксальная ситуация. Несмотря на то, что появление тех или иных адаптивных форм происходит в результате дивергентной эволюции, большинство исследователей рассматривают жизненные формы как результат конвергентной эволюции организмов в сходных условиях существования и возражают против отождествления понятия жизненной формы с понятием таксона генетической системы организмов.

По мнению Ю.Г. Алеева (1986), экоморфа предопределяет возможность появления аналогичных, конвергентных форм в генетически различных, порой далеких систематических группах. Случаи далекой конвергенции столь же демонстративно отражают общие закономерности конвергентной эволюции и представляют тем больший теоретический интерес, чем менее родственны таксоны, в пределах которых сходные жизненные формы развиваются вопреки филогенетически обусловленным планам строения и уровням организации.

Такое понимание жизненной формы следует рассматривать как артефакт. Появление конвергентного сходства организмов обуславливается не каким-то отдельным процессом, а происходит в результате дивергентной эволюции по сходным направлениям адаптиогенеза. Даже в том случае, когда неродственные виды, в силу обитания в определенной среде, приобретают внешние признаки сходства и занимают похожие ниши, объединять их в одну жизненную форму вряд ли целесообразно, так как эти виды могут существенно отличаться многими другими чертами строения и организации, обусловленными их различным происхождением и образом жизни. Способы использования ресурсов видами, обладающими разным уровнем организации, могут быть разными не только в силу различий их внешнего вида, но и за счет особенностей их физиологии, нервной системы, органов чувств и т.п.

Отчетливое осознание этой проблемы привело некоторых авторов к необходимости понимать жизненную форму как экологическую характеристику вида и рассматривать каждый вид в качестве отдельной жизненной формы. Это в свою очередь открывает возможность использовать понятие жизненной формы в таксономии и обсуждать вопрос о единстве экологической системы, или системы жизненных форм, с таксономической системой.

По мнению С.А. Северцова (1937), вид в целом представляет собой жизненную форму и занимает особую экологическую нишу. Признав специфичность отношения к окружающим условиям каждой жизненной формы, нельзя признать правильным попытки построить общую систему жизненных форм, отличную от естественной системы организмов. Система

жизненных форм, выработанная экологами, должна слиться с таксономической системой.

Подобных взглядов придерживался и В.Н. Голубев (1959) в отношении жизненных форм растений. Он отмечал, что с точки зрения особенностей приспособительных признаков и свойств каждый вид растений неповторим, и никакая конвергенция не способна создать абсолютное тождество всех приспособлений. Следовательно, любой систематический вид в итоге представляет собой своеобразную жизненную форму растений. Но виды растений классифицируются филогенетической систематикой, которая отражает их родственные взаимоотношения. Возникает вопрос, какое же место должна занять будущая систематика жизненных форм? Ответ на этот вопрос может быть только один: систематика жизненных форм должна слиться с филогенетической систематикой растений.

Н.П. Наумов (1955) считал, что не только вид, но и любые другие таксономические категории могут быть охарактеризованы как жизненные формы разного иерархического уровня. Он отмечал, что в понятии жизненная форма внимание концентрируется на особом, специфичном именно для определенной систематической группы отношении к окружающей среде, отношении, зависящем от всей конституции и поведения животного, от типа его приспособлений, всей его предшествующей эволюции. Следовательно, жизненная форма – это общая экологическая характеристика. Она может быть дана для вида, рода или любой более крупной систематической категории. Существование в разных систематических группах сходных приспособлений не меняет дела, так как характер отношений со средой определяется не этими частными приспособлениями, а основным типом строения и свойственным ему метаболизмом. Классы, отряды и семейства различаются столь же морфофизиологически, как и экологически. Поэтому можно говорить о жизненной форме «млекопитающее», «птица», «рыба», «насекомое» и т.п.

Роль экологической морфологии в филогенетических исследованиях

Изучение морфолого-экологических закономерностей филогенеза проводится преимущественно в рамках сравнительно нового научного направления – экологической морфологии. Эколого-морфологические исследования возникли на основе сравнительной морфологии, экологии и систематики организмов.

Благодаря работам А.Н. Северцова (1939, 1949, 1950) был преодолен давний и глубокий разрыв между классической сравнительной морфологией и наукой об адаптациях. Тем самым открыта практически безграничная возможность для широкого использования экологических исследований в филогенетике. Северцов значительно расширил и углубил понимание задач и целей изучения конкретных филогенезов, показав, что исследования такого рода могут не только характеризовать морфологическую сторону эволюции,

но и реконструировать историю становления естественных групп в виде адаптивного процесса, движимого и управляемого естественным отбором.

В настоящее время эколого-морфологические исследования приобретают широкую популярность при изучении сообществ животных. Интерес экологов к морфологическим исследованиям объясняется тем, что возникающие в процессе адаптивной радиации структурные признаки отражают наиболее фундаментальные экологические различия между видами. Их анализ помогает изучению механизмов разделения ресурсов, расхождения по нишам и положения видов в сообществе. Как правило, удается обнаружить тесную взаимосвязь между экологией и морфологией совместно обитающих видов.

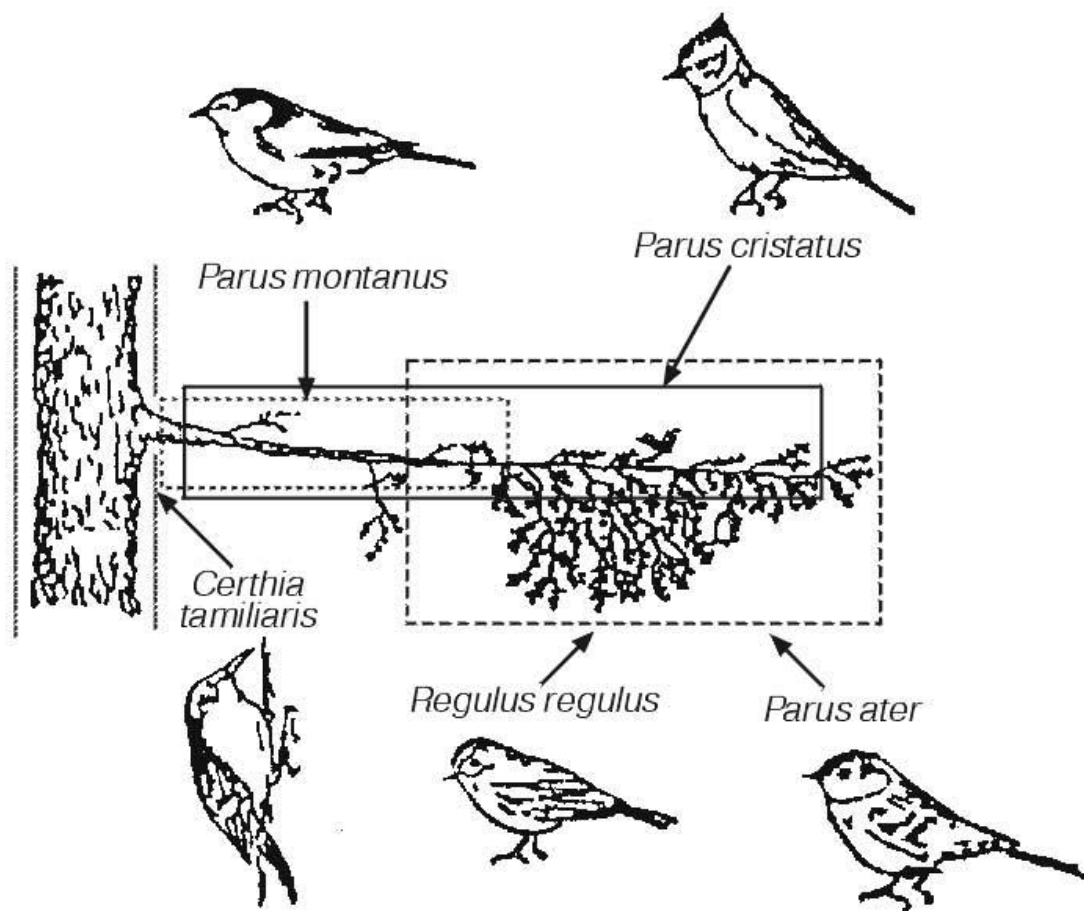
Дж. Карр и Ф. Джэймс (Karr, James, 1975) показали, что в тропических лесах Африки мухоловки семейства *Muscicapidae*, в зависимости от их кормового поведения, существенно различаются формой и размерами крыльев, клюва, ног. Птицы, предпочитающие кормиться с помощью собирания беспозвоночных с листьев и веток растений, обладают более узким клювом, чем виды, применяющие более традиционную для мухоловок технику подкарауливания. У видов, совершающих броски за жертвой на дальнее расстояние, длиннее крылья и короче ноги, чем у птиц, добывающих пищу с помощью трепещущего полета. Подобная взаимосвязь между поведением и морфологией были обнаружены авторами и для целого ряда других птиц-обитателей тропических лесов Африки и Америки.

Эколого-морфологические методы широко применялись при изучении обитающих на Галапагосских островах вьюрков рода *Geospiza*. Д. Лэк (Lack, 1947) обнаружил отличия в размерах клюва птиц, что, по его мнению, связано с конкуренцией за пищу и расхождением видов по экологическим нишам. Позднее П. Грант провел детальное многолетнее изучение поведения, экологии и морфологии дарвиновых вьюрков и установил, что размер и форма клюва зависят от размера используемых птицами семян и эффективности их поедания. Виды, обитающие совместно на островах, отчетливо различались как поведением, так и своей морфологией (Grant, 1986). Результаты этих исследований свидетельствуют о важной роли питания, разнообразия пищевых ресурсов, а также конкурентных взаимоотношений в формировании морфологических признаков у дарвиновых вьюрков.

Благодаря продолжительной истории изучения биологии синиц в Европе, эта группа птиц оказалась удобным объектом для эколого-морфологических исследований и в настоящее время предоставляет наилучшие свидетельства взаимосвязи образа жизни, морфологии и систематики птиц. Сравнительное изучение функциональной морфологии клюва, крыла, ног и хвоста московки (*Parus ater*), пухляка (*P. montanus*), хохлатой синицы (*P. cristatus*), лазоревки (*P. caeruleus*), королька (*Regulus regulus*), пищухи (*Certhia familiaris*) обнаружило наличие тесной корреляции поведения и экологии птиц с их морфологическим и анатомическим строением (Познанин, 1949; Partridge, 1976; Norberg, 1979). Эти виды

населяют сходные местообитания, в зимний период часто образуют смешанные стаи, но довольно отчетливо разделены пространственно за счет использования различных участков крон деревьев и кустарников.

На рисунке 26 показаны предпочитаемые зоны кормежки нескольких видов синиц и экологически близких им пищухи и короляка. Пищуха кормится на стволах, пухляк и хохлатая синица - по всей длине веток за



исключением концевых участков. Московки и короляки предпочитают кормиться на периферии кроны. Эти птицы существенно различаются и способами питания. Пищухи добывают пищу, передвигаясь по вертикальной поверхности ствола. Хохлатые синицы выскивают добычу, прыгая сверху по веткам. Пухляки собирают корм на верхней и на нижней поверхности веток, регулярно подвешиваясь. Московки часто подвешиваются к концевым участкам веток, а короляки регулярно кормятся с помощью трепещущего полета (Norberg, 1979).

Эти особенности пространственного распределения и кормового поведения отражаются в строении птиц. Хохлатая синица и пухляк крупнее московки и короляка, и у них выше показатель отношения веса тела к площади крыла. Это снижает эффективность кормежки с помощью методов, требующих использования крыльев, и делает оптимальным передвижение с помощью прыжков или подвешивания. У короляка и московки показатель относительной площади крыла выше, что облегчает им добывание пищи на

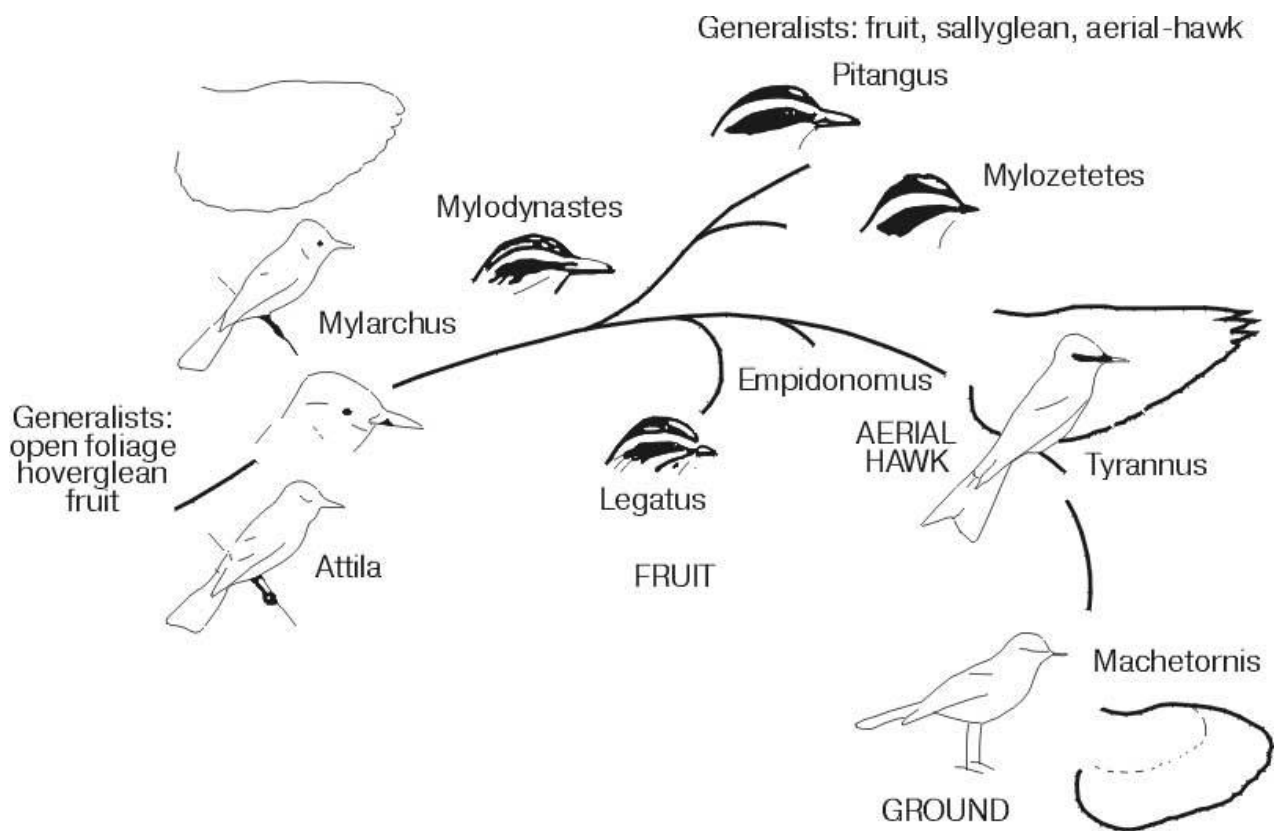
периферии кроны с помощью трепещущего полета. У королька сравнительно короткие крылья, что теоретически должно снижать эффективность выполнения трепещущего полета. Очевидно, уменьшение длины крыла позволяет повысить маневренность полета среди густых веток и листьев. У пищухи, пухляка и москочки относительно короткая плюсна, что характерно для птиц, часто использующих прием подвешивания или лазящих по стволу. Корольки, благодаря малому весу и способности к трепещущему полету, редко подвешиваются и обладают сравнительно длинными ногами. Наиболее крупные хохлатые синицы передвигаются преимущественно с помощью прыжков по веткам или по земле, что обычно сопровождается увеличением длины плюсны.

Для характеристики эколого-морфологических показателей птиц, помимо измерения целого ряда внешних признаков, был проведен детальный анализ скелета и мышц. Это позволило обнаружить весьма тонкие коррелятивные связи между поведением и габитусом птиц, построить эколого-морфологические ряды и определить ведущие экологические и структурные адаптации, возникавшие в процессе эволюции синиц (Palmgren, 1932; Познанин, 1949, 1978; Partridge, 1976; Norberg, 1979; Leisler, Thaler, 1982).

Для филогенетических исследований наибольший интерес представляют попытки дать экологическую характеристику не отдельных видов, а крупных систематических групп организмов. Работа К.А. Юдина «Филогения и классификация ржанкообразных» (1965), является одним из ярких примеров успешного применения экологических подходов при разработке системы внутри крупных подразделений класса птиц. Главный вывод этой работы состоит в том, что каждая из принятых в работе групп внутри отряда хорошо и с разных сторон характеризуется экологически. Для каждой из групп характерны специфический круг объектов питания, а также приемы добывания пищи. Автор отмечает, что кормовая специализация в экологии ржанкообразных, в частности куликов, определяет многие другие весьма важные биологические особенности, в том числе характер движений (хождение, бег, полет, плавание, зондирование почвы клювом, разгребание грунта ногами и т.д.). От характера корма и способов его добывания зависит и привязанность этих птиц к определенным биотопам. Руководствуясь составом кормовых объектов, характером мест кормежки и способами добывания пищи, Юдин выделил четыре основные экологические группы куликов, которые практически полностью совпадают с систематическими подразделениями подотряда *Limicolae*. При характеристике чайкообразных автор также отмечал, что эти птицы представляют хороший пример экологической дивергенции, направления которой полностью совпадают с естественными подразделениями групп на подсемейства, роды и т.д.

Работа Дж. Фитцпатрика (Fitzpatrick, 1985) по эволюции американских мухоловок *Tyrannidae* представляет еще один пример широкого применения эколого-морфологического метода при изучении путей адаптивной радиации птиц. Фитцпатрик рассматривал кормовое поведение в качестве ведущего

фактора экологической и морфологической сегрегации птиц и использовал это показателем для реконструкции адаптациогенеза 94 видов мухоловок



семейства *Tyrannidae*. Он показал, что в процессе эволюции адаптивные изменения в морфологии птиц сопровождались тонкими изменениями поведения и экологии. Трофические отношения служили хорошей экологической характеристикой таксономических подразделений птиц. **На рисунке 27** показан пример экологической специализации мухоловок одного из подсемейств (*Fluvicolinae*), сопровождающей филогенетическую дивергенцию птиц.

Успешные попытки выявить роль экологических факторов в адаптивной радиации и формировании морфологической структуры и были предприняты и в отношении некоторых других родов и семейств воробьиных птиц (Dilger, 1956; Kear, 1962; Newton, 1967; Gaston, 1974; Leisler, 1980; Murphy, 1989).

Несмотря на то, что существует много работ, в которых показана важная роль экологических факторов в филогенетическом развитии организмов, до сих пор не удается найти способов согласования экологической и таксономической систем. Главным препятствием этому служит отсутствие общих принципов экологической классификации организмов. Для решения этой задачи необходимо обнаружить универсальные экологические показатели, которые, с одной стороны, характеризовали бы своеобразие каждого вида и каждой экологической группы организмов, а с другой стороны, выделяемые с их помощью экологические группы, соответствовали бы таксонам в систематике. Для этого следует в первую очередь определить элементарную единицу экологической классификации, с помощью которой можно было бы

построить иерархическую экологическую систему организмов, совпадающую с таксономической системой. В настоящее время исследования в этом направлении широко проводятся в орнитологии и их результаты позволяют наметить подходы к объединению экологической и таксономической классификаций птиц.

Экологическая характеристика вида и надвидовых таксонов птиц

Поиск элементарной экологической единицы классификации со всей очевидностью лежит в области изучения структуры экологической ниши организмов. Со времен Ч.Дарвина в биологии сложилась точка зрения, что наличие свободной экологической ниши служит одним из наиболее важных факторов, влияющих на возникновение и судьбу нового вида. Не только видам, но и более высоким таксономическим категориям соответствуют свои экологические ниши.

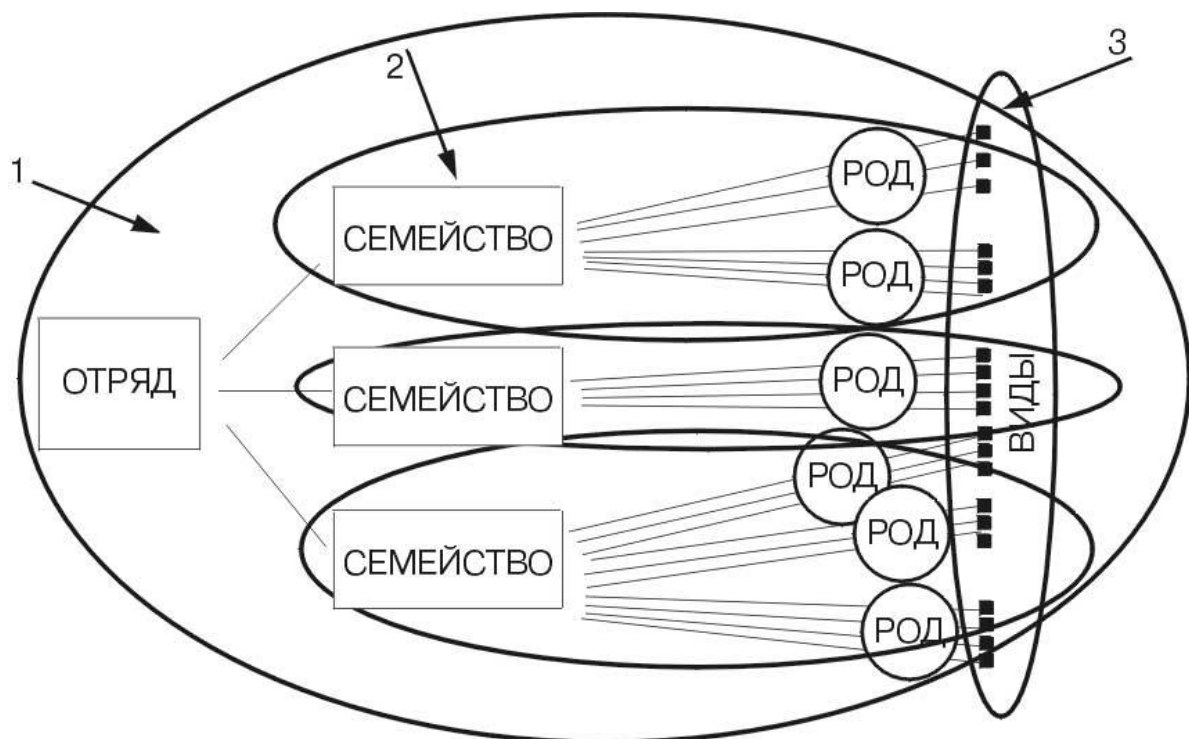
Э.Майр (1971) отмечал, что родовой таксон - филогенетическая единица. Это означает, что включаемые в него виды происходят от общего предка. Кроме того, почти во всех случаях род представляет собой также экологическую единицу, которая состоит из видов, приспособленных к определенному образу жизни. Ниша рода, очевидно, шире, чем ниша вида, но обе они существуют в природе. Подобно роду, каждое семейство имеет определенный общий облик, различимый с первого взгляда, и все его виды занимают сходные ниши в характерных для них сообществах. Таким образом, проблема выделения экологических группировок связана в значительной мере с вопросом об экологической нише и ее свойствах.

Развитие теории экологической ниши привело к появлению концепции одномерной иерархической ниши, с помощью которой стало возможным охарактеризовать экологическую нишу вида как целостную функциональную единицу и выявить ведущий системный показатель – кормовое поведение. Кормовое поведение можно рассматривать в качестве элементарной единицы экологической классификации и построить иерархическую экологическую систему, основанную на степени сходства и различий в кормовом поведении птиц (Хлебосолов, 1993 б).

Особенности кормового поведения птиц зависят от типа используемой пищи, характера местообитаний и способа добывания пищи. Различное сочетание этих факторов приводит к появлению разных по степени сходства методов кормового поведения и формированию иерархически соподчиненных экологических групп птиц, которые характеризуются не только разным поведением, но и соответствующими ему морфофизиологическими признаками. При этом экологические группы птиц, выделяемые на основании сходства и различия кормового поведения, совпадают в целом с их таксономическими подразделениями (**рис 28**).

Анализ трофических связей птиц показал, что каждый вид характеризуется определенным, только ему свойственным кормовым

поведением. В природе существует определенное число пищевых объектов, кормовых станций и методов охоты. Разные комбинации их образуют спектр потенциальных способов питания. В процессе расхождения по



экологическим нишам птицы овладевают одним из этих способов питания. У них вырабатываются определенные морфофизиологические адаптации, облегчающие поиск и добывание пищи, и формируется характерный облик.

Род у птиц характеризуется признаками, отражающими не качественные, а количественные признаки кормового поведения. Трудно выделить какие-либо определенные показатели, с помощью которых можно было бы дать качественную экологическую характеристику этой таксономической категории. В некоторых случаях птицы разных родов бывают разделены пространственно и занимают разные биотопы. Например, роды птиц семейства славковых (*Sylviidae*) населяют различные растительные группировки. Пеночки (*Phylloscopus*), как правило, обитают в кронах деревьев. Славки (*Sylvia*) предпочитают селиться в кустарниковом ярусе. Камышевки (*Acrocephalus*) - обитатели тростниковых и кустарниковых зарослей в прибрежных биотопах. Сверчки (*Locustella*) придерживаются участков с густой, высокой травянистой растительностью (Catchpole, 1973; Gaston, 1974; Cody, 1978). Б. Лейслер (Leisler, 1980), проанализировал особенности морфологического строения славковых птиц и пришел к выводу, что виды каждого рода различаются как по отдельным показателям, так и по целым комплексам морфологических признаков. Это в первую очередь связано с различиями в предпочитаемых местообитаниях. Обитание в кроне деревьев, кустарников или в зарослях тростника и травы требует преимущественного развития в одних случаях крыльев, в других случаях ног, а также обуславливает возникновение ряда других морфологических

адаптаций, сочетание которых позволяет объединить этих птиц в разные роды.

Семейства, по крайней мере, у воробьиных птиц, объединяют виды со сходной стратегией добывания пищи. Представители широко распространенных семейств воробьиных птиц - *Muscicapidae*, *Sylviidae*, *Paridae* и некоторых других - обитают в сходных биотопах, и нередко птицы кормятся вместе в кроне одного дерева. У них также широко перекрываются пищевые рационы (Иноземцев, 1978). Однако птицы этих семейств отчетливо различаются стратегией добывания пищи. Так мухоловки охотятся с помощью подкарауливания. Птицы во время кормежки довольно долго высматривают добычу с одного места, затем взлетают и склевывают ее в воздухе или с какого-либо субстрата. Славковые птицы кормятся в кроне кустарников и деревьев, собирая пищу с травы, листьев и веток, иногда они схватывают добычу после короткого трепетания на одном месте. Синицы в отличие от славковых, которые добывают пищу, расположенную открыто на листьях и ветвях растений, предпочитают обследовать различные укрытия и извлекать из них насекомых. Они регулярно расклевают гнезда бабочек, извлекают добычу из щелей в коре, скрученных листьев, старых пней. Как правило, синицы вначале стараются обнаружить такие места и после этого выискивают в них пищу.

Хотя все виды того или иного семейства используют специфические способы охоты, они не выходят за пределы общей стратегии добывания пищи, свойственной данному семейству. В соответствии со стратегией добывания пищи у птиц этих семейств формируются характерный внешний облик и определенные морфологические адаптации. Так мухоловки часто преследуют добычу в воздухе, и у них выработался ряд адаптаций, способствующих добыванию крупных пищевых объектов: относительно большая голова и клюв. В то же время у мухоловок слабые ноги, поскольку они во время охоты высматривают добычу с одного места и редко пользуются ногами для передвижения по веткам (Davies, 1977).

В отряды входят виды, применяющие разные методы и стратегии добывания корма, но использующие сходный тип пищи в той или иной среде обитания. Куриные питаются в основном различными частями травянистых и древесных растений, голенастые - водными позвоночными на мелководье, кулики - почвенными и водными беспозвоночными, воробьиные - различными поверхностно-обитающими беспозвоночными и т.д. Использование определенного типа пищи в той или иной среде влияет на формирование наиболее общих морфологических признаков, свойственных большинству видов данного отряда или другого крупного таксона.

Например, куриные птицы сформировались как группа, специализировавшаяся в питании различными частями травянистых и древесных растений. У тетеревиных птиц наземно-древесный образ жизни, вызванный необходимостью использовать зимой грубый веточный корм, отразился на морфологии клюва, органов пищеварения, тазового пояса конечностей и покровов лап. Клюв тетеревиных птиц сравнительно широкий,

выпуклый и у большинства видов с небольшой рамфотекой. Острые края надклювья сильно приспущены и несколько загнуты внутрь, так что подклювье и надклювье плотно соприкасаются, образуя достаточно острые «ножницы», используемые птицами для срезания веточного корма. Питание грубой, малокалорийной пищей вызвало развитие своеобразной по строению и функциям пищеварительной системы - объемистого зоба, хорошо развитого мускульного желудка, увеличение длины кишечника, в особенности слепых кишок. Размещение объемистого кишечника обеспечивается образованием большой полости тела. Кормежка тетеревиных в кронах деревьев сказалась на строении пояса задних конечностей. Эта группа имеет относительно короткую конечность, особенно цевку. Это создает более устойчивое положение тела, что особенно необходимо при движении по ветвям (Кузьмина, 1977).

Для характеристики класса птиц в целом уже недостаточно только одних экологических факторов, здесь важнейшую роль играет такой показатель как уровень организации. Способы использования ресурсов видами, обладающими разным уровнем организации, более многообразны. Помимо указанных выше компонентов они могут включать и другие показатели, связанные с особенностями морфологии, физиологии, нервной системы, уровня метаболизма и т.п. Но именно отличия в способах использования пищевых ресурсов приводят постепенно к расхождению и дивергенции признаков организмов вплоть до появления отличий в уровне их организации (Хлебосолов, 2001 б).

Причина того, что таксономические категории вид, семейство, отряд экологически характеризуются именно такими показателями как методы охоты, стратегия добывания пищи и тип пищи в той или иной среде обитания заключается в том, что процесс экологической дифференциации птиц подчиняется неким объективно существующим в природе законам оптимального поведения. Пища является основным ресурсом, разделение которого приводит к экологической сегрегации и расхождению видов по нишам. Однако специализация в использовании самих пищевых объектов осложняется тем, что пищевые ресурсы подвержены значительным колебаниям в пространстве и времени. Это затрудняет развитие адаптаций, оптимизирующих добывание определенного вида корма, и птицы специализируются преимущественно в использовании различных кормовых субстратов и методов охоты.

Причины параллелизма

Одним из нерешенных вопросов эволюционной теории, важным для систематики, является наличие параллелизма в эволюции организмов. В отличие от параллельной изменчивости близкородственных видов, которую можно объяснить их генотипическим сходством (Вавилов, 1922), появление параллельных рядов жизненных форм в систематически далеких группах остается неясным (Берг, 1922). Иерархический характер взаимосвязи

трофических факторов позволяет объяснить причину появления сходных признаков у систематически далеких видов и экологическую обусловленность конвергенции и параллелизма у животных.

Изучение кормового поведения птиц показывает, что в природе существует сравнительно небольшое число стратегий и методов поиска и добывания пищи, которыми пользуется подавляющее большинство птиц. Разнообразие кормового поведения повышается за счет использования разной пищи в разных местообитаниях. Аналогично тому, как разные социальные системы птиц формируются на основе комбинирования всего лишь нескольких элементарных форм общественного поведения (Хлебосолов, 1990), разнообразие способов питания птиц складывается из сочетания различных типов пищи, местообитаний и стандартных методов ее добывания. Благодаря этому и возникают параллельные ряды внешне сходных форм в группах птиц, питающихся разной пищей, в разных местах, но использующих ограниченный набор стандартных методов ее поиска и добычи. Поэтому у систематически далеких видов птиц можно обнаружить аналогичные методы охоты и сходные морфологические адаптации. Например, поведение кулика щеголя (*Tringa erythropus*) во время кормежки очень сходно с кормовым поведением цапель. Этот кулик, как и цапли, высматривает добычу на мелководье и затем быстро выхватывает ее из воды. Внешне щеголь и цапли также весьма похожи.

Однако внешнее сходство не может служить основанием для выделения птиц в одну жизненную форму. При некотором внешнем сходстве кормовое поведение птиц, относящихся к разным отрядам, принципиально различно. Птицы одного отряда даже при определенном внешнем различии, в других отношениях фактически более сходны между собой, чем внешне похожие формы птиц из разных отрядов. Это вызвано тем, что питание определенной пищей обуславливает функциональную близость видов одного отряда и накладывает характерный отпечаток на все признаки птиц данной группы - размер, морфологические и физиологические показатели, энергетический метаболизм, психику и т.д. В нашем примере щеголь по большинству этих признаков стоит значительно ближе к другим куликам, чем к цаплям. Явление параллелизма играет важную роль в понимании эволюционных процессов, но оно часто заслоняет собой другую, не менее важную проблему соотношения видов и жизненных форм, таксономической и экологической классификации животных. Параллелизм обуславливает преимущественно внешнее сходство и не затрагивает многих других адаптаций, определяющих специфичность, уникальность и организацию в целом тех или иных групп организмов. Поэтому очевидно, что основанием для выделения жизненных форм и экологической характеристики вида и других таксонов должно быть не внешнее сходство, а вся совокупность внешних и внутренних признаков, обусловленных функциональной ролью организмов в экосистеме (Хлебосолов, 1999).

Качественная определенность, целостность, дискретность

Анализ экологических показателей, характеризующих вид и другие таксономические подразделения птиц, говорит о том, что пищевая специализация является не только важным фактором видообразования, но и причиной макроэволюционных преобразований организмов. Иерархический характер трофических факторов и многокомпонентность способов использования ресурсов обуславливают многообразие и соподчиненный характер экологических и соответственно таксономических группировок птиц. Все виды птиц различаются своим кормовым поведением. На основании степени сходства и отличий в способах добывания пищи их можно объединять в группы, аналогичные подразделениям, принятым в систематике - род, семейство, отряд и т.д.

Качественная определенность, целостность и дискретность видов связана тем, что каждый вид выполняет в природных сообществах специфическую функцию, которая обусловлена структурой его экологической ниши и характеризуется целостно кормовым поведением. Аналогично виду таксоны более высокого ранга также можно рассматривать как целостные системы, элементами которых являются организмы включенных в него экологически близких видов. Каждый таксон состоит из организмов функционально сходных видов и занимает своеобразную экологическую нишу в природе. Таксоны разного иерархического уровня характеризуются определенными экологическими показателями, все их виды выполняют характерную для данного таксона функцию в экосистеме и представляют собой реальные экологические и, соответственно, систематические группы организмов.

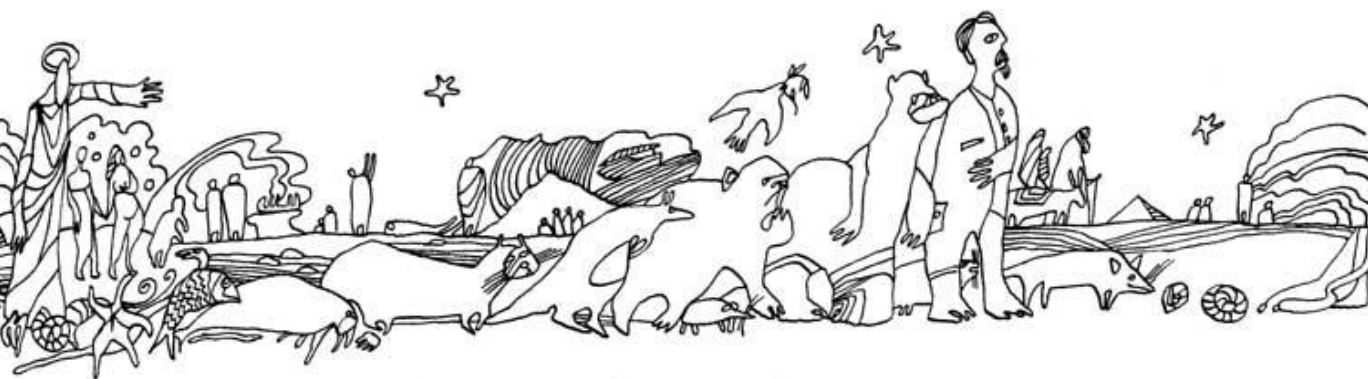
* * *

Анализ принципов классификации организмов свидетельствует о том, что таксономическая система по своей сущности является системой экологической. Иерархическая структура таксономической системы, а также качественная определенность, целостность, дискретность таксонов определяются соподчиненным характером экологических факторов, которые обуславливают дивергенцию и адаптивную радиацию организмов и приводят к формированию экологических и таксономических групп организмов, играющих специфическую роль в структуре и функционировании экосистемы. Поэтому попытки разделить понятия «вид» и «жизненная форма» и создать экологическую классификацию организмов отдельно от таксономической системы нецелесообразны. Для развития теории систематики необходимо преодолеть искусственный разрыв между таксономической и экологической классификацией организмов. Система жизненных форм должна совпасть или даже стать основой таксономической классификации организмов. Для этого необходимо разработать основные принципы экологической классификации, т.е. выявить основную единицу

экологической классификации и провести детальный анализ экологических факторов, которые обуславливают формирование иерархически соподчиненных экологических групп организмов, позволяющих объединять их в таксоны, принятые в систематике. При этом, как и в систематике, важно понять, чем обуславливается экологическое сходство и отличие организмов, в чем причина соподчиненности, целостности, существования разрывов между экологически группами и т.д. Синтез данных генеалогических и эволюционно-экологических исследований позволит создать естественную систему организмов, учитывающую характер родственных связей организмов и закономерности их филогенетического развития.

Раздел V

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

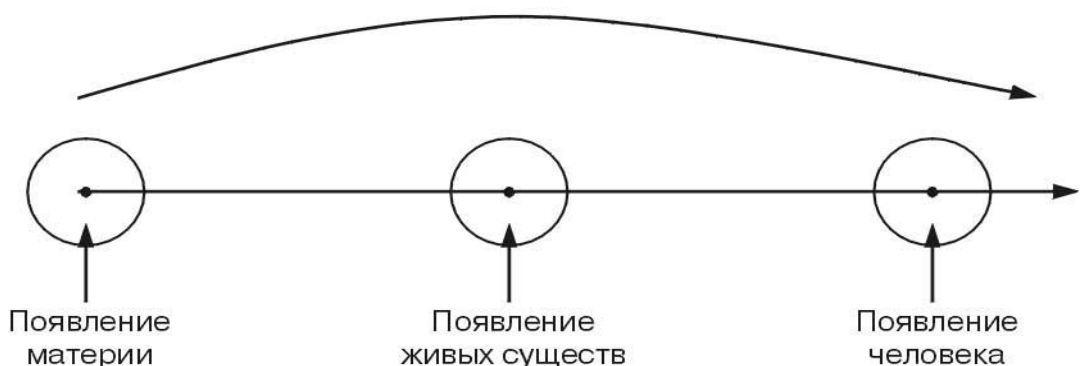


Глава 13. Единая теория развития мира

Эволюционная теория Ч. Дарвина, пройдя длительный путь развития, постепенно приближается к своему логическому завершению. Результаты исследований в разных областях биологии в целом подтверждают все основные положения оригинальной теории Дарвина и позволяют понять механизмы увеличения видового разнообразия и повышения уровня организации живых существ на Земле. На первых этапах развития дарвинизма преимущественное значение получило изучение генетических аспектов микроэволюции и видообразования. Это привело к появлению так называемой синтетической теории эволюции, в рамках которой проводились детальные исследования механизмов наследственной изменчивости и ее роли в появлении и развитии новых признаков. В настоящее время особенно важную роль в развитии эволюционной теории играет экология. Результаты многочисленных исследований в области поведенческой экологии, популяционной экологии и экологии сообществ помогли лучше осознать логическую структуру эволюционной теории Дарвина и раскрыть основные причины и закономерности видообразования. Благодаря глубокому изучению механизмов регуляции численности, межвидовой и внутривидовой конкуренции, творческой роли естественного отбора, экологической сегрегации и расхождения по экологическим нишам, стало возможным понять и объяснить весь процесс эволюционных преобразований организмов, начиная с появления отдельных мутаций в популяции исходного вида и заканчивая формированием нового вида. Еще потребуется определенное время для того, чтобы создать современную целостную теорию видообразования, однако на принципиальном уровне основные проблемы дарвинизма уже решены, и вскоре эта теория займет свое достойное место в истории развития биологии.

Одновременно перед биологией встают новые, все более сложные задачи, которые невозможно решить в рамках прежней эволюционной теории и которые вынуждают существенно пересматривать не только биологические, но и общенаучные представления о закономерностях развития органического мира. На смену теории Дарвина приходит новая эволюционная теория, которая теперь уже не является чисто биологической, а включает анализ эволюционного развития Земли и Космоса, начиная от

Единый процесс развития мира



возникновения Вселенной и до появления в ней человека (рис. 29).

В данной теории эволюция рассматривается как единый процесс развития мира от появления неорганической материи до возникновения органической материи, живых существ и человека. Главной характерной особенностью новой теории эволюции является то, что окружающий мир в ней рассматривается в качестве единого развивающегося органического целого.

Идея мира как органического целого имеет давнюю историю в философии и религии. В античной философии Посидоний выдвинул принцип «универсальной симпатии». Этот принцип, основывавшийся на начале симпатии, влечении, тяготении одних частей мира к другим, и был выражением жизни в мире как единого целого. В христианской метафизике это учение получило новое развитие, раскрыв более глубоко самую основу того, что мир есть и остается единым целым - мир, как живое целое, жив в Боге. В новой философии эту мысль высказывали и убедительно обосновывали И. Ньютон, Г. Лейбниц, Ф. Шеллинг, Вл. Соловьев, Н. Лосский, С. Франк (Зеньковский, 1996). Этих же взглядов придерживались и многие ученые XVIII-XX вв. в финалистических теологических и телеологических концепциях эволюции.

В настоящее время идея мира как органического целого получила столь серьезное подтверждение в науке, что из области отвлеченного, абстрактного знания переходит в разряд научно-обоснованной гипотезы. Свое фактическое и теоретическое обоснование данная гипотеза получает как со стороны отдельных научных дисциплин, так и из общетеоретических исследований. Данные современной науки убедительно свидетельствуют о том, что эволюция представляет собой единый процесс развития мира от возникновения материи до появления живых организмов и человека. При этом становится очевидным, что Вселенная возникает, существует и развивается не случайно сама по себе, а под действием внешней по отношению к ней Силы, Разума и Жизни.

Благодаря синтезу знаний о природе неорганической и органической материи, а также учению о человеке вырисовывается грандиозная картина эволюции гигантского организма Земли. Ниже мы рассмотрим некоторые из этих исследований, которые определяют формирование современных эволюционных взглядов и ведут к созданию единой теории развития мира.

Появление и эволюция неорганической матери

В настоящее время важную роль в развитии единой эволюционной теории играют астрономия, физика, химия и другие науки, изучающие закономерности появления и развития неорганической материи. Анализ современного состояния исследований объектов и явлений неживой природы показывает, что наука приблизилась к решению сложнейших задач, о которых до недавнего времени можно было говорить лишь в рамках

философии или теологии и которые относились не столько к проблемам науки, сколько к философским проблемам метафизики.

Рождение и эволюция Вселенной. Долгое время в науке и философии доминировали представления о вечном и неизменном Космосе. Развитие космологии привело к появлению моделей, предписывающих нашей Вселенной рождение и дальнейшую эволюцию. Гипотеза Большого Взрыва и расширяющейся Вселенной, утверждающая, что Вселенная родилась около 15 миллиардов лет назад, поставила физику перед ее величайшим кризисом и заставила иначе, чем прежде взглянуть на характер физических законов, в первую очередь на проблему бытия и становления. Сейчас все настойчивее выдвигаются различные гипотезы и модели возникновения и эволюции Вселенной. Они усиленно обсуждаются в рамках современной космологии, науке о Вселенной как едином целом. Хотя отдельные эволюционные теории появились в разных областях знаний сравнительно давно (теория возникновения солнечной системы Канта-Лапласа и эволюционная теория Дарвина), тем не менее никакой глобальной эволюционной теории развития Вселенной не существовало (Рузавин, 1997). Факт появления и развития Вселенной явился основой для утверждения в современном естествознании эволюционного взгляда на мир и поставил перед наукой целый ряд фундаментальных вопросов: из чего произошла материя; чем обусловлены причины, условия и направление эволюции материальной Вселенной; какова пространственно-временная структура и конечная цель развития Вселенной?

Происхождение материи. Христианский философ и богослов св. Григорий Нисский еще в IV в. привел логичные доказательства не материальной, а силовой или энергетической природы вещества. По его мнению, каждый материальный предмет не есть что-либо простое по своей природе, а складывается из взаимодействия нескольких качеств или сил. Пока эти силы действуют вместе, предмет существует. Как только взаимодействие порвано, предмет исчезает, и вместо него остаются одни только составлявшие его силы. Это обстоятельство, по словам Нисского, должно привести нас к совершенному отрицанию понятия материи или вещества, потому что реально этому понятию ничего не соответствует. Вещь составляет взаимодействие разных сил и качеств, и бытие вещи состоит не в чем ином, как только в этом взаимодействии. Бестелесное Божество производит нематериальные умопредставляемые силы, и уже взаимное стечение этих последних приводит в бытие вещественную природу. Таким образом, св. Григорий Нисский уничтожил понятие вещества и превратил весь материальный мир в процессы нематериальных по своей природе сил (Несмелов, 2000).

Согласно научно-философской теории динамизма, разработанной Лейбницем, Босковичем и Фарадеем, мельчайшие частицы материи, или атомы, для того, чтобы быть реальной основой всего существующего, должны иметь некоторую собственную субстанциальность. Но эта субстанциальность не может быть вещественной. Твердость и протяженность, образующие вещество, существуют лишь во взаимном

действии атомов, сами же атомы должны быть определены как реальные причины такого действия. Но реальная причина действия есть то, что называется силой. Таким образом, собственная субстанциальность атомов, будучи невещественною, должна быть динамическою. Поэтому атомы следует рассматривать не как составные частицы вещества, а как производящие вещество силы. Не сила есть принадлежность вещества, а, напротив, вещество есть результат сил. Эти силы своим взаимоотношением и своим совокупным действием образуют всю эмпирическую действительность, весь вещественный, реальный мир (Вл. Соловьев, 1990).

Современная наука вполне допускает возможность невещественной природы материального мира и тот факт, что Вселенная могла появиться из «ничего». Немецкий химик и физик В. Оствальд считал, что материя не имеет своей собственной природы и в действительности существует лишь энергия. По мнению Оствальда, всюду, где люди привыкли осязать и видеть материю, на самом деле они осязают и видят лишь «чистую энергию» (Спиркин, 2001). А. Эйнштейн знаменитой формулой $E=mc^2$ установил, что в физическом смысле энергия и масса представляют собой одно и то же. Материя возникает из энергии, поэтому продукты мироздания не материальны, а энергетичны. Излучения, частицы, поле являются энергией. В материю, т.е. в частицы, может быть превращена не только энергия в виде излучения, но и энергия движения. Энергия же движения возникает в результате работы, или действия силы. Таким образом, действие некоей силы – это и есть то «ничто», которое является причиной появления энергии, а затем и материи. Поэтому для возникновения материального мира не нужно никакого исходного материала, нужна лишь сила и ее действие, порождающее энергию движения (Чивиков, 1993). Эта теория с необходимостью ставит перед научным сознанием вопрос о той Силе, которая своим движением и энергией создает удивительный по своему строению и жизни Космос и сохраняет его в высшей степени неустойчивое бытие.

Асимметрия Вселенной. Одним из фундаментальных положений современной физики стало представление об асимметрии Вселенной. Несимметричность окружающего нас мира впервые была обнаружена в 1860-1880-х годах Л. Пастером, который установил, что для основных тел, необходимых для жизни - для белков и продуктов их распада - всегда господствуют левые изомеры. П. Кюри в 1890-х годах углубился в изучение этих явлений, но внезапная смерть прервала его жизнь, прежде чем он успел изложить свои достижения. Универсальный характер асимметрии стал вполне очевидным для науки после того, как в опытах работавших в США китайских физиков Ли Тзундао и Янг Чженьнин было обнаружена асимметрия относительно правостороннего и левостороннего вращения электронов. Стало ясным, что в живой и неживой природе действуют фундаментальные законы, приводящие к нарушению симметрии.

Еще один вид асимметрии связан с различным количеством вещества и антивещества во Вселенной. Опираясь на квантовую механику и теорию

относительности, английский физик П. Дирак предсказал существование античастиц: каждой частице с массой m и зарядом e соответствует античастица с массой m и зарядом противоположного знака. Между частицами и античастицами в окружающем нас мире существует замечательная асимметрия. Мы живем в несимметричной Вселенной, в которой материя преобладает над антиматерией. Если бы частицы и античастицы сосуществовали в равных количествах, то все вещество аннигилировало бы и исчезло.

Предполагается, что образование и развитие Вселенной происходит в результате нарушения симметрии. Асимметрия проявляется только тогда, когда система эволюционирует. Тот факт, что любая эволюция сопровождается разрушением симметрий, непосредственно следует из принципа положительной обратной связи, согласно которому неравновесность и неустойчивость, возникающая в открытой системе, вследствие взаимодействия системы со средой со временем не ликвидируется, а, наоборот, усиливается. Это приводит, в конечном счете, к разрушению прежних симметрий и, как следствие, к возникновению новой структуры (Рузавин, 1997).

Как отмечал известный немецкий физик-теоретик В. Гейзенберг, в начале была симметрия, а не частицы. Нарушение симметрии при расширении Вселенной и приводит к появлению материи. Самым главным результатом развития Вселенной было образование крайне незначительного перевеса вещества над излучением, которое оценивается примерно как излишек одного протона или нейтрона на миллиард фотонов. Как раз из этого излишка в процессе дальнейшей эволюции и возникло то огромное богатство и разнообразие материальных образований, явлений и форм, которые нас окружают. Таким образом, современная модель эволюции Вселенной основывается на такой фундаментальной идее, как нарушение симметрий в процессе появления материи и образования все новых и более сложных материальных структур и систем (Рузавин, 1997).

Необратимость природных явлений. Вопрос о симметрии окружающего нас мира тесно связан с вопросом о необратимости физических процессов. Два потомка теории теплоты по прямой линии - наука о превращении энергии из одной формы в другую и теория тепловых машин - совместными усилиями привели к созданию первой «неклассической» науки - термодинамики. Ни один из вкладов в сокровищницу науки, внесенных термодинамикой, не может сравниться по новизне со знаменитым вторым началом термодинамики, один из вариантов которого постулирует: энтропия замкнутой системы, т.е. системы, которая не обменивается с окружением ни энергией, ни веществом, постоянно возрастает. А это означает, что такие системы эволюционируют в сторону увеличения в них беспорядка, хаоса и дезорганизации, пока не достигнут точки термодинамического равновесия. С появлением этого закона в физику впервые вошла «стрела времени». В термодинамике и в ее вероятностной интерпретации возникает асимметрия во времени: энтропия возрастает в направлении будущего, но не прошлого

(Пригожин, Стенгерс, 1986). Чем выше энтропия системы, тем больший временной промежуток прошла система в своей эволюции. То есть в термодинамике эволюция связывается с дезорганизацией систем.

Однако в этом заключается серьезное противоречие. Во-первых, эволюция неорганической материи в истории Вселенной происходила по пути возрастания ее сложности и упорядоченности от элементарных частиц к атомам, молекулам и сложным химическим элементам. Следовательно, в прошлом «стрела времени» была направлена в противоположную сторону, и в это время происходило не повышение, а, наоборот, снижение энтропии. Это означает, что «стрела времени» может изменять свое направление на разных этапах эволюции мира. Во-вторых, в живой природе эволюция направлена на усложнение организации. То есть в природе существуют одновременно две противоположно направленные «стрелы времени».

Логически решить данную проблему можно лишь в том случае, если предположить, что во Вселенной существует определенная программа развития материального мира, включающая несколько последовательных стадий. В соответствии с этой программой вначале появляется и развивается неорганическая материя. Затем возникает органическая материя. В это время эволюция неорганической материи приостанавливается, начинается ее дезорганизация и распад, и за счет этого происходит повышение организации органической материи, появление все более сложных форм живых организмов и человека. Австрийский физик Э. Шредингер в своей книге «Что такое жизнь с точки зрения физики» (1972) подчеркивал, что характерная особенность биологических систем состоит в обмене энергией и веществом с внешним миром. Средство, при помощи которого организмы поддерживают себя постоянно на достаточно высоком уровне упорядоченности, состоит в непрерывном извлечении упорядоченности из окружающей их среды.

Таким образом, изменение направления «стрелы времени» в прошлом и настоящем, а также противоположная направленность «стрелы времени» в неживой и живой природе не только не мешают, но, наоборот, помогают лучше понять целостность процесса эволюционного развития мира, направленного на формирование некоего живого организма Земли. При этом единство процесса эволюции и закономерную смену его фаз можно непротиворечиво объяснить только действием внешней по отношению к материальному миру творческой Силы.

Научный анализ эволюционных процессов взаимодействия живой и неживой природы осуществляется в рамках новой неравновесной термодинамики, которая опирается на концепцию необратимых процессов в открытых системах. В отличие от закрытых, или изолированных систем, которые полностью подчиняются второму закону термодинамики, открытые системы обмениваются с окружающей средой энергией, веществом и информацией. В состоянии равновесия материя «слепа», тогда как в сильно неравновесных условиях она обретает способность воспринимать различия во внешнем мире. Необратимость открытых систем есть тот механизм, который создает порядок из хаоса (Пригожин, Стенгерс, 1986). Г. Хакен

назвал это новое направление исследований синергетикой, что в переводе с древнегреческого означает совместное действие, или взаимодействие, и хорошо передает смысл и цель нового подхода к изучению явлений природы (Рузавин, 1997). Именно представление об открытых системах, введенное неклассической термодинамикой, явилось основой для развития идеи направленной эволюции мира.

Тенденции развития физики. Анализ главных тенденций в развитии физических исследований свидетельствует о том, что физика и связанные с ней науки постепенно переходят от изучения структуры и свойств видимой материи к исследованию невидимых оснований, обуславливающих появление и эволюцию материального мира. Согласно современным представлениям, последовательность рождения и дальнейшее развитие материи обусловлены творческой силой, под действием которой возникает материя и начинается ее эволюция, направленная на формирование мира как единого целого. Целостное развитие мира и закономерное, взаимосвязанное чередование этапов его эволюции вынуждает признать наличие нематериальной Силы, которая существует до появления мира и независимо от него. Именно эта Сила, «решив» в какой-то момент вызвать материю к бытию, служит причиной появления мира. Очевидно, что она должна быть творческой, поскольку приводит к созданию разнообразных форм материи, тогда как слепая сила способна лишь к разрушению. Эта Сила должна действовать непрерывно, иначе мир перестанет развиваться, вновь станет равновесным и исчезнет. Постоянное действие творческой Силы приводит к увеличению разнообразия и усложнению материального мира. Судя по всему, идея мира содержит в себе полный план эволюционного развития, который постепенно актуализируется и воплощается материально. Тем самым физика неизбежно приходит к признанию надмирного разумного Начала, благодаря творческой идее, воле и силе Которого возникает и эволюционирует наш видимый материальный мир.

Эволюция органического мира

Идея мира как органического целого находит свое подтверждение не только в физике, но и в биологии. При анализе различных аспектов биологической эволюции неизбежно возникают вопросы, которые нельзя решить без признания того, что окружающий нас органический мир представляет собой некий огромный развивающийся организм. Почему, например, на Земле до сих пор существуют и не эволюционируют дальше «примитивные» организмы? Если бы эволюция представляла собой простое усложнение и прогрессивное изменение живой материи, то «примитивных» организмов не должно было быть на Земле.

При изучении закономерностей прогрессивной эволюции постоянно возникает аналогия между живым организмом и биологическим сообществом. В процессе роста и развития организма животного или растения в нем образуются всевозможные структуры (клетки, ткани, органы),

которые сильно отличаются между собой по степени сложности. Однако все они необходимы для существования живого существа и составляют основу его целостности и единства. Характер эволюционного развития органического мира позволяет предположить, что сообщества организмов и биосфера в целом также представляют собой некий живой организм более высокого иерархического ранга, а органическая эволюция есть не что иное, как рост и развитие этого большого организма Земли. Поэтому вопросы о причине, движущих силах и цели эволюции должны ставиться по отношению не к отдельным организмам, а ко всему этому вселенскому организму.

Идея мира как органического целого решительно проникает в биологическую науку. Убежденным сторонником ее был В.Н. Беклемишев (1964, 1994). Для него живой покров Земли - индивид высшего порядка. Структурными единицами его являются отдельные организмы. По мнению Беклемишева, если в составе многоклеточного организма мы усматриваем систему иерархически соподчиненных единиц, то и он сам, взятый в целом, входит в качестве структурного элемента в биоценоз. Но и биоценозы представляют собою систему иерархически соподчиненных и связанных друг с другом сообществ. Каждое из них, взятое в целом, является структурным элементом сообщества более высокого ранга. Восходя по этой линии охватывающих друг друга сообществ, мы достигнем совокупности всех организмов на поверхности Земли, которая составляет ее живой покров. Беклемишеву живой покров Земли, или Гомерида, как он называл его, представлялся сложнейшей совокупностью живых особей разных рангов, соподчиненных друг другу. Тем самым он полагал, что весь живой покров Земли в целом также, в известном смысле слова, является живым организмом (Светлов, 1994).

Многие ученые не рассматривают надорганизменные уровни организации жизни как отдельный организм только потому, что взаимосвязь живых существ друг с другом и окружающей средой представляются далеко не столь тесной по сравнению с органами внутри отдельного организма животного или растения. Однако Беклемишев логично обосновывал отсутствие принципиальных отличий в составе, структуре и функционировании живых организмов и биосферы в целом. Он отмечал, что мы знаем жизнь только в виде отдельных живых существ, или организмов. Но если физиологическая замкнутость этих систем по отношению к внешней среде всегда относительна, то меньше всего она является безусловной в отношении других живых существ. Чем больше мы всматриваемся, тем больше находим связей между живыми существами и, наконец, понимаем, что ни одно из них не может жить без других. Каждое живое существо построено из живых и неживых частей и само входит как органическая часть в состав высшего целого, более сложной живой системы. Жизнь организована в планетарном масштабе. Все живые существа - части одного целого, гигантской совокупности живых существ, живого покрова Земли. Тонкой пленкой одевая поверхность планеты, он живет многие сотни миллионов лет, постепенно создавая внутри себя все более сложные формы,

все более сложные взаимоотношения, переживая кризисы, обновляясь и неуклонно развиваясь (Беклемишев, 1964).

В пользу точки зрения о мире как органическом целом свидетельствуют и современные представления о многоуровневой организации жизни. Концепция структурных уровней живой материи включает представления системности и связанной с ней органической целостности живых организмов. Выделяют несколько иерархических рядов соподчиненных систем, включающих доклеточный, клеточный, многоклеточный, организменный, популяционно-видовой, биоценотический и биосферный уровни жизни. Принцип сложной организованности жизни, несводимой к какой-либо одной форме или системе, становится одним из теоретических фундаментов биологии. Данная концепция предполагает иерархию структурных уровней, в которой каждый последующий уровень входит в предыдущий, образуя единое целое, где низший уровень содержится в самом высоком. Таким образом, понятие уровней организации сливается с понятием органической целостности (Карпенков, 1997).

Важнейшей чертой этого принципа является отказ от признания организма единственно основной первичной формой организации живого и признание того, что в составе живого покрова Земли существует множество подчиненных систем, обладающих различными степенями организованности. Разработанные В.И. Вернадским, А. Тэнсли, В.И. Сукачевым и рядом других ученых представления о структурно-функциональном единстве живых существ в экосистемах способствовали развитию целостного синэкологического подхода к изучению эволюционных процессов (Завадский, 1967; Колчинский, 1983; Чернов, 1983).

Во многих современных исследованиях биосфера и экосистемы наделяются свойством программирования направлений эволюционных преобразований видов. Становится все более очевидным, что сама возможность появления и выживания новых видов есть результат биоценотической обстановки, а, в конечном счете, сдвигов в режиме функционирования биосферы в целом, действующих через обратные связи. Поэтому вполне резонно считать, что причинные цепочки эволюции направлены не столько «снизу вверх» от мутаций к популяциям и видам, сколько «сверху вниз» от биоценоза к видам и популяциям (Яблоков-Хнзарян, 1972; Камшилов, 1979; Жерихин, 1987; Назаров, 1991; Чернов, 1996). То есть более высокие по рангу биологические системы не сводятся к взаимодействию составляющих их элементов, а, наоборот, сами задают структуру, свойства и функции элементов. Это неизбежно ведет к предположению о существовании более высокой по своему уровню формы жизни, предопределяющей закономерности существования и развития жизни на Земле. Не исключено, что такой формой жизни и может быть развивающийся, живой организм биосферы.

Факт регуляции жизни сверху вниз от более высоких биологических систем к нижестоящим в настоящее время можно считать общепринятым. Но в этом заключается и определенное противоречие. Каким образом

вышестоящий уровень организации жизни может регулировать особенности нижестоящей по рангу биологической системы, если развитие жизни идет от структур простых к более сложным? Например, как может повлиять экосистема на формирование видовой структуры населения составляющих ее организмов, если она сама состоит из этих организмов, и до их появления не существовала? Очевидно, это можно объяснить только наличием программы развития надорганизменных систем. Подобно тому, как любое живое существо растет и развивается по определенной программе, заложенной в его генетическом коде, также и более высокая по рангу живая система должна иметь определенную программу и цель развития, которая заложена в каком-то неведомом нам генетическом коде Земли или же в творческой идее ее Создателя.

Есть ли у нас основания отвергнуть возможность программирования развития биосферы? Земная жизнь со своим интереснейшим и во многом еще загадочным генным механизмом - только малая часть гигантского целого, называемого Вселенной, а то, что свойственно части целого, должно быть свойственно и всему целому (Карпенков, 1997). Многочисленные факты, полученные в наши дни, позволяют все более уверенно говорить о направленном характере биологической эволюции. Развитие биосферы предстает как чередование этапов эволюции, прерываемых скачкообразными переходами в качественно новые состояния. При этом образуются все более сложные и упорядоченные формы живого вещества. Вершиной направленного развития стало появление в ней человека, открывшего эру становления разума на Земле.

Общетеоретические аспекты единой теории развития мира

Изучение эволюции неорганического и органического мира в рамках конкретных научных дисциплин выявило целый ряд закономерностей, обуславливающих единство и целостный характер эволюции мира. Результаты этих исследований сами по себе достаточно убедительно свидетельствуют о том, что окружающий нас мир есть развивающееся органическое целое. Дополнительное подтверждение этому можно найти в теоретических исследованиях, направленных на выявление наиболее общих закономерностей появления, существования и развития мира. Важную роль в этом играют исследования принципов организации систем, возвращение в науку идей телеологии и развитие антропного принципа.

Системность как принцип устройства мира. Весь окружающий нас мир, его предметы, явления и процессы являются совокупностью самых разнообразных по конкретной природе и уровню организации систем. Каждая система в этом мире взаимодействует с другими системами, поэтому системные исследования становятся доминирующими в науке. Системный подход в корне подрывает прежние представления о мире, когда природа рассматривалась как простая совокупность различных процессов и явлений, а

не тесно взаимосвязанных и взаимодействующих систем, различных по уровню своей организации и по сложности (Рузавин, 1997).

В современной науке особую актуальность приобретает старая философская проблема о соотношении части и целого. Системный подход строится на известном научно-философском положении о том, что всякая система характеризуется особыми целостными, интегральными свойствами, отсутствующими у его компонентов. Свойство целого есть нечто большее, чем простая сумма свойств его частей, целое всегда предшествует частям и всегда важнее частей.

Применение системного подхода к изучению природных явлений ограничивается тем, что в теории системности пока не обнаружены механизмы синтетического перехода свойств частей в свойство целого. Несмотря на широкое развитие системных методов в науке и философии, имеются существенные трудности в поисках объединяющего начала и в объяснении механизмов соединения отдельных частей в целостную систему (Шмальгаузен, 1938; Хайлов, 1970; Блауберг, Юдин, 1973;).

Для решения этой задачи необходимо в первую очередь разработать общие принципы организации систем. Современные данные показывают, что решить проблему соотношения целого и его частей возможно лишь при условии признания объективного существования и тесного взаимодействия идеального и материального планов бытия. Другим важным условием правильного понимания соотношения целого и части служит осознание факта того, что целостные свойства материальных объектов заключены не в них самих, а в их идее. При этом идею следует понимать не как абстрактное понятие, а как действительную причину бытия и целостности материального мира.

Анализ свойств материальных предметов не позволяет обнаружить ничего такого, что характеризовало бы их как целое. Все они состоят из отдельных частей и являются лишь агрегатами, способными выполнять определенные функции в окружающем мире. При этом необходимым условием реального существования любого материального объекта является его идея. Каждый предмет имеет определенный смысл, заключающийся в его функциональном назначении. Создать совершенно бессмысленную вещь принципиально невозможно. Даже если поставить себе цель изобрести ненужный, лишенный всякого смысла предмет, то и в этом случае в основе его будет лежать идея создания бессмысленной вещи.

Все созданные человеком предметы есть результат воплощения человеческой мысли. Возьмем, к примеру, автомобиль. Этим словом обозначается набор деталей, собранных воедино таким образом, чтобы с помощью данного устройства можно было перевозить людей или грузы. Но существует ли реально автомобиль, как некий целостный материальный объект? Очевидно, нет. Можно прикоснуться к любой части автомобиля, сесть на сидение, взяться за руль и т.д. Но автомобиль как целое с помощью наших органов чувств обнаружить не удастся. Это идеальное понятие. Части, из которых состоит автомобиль, например, двигатель, карбюратор, колеса и

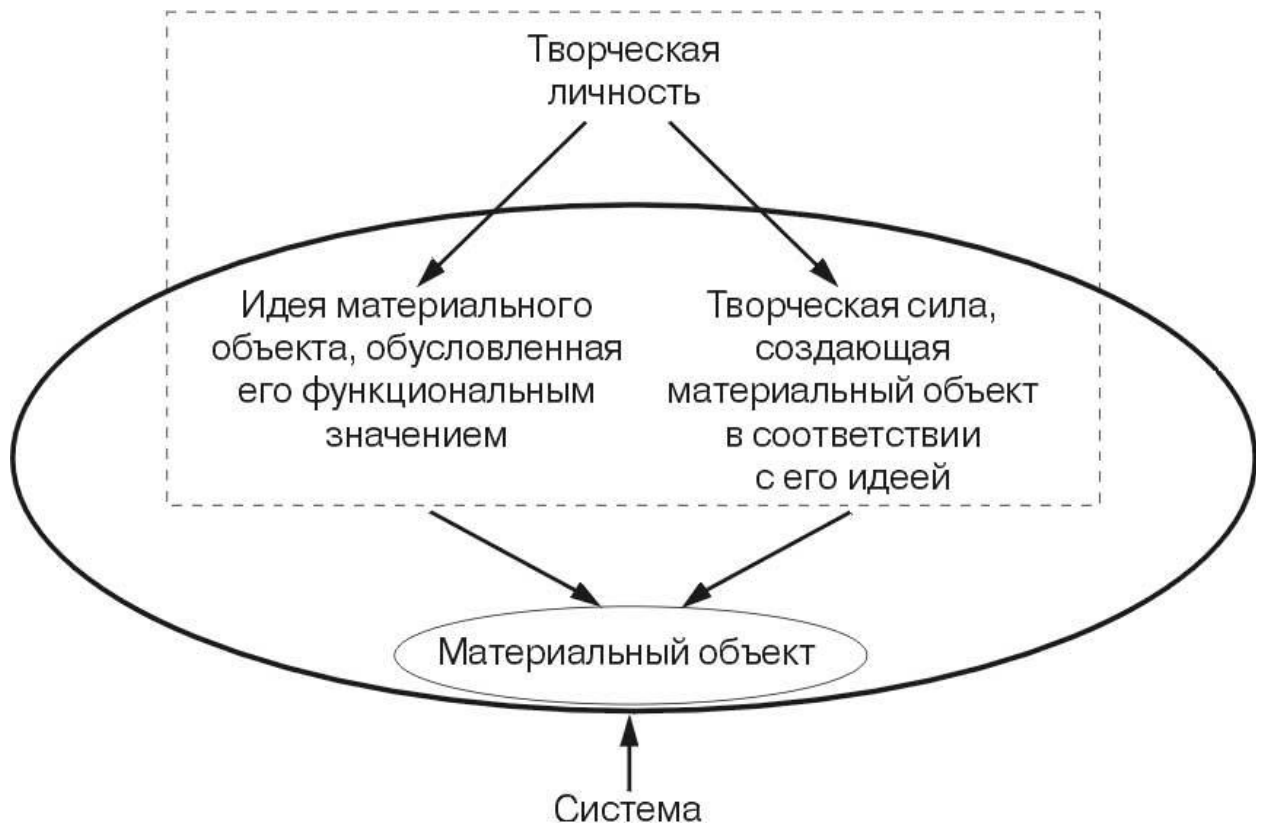
т.д., сами являются отдельными материальными объектами, состоящими из более мелких частей. А эти части, в свою очередь, тоже самостоятельные материальные объекты. Для каждой из них справедливо утверждение об идеальной природе целостного начала. Отсюда становится понятным, что в основе автомобиля как некоего целого лежит идеальная конструкция, в которой идеи низкого иерархического уровня соединяются в идеи более высокого иерархического уровня, образуя целостную систему иерархически соподчиненных идей.

Начало целостности отсутствует в материальном объекте, в данном случае в автомобиле, так как оно заключается в идее автомобиля, которая возникает и существует лишь в сознании человека (или вторично в чертежах и технических данных) и реализуется в процессе производства автомобиля как материального объекта. Идея автомобиля, в свою очередь, обусловлена его функциональным назначением – перевозить людей и грузы. Необходимость выполнения этой функции вызывает появление в голове человека идеи о том, какие части и в каком порядке должны быть соединены для того, чтобы автомобиль мог эффективно выполнять свою функцию. Воплощение этой идеи и приводит к появлению материального объекта – автомобиля.

Посредством разума можно создать и соединить вместе элементы, сочетание свойств которых приводило бы к появлению совершенно нового свойства системы как целого. Именно идея обуславливает целостность материального объекта при множественности составляющих его частей. Поэтому системой в строгом смысле этого слова нельзя называть материальный объект сам по себе. Понятие системы шире понятия материального объекта. Помимо него в систему входит идея материального объекта, как нечто вполне реальное, не улавливаемое нашими органами чувств, но познаваемое нашим разумом, и творческая сила, его создающая. При этом необходимой причиной и условием существования системы является творческая деятельность разумной личности, задумавшей и воплотившей свой замысел, в данном случае человек.

Для того чтобы понять причину целостности материальных объектов и механизмы синтетического перехода свойств частей в свойства целого, мы должны принимать во внимание, что в структуру системы входят различные по своей природе факторы: функция, идея, сила, материя. При этом любая система возникает в результате творческой деятельности разумной личности, которая (1) определяет необходимость появления материального объекта, (2) составляет идею объекта и (3) создает материальный ее аналог. В конечном итоге именно в творческой деятельности разумной личности заключена причина целостности системы и «загадочный» синтез свойств элементов системы в свойство самой системы как целого (рис. 30).

Можно предположить, что в отношении природных объектов и окружающего нас мира в целом действуют те же механизмы формирования целостных систем, как для предметов, созданных человеком. В каждой природной материальной системе ее элементы подбираются и соединяются



вместе таким образом, чтобы она могла выполнять характерную для нее функцию в вышестоящей системе. Во всей природе виден смысл, порядок, закономерность. Попытки отрицания целесообразности в природе приводят к появлению трудностей в объяснении возникновения и эволюции объектов природы и самого человека. Если очевидную целесообразность живых организмов, их сложных органов и тканей еще можно попытаться объяснить с помощью теории естественного отбора, то многообразие неживых природных систем убедительно свидетельствует об идеальном основании их появления и развития.

Все это дает возможность предполагать, что окружающий нас мир строится на основании замысла, или всеобъемлющей идеи, в соответствии с которой материальный мир возникает и развивается до тех пор, пока не достигнет соответствия идеальному замыслу о нем. Для создания системы, помимо идеального замысла о ней, необходимо наличие силы, с помощью которой эта идея воплощается в конкретный материальный объект. Человек создает вещи своим трудом. Но в природе мы также видим непрерывное движение, созидание и разрушение, рост и развитие. Значит, должна существовать внешняя по отношению к природе сила, способная вызывать движение материи, поддерживать функциональную и структурную целостность природных систем, обуславливать и направлять их развитие. Для объяснения существования и эволюции мира мы должны принять существование творческой силы, или Творца, Который задумал наш мир и создает его в соответствии со Своим замыслом. До сих пор в науке идея Божественного творения мира отвергалась, но здравый смысл, логика и

результаты исследований, полученных с помощью системного подхода, вынуждают все большее число ученых принимать эту точку зрения.

Принцип конечной причины. Понятие так называемой «финальной причинности», или телеологического истолкования явлений было введено в науку еще Аристотелем. У него это было связано с понятием «энтелехии», той движущей силы, благодаря которой возможно развитие, т.е. движение данного бытия, например, семени какого-либо растения к его норме, к его конечной цели.

Наука Нового времени выросла из борьбы с телеологией, в противовес которой выдвинулось механическое истолкование явлений природы. Образцом причинных соотношений были признаны явления чисто механического характера, где одна материальная частица толчком порождает движение в другой материальной частице. Из этого постепенно развилось то широкое обобщение - «механическое истолкование природы», при котором нет места никакой финальной причине. С успехом примененное в физике, оно развилось позже в общее учение о причинности, устранившее совершенно идею финальной причинности.

Постепенно в науке происходит восстановление идеи телеологии. Анализ эволюционных процессов на всех уровнях организации материи убедительно свидетельствуют о том, что мир, как и любой организм, развивается по определенной программе. Исходя из цели развития, необходимо должна существовать конечная причина, обуславливающая характер мирового процесса. В само понятие причинности наука внесла очень существенное изменение, имеется в виду идея творческой причинности. При механическом причинном объяснении фактов признается, как нечто само собой разумеющееся, что причина равна следствию, т.е. в следствии нет ничего сверх того, что есть в причине, никакого прироста в бытии. Между тем в биосфере на каждом шагу мы в следствии констатируем прирост сравнительно с тем, что было в причине. Причинность движет развитие, т.е. обогащает бытие, вносит в бытие то, чего до этого не было. Это вскрывает истинный смысл понятия причинности. Причинность означает созидание: причина «созидает», творит то, что мы находим в следствии. Иначе говоря, причинность выражает тайну не движения в бытии, а тайну творчества (Зеньковский, 1996).

Антропный принцип. Успехи космологии, физики, биологии и других наук двадцатого столетия, а также обращение науки к представлениям о наличии творческой конечной причины, цели, заданной программы развития мира наиболее ярко выразилось в появлении антропного принципа. Согласно этому принципу, Вселенная должна быть такой, чтобы в ней на некоторой стадии эволюции смог появиться наблюдатель (Карпенков, 1997).

В рамках космологии была осмыслена эволюция физической Вселенной, которая поставила ученых перед необходимостью признать факт «начала» этой эволюции, дав ему удовлетворительное физическое объяснение. Именно эволюционность Вселенной объективно подталкивала исследователей искать такую «формулу» эволюции, которая учитывала бы

буквально все, в том числе жизнь и существование человека. В современной науке, как и в античной платоновской космологии, появляется задача соотнести начало Космоса, его свойства и свойства человека. Эти же успехи космологии породили в среде ученых надежду построить единую теорию всего. Обобщения механики, электродинамики и гравитации, сделанные Эйнштейном, дали сильный толчок к поиску такого рода теорий.

Попытки определить место жизни в развивающейся Вселенной сталкиваются с двумя обстоятельствами, требующими если не объяснения, то, по крайней мере, регистрации их как проблем, решение которых надлежит найти в будущем. Речь идет об определении ближайшей точки, в которую толкает мир направленное развитие, и о феномене «тонкой подстройки» Вселенной. Поняв первую из этих проблем, можно будет установить роль жизни в происходящем движении, ее предназначение. Поскольку направленность развития есть данность, изначально присущая материи, то появление в ходе этого процесса разума должно иметь какой-то смысл, предназначение (Павленко, 1997).

Что же касается «тонкой подстройки» Вселенной, то она в определенной степени связана с направленным развитием и заслуживает особого внимания. Все началось с вопроса: почему так называемые физические постоянные, например, безразмерные константы четырех фундаментальных взаимодействий, размерные константы типа гравитационной постоянной, постоянной Планка, заряда электрона, массы электрона и протона, скорости света, имеют такие, а не какие-нибудь иные значения. И что случилось бы со Вселенной, если бы эти значения оказались другими?

Имеются очень узкие «рамки» в выборе подходящих значений физических постоянных, допускающие существование знакомой нам Вселенной. Природа с очень высокой степенью точности «подогнала» большое число представляющихся нам независимых параметров, а выход за пределы «рамок» закрывает возможность протекания в системе процессов нарастания сложности и упорядоченности вещества.

Например, увеличение постоянной Планка более чем на 15% лишает протон возможности объединяться с нейтроном, что делает невозможным протекание ядерного синтеза. Небольшая асимметрия между веществом и антивеществом позволила на ранней стадии образоваться барионной Вселенной, без чего она выродилась бы в фотонно-лептонную пустыню. Неустойчивость нуклонов с атомными числами 5 и 8 прервала первичный ядерный синтез на стадии образования ядер гелия, благодаря чему смогла возникнуть водородно-гелиевая Вселенная. Наличие у ядра углерода C^{12} возбужденного уровня с энергией, почти точно равной суммарной энергии трех ядер гелия, открыло возможность для протекания звездного ядерного синтеза, в ходе которого образовались все элементы таблицы Менделеева. Расположение энергетических уровней у ядра кислорода оказался таким, что не позволяет в процессах ядерного синтеза превратиться всем ядрам углерода

в кислород, а ведь углерод - это основа органической химии и, следовательно, жизни.

Таким образом, наука столкнулась с большой группой фактов, раздельное рассмотрение которых создает впечатление о необъяснимых случайных совпадениях, граничащих с чудом. Вероятность каждого подобного совпадения очень мала, а уж их совместное существование и вовсе невероятно. Под таким углом зрения сам факт существования направленно развивающейся Вселенной предстает как маловероятный. Но ведь никто не заставляет нас считать подобные факты случайными совпадениями. Вполне обоснованной представляется постановка вопроса о существовании пока непознанных закономерностей, способных организовать Вселенную определенным образом.

У наблюдателя неизбежно возникает вопрос: случайна ли обнаруженная им «тонкая подстройка» Вселенной или она предопределена каким-то глобальным процессом самоорганизации? За подобным вопросом скрывается серьезный подтекст. Признание «тонкой подстройки» закономерным природным явлением приводит к заключению, что с самого начала во Вселенной потенциально заложено появление «наблюдателя» на определенном этапе ее развития. Такие выводы равносильны признанию существования у природы определенных целей. Если «тонкая подстройка» изначально заложена во Вселенной, то линия ее последующего развития в основном предопределена, а появление наблюдателя на соответствующем этапе неизбежно. Из этого следует, что в родившейся Вселенной потенциально было заложено ее будущее, а процесс развития приобретает целенаправленный характер. Появление разума не только заранее «запланировано», но и имеет определенное предназначение, которое проявит себя в последующем процессе развития (Павленко, 1997).

В содержании антропного принципа присутствуют не только физические или обобщенно-научные концептуальные моменты. В нем заключается и некоторая метафизическая позиция, которая предполагает определенный взгляд на Вселенную. В своей объективной основе антропный принцип ведет к сближению научных и религиозных взглядов о возникновении и развитии мира. Он вводит в науку замысел и цель, которые могут быть только у Творца.

Развитие биологии и науки в целом постепенно приводит к пониманию того, что эволюция органического мира происходит не сама по себе, а по определенной программе, заложенной в идее ее Создателя. Исходя из этого, понятие эволюции в наиболее общем виде можно определить как творческий процесс создания и развития мира, конечная цель которого определяется неведомым нам пока Божественным замыслом. Это определение эволюции должно лежать в основании новой эволюционной теории, на пороге которой стоит биология и вся современная наука. Создание единой теории развития

мира сопровождается синтезом знаний и постепенным сближением позиций науки, философии и религии. Этот процесс ни в коем случае нельзя рассматривать как обратный путь и ослабление позиций науки в современном мире. Наоборот, он служит свидетельством величайшего прогресса науки, которая вплотную подошла к изучению фундаментальных проблем мироздания. Пытливая человеческая мысль давно ставила и искала решения этих проблем с помощью чистого разума. Сейчас открывается возможность опытного познания сложнейших философских и религиозных вопросов появления, существования и развития мира. Эволюционные преобразования происходят по определенным законам, и именно через изучение конкретных механизмов эволюционного процесса мы сможем подойти к более глубокому пониманию причин, движущих сил и конечной цели эволюции мира.

Глава 14. Появление жизни и разума

При анализе подходов к формированию единой теории развития мира главное внимание мы уделяли вопросам происхождения и эволюции неорганической материи. Кроме того, на протяжении всей книги в рамках теории Ч. Дарвина мы подробно рассмотрели механизмы эволюционного развития живых организмов. Однако в эволюции мира как органического целого имеются моменты, в которых происходят качественные эволюционные скачки, связанные с переходом материи на более высокий уровень организации - появление жизни и разума. Два этих события в истории Земли служат звеньями, соединяющими процессы эволюции неорганического, органического мира и человека в единый эволюционный процесс. С этих позиций вопрос о происхождении жизни и разума играет важнейшую роль в формировании единой теории развития мира.

Концепции возникновения жизни

Загадка появления жизни на Земле с незапамятных времен волнует человечество. На протяжении веков менялись взгляды на эту проблему, но наука еще далека от ее решения. И сегодня продолжают споры о материальной сущности жизни. Является ли она просто чрезвычайно упорядоченным состоянием тех же элементов, из которых состоит «неживое» вещество, или существуют пока неоткрытые элементарные «частицы жизни», переводящие на определенном уровне концентрации «обычное» физико-химическое вещество из неживого состояния в живое?

Существует несколько концепций возникновения жизни: 1) концепция происхождения жизни на Земле в историческом прошлом в результате процессов, подчиняющихся физическим и химическим законам; 2) концепция вечного существования жизни в Космосе; 3) концепция панспермии, согласно которой жизнь была занесена на Землю извне.

Первая из этих концепций получила наибольшее признание в научной среде. В 1924 году в книге А.И.Опарина «Происхождение жизни» была впервые сформулирована естественнонаучная концепция, согласно которой возникновение жизни - это единый, естественный процесс, слагавшийся из протекавшей в условиях ранней Земли первоначальной химической эволюции, перешедшей затем на качественно новый уровень биохимической эволюции. С самого начала этот процесс был неразрывно связан с геологической эволюцией внешних оболочек Земли. Независимо от Опарина подобный подход (несколько позже, в 1929 г.) высказал английский физиолог Дж. Холдейн. Затем эстафету подхватил английский физик Дж. Бернал (Карпенков, 1997).

А.И. Опарин считал, что периоду развития жизни предшествовал длительный период химической эволюции Земли, во время которого (3-5 млрд. лет тому назад) образовались сложные органические вещества и протоциты. Их возникновение положило начало биохимической эволюции.

Органические вещества могли создаваться из более простых соединений. Энергию для этих реакций синтеза, вероятно, доставляла интенсивная солнечная радиация (главным образом, ультрафиолетовая), падавшая на Землю до того, как образовался слой озона, который стал задерживать большую ее часть. Разнообразие находящихся на суше и в океанах простых соединений, площадь поверхности Земли, доступность энергии и масштабы времени позволяют предположить, что в океанах постепенно накапливались органические вещества, и из них образовался тот «первичный бульон», в котором могла возникнуть жизнь.

Для построения любого сложного органического соединения, входящего в состав живых тел, нужен небольшой набор блоков-мономеров (низкомолекулярных соединений): 29 мономеров (из них 20 аминокислот, 5 азотистых оснований) описывают биохимическое строение любого живого организма. Оно состоит из аминокислот, из которых построены все белки, азотистых соединений - составных частей нуклеиновых кислот, глюкозы - источника энергии, жиров - структурного материала, идущего на построение в клетке мембран и запасующего энергию. После того, как углеродистые соединения образовали «первичный бульон», могли уже организовываться биополимеры - белки и нуклеиновые кислоты, обладающие способностью обмена веществ и свойством самовоспроизведения себе подобных. Так возник живой организм.

В подтверждение возможности абиогенного синтеза были проведены следующие опыты. Воздействуя на смесь газов электрическими зарядами, имитирующими молнию, и ультрафиолетовым излучением, ученые получали сложные органические вещества, входящие в состав живых белков. Органические соединения, играющие большую роль в обмене веществ, были искусственно получены при облучении водных растворов углекислоты. Американский ученый С. Миллер в 1953 году синтезировал ряд аминокислот при пропускании электрического заряда через смесь газов, предположительно составлявших первичную земную атмосферу. Были синтезированы и простые нуклеиновые кислоты. Этими экспериментами было доказано, что абиогенное образование органических соединений во Вселенной могло происходить в результате воздействия тепловой энергии, ионизирующего и ультрафиолетового излучений и электрических разрядов. Первичным источником этих форм энергии служат термоядерные процессы, протекающие в недрах Земли.

Начало жизни на Земле было связано с появлением нуклеиновых кислот, способных к воспроизводству белков. Переход от сложных органических веществ к простым живым организмам пока неясен. Теория биохимической эволюции предлагает лишь общую схему. В соответствии с ней на границе между коацерватами - сгустками органических веществ - могли выстраиваться молекулы сложных углеводов, что приводило к образованию примитивной клеточной мембраны, обеспечивающей коацерватам стабильность. В результате включения в коацерват молекулы,

способной к самовоспроизведению, могла возникнуть примитивная клетка, способная к росту (Горелов, 1997).

Самое трудное для этой гипотезы - объяснить способность живых систем к самовоспроизведению и обмену веществ, т.е. сам переход от сложных неживых систем к простым живым организмам. Как это произошло - пока трудно даже предполагать. Мы наблюдаем конечный результат произошедшего скачка, создавшего живую клетку.

Теория Опарина выглядит очень логичной и убедительной, и, по-видимому, в прошлом все именно так происходило на Земле. Однако эта теория описывает лишь физические условия возникновения живых организмов и эволюцию органической материи, из которой эти живые организмы состоят, и не решает вопроса о том, что такое жизнь.

В.И. Вернадский совершенно справедливо подчеркивал, что, в «действительности, биолог изучает не «жизнь», а живое вещество, выдвигая отдельное живое естественное тело - живой организм. Явление жизни по своему масштабу не может научно решаться, исходя только из живого организма, из естественного тела, которым фактически занимается биолог, без предварительного, точного логического анализа понятий жизни и живого организма. Биолог говорит обычно о жизни, а изучает живой организм. При этом его обобщающая мысль направлена на понятие жизни, а не живого организма» (Вернадский, 1997).

Интуитивно любой исследователь понимает, что органическая материя не может «жить» сама по себе. Должно существовать какое-то начало, придающее материи свойство жизни. Помимо сложной структурной организации в живом организме должна существовать некая таинственная «жизненная сила», которая отличает живое от неживого и благодаря которому органическое вещество приобретает свойства, характеризующие его именно как живое вещество.

На первых порах развития биологии существовало целое направление витализма, занимавшееся поиском такого жизненного начала. Одной из наиболее интересных представляется попытка немецкого биолога и философа Г. Дриша возродить существовавшее еще у Аристотеля понятие энтелехии для объяснения целесообразности живых систем. Основываясь на своих опытах по регенерации морских ежей, которые восстанавливают удаленные у них части тел, Дриш утверждал, что все живые организмы обладают особой способностью к целесообразным действиям по сохранению и поддержанию своей организации и жизнедеятельности, которую он назвал энтелехией. По сути дела энтелехия ничем не отличается от «жизненной силы» виталистов, хотя в духе своего времени (XX век) Дриш вводил градации и различные степени для различных живых организмов (Рузавин, 1997). Поскольку виталистам не удалось раскрыть ни подлинной причины, ни механизма отличия живого от неживого, взгляды сторонников витализма не получили широкого распространения в биологии. Тем не менее, проблема жизненного начала остается и требует своего решения.

В пользу того, что жизнь возникает не случайно в результате простого усложнения материи, а под влиянием определенной организующей силы свидетельствует высокая степень упорядоченности и организованности живых организмов. В последние десятилетия была вскрыта чрезвычайная структурная и функциональная сложность «живого» вещества и законов, управляющих его развитием. Высочайшая степень упорядоченности и саморегулирования жизни, по-видимому, не могли возникнуть из-за случайных стечений обстоятельств (Карпенков, 1997).

Свойства живых организмов

Для того чтобы лучше понять сущность жизни, необходимо выявить признаки, отличающие живое от неживого. В качестве специфических свойств живых организмов обычно называют обмен веществ, размножение, подвижность, раздражимость, способность к росту, питание, приспособление к изменяющимся условиям среды и ряд других признаков. В.И. Вернадский, проанализировав различия между живым и косным веществом, пришел к выводу о существовании резкого, материального и энергетического различия между живыми и косными естественными телами. По его мнению, в биосфере нет процессов, где бы это различие исчезало. При наличии непрерывного биогенного обмена атомов и энергии между живыми и косными естественными телами биосферы, существует целая пропасть в их строении и свойствах. Вернадский сформулировал эмпирическое обобщение, которое гласит: «Между живыми и косными естественными телами биосферы нет переходов - граница между ними на всем протяжении геологической истории резкая и ясная. Материально-энергетически в своей геометрии, живое естественное тело, живой организм отличен от естественного тела косного. Вещество биосферы состоит из двух различных состояний - живого и косного» (Вернадский, 1997).

Это привело Вернадского к убеждению, что переход на Земле от неживого вещества к простейшей жизни произошел на ранней стадии ее развития и занял узкий временной интервал (не более двух сотен миллионов лет). То есть жизнь появилась на Земле практически одновременно с появлением самой Земли. А это, по мнению Вернадского, дает возможность высказать предположение, что жизнь существует во Вселенной вечно и поэтому не имеет своего начала. По Вернадскому, вопрос о жизни в Космосе должен быть поставлен в науке. К этому приводит ряд эмпирических данных, которые указывают на принадлежность жизни к таким же общим проявлениям реальности, как материя, энергия, пространство, время (Вернадский, 1997).

Для подтверждения своих идей Вернадский ссылался на исследования Л. Пастера, и П. Кюри, открывших существование для живых организмов особого, иного, чем обычное физически и геометрически характеризуемое, состояние пространства - левизны и правизны. По мнению Вернадского, наиболее яркие различия между живой и косной материей, несовместимые с

представлением о жизни, как о частном планетном явлении, заключается в том, что состояние пространства, отвечающего телу живого организма, как бы оно мало или велико не было, диссимметрично.

Основным свойством диссимметрии, т.е. особого состояния пространства-времени, отвечающего жизни и занятому ею объему, является то, что причина и следствие явлений, в нем наблюдаемых, должны отвечать одной и той же диссимметрии. По словам Вернадского, П. Кюри совершенно правильно понял, что диссимметрическое явление вызывается такою же диссимметрической причиной. Исходя из этого принципа (названного Вернадским принципом Кюри) следует, что особое состояние пространства жизни обладает особой геометрией, которая не является обычной геометрией Евклида (Вернадский, 1997).

Развивая далее свою идею, Вернадский отмечает, что реальным, логически правильным выводом из принципа Пастера-Кюри является принцип Реди. Еще во второй половине XVII в. широкое распространение получил принцип, провозглашенный известным флорентийским врачом и натуралистом Ф. Реди, что все живое возникает из живого. Утверждению этого принципа содействовали исследования знаменитого английского физиолога Уильяма Гарвея (1578-1657), который считал, что всякое животное происходит из яйца, хотя он допускал возможность возникновения жизни абиогенным путем (Рузавин, 1997).

По мнению Вернадского, принцип живое из живого является проявлением диссимметрии Пастера, ибо иным путем создаться в биосфере правизна-левизна, отвечающая диссимметрии Пастера, не может. Поддержание длительности жизни в течение всего геологического времени делением, почкованием или рождением является основным проявлением особого пространства-времени живых естественных тел, его особой геометрией. Логически правильным выводом из принципа Пастера-Кюри будет, по идее Вернадского, то, что явления, отвечающие жизни, необратимы во времени, так как пространство живого организма при диссимметрии Пастера может обладать только полярными векторами, каким и является для него вектор времени (Вернадский, 1997).

Источник и природа жизни

Представления Л. Пастера, П. Кюри и В.И. Вернадского об особом геометрическом пространстве жизни и необратимости явлений жизни имеют большое значение для понимания того, что жизнь не заключена автономно в организме или в отдельной его части, а находится повсюду, как в живых организмах, так и в окружающем их пространстве.

Еще известный немецкий философ Ф.В. Шеллинг говорил о том, что в организме нет такого места, которое можно было бы считать источником жизни. По его мнению, верх бессмыслицы утверждать, что жизнь есть свойство материи, противопоставляя всеобщему закону инертности то, что

нам известно в качестве исключения из этого правила, - одушевленную материю (Шеллинг, 1998).

По Шеллингу, образование животной материи может быть объяснено лишь по аналогии с химическим процессом, но это образование, где бы оно ни происходило, всегда уже предполагает жизнь. Жизнь не есть свойство или продукт животной материи, напротив, материя есть продукт жизни. Поэтому нет ничего более нелепого, чем превращать жизнь в свойство вещей, тогда как, напротив, вещи суть лишь свойства жизни, ее различные выражения. Следовательно, причина жизни должна была бы существовать раньше материи, которая не живет, а оживлена, и искать саму эту причину также следует не в оживленной материи, а вне ее (Шеллинг, 1998).

Шеллинг рассматривал жизнь не как продукт, а как продуктивность, т.е. как процесс взаимодействия различных начал в природе. Жизнь состоит только в самом процессе - поэтому предметом особого исследования является выяснение того, какими средствами природа достигает непрерывности этого процесса. Какими средствами она достигает того, чтобы, например, в теле животного, пока оно живет, никогда не возникал конечный продукт, ибо совершенно очевидно, что жизнь состоит в непрерывном становлении и что каждый продукт именно потому, что он продукт, мертв (Шеллинг, 1998).

По Шеллингу, это взаимодействие обусловлено нарушением равновесия сил в природе. Противоположным силам присуще необходимое стремление полагать себя в равновесие. Поскольку в природе все непрерывно стремится вперед, основание этому надо искать в начале, которое, будучи неисчерпаемым источником положительной силы, вновь и вновь возбуждает движение и непрерывно поддерживает его. Это положительное начало есть первая сила природы. Положительному началу жизни вне животной материи должно соответствовать отрицательное начало внутри этой материи. Положительное начало жизни должно быть единым, отрицательные начала должны быть многообразными. На основании этого Шеллинг утверждает единство органической и неорганической материи. Неорганическая и органическая природы связаны одним и тем же началом. Первая есть более высокая потенция второй и создана лишь более высокой потенцией тех же сил, которыми создана вторая. Разница между органической и неорганической природой существует только в природе в качестве объекта и что природа (жизнь) в качестве изначально продуктивной парит над обоими (Шеллинг, 1998).

Таким образом, в учении Шеллинга жизнь рассматривается как внешняя по отношению к материальному миру сила, действие которой приводит к появлению органической и неорганической материи и постепенной эволюции живых организмов из неживой материи.

Вопросы, поставленные в натурфилософии Шеллинга, послужили предметом глубоких и всесторонних исследований в физике и биологии, которые значительно приблизили нас к пониманию сущности жизни. Как известно, живая природа развивается в направлении усовершенствования и

усложнения новых видов растений и животных. В противоположность этому, физические и другие системы неживой природы эволюционируют в направлении усиления их беспорядка, разрушения и дезорганизации. В таком случае становится непонятным, каким образом из неживой природы, системы которой имеют тенденцию к дезорганизации, могла появиться когда-либо живая природа, где системы, напротив, стремятся к совершенствованию и усложнению своей организации (Рузавин, 1997).

Это казалось бы противоречит утверждению Шеллинга о единстве неорганической и органической материи и подтверждает точку зрения Вернадского о существовании непроходимой грани между живыми и неживыми естественными телами. Однако именно в физике нашлось решение этой проблемы. Как мы отмечали выше, в новой термодинамике место закрытой, изолированной системы заняло принципиально иное фундаментальное понятие открытой системы, которая способна обмениваться с окружающей средой веществом, энергией, информацией. Если к открытой физической системе подводить энергию, она приобретает способность к усложнению своей структуры и снижению энтропии. Живые организмы являются типичной открытой системой. При этом живые организмы поддерживает себя постоянно на достаточно высоком уровне упорядоченности за счет непрерывного извлечения упорядоченности из окружающей среды, т.е. из неорганической материи (Шредингер, 1972).

Это означает, что в принципе между живыми и неживыми системами нет непроходимой границы и они могут эволюционировать в одном направлении. Однако этого не происходит в действительности потому, что неживые, физические системы после возникновения органической материи «оставлены в покое» и подвергаются процессу разрушения и дезорганизации; живые же системы, наоборот, постоянно испытывают воздействие некоей силы, заставляющей их развиваться в сторону усложнения и упорядоченности. Складывается впечатление, что на Земле происходит целенаправленный, глобальный процесс постепенного превращения неживой, физической материи в живую биологическую материю. То есть жизнь организована таким образом, что неорганическая материя подвергается непрерывному разрушению и из ее элементов формируется живое население Земли. В данном случае можно провести аналогию между Землей с ее живыми обитателями и яйцом птицы, в котором происходит процесс превращения «неживого» питательного вещества в живой организм птенца.

Действительно, современные экологические исследования дают основания предполагать, что функция растений и животных состоит в том, чтобы извлекать из недр Земли и ее атмосферы всевозможные химические элементы и превращать их во все более сложно организованную живую материю. Если мы продолжим далее аналогию с яйцом, то можем представить себе дальнейшую эволюцию Земли следующим образом: со временем живое вещество планеты будет существенно возрасти в массе и начнется формирование единого, живого организма, составными частями

которого являются многообразные виды растений и животных, населяющих нашу планету, и человек. При этом количество неорганического вещества на Земле будет сокращаться. Постепенно оно полностью перейдет в состав этого нового живого организма.

Из всего ранее сказанного можно сделать вывод, что понятие жизни значительно шире понятия живого организма. Процесс жизни заключается в превращении неорганического вещества в органическое вещество, поэтому неорганическое вещество является полноправным участником процесса жизни. В живых организмах жизнь проявляется лишь наиболее ярко. Отсюда следует, что жизнь это взаимодействие некоего жизненного начала, или «жизненной силы» с материей, которая под воздействием этой силы вначале возникает и развивается в форме неорганического вещества и затем превращается в органическое вещество и в живые организмы, в которых жизнь видимым образом и проявляется.

В сущности, всякий организм представляет собой биокосное тело. В нем не все «живое». Во время его питания и дыхания в него непрерывно попадают косные тела, которые от него совсем неотделимы. Для всякого живого организма мы имеем части его тела, которые в живом процессе, в поддерживающих жизнь миграциях атомов, вечно изменчивом жизненном равновесии, в явлениях метаболизма, дыхания и питания не могут считаться, строго говоря, каждая в отдельности живой (Вернадский, 1997). То, что делает это биокосное тело, состоящее из «неживых» и «живых» частей, в целом живым и есть пока еще загадочное жизненное начало.

Отличие жизни как таковой от живой материи становится еще более наглядным, исходя из современных представлений о многоуровневой организации жизни. Очевидно, что все иерархически соподчиненные биологические системы, состоящие из множества неорганических химических элементов и органических соединений, объединены общим «полем» жизни, пронизывающим эти системы снизу доверху, от атомов и молекул до отдельных организмов, экосистем, биосферы. Это жизненное начало не только пронизывает все биологические системы, но содержит и организует их своей силой.

Единство и взаимосвязь концепции появления живых организмов из неорганической материи и концепции вечности жизни

Исходя из сказанного выше, необходимо признать научно наиболее обоснованными концепцию происхождения жизни на Земле в историческом прошлом в результате постепенной химической и биохимической эволюции и концепцию вечного существования жизни в Космосе, но только не каждую в отдельности, а в их единстве и тесной взаимосвязи.

В том случае, если мы говорим о возникновении живых организмов, то они вероятнее всего появились в истории Земли именно так, как это описывает теория Опарина и другие аналогичные ей модели. То есть живые

организмы появились на Земле в результате абиогенеза из неорганической материи.

Однако это не означает, что жизнь появилась вместе с живыми организмами и является их имманентным свойством. Жизнь, как некая жизненная сила, вечна и является одним из наиболее фундаментальных свойств бытия. Она существует самостоятельно, независимо от материи. Именно благодаря ее действию материя возникает, развивается и на определенном этапе своего развития образует живое вещество. Эта жизненная сила обладает не только действием, но и разумом, ибо только разумная сила способна создавать столь сложные и разнообразные по форме материальные тела, включая живые организмы и наделенного сознанием человека.

Обращаясь к теории заноса жизни из космических пространств, следует отметить ее частный характер. Для решения проблемы жизни не имеет принципиального значения, возникли живые организмы на Земле или же они произошли на других планетах и затем каким-то образом попали на Землю. В обоих случаях остается открытым вопрос о сущности жизни и о возможности появления живых организмов из неорганической материи.

Большинство современных исследований проблемы происхождения жизни по-прежнему нацелены на выяснение путей образования ее дискретных носителей - живых организмов. Однако становится ясным, что жизнь - это свойство, присущее биологическим системам в целом, а не отдельным организмам или изолированным скоплениям молекулярных соединений. Важнейшим шагом на пути к познанию сущности жизни стало понимание учеными принципиального отличия «живой» и «неживой» материи от внешнего по отношению к ней жизненного начала, благодаря которому материя появляется, существует и развивается. Наука пока еще не в состоянии определить сущность жизненного начала, с помощью которого вся окружающая нас природа возникает и становится живой, а после появления человека, и разумной. Очевидно, успеха здесь можно добиться только в ходе исследования учеными закономерностей появления и эволюции материи на всех уровнях ее организации от атомов и молекул до высших растений и высших животных, включая человека.

Появление разума на Земле

Эволюция живых организмов постепенно приводит к появлению на Земле разумного существа - человека. С биологической точки зрения появление человека - вполне ординарное событие. Но человек как носитель разума, мысли представляет собой особый феномен природы. Изменение биологического состояния, приведшее к пробуждению мысли, не просто соответствует критической точке, пройденной индивидом или даже видом. Будучи более обширным, это изменение затрагивает саму жизнь в ее органической целостности, и, следовательно, это знаменует собой

трансформацию, характеризующую состояние всей планеты (Карпенков, 1997).

Идеи о направленности эволюционного процесса в сторону возникновения мыслящих существ появились в науке уже давно. Этот принцип в качестве эмпирического обобщения выдвинул американский ученый Дж. Дана. Основываясь на исследованиях ракообразных и моллюсков, Дана пришел к выводу, что на протяжении, по крайней мере, двух миллиардов лет происходили усовершенствование и рост центральной нервной системы животных, начиная от ракообразных и заканчивая человеком, при которой достигнутый уровень организации нервной системы никогда не снижается (Рузавин, 1997).

Впоследствии многие ученые говорили о принципе направленности эволюции, приводящей к появлению человека и наступлению психозойской или антропогенной эры в истории Земли. В.И. Вернадский рассматривал возникновение сознания как закономерный результат эволюции биосферы, которое, однажды возникнув, затем начинает оказывать все возрастающее влияние на биосферу благодаря трудовой деятельности человека. В учении о биосфере Вернадский впервые привел все известные эмпирические данные и результаты в единую, целостную систему знания, которая убедительно объясняет, какие факторы способствовали переходу от биосферы к ноосфере. Хорошо сознавая, что труд представляет собой целесообразную деятельность, основанную на мысли и воле, он указывает, что ноосфера, или сфера разума, будет все больше и больше определять не только прогресс общества, но и эволюцию биосферы в целом, а через нее и процессы, совершающиеся на Земле. Недаром он рассматривал мысль как планетное явление (Рузавин, 1997).

Происхождение человека

При изучении феномена сознания, или разума, так же как и при изучении жизни, возникает вопрос о том, является ли сознание имманентным свойством человека, его мозга, или же это фундаментальное свойство бытия в целом. Решением этого вопроса занимаются теология, философия и множество естественных и гуманитарных наук. Исходя из религиозных, философских и современных научных представлений, можно с высокой степенью уверенности предположить, что сознание, как и жизнь, является внешним по отношению к человеку явлением, в человеке оно лишь наиболее ярко проявляется. Но науке практически ничего не известно о природе разума как такового. Поэтому, оставаясь на научных позициях, мы при обсуждении проблемы появления разума рассмотрим в первую очередь факторы и механизмы биологической эволюции, которые привели к появлению носителя разума на Земле - человека.

Согласно общепринятой точке зрения человек произошел от животных, в частности от человекообразных обезьян. Идея происхождения человека от животных имеет продолжительную историю. Еще в античное время человек

признавался «родственником» животных (Анаксимен, Аристотель). Сходство людей с большими человекообразными обезьянами даже неспециалисту бросается в глаза. Поэтому европейские ученые, едва познакомившись с этими существами, стали думать об их близком родстве с человеком. К. Линней поместил человека вместе с высшими и низшими обезьянами в один отряд приматов.

Первую гипотезу естественного происхождения человека выдвинул Ж.Б. Ламарк в своей «Философии зоологии». Он нарисовал картину эволюции человека, которая в общих чертах принимается и в настоящее время. Исходным предком человека Ламарк считал «четверорукое» высокоразвитое существо, которое с деревьев спустилось на землю и постепенно превратилось в двурукое существо, способное к прямохождению на двух ногах. Этот процесс осуществлялся, по Ламарку, теми же факторами, что и эволюция всех животных с нервной системой: потребности вызывали формирование привычек, а последние благодаря усилию воли и упражнениям порождали органы.

Фундаментальный вклад в решение проблемы антропогенеза внес Ч. Дарвин в специальном труде «Происхождение человека и половой отбор». С помощью многочисленных фактов он доказал близкое родство человека с высшими антропоидными обезьянами. К числу таких фактов относились сходство в строении скелета и других органов, сходство ранних стадий их эмбриогенеза, наличие общих рудиментарных органов. Все это подтверждает животное происхождение человека. Дарвин впервые попытался научно обосновать движущие силы антропогенеза, исходя из теории естественного отбора (Георгиевский, 1985).

Теория происхождения человека от человекообразных обезьян всегда вызывала много споров. Свойственный человеку разум и всевозможные духовные проявления личности лучше отвечают существующим представлениям о божественном творении человека. Появление многих особенностей духовной и культурной жизни человека трудно объяснить с позиций теории Ч. Дарвина. Второй автор теории естественного отбора А.Р. Уоллес вообще не решался применить ее к человеку. «Переходя теперь к изучению человеческой души, писал Уоллес, - мы встречаем сильные затруднения в попытках объяснить развитие социальных способностей накоплением полезных отклонений». Справедливость, любовь к ближнему еще можно объяснить тем, что племена, культивировавшие подобные чувства, брали верх над теми, где сильный бесцеремонно подавлял слабого. Но есть свойства, которые и групповым отбором не объяснишь. «К таким свойствам, - продолжает Уоллес, - принадлежит способность постигать идеи пространства и времени, вечности и бесконечности, способность к глубокому эстетическому наслаждению определенным сочетанием форм и красок, наконец, способность к отвлеченным понятиям о формах и числах, порождающая математические науки. Каким образом та или иная из этих способностей могла начать свое развитие, если они не могли принести никакой пользы человеку в его первоначальном варварском состоянии?».

Вывод Уоллеса таков, что человек лишь отчасти творение естественного отбора. Его духовную эволюцию направляло некое высшее разумное существо, подобно тому как мы руководим развитием домашних животных и растений (Уоллес, 1878, цит. по Красилов, 1986)

Природа многих свойств человека и поныне остается загадочной. Решение противоречия между религиозно-философскими и научными представлениями об эволюции человека следует, видимо, искать в признании двойственной природы человека, состоящего из материального тела, возникшего эволюционно из низших животных, и божественного духовного начала. Развитие человека как разумного животного могло идти от человекообразных обезьян, но появление сознания стало возможным только на определенном этапе, когда человек смог «воспринять» его и стал, хотя и не в полной мере, носителем внешнего по отношению к нему божественного разума.

Закономерности биологической эволюции человека

В широком смысле «антропология» - наука о человеке (от греч. «антропос» - человек). Но так как человека изучает множество наук, как естественных, так и гуманитарных, то за антропологией в узком смысле осталась проблема происхождения человека и определения специфики его строения и эволюции. Одна из главных задач данной науки заключается в поисках общего предка и переходных форм от человекообразных обезьян к человеку. Палеонтологические данные и результаты других исследований позволяют проследить основные этапы становления человека разумного. Несмотря на то, что палеонтологическая летопись далеко не полна, многие закономерности эволюции человека отчетливо вырисовываются. Первые палеонтологические и археологические исследования позволили оценить возраст человека в несколько миллионов лет и выстроить прямую линию развития человека от общих предков антропоморфных обезьян и гоминид - дриопитеков к австралопитекам, человеку умелому (*Homo habilis*), человеку прямоходящему (*H. erectus*), неандертальцу (*H. neandertaliensis*) и человеку разумному (*H. sapiens*).

Новые находки показали, что миллионы лет назад на Земле обитало несколько представителей гоминид, давших начало возникновению человека. Эволюция этих групп происходила параллельно и неравномерно. По словам известного археолога Е.В. Ларичева (1990), ситуация, которая сложилась сейчас в теории антропогенеза, склоняет к идее не прямолинейного и однозначного, но сложного многопланового процесса становления людей. Речь идет не только о потрясающем увеличении возраста обезьянообразного предка, о неравномерности эволюции на ранних стадиях антропогенеза, но также о поисках приемлемого решения проблемы сосуществования особей конкурирующих ответвлений родословного древа человека. Наши предки более не выстраиваются в строгую линейку, сменяя друг друга в отсчете тысячелетий. К финишной черте, за которой открывается мир относительно

совершенного разума и труда, они устремляются теперь, не вытянувшись в цепочку согласно субординации, а нестройной толпой, обгоняя друг друга и выталкивая с дорожки замешкавшихся и нерасторопных. Судьи - археологи и антропологи, оценивая достоинства конкурентов, теряются в догадках, кто окажется победителем.

Наиболее драматическая ситуация в антропологии складывается вокруг вопроса о происхождения современного человека. Долгое время считалось, что непосредственным предком человека разумного является неандерталец, живший на Земле 120-30 тыс. лет тому назад. Впоследствии были найдены остатки скелетов кроманьонца, близко напоминавшего по своему строению современного человека. Было установлено, что кроманьонцы появились на Земле около 100 тыс. лет назад и долгое время обитали совместно с неандертальцами. Около 40-30 тыс. лет назад они появились в Европе и, как предполагается, вытеснили неандертальцев. До сих пор продолжаются горячие споры о роли неандертальца в происхождении современного человека. Объем мозга неандертальца достигает больших размеров (1450 см³), что должно свидетельствовать о его высоких интеллектуальных способностях. Однако многие другие морфологические признаки носят черты глубокой архаичности. Предполагается также, что у неандертальца отсутствовала речь. Генетические исследования митохондриальной ДНК ископаемых останков неандертальцев установили наличие существенных различий в структуре гено типа неандертальца и человека. Эти исследования позволили предположить, что общие предки неандертальца и современного человека разошлись уже 600 тыс. лет тому назад и тем или иным образом эти две группы практически одновременно пришли к эпохе палеолита (Lewin, 1998).

Сравнительный анализ анатомии черепа современного человека и неандертальца показал, что череп только что родившегося ребенка человека очень сильно напоминает по строению череп взрослого неандертальца. По мере роста и развития ребенка происходят быстрые изменения в строении черепа, которые позволяют ему начать разговаривать. Это может свидетельствовать о том, что современные люди произошли все-таки непосредственно от неандертальцев. Их эволюция началась сразу же после появления разума, требовавшего существования членораздельной речи и соответствующего строения черепа. Развитие под действием интенсивного направленного отбора привело к отделению от неандертальцев и быстрому появлению современного человека. Вначале оба этих вида существовали совместно, но постепенно человек разумный стал вытеснять неандертальца и привел его к вымиранию. Кажущаяся неожиданность появления человека разумного в палеонтологической летописи и существенные генетические различия человека и неандертальца можно объяснить именно быстрой направленной эволюцией человека, обусловленной появлением сознания и речи.

С неожиданной стороны проблема неандертальца возникла в связи с обнаружением следов существования на Земле реликтового антропоидного

существа. В начале XX в. в науку начали попадать данные о встречах людей с крупным двуногим существом, напоминающим человека. Впоследствии оказалось, что встречи людей с этим существом, получившим популярное название «снежного человека», отнюдь не редки. Известный русский историк, профессор Б.Ф. Поршнева собрал многочисленные свидетельства встреч людей со «снежным человеком», проанализировал исторические факты, провел анализ его останков и пришел к выводу, что «снежный человек» - это типичный неандерталец, до сих пор, по-видимому, сохранившийся в малодоступных для людей районах Земли.

Официальная наука не допускает пока возможности реального существования реликтового гоминида. Однако усилиями энтузиастов, продолжающих кропотливо собирать данные о «снежном человеке», установлено много интересных фактов, которые могут представлять существенный интерес для антропологов. Реликтовый гоминид обладает признаками и животного и человека. У него отсутствует речь, и в то же время имеются хорошо развитые экстрасенсорные и гипнотические способности, позволяющие оказывать сильное психическое воздействие на человека и избегать нежелательных для него встреч.

Изучение биологической организации существа, стоящего на переходной стадии развития от животного к человеку, может оказать неоценимую помощь в исследовании фундаментальных закономерностей антропогенеза. В том случае, если существование загадочного реликтового гоминида подтвердится и станет возможным его научное исследование, у антропологии появится хорошая возможность глубже понять принципы биологической эволюции человека.

Черты сходства и отличия человека и животных

Для того чтобы правильно реконструировать эволюцию человека, выявить магистральную линию его развития и определить исторический возраст человека, необходимо в первую очередь определить специфические свойства, отличающие человека от животных. Наиболее важными считаются способность к понятийному мышлению, т.е. к формированию отвлеченных, абстрактных представлений о предметах, в которых обобщены основные свойства конкретных вещей, а также владение речью, большие размеры мозга, способность к труду и изготовлению орудий труда, прямохождение, использование огня. Возникает вопрос, какое из этих свойств принципиально отличает человека от животного?

По общему мнению, фундаментальным отличием человека от животных служит разум, который и характеризуется, прежде всего, способностью к понятийному мышлению. Все остальные признаки являются сопутствующими и второстепенными, они лишь косвенно могут свидетельствовать о степени разумности человека. Поэтому важно определить, на каком этапе эволюции человека возникает разум.

Палеонтологические данные говорят о том, что прямохождение появилось около 4-х млн. лет тому назад. Этим свойством обладало большинство древних гоминид. Но называть их людьми нельзя, поскольку они не обладали большинством других «человеческих» признаков, а так называемое bipedalное движение свойственно и многим другим животным. Способность изготавливать и пользоваться орудиями труда появилась около 2-х млн., а овладение огнем - около 1 млн. лет назад. Использование и, главное, изготовление орудий труда и охоты рассматривается многими специалистами антропологами в качестве свидетельства появления разума, или сознания. Но, похоже, что это не так. Понятие разума предполагает нечто значительно большее, чем способность к простым формам трудовой деятельности. На протяжении многих тысячелетий орудия труда и сам труд оставались примитивными и не приводили к появлению развитой человеческой цивилизации. Поэтому нет серьезных оснований для того, чтобы называть первых представителей гоминид, владеющих простейшими приемами труда, разумными людьми.

Часто возникновение сознания или понятийного мышления связывают с появлением членораздельной речи. В антропологии нет единого мнения о том, когда в эволюции человека появилась речь. Некоторые исследователи считают, что формирование речи у предков человека началось более 1 млн. лет тому назад. Однако прямых свидетельств появления речи палеонтологическими методами получить не удастся, а косвенные данные крайне неточны. По общему мнению, речь у предшественника человека формировалась на протяжении продолжительного периода и достигла совершенства сравнительно недавно. У некоторых групп даже поздних гоминид речь вовсе отсутствовала. Например, предполагается, что речь отсутствовала у неандертальцев, живших всего лишь 100-40 тыс. лет тому назад. О существовании у человека членораздельной речи можно достоверно судить только по памятникам письменности. Самые древние из них относятся к Сумаранской цивилизации и насчитывают всего лишь 6000 лет (Lewin, 1998).

Развитие человека сопровождается значительным увеличением объема мозга. Поэтому считается, что именно этот показатель может свидетельствовать о степени разумности его предков. Но оказалось, что сам по себе объем мозга не может служить надежным показателем «умственных» различий человека и его ближайших родственников - приматов. Эволюция мозга, его усложнение идет не только и не столько за счет количественного роста нервных клеток, хотя такой рост имеет место, сколько за счет растущей организованности и упорядоченности, как отдельных структурных ансамблей, так и центров, объединяющих отдельные функции в сложные поведенческие реакции. Структурные ансамбли мозга человека и приматов, ведающие такими функциями, как зрение, слух, двигательные реакции ног тела и многие другие, практически не различаются между собой. Существенные отличия выявлены в размерах и связях структурных ансамблей, ведающих у человека речью и двигательными реакциями рук,

особенно кистей, чем определяется способность человека к трудовой деятельности. У человека выделяются лобные доли, которые согласно сложившимся представлениям осуществляют интеграцию различных функций мозга в целенаправленные поведенческие реакции, а также участвуют в ассоциативных и обобщающих мыслительных процессах (Карпенков, 1997). Таким образом, увеличение размеров мозга могло быть обусловлено развитием трудовой деятельности, речи, но определить по этому показателю время появления сознания очень трудно. Палеонтологическими методами вряд ли возможно выявить повышение упорядоченности и организованности структурных связей мозга, приведшего к появлению понятийного мышления.

Экологическая модель эволюции человека

Каким же образом можно определить время появления разума у предков современного человека? Очевидно, это можно сделать на основании эволюционно-экологического подхода, который в настоящее время широко применяется в биологии. Эволюцию человека необходимо рассматривать как единый процесс развития живых организмов в экосистеме и, основываясь на понятиях экологической ниши и адаптивной зоны, характеризующих особенности взаимоотношения живых организмов с окружающей средой, попытаться выявить ключевые этапы эволюции человека, его сознания.

Человек получил начало своего развития от обезьяноподобных предков, которые вели древесный образ жизни. По-видимому, именно это обстоятельство сыграло важнейшую роль в эволюции человека. Обитание на деревьях подготовило предков человека к освоению новой экологической ниши. Способность человеческой руки вращаться во все стороны благодаря шаровидному суставу плечевой кости могла возникнуть только у древесной формы, а не у бегающих по земле четвероногих животных. Только человек и приматы обладают способностью к вращению предплечья внутрь и наружу, а также хорошо развитой ключицей. Древесная жизнь способствовала совершенствованию сложных и хорошо координированных движений, столь характерных для обезьян, обитающих на деревьях. Хорошо развитая хватательная функция кисти явилась предпосылкой к манипулированию предметами и превращения ее в руку человека. Древесные животные выработали способность к стереоскопическому зрению для правильной оценки прыжков, что было возможно благодаря сближению глазниц и перемещению их в лицевую плоскость (Георгиевский, 1985).

Эти особенности устройства древесных форм животных позволили некоторым из них спуститься на землю и занять качественно новую экологическую нишу в природе. Свободное пользование передней конечностью дает возможность освоить принципиально новые способы добывания пищи с помощью собирания или охоты. Функция передней конечности как главного инструмента добывания пищи автоматически ведет к возникновению прямохождения. Использование естественных орудий, а

затем и изготовление их приводит к увеличению мышечной силы и эффективности операций, связанных с поиском и добыванием пищи, что делает поведение древних гоминид более сложным и разнообразным и неуклонно ведет к развитию их мыслительной способности. В это время существовало много специализированных видов антропоидов, по-разному использующих возможности новой экологической ниши, предусматривающей применение орудий, - совместная охота на крупных животных, выслеживание поодиночке более мелких животных, добывание рыбы с помощью гарпуна, выкапывание пищи из земли и т.д.

С позиций антропогенеза главной особенностью данной экологической ниши служит ее интеллектуальная направленность. Использование и изготовление орудий труда и охоты направляет вектор отбора в сторону развития умственных способностей предков человека. Постепенно это привело к овладению огнем, стимулировало развитие речи и увеличение объема мозга. Однако интеллектуальное развитие антропоидов протекало сравнительно медленно и долго не приводило к появлению разума. С экологической точки зрения все известные формы гоминид, включая ранних представителей *Homo sapiens*, ничем не выделялись из природы и, по существу, оставались в животном состоянии вплоть до эпохи неолита. Они превосходили всех других животных по своему умственному развитию, но это не позволяет еще выделять антропоидов из мира животных. Интеллект древних предков человека был несравненно ближе к интеллекту животных и принципиально отличался от разума человека.

В плане эволюции, для того, чтобы появился новый класс или другая крупная систематическая группа организмов, должно произойти существенное повышение уровня их биологической организации. Это ведет к освоению новой адаптивной зоны, позволяющей использовать ресурсы окружающей среды принципиально иным способом.

В антропогенезе такое важное событие произошло 9-6 тыс. лет тому назад в неолите и получило название неолитической революции. Процессы, происходившие в это время, свидетельствуют о том, что резко изменился сам человек и его положение в природе. Он стал активно воздействовать на окружающий его живой мир и создавать для себя новую, не бывшую никогда на планете, живую природу. В результате одомашнивания диких животных и переходу к выращиванию растений человек избавился от голода путем сознательного, творческого обеспечения себя пищей, и тем самым нашел возможность неограниченного размножения (Вернадский, 1997).

Количество людей, населяющих нашу планету, стало быстро возрастать. На протяжении всей предыдущей истории численность людей на Земле практически не изменялась и составляла около 10 млн. человек. В неолите произошло резкое увеличение населения планеты, которое в течение последующих 3-5 тыс. лет достигло 100 млн. и продолжало расти дальше быстрыми темпами (Lewin, 1998).

Люди перешли к оседлому образу жизни, появилась возможность образования крупных поселений и формирования государственных структур,

резко отличающихся по существу от тех социальных форм, которые вызываются кровной связью. Появилось гончарное производство, ткачество, металлургия и другие формы сложной трудовой деятельности. Началось глубокое движение религиозной, художественной, философской, научной мысли. Возникли центры культуры, расположенные в немногих местах Земли. Древнейшими из них были: Халдейское междуречье, долина Нила, Египет и Северная Индия. Один вид организмов - *Homo sapiens* - охватил всю планету и занял в ней господствующее среди живого положение (Вернадский, 1997).

Причиной столь резкого изменения характера развития человека в неолите могло быть только появление разума. С эволюционной точки зрения возникновение разума – это крупнейший ароморфоз, в качественном отношении не имеющий себе равного во всей истории жизни на Земле (Георгиевский, 1985). Появление разума произошло в результате резкого скачка, подготовленного долгим развитием умственных способностей антропоидных предков человека. И именно этот момент следует считать временем появления человека, как существа, обладающего разумом. С него начинается социальная эволюция человека, которая совершается несравненно более быстрыми темпами, чем эволюция биологическая.

Божественное и природное происхождение человека

Современное понимание эволюции мира как органического целого, направляемого внешней по отношению к миру творческой Силой, заставляет подходить к изучению эволюции человека не только с биологических, но и с философско-религиозных позиций. Очевидно, что человек как биологический объект произошел непосредственно от животных предков, но с современных научных позиций человека нельзя рассматривать только как случайный продукт биологической эволюции. Исходя из современной теории развития, есть все основания предполагать, что идея появления человека на определенном этапе развития Земли существовала еще до появления материального мира в Божественном разуме, и человек возник в результате создания и целенаправленной эволюции мира.

В этом плане научные взгляды не противоречат Библейской истории сотворения мира и человека. В христианском учении, наравне с утверждением факта творения, содержится идея эволюции человека. Согласно Библии, первый человек Адам был сотворен Богом сразу же после создания Земли еще до появления растительного и животного мира. Лишь впоследствии на Земле появились растения, животные и, наконец, люди. Исходя из этого, можно предположить, что Адам был неким «генотипом» человечества, и люди произошли от Адама не непосредственно, а через животных в процессе их эволюции. Бог приводил к Адаму животных, и Адам давал им имена, т.е. Бог через Адама направлял развитие животного мира в сторону появления человека.

Исходя из этого, историю появления человека в Книге Бытия можно понимать следующим образом. Идея человека изначально содержалась в разуме Бога. Затем Бог создал Землю и первого человека Адама как «генотип» будущего человечества. Конкретные люди на Земле появились в результате долгой эволюции органического мира, направленной на появление все более совершенных животных до тех пор, пока не появился высокоразвитый организм человека и его мозг, способный вместить божественное сознание. Таким образом, человек по существу есть создание Божье, но непосредственно он произошел эволюционным путем от сотворенного Богом первочеловека Адама через ряд промежуточных животных форм. При таком понимании Библейской истории эволюция человека напоминает в общих чертах индивидуальное развитие живых организмов, которые на основании наследственной информации, заложенной в генетическом коде зародыша, растут, развиваются и постепенно превращаются во взрослую особь.

В христианском учении содержится очень глубокая идея творения через развитие. Приоритетное значение в ней отводится творению, так как появление человека есть результат творческой деятельности Бога. Но при этом подчеркивается, что человек создается не сразу, а постепенно в процессе эволюционного развития. Благодаря идее или принципу творения через развитие, становится возможным снять противоречия религии и науки в вопросе о происхождении человека. В науке преобладают пока чисто эволюционные представления о мире, но в свете современных данных ученые, помимо эволюции, неизбежно приходят и к признанию факта сотворения мира Богом.

* * *

Появления жизни и разума на Земле - одна из наиболее трудных и загадочных проблем биологии и науки в целом. Попытки отыскать источники жизни и сознания в биологической материи до сих пор не привели к успеху. В настоящее время благодаря развитию целостных представлений об эволюции мира становится очевидным, что жизнь и сознание не являются имманентным свойством материи. Живые существа и человек являются лишь носителями жизни и разума. Жизнь и сознание существуют независимо от материи, и именно их действие приводит к появлению и эволюции материального мира.

Литература

- Алеев Ю.Г. Экоморфология. Киев: Наукова думка, 1986. 423 с.
- Андреев А.В. Энергетика особи и видовые адаптивные признаки у тундровых птиц // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин. 1984. С. 15-20.
- Бардин А.В., Ильина Т.А., Литвинова Е.О., Смирнова Т.В. Питание гнездовых птенцов веснички (*Phylloscopus trochilus*) и трещотки (*Ph. sibilatrix*) на Куршской косе // Труды Зоологического Института АН ССР (Эколого-популяционные исследования птиц). 1991. Т. 231. С. 3-25.
- Беклемишев В.Н. Об общих принципах организации жизни // Бюлл. МОИП, отд. Биол., 1964, Т. 69. Вып. 2. С. 22-38.
- Беклемишев В.Н. Методология систематики. М.: КМК Scientific Press Ltd, 1994. 250 с.
- Берг Л.С. Труды по теории эволюции. 1922-1930. Л.: Наука, 1977 (1922). 387 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
- Блауберг И.В., Юдин Э.Г. Становление и сущность системного подхода. М.: Наука, 1973. 270 с.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избранные произведения (в двух томах). Л.: Наука, 1967 а (1922). С. 7-61.
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Избранные произведения (в двух томах). Л.: Наука, 1967 б (1931). С. 62-87.
- Васнецов В.В. Экологические корреляции // Зоологический журнал. 1938. Т. 17. Вып. 4. С.561-581.
- Вернадский В.И. О Науке. Дубна: ИЦ «Феникс», 1997. 576 с.
- Галл Я.М. Становление эволюционной теории Чарлза Дарвина. Санкт-Петербург: Наука, 1993. 141 с.
- Георгиевский А.Б. Дарвинизм. М.: Просвещение, 1985. 271 с.
- Гиляров М.С. Вид, популяция и биоценоз // Зоологический журнал. 1954. Т. 33. Вып. 4. С. 769-778.
- Голубев В.Н. О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны в связи с их эволюцией // Ботанический журнал. 1959. Т. 44. № 12. С.1704-1716.
- Горелов А.А. Концепции современного естествознания. М., 1997. 207 с.
- Гриценко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В., Северцов А.С., Соломатин В.М. Концепции вида и симпатрическое видообразование. М.: Изд-во МГУ, 1983. 192 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М., Л.: Сельхозиздат, 1937. 608 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Дольник В.Р., Дольник Т.В. Затраты времени и энергии на добывание пищи у птиц в природе. 1. Цена различных приемов питания // Экология. 1987. №. 1. С. 27-35.
- Дубровский В.Г., Хлебосолов Е.И., Корсунский А.М. Математическая модель описания кормового поведения птиц // Успехи современной биологии. 1995. Т. 115. Вып. 1. С. 97-105.
- Жерихин В.В. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтологический журнал. 1987. №. 1. С. 3-12.

- Завадский К.М.* Вид как форма существования жизни. Структура вида. Видообразование // Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967. С. 145-295.
- Завадский К.М.* Вид и видообразование. Л.: Изд-во «Наука», Ленингр. отд., 1968. 396 с.
- Зеньковский В.В.* Основы христианской философии. М: Канон, 1996. 560 с.
- Ильина Т.А., Грачева Т.И.* Бюджеты времени и энергии двух видов пеночек - веснички (*Phylloscopus trochilus*) и трещотки (*Phylloscopus sibilatrix*) в гнездовой период // Труды Зоологического Института АН СССР (Эколого-популяционные исследования птиц). Ленинград, 1991. Т. 231. С. 31-42.
- Иноземцев А.А.* Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. 264 с.
- Иорданский Н.Н.* Макроэволюция: Системная теория. М.: Наука, 1994. 112 с.
- Калабухов Н.И.* Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Ч.1. Дивергенция некоторых эколого-физиологических признаков близких форм млекопитающих. Харьков: Изд-во Харьковского госуниверситета им. А.М. Горького, 1950. 267 с.
- Камшилов М.М.* Эволюция биосферы. М.: Наука, 1979. 256 с.
- Кашкаров Д.Н.* Среда и сообщество. М.: Медгиз, 1933. 244 с.
- Кашкаров Д.Н.* Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки? // Зоологический журнал. 1939. Т. 43. Вып. 4. С. 612-630.
- Карако П.С.* Философские аспекты индивидуального развития организма. Минск: Изд-во Белорусского ун-та, 1974. 160 с.
- Карпенков С.Х.* Концепции современного естествознания. М.: Культура и спорт. ЮНИТИ, 1997. 520 с.
- Кимура М.* Молекулярная эволюция: Теория нейтральности, М., 1985. 398 с.
- Кокшайский Н.В.* Методы визуализации добычи у птиц // Орнитология. Вып. 11. М.: Изд-во МГУ, 1974. С. 126-135.
- Кокшайский Н.В.* О соотношениях между формой и функцией и их преобразованиях в филогенезе // Морфологические аспекты эволюции. М.: Наука, 1980. С. 37-52.
- Колчинский Э.И.* Эволюция биосферы // Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. С. 479-512.
- Красилов В.А.* Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 140 с.
- Кузьмина М.А.* Тетеревиные и фазановые СССР. Эколого-морфологическая характеристика. Алма-Ата: Наука, 1977. 296 с.
- Ламарк Ж.Б.* Философия зоологии. Т.1. М.Л.: Биомедгиз, 1935. 330 с.
- Ларичев В.Е.* Поиски предков Адама // Мироздание и человек. М., 1990.
- Левонтин Р.* Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 352 с.
- Лэк Д.* Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Изд-во иностранная литература, 1957. 404 с.
- Майр Э.* Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Изд-во иностранная литература, 1947. 404 с.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 598 с.
- Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 456 с.
- Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 464 с.
- Медников Б.М.* Дарвинизм в XX веке. М.: «Сов. Россия», 1975. 224 с.

- Молевич Е.Ф.* Регресс как одна из тенденций органической эволюции // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 259-269.
- Назаров В.И.* Учение о макроэволюции: На путях к новому синтезу. М.: Наука, 1991. 288 с.
- Наумов Н.П.* Экология животных. М.: Изд-во Советская Наука, 1955. 533 с.
- Несмелов В.И.* Догматическая система Св. Григория Нисского. Санкт-Петербург, 2000. 650 с.
- Одум Ю.* Экология. Т.2. М.: Мир, 1986. 376 с.
- Павленко А.Н.* Антропный принцип: истоки и следствия в европейской научной рациональности // Философско-религиозные истоки науки. М.: Мартис, 1997. С. 178-218.
- Панов Е.Н.* Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983. 423 с.
- Панов Е.Н.* Каменки Палеарктики. Экология, поведение, эволюция. М.: КМК Scientific Press, 1999. 342 с.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Плотников В.В.* Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 275 с.
- Познанин Л.П.* Об экологическом значении функции // Журнал общей биологии. 1941. Т. 2. № 3. С. 417-430.
- Познанин Л.П.* Экологическая морфология птиц, приспособленных к древесному образу жизни // Труды Ин-та морфологии животных АН СССР, 1949. Т. 3. № 2. С. 1-110.
- Познанин Л.П.* Экологические аспекты эволюции птиц. М.: Наука, 1978. 152 с.
- Пригожин И., Стенгерс И.* Порядок из хаоса. М.: Прогресс, 1986. 431 с.
- Промптов А.Н.* Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц // Доклады Академии Наук СССР. 1940. Т. 27. № 2. С. 171-175.
- Промптов А.Н.* Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 311 с.
- Резанов А.Г.* Кормовое поведение как многовариантная поведенческая последовательность: изменчивость и стереотипность // Русский орнитологический журнал. 1996. 5 (1/2). С. 53-63.
- Резанов А.Г.* Кормовое поведение птиц: Метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М.: Издат-Школа, 2000. 223 с.
- Риклефс Р.* Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
- Рузавин Г.И.* Концепции современного естествознания. М.: Культура и спорт. ЮНИТИ, 1997. 287 с.
- Светлов П.Г.* Памяти Владимира Николаевича Беклемишева (1890-1962) // Беклемишев В.Н. Методология систематики. М.: КМК Scientific Press Ltd. 1994. С.6-16. // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1963. Т.44. Вып.2.
- Северцов А.Н.* Главные направления эволюционного процесса. М., 1925. 83 с.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Северцов А.Н.* Собрание сочинений. Т. 1. М., 1949. 236 с.
- Северцов А.Н.* Собрание сочинений. Т. 2. М., 1950. 408 с.
- Северцов А.С.* Основы теории эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1987. 320 с.

- Северцов С.А.* Дарвинизм и экология // Зоологический журнал. 1937. Т. 16. Вып. 4. С. 591-613.
- Северцов С.А.* Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 316 с.
- Северцов С.А.* Проблемы экологии животных. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 172 с.
- Симпсон Дж. Г.* Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностранная литература, 1948. 359 с.
- Скворцов А.К.* Становление современного понимания вида // Собрание по объему вида и внутривидовой систематики. Л.: Наука, 1967. С. 16-18.
- Соловьев В.С.* Сочинения. Т. 1. М.: Мысль, 1990. 892 с.
- Спиркин А.Г.* Философия: Учебник. М.: Гадарика, 2001. 736 с.
- Тимоев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 297 с.
- Хайлов К.М.* Системы и систематизация в биологии // Проблемы методологии системных исследований. М.: Мысль, 1970. С. 56-123.
- Хлебосолов Е.И.* Трофические отношения и социальная организация у птиц. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 124 с.
- Хлебосолов Е.И.* Стереотип кормового поведения птиц // Успехи современной биологии. 1993 а. Т. 113. Вып. 6. С. 717-730.
- Хлебосолов Е.И.* Экологическая классификация и систематика птиц // Успехи современной биологии. 1993 б. Т.113. Вып. 2. С. 190-197.
- Хлебосолов Е.И.* Кормовое поведение и межвидовая агрессивность птиц на примере каменок (*Oenanthe*, *Turdinae*, *Passeriformes*) // Успехи современной биологии. 1994. Т. 114. Вып. 1. С. 110-121.
- Хлебосолов Е.И.* Трофические и пространственные связи мелких лесных птиц на примере пеночек // Успехи современной биологии. 1995. Т. 115. Вып. 1. С. 75-96.
- Хлебосолов Е.И.* Обоснование модели одномерной иерархической ниши у птиц // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116. Вып. 4. С. 447-462.
- Хлебосолов Е.И.* Экологические факторы видообразования у птиц. М.: Горизонт, 1999. 284 с.
- Хлебосолов Е.И.* Современное естествознание: пути синтеза науки, философии и религии. Рязань, 2000. 152 с.
- Хлебосолов Е.И.* Кормовое поведение птиц как ключевой системный признак вида. Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция). Казань: Изд-во «Матбугат йорты», 2001 а. С. 618.
- Хлебосолов Е.И.* Роль поведения в экологии и эволюции животных // Фауна, экология и эволюция животных. Сб. науч. трудов каф. зоологии РГПУ. Рязань, 2001 б. С. 100-108.
- Хлебосолов Е.И.* Теория экологической ниши: история и современное состояние // Русский орнитологический журнал. 2002. Экспресс-вып. 203. С.1019-1037.
- Хлебосолов Е.И.* Функциональная концепция вида в биологии // Экология и эволюция животных. Сб. науч. трудов каф. зоологии РГПУ. Рязань, 2003. С. 3-22.
- Хлебосолов Е.И., Барановский А.В., Марочкина Е.А., Ананьева С.И., Лобов И.В., Чельцов Н.В.* Механизмы экологической сегрегации трех совместно обитающих видов

- пеночек – веснички (*Phylloscopus trochilus*), теньковки (*Ph. collybita*) и трешотки (*Ph. sibilatrix*) // Русский орнитологический журнал. 2003. Экспресс-вып. 215. С. 251-267.
- Хлебосолов Е.И., Захаров Р.А. Трофические и пространственные отношения зяблика (*Fringilla coelebs*) и юрка (*F. montifringilla*) в северо-западной Карелии // Зоологический журнал. 1997. Т. 76. Вып. 9. С. 1066-1072.
- Хлебосолов Е.И., Лобов И.В., Чаброва Е.А., Чельцов Н.В. Структура экологической ниши и географическое распространение обыкновенной каменки (*Oenanthe oenanthe* L.) // Зоологический журнал. 2001. Т. 80. № 3. С. 324-330.
- Чернов Ю.И. Проблема эволюции на биоценологическом уровне организации жизни // Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. С. 464-479.
- Чернов Ю.И. Эволюционная экология - сущность и перспективы // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116. Вып. 3. С. 277-292.
- Чернов Ю.И., Хлебосолов Е.И. Трофические связи и видовая структура населения тундровых насекомоядных птиц // Птицы в сообществах тундровой зоны. М.: Наука, 1989. С. 39-51.
- Чивиков Е.П. Философия силы. М.: «Аристотель», 1993. 368 с.
- Шеллинг Ф.В. Сочинения. М.: Мысль, 1998. 1664 с.
- Шенброт Г.И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: Изд-во ВИНТИ, 1986. Т. 14. С. 5-70.
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 262 с.
- Шишкин М.А. Закономерности эволюции онтогенеза // Журнал общей биологии. 1981. Т. 42. № 1. С. 38-54.
- Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. 1984. Т. 15. № 2. С. 115-136.
- Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т.2. М.: Недра, 1988. С. 142-169.
- Шишкин В.С. Роль птиц в наземных экосистемах // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: Изд-во ВИНТИ, 1982. Т. 11. С. 6-96.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968 (1946). 451 с.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. 2-е изд. Л.: Наука, 1969. 494 с.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды. М.: Наука, 1982 (1938). 383 с.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. М.: Наука, 1983 (1939). 360 с.
- Шредингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физики? М.: Атомиздат, 1972. 88 с.
- Шульпин Л.М. Орнитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1940. 555 с.
- Юдин К.А. Филогения и классификация ржанкообразных. Фауна СССР. Птицы. II, I, ч. I. М.Л.: Наука, 1965. 261 с.
- Юдин К.А. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л.: Наука, 1974. С. 5-30.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение: Дарвинизм. М.: Высш. шк., 1989. 335 с.

- Яблоков-Хнзарян С.М.* Экосистема и эволюция // Журнал общей биологии. 1972. Т. 33. № 6. С. 725-732.
- Abbott I., Abbott L.K., Grant P.R.* Comparative ecology of Galapagos ground finches (*Geospiza Gould*). Evaluation of the importance of floristic diversity and interspecific competition // Ecological Monographs. 1977. Vol. 49. P. 151-184.
- Abrams P.A.* The theory of limiting similarity // Annual Review of Ecology and Systematics. 1983. Vol. 14. P. 359-376.
- Alberch P.* Ontogenesis and morphological diversification // Amer. Zool. 1980. Vol. 20. P. 653-667.
- Alley T.R.* Competition theory, evolution, and the concept of an ecological niche // Acta Biotheoretica. 1982. Vol. 31. P. 165-179.
- Andreev A.V.* The ten year cycle of the willow grouse of Lower Kolyma // Oecologia. 1988. Vol. 76. P. 261-267.
- Boer P.J.den.* Exclusion or coexistence and the taxonomic or ecological relationship between species // Neth. J. Zool. 1980. Vol. 30. P. 278-306.
- Brown J.L.* The evolution of diversity of avian territorial systems // Wilson Bulletin. 1964. Vol. 76. P. 160-168.
- Brown P.W., Fredrickson L.H.* Food habits of breeding white-winged scoters // Canadian Journal of Zoology. 1986. Vol. 64. P. 1652-1654.
- Catchpole C.K.* Interspecific territorialism and competition in *Acrocephalus* warblers as revealed by playback experiments in areas of sympatry and allopatry // Animal Behaviour. 1973. Vol. 26. P. 1072-1080.
- Carpenter F.L., MacMillen R.E.* Threshold model of feeding territoriality and test with a hawaiian honeycreeper // Science. 1976. Vol. 194. P. 639-642.
- Cody M.L.* Habitat selection and interspecific territoriality among the sylviid warblers of England and Sweden // Ecological Monographs. 1978. Vol. 48. P. 351-396.
- Connell J.H.* Diversity and coevolution of competitors, or the ghost of competition past // Oikos. 1980. Vol. 35. P. 131-138.
- Connell J.H.* On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments // America Naturalist. 1983. Vol. 122. P. 661-696.
- Connor E.F., Simberloff D.* The assembly of species communities: chance or competition? // Ecology. 1979. Vol. 60. P. 1132-1140.
- Cornwallis L.* The comparative ecology of eleven species of wheatear (genus *Oenanthe*) in S.W. Iran // D.Phil. Thesis: Univ. of Oxford, Oxford, 1975. 324 p.
- Cramp S.* (ed). The birds of the Western Palearctic. Vol.5. Oxford: Oxford University Press, 1988. 617 p.
- Davies N.B.* Prey selection and the search strategy of the Spotted Flycatcher (*Muscicapa striata*): a field study on optimal foraging // Animal Behaviour. 1977. Vol. 25. P. 1016-1033.
- Davies N.B., Green R.E.* The development and ecological significance of feeding techniques in the Reed Warbler // Animal Behaviour. 1976. Vol. 24. P. 213-229.
- Davies N.B., Houston A.I.* Time allocation between territories and flock and owner-satellite conflict in foraging Pied Wagtails, *Motacilla alba* // Journal of Animal Ecology. 1983. Vol. 52. P. 621-634.
- Dice L.R.* Natural communities. Ann Arbor: Michigan University Press, 1952. 547 p.

- Dilger W.C.* Adaptive modification and ecological isolating mechanisms in the Thrush genera *Catharus* and *Hylocichia* // *Wilson Bulletin*. 1956. Vol. 68. P. 171-199.
- Dobzhansky Th.* *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press, 1937. 364 p., 3d Ed. 1951. 403 p.
- Dunning J.B. Jr., Brown J.* Summer rainfall and winter sparrow densities: a test of the food limitation hypothesis // *Auk*. 1982. Vol. 99. P. 193-201.
- Eckhardt R.C.* The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains // *Ecological Monographs*. 1979. Vol. 49. P. 129-149.
- Eldredge N., Gould S.J.* Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman and Cooper, 1972. P. 82-115.
- Elton C.S.* *Animal Ecology*. London: Sidgwick and Jackson, 1927. 209 p.
- Elton C.S.* Competition and the structure of ecological communities // *Journal of Animal Ecology*. 1946. Vol. 15. P. 54-68.
- Feinsinger P., Spears E.E., Poole R.W.* A simple measure of niche breadth // *Ecology*. 1981. Vol. 62. P. 27-32.
- Fisher R.A.* *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press, 1930. 2nd ed. N.Y., 1958. 291 p.
- Fitzpatrick J.W.* Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers // *Condor*. 1980. Vol. 82. P. 43-57.
- Fitzpatrick J.W.* Form, foraging behaviour, and adaptive radiation in the Tyrannidae // *Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs. № 36* (Buckley F.G. et al., eds). Washington D.C.: American Ornithological Union, 1985. P. 447-470.
- Gaffney P.M.* Roots of the niche concept // *American Naturalist*. 1975. Vol. 109. P. 490.
- Gass C.L., Anger G., Centa J.* Regulation of food supply by feeding territoriality in the Rufous Hummingbird // *Can. J. Zool.* 1976. Vol. 54. P. 2046-2054.
- Gaston A.J.* Adaptation in the genus *Phylloscopus* // *Ibis*. 1974. Vol. 116. P. 432-450.
- Gause G.F.* *The Struggle for Existence*. Baltimore: Williams and Wilkins, 1934. 163 p.
- Gill F.B., Wolf L.L.* Economics of feeding territoriality in the Golden-winged Sunbird // *Ecology*. 1975. Vol. 56. P. 333-345.
- Gould S.J., Eldredge N.* Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // *Paleobiology*. 1977. Vol. 3. P. 115-151.
- Grant P.R.* *Ecology and evolution of Darwin's finches*. Princeton: Princeton University Press, 1986. 345 p.
- Greenberg R.* Neophobia in the foraging-site selection of a neotropical migrant birds: an experimental study // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 1984. Vol. 81. P. 3778-3780.
- Grinnell J.* The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee // *Auk*. 1904. Vol. 21. P. 364-382.
- Grinnell J.* The niche-relationships of the California Thrasher // *Auk*. 1917. Vol. 34. P. 427-433.
- Grinnell J.* Geography and evolution // *Ecology*. 1924. Vol. 5. P. 225-229.
- Grinnell J.* Presence and absence of animals // *University of California Chronicle*. 1928. Vol. 30. P. 429-450. (Reprinted in Grinnell, J. (1943). *Joseph Grinnells Philosophy of Nature*, P. 187-208. Berkeley and Los Angeles: California University Press.
- Hardin G.* The competitive exclusion principle // *Science*. 1960. Vol. 131. P. 1292-1297.

- Hespenheide H.A.* Prey characteristics and predator niche width // Ecology and evolution of communities (M.L. Cody and J.M. Diamond, eds.). Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1975. P. 150-180.
- Ho M.W., Sounders P.T.* Beyond neo-Darwinism - an epigenetic approach to evolution // J. Theor. Biol. 1979. Vol. 78. P. 573-591.
- Holmes R.T., Bonney R.E.Jr., Pacala S.W.* Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach // Ecology. 1979. Vol. 60. P. 512-520.
- Holmes R.T., Robinson S.K.* The species preferences of foraging insectivorous birds in a northern hardwoods forest // Oecologia. 1981. Vol. 48. P. 31-35.
- Hurlbert S.H.* The measurement of niche overlap and some relatives // Ecology. 1978. Vol. 32. P. 571-577.
- Hurlbert S.H.* The gentle depilation of the niche: Dicean resource sets in resource hyperspace // Evolutionary Theory. 1981. Vol.5. P. 177-184.
- Hutchinson G.E.* Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. Vol. 22. P. 415-427.
- Hutchinson G.E.* Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? // American Naturalist. 1959. Vol. 93. P. 145-159.
- Hutchinson G.E.* Variations on a theme by Robert MacArthur // Ecology and Evolution of Communities (M.L. Cody and J.M. Diamond, eds.), Cambridge (Mass.): Harvard University Press, 1975. P. 492-521.
- Hutchinson G.E.* An Introduction to Population Ecology. New Haven: Yale University Press, 1978. 260 p.
- Hutto R.L.* Seasonal variation in the foraging behavior of some migratory western wood warblers // Auk. 1981. Vol. 98. P. 765-777.
- Huxley J.* Evolution: The modern synthesis. London: Allen and Unwin, 1942. 646 p.
- James F.C., Johnston R.F., Wamer N.O., Niemi G.J., Boecklen W.J.* The Grinnellian niche of the Wood Thrush // American Naturalist. 1984. Vol. 124. P. 17-47.
- Jansson C., Ekman J. Bromssen A. von.* Winter mortality and food supply in the tits *Parus* spp // Oikos. 1981. Vol. 37. P. 313-322.
- Jarvinen O., Vaisanen R.A.* Climatic changes, habitat changes, and competition: dynamics of geographical overlap in two pairs of congeneric bird species // Oikos. 1979. Vol. 33. P. 261-271.
- Karr J.R., James F.C.* Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities // Ecology and Evolution of Communities (M.L. Cody, J.M. Diamond, eds.). Cambridge: Belknap Press, 1975. P. 258-291.
- Kear J.* Food selection in finches with special reference to interspecific differences // Proceedings of the Zoological Society of London. 1962. Vol. 138 (Part 2). P. 163-204.
- Klomp H.* Regulation of the size of bird population by means of territorial behaviour // Neth. J. Zool. 1972. Vol. 22. P. 456-488.
- Krebs C.J.* Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major* L. // Ecology. 1971. Vol. 52. P. 2-22.
- Krebs C.J.* Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance, 2nd edition. New York: Harper and Row, 1978. 678 p.
- Krebs J.R., Davies N.B.* An introduction to behavioural ecology. Oxford, London, Edinburgh, Boston: Blackwell Scientific Publication, 1987. 389 p.

- Kulesza G.* Comment on Niche, habitat and ecotope // *American Naturalist*. 1975. Vol. 109. P. 476-479.
- Lack D.* Ecological aspects of species-formation in passerine birds // *Ibis*. 1944. Vol. 86. P. 260-286.
- Lack D.* Darwin`s finches. Cambridge: Cambridge University Press, 1947. 204 p.
- Lack D.* Ecological isolation in birds. Cambridge (Mass.): Harvard University Press, 1971. 404 p.
- Leisler B.* Morphological aspects of ecological specialization in bird genera // *Okol. Vogel*. 1980. Vol. 2. P. 199-220.
- Leisler B., Thaler E.* Differences in morphology and foraging behaviour in the Goldcrest *Regulus regulus* and Firecrest *R. ignicapillus* // *Annales Zoologici Fennici*. 1982. Vol. 19. P. 277-284.
- Levins R.* The strategy of model building in population biology // *American Scientist*. 1966. Vol. 54. P. 421-431.
- Levins R.* Coexistence in a variable environment // *American Naturalist*. 1979. Vol. 114. P. 765-783.
- Lewin R.* Principles of human evolution: a core textbook. Blackwell Science, 1998. 526 p.
- Lotka A.J.* Elements of physical biology. Baltimore: Williams and Wilkins, Reprinted as Elements of mathematical biology. New York: Dover, 1925. 460 p.
- Lotka A.J.* The growth of mixed populations: two species competition for common food supply // *Journal of the Washington Academy of Sciences*. 1932. Vol. 22. P. 461-469.
- Low R., Watkinson A.R.* Competition // *Ecological Concepts* (J.M. Cherrett, ed.), Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1989. P. 243-284.
- MacArthur R.H.* Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests // *Ecology*. 1958. Vol. 39. P. 599-619.
- MacArthur R.H.* The theory of niche // *Population Biology and Evolution* (R.C.Lewontin, ed.). Syracuse, New York: Syracuse University Press, 1968. P. 159-176.
- MacArthur R.H.* Species packing and competitive equilibrium for many species // *Theoretical Population Biology*. 1970. Vol. 1. P. 1-11.
- MacArthur R.H.* Geographical ecology. New York: Harper and Row, 1972. 269 p.
- MacArthur R.H., Levins R.* The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species // *American Naturalist*. 1967. Vol. 101. P. 377-385.
- MacArthur R.H., MacArthur J.W.* On bird species diversity // *Ecology*. 1961. Vol. 42. P. 594-598.
- MacArthur R.H., Pianka E.R.* On optimal use a patchy environment // *American Naturalist*. 1966. Vol. 100. P. 603-609.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of island biogeography. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1967. 203 p.
- May R.M.* Models for two interacting populations // *Theoretical Ecology. Principles and Applications* (R.M. May, ed.). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 1981. P. 78-104.
- Mayr E.* Numerical phenetics and taxonomic theory // *Systematic Zoology*. 1965. Vol. 14. P. 73-97.
- Mayr E.* The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance. Cambridge (Mass.): Harvard University Press, 1982. 974 p.

- McIntosh R.P.* Community, competition, and adaptation // *Quarterly Review of Biology*. 1970. Vol. 45. P. 259-280.
- Mikkonen A.V.* Establishment of breeding territory by the Chaffinch, *Fringilla coelebs*, and the Brambling, *F. montifringilla*, in northern Finland // *Ann. Zool. Fennici*. 1985. Vol. 22. P. 137-156.
- Miller R.S.* Pattern and process in competition // *Advances in Ecological Research*. 1967. Vol. 4. P. 1-74.
- Milne A.* Definition of competition among animals // *Symposia of the Society for Experimental Biology*. 1961. Vol. 15. P. 40-61.
- Morse D.H.* The insectivorous birds as an adaptive strategy // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1971. Vol. 2. P. 177-200.
- Murphy M.T.* Life-history variability in North American breeding tyrant flycatchers: phylogeny, size, or ecology? // *Oikos*. 1989. Vol. 54. P. 3-14.
- Murton R.K.* The feeding ecology of the Wood Pigeon // *British Birds*. 1963. Vol. 56. P. 345-375.
- Myers J.P., Connors P.G., Pitelka F.A.* Territoriality in nonbreeding shorebirds // *Studies in Avian Biology*. 1979. Vol. 2. P. 231-246.
- Newton I.* The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches // *Ibis*. 1967. Vol. 109. P. 33-96.
- Norberg U.M.* Morphology of the wings, legs and tail of three coniferous forest tits, the Goldcrest, and the Treecreeper in relation to locomotor pattern and feeding station selection // *Philosophical Transactions of Royal Society London*. 1979. Vol. 287 (B 1019). P. 131-165.
- Odum E.P.* The concept of the biome as applied to the distribution of North American birds // *Wilson Bulletin*. 1945. Vol. 57. P. 191-201.
- Palmgren P.* Zur Biologie von *Regulus regulus regulus* (L.) und *Parus atricapillus borealis* (Selys). // *Acta zoologica fennici*. 1932. № 14. P. 1-113.
- Parnell J.F.* Habitat relations of the parulidae during spring migration // *Auk*. 1969. Vol. 86. P. 505-521.
- Partridge L.* Some aspects of morphology of Blue tits (*Parus caeruleus*) and Coal Tits (*P. ater*) in relation to their behaviour // *Journal of Zoology, London*. 1976. Vol. 179. P. 121-133.
- Rabenold K.N.* The Black-throated Green Warbler in Panama: geographic and seasonal comparison // *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution, and conservation* (A. Keast and E.S. Morton, eds.). Washington D.C.: Smithsonian Institute Press, 1980. P. 297-307.
- Rachootin S., Thomson K.S.* Epigenetics, paleontology and evolution // *Evolution today* (G.G.E. Scudder, J.L. Raveal, eds.). Pittsburgh: Carnegie-Mellon University, 1981. P. 181-193.
- Remsen J.V. Jr., Robinson S.K.* A classification scheme for foraging behavior in terrestrial habitats // *Studies in Avian Biology*. 1990. No.3. P. 144-160.
- Robinson S.K., Holmes R.T.* Foraging behavior of forest birds: the relationship among search tactics, diet and habitat structure // *Ecology*. 1982. Vol. 63. P. 1918-1931.
- Root R.B.* The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher // *Ecological Monographs*. 1967. Vol. 37. P. 317-350.
- Roper T.J.* Cultural evolution of feeding behaviour in animals // *Science Progress*. 1986. Vol. 70. P. 571-583.

- Roughgarden J.* Species packing and the competition function with illustrations from coral reef fish // *Theoretical Population Biology*. 1974. Vol. 9. P. 388-424.
- Roughgarden J.* *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. New York: Macmillan, 1979. 634 p.
- Schoener T.W.* Theory of feeding strategies // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1971. Vol. 2. P. 369-404.
- Schoener T.W.* Resource partitioning in ecological communities // *Science*. 1974. Vol. 185. P. 27-39.
- Schoener T.W.* Competition and the niche // *Biology of the reptilia* (C. Gans, and D.W. Tinkle, eds.), (Vol. 7: Ecology and Behaviour A), New York: Academic Press, 1977. P. 35-136.
- Schoener T.W.* Field experiments on interspecific competition // *The American Naturalist*. 1983. Vol. 122P. 240-285.
- Schoener T.W.* Some comments on Connells and my reviews of field experiments on interspecific competition // *American Naturalist*. 1985. Vol. 125. P. 730-740.
- Schoener T.W.* The ecological niche // *Ecological concepts* (J.M. Cherret, ed.). Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1989. P. 79-113.
- Slagsvold T.* Critical period for regulation of Great Tit (*Parus major* L.) and Blue Tit (*P. caeruleus* L.) population // *Norw. J. Zool.* 1975. Vol. 23. P. 67-88.
- Stanley S.M.* *Macroevolution. Pattern and process*. San Francisco: Freeman, 1979. 332 p.
- Stewart F.M., Levin B.R.* Partitioning of resources and the outcome of interspecific competition: A model and some general considerations // *American Naturalist*. 1973. Vol. 107. P. 171-198.
- Svardson G.* Competition and habitat selection in birds // *Oikos*. 1949. Vol. 1. P. 157-174.
- Tansley A.G.* Presidential Address // *Journal of Ecology*. 1914. Vol. 2. P. 194-202.
- Tye A.* A model of search behaviour for the Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe* (Aves, Turdinae) and other pause-travel predators // *Ethology*. 1989. Vol. 83. P. 1-18.
- Udvardy M.D.F.* Observations on the habitat and territory of the Caffinch, *Fringilla c. coelebs* L., in Swedish Lapland // *Arkiv for Zoologi*. 1956. Vol. 9. P. 769-775.
- Udvardy M.F.D.* Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche // *Ecology*. 1959. Vol. 40. P. 725-728.
- Underwood T.* The analysis of competition by field experiments // *Community Ecology: Pattern and Process* (Kikkawa J., Anderson D.J., eds.), Melbourne: Blackwell Scientific Publications, 1986. P. 240-268.
- Verner J.* On the adaptive significance of territoriality // *American Naturalist*. 1977. Vol. 111. P. 769-775.
- Volterra V.* Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi // *Memoria della Regia Accademia Nazionale dei Lincei*, ser 6. 1926. Vol. 2. P. 31-113.
- Whelan C.J.* Effects of foliage structure on the foraging behavior of insectivorous birds. Ph.D. Thesis. Dartmouth College, 1987. 375 p.
- Whittaker R.H., Levin S.A., Root R.B.* Niche, habitat, and ecotope // *American Naturalist*. 1973. Vol. 107. P. 321-338.
- Wiens J.A.* *The ecology of bird communities*. Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney: Cambridge University Press, 1989. Vol. 1. 487 p., Vol. 2. 316 p.
- Williamson P.* Feeding ecology of the Red-eyed Vireo (*Vireo olivaceus*) and associated foliage-gleaning birds // *Ecological Monographs*. 1971. Vol. 41. P. 129-152.

Wright S. Evolution of Mendelian populations // *Genetics*. 1931. Vol. 16. P. 97-159.

Wynne-Edwards V.C. Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh, Scotland:
Oliver and Boyd, 1962. 653 p.

ЛЕКЦИИ ПО ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Е.И.Хлебосолов

Содержание:

Предисловие

Раздел 1. История развития эволюционной теории

1. Понятие эволюции
2. Теория эволюции Ч. Дарвина
3. Синтетическая теория эволюции

Раздел 2. Экологические факторы видообразования

4. Перенаселение
5. Борьба за существование
6. Естественный отбор
7. Теория экологической ниши

Раздел 3. Учение о виде

8. Видообразование
9. Функциональная концепция вида

Раздел 4. Макроэволюция

10. Закономерности филогенеза
11. Эволюция онтогенеза
12. Принципы систематики

Раздел 5. Современное состояние и перспективы развития теории эволюции

13. Единая теория развития мира
14. Гипотезы происхождения жизни и человека