

Автор — доктор биологических наук, профессор, работающий в высшей школе около 40 лет. Профессиональный зоолог с большим опытом полевой исследовательской работы в таёжных экосистемах Европейской части России, Северного Урала, Западно-Сибирской равнины, Алтае-Саянского региона. Научные интересы: поведенческая экология бурого медведя, управление живыми системами, эволюционная биология, экология млекопитающих. Автор и соавтор свыше 160 публикаций, в том числе 13 книг, 7 из которых — научные монографии.

БИОЛОГИЯ

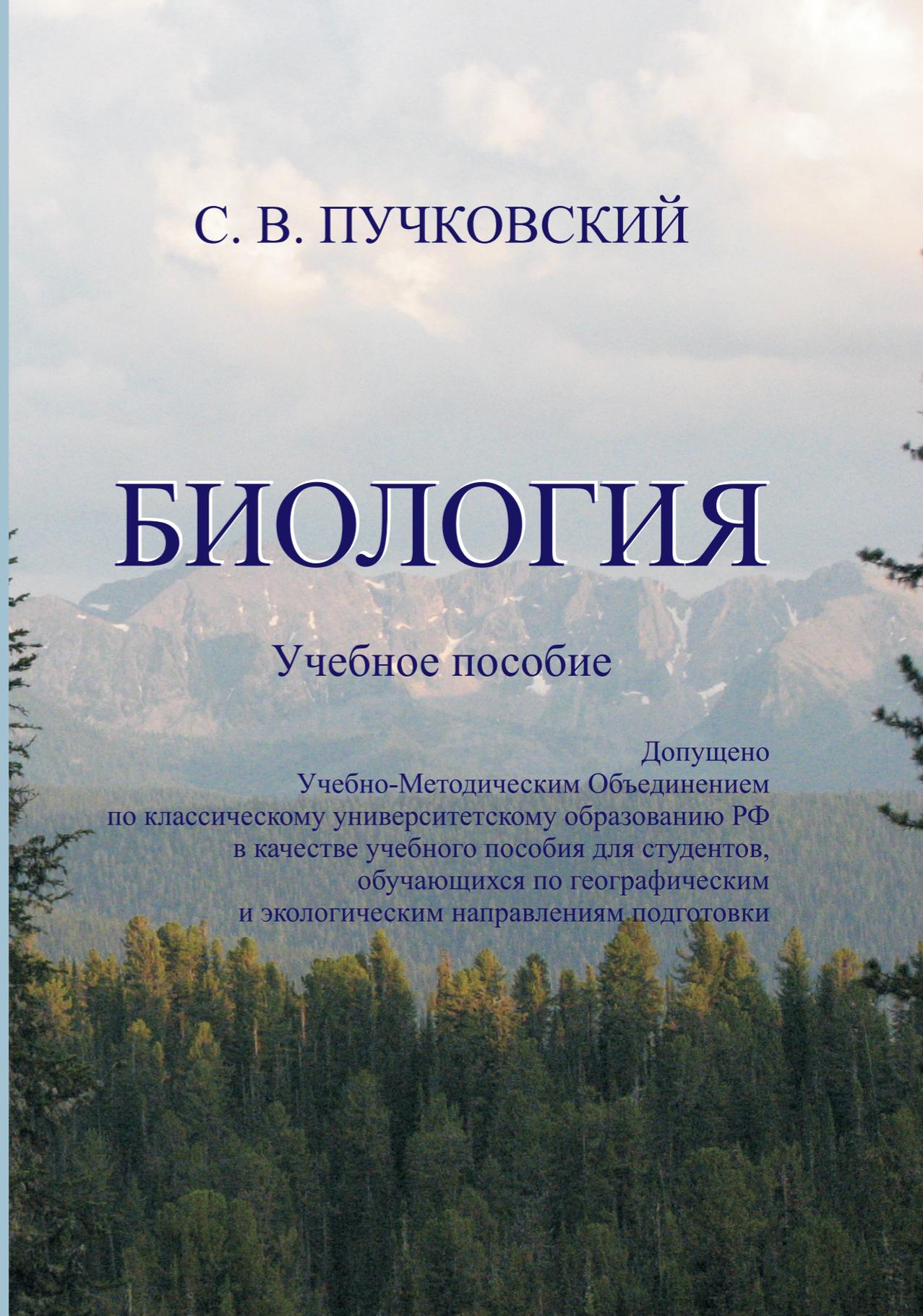
С. В. ПУЧКОВСКИЙ

С. В. ПУЧКОВСКИЙ

БИОЛОГИЯ

Учебное пособие

Допущено
Учебно-Методическим Объединением
по классическому университетскому образованию РФ
в качестве учебного пособия для студентов,
обучающихся по географическим
и экологическим направлениям подготовки



Министерство образования и науки Российской Федерации
ГОУВПО «Удмуртский государственный университет»

С. В. ПУЧКОВСКИЙ

БИОЛОГИЯ

Учебное пособие

*Допущено
Учебно-Методическим Объединением
по классическому университетскому образованию РФ
в качестве учебного пособия для студентов,
обучающихся по географическим
и экологическим направлениям подготовки*

Ижевск

2014

УДК 57(075.8)

ББК 28.0

П 88

Рецензенты: доктор биол. наук, проф. О. З. Мкртчян,
доктор биол. наук, проф. И. В. Проничев

Пучковский С. В.

Биология: учеб. пособие. 3-е изд., доп. — Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2014. — 336 с.

Данное учебное пособие включает сжато изложенные основы современной биологии. В содержании книги нашли отражение наиболее современные сведения по важнейшим разделам биологической науки, включая знания об основных уровнях организации живой материи, биоэкологии, эволюционной биологии, антропологии. Фактический материал подобран в соответствии с профессиональной направленностью учебного пособия. Содержание книги отражает не только фундаментальные основы, но также динамичность и проблемность биологических знаний, готовность современной биологии к постоянному обновлению фактических данных и дальнейшему развитию теоретических положений. Представлены список рекомендуемой литературы, два указателя. Учебное пособие предназначено для студентов, обучающихся по направлениям подготовки «География», «Картография и геоинформатика» и «Экология и природопользование» в университетах и других вузах.

ISBN 978-5-4344-0200-2

ББК 28.0

© Пучковский С. В., 2014

Оглавление

Предисловие	9
Введение	13
ГЛАВА 1. Значение живой природы	17
ГЛАВА 2. Живые системы и их свойства	27
2.1. Живое вещество Земли как иерархия систем	27
2.2. Основные свойства живых систем	28
2.3. Химический состав живой материи	32
2.4. Основные типы питания	33
ГЛАВА 3. Клеточный уровень организации	37
3.1. Общие сведения о клетке	37
3.2. Цитоплазма	39
3.3. Рибосомы и белки	40
3.4. Мембраны и жиры клетки	42
3.5. Клеточное ядро	44
3.6. Центральная догма молекулярной биологии	47
3.7. Митохондрии	48
3.8. Пластиды и пигменты	49
3.9. Система эндомембран и трубчатые структуры	51
3.10. Деление клетки	52
3.11. Мутации	53
3.11.1. Типы мутаций	53
3.11.2. Мутагенез и мутагены	55
3.11.3. Антимутагены	57
3.12. Управление биосистемами клеточного уровня	57
ГЛАВА 4. Индивидуальный уровень организации	61
4.1. Понятие об организме	61
4.2. Органы и ткани многоклеточных организмов	62
4.2.1. Многоклеточные организмы без истинных тканей	62
4.2.2. Органы и ткани растений	63
4.2.2.1. Органы растений	63
4.2.2.2. Ткани растений	68
4.2.3. Органы и ткани многоклеточных животных	70

4.3. Типы размножения организмов	80
4.3.1. Бесполое размножение	81
4.3.2. Половое размножение.....	82
4.4. Индивидуальное развитие	84
4.4.1. Индивидуальное развитие цветковых растений	84
4.4.2. Индивидуальное развитие животных	85
4.4.3. Программы индивидуального развития.....	85
4.4.4. Состояние покоя организмов	88
4.5. Изменчивость организмов	89
4.6. Длительность индивидуальной жизни	92
4.7. Регистрирующие структуры организма	93
4.8. Управление организмом и его индивидуальным развитием.....	94
ГЛАВА 5. Популяционно-видовой уровень организации.....	99
5.1. Понятие о виде в биологии	99
5.1.1. Объективность понятия «вид»	99
5.1.2. Критерии вида	100
5.1.3. Основы биологической систематики	102
5.2. Учение о популяции	104
5.2.1. Понятие и определение.....	104
5.2.2. Вид как система популяций	104
5.2.3. Ареал и распределение особей популяций.....	107
5.2.4. Территориальность, иерархия и коммуникативные системы популяций.....	108
5.2.5. Количественные характеристики популяций.....	109
5.2.6. Демография популяций	110
5.2.7. Генетический состав популяций.....	112
5.2.8. Динамика и относительный гомеостаз популяций.....	114
5.2.9. Управление популяциями и видами.....	115
ГЛАВА 6. Особенности биологической организации основных царств	119
6.1. Царство Вирусы (Vira)	119
6.2. Надцарство Прокариоты (Prokaryota).....	121
6.3. Царство Грибы (Fungi, Mycota).....	125
6.4. Царство Растения (Plantae)	127
6.5. Царство Простейшие (Protozoa).....	131
6.6. Царство Животные (Animalia).....	132
6.6.1. Беспозвоночные животные	133
6.6.2. Позвоночные животные.....	140
6.6.2.1. Рыбы.....	140
6.6.2.2. Амфибии и Рептилии	144

6.6.2.3. Птицы.....	146
6.6.2.4. Млекопитающие	150
6.7. Видовое богатство биосферы	154
ГЛАВА 7. Биоценотический уровень живой материи	157
7.1. Понятие о биоценозе	157
7.2. Проблема биоразнообразия	157
7.2.1. Понятие биоразнообразия	157
7.2.2. Видовое богатство биоценозов	159
7.3. Пространственная неоднородность биоценозов	160
7.4. Трофика биоценозов.....	160
7.4.1. Трофические уровни биоценозов	160
7.4.2. Основные типы трофических отношений	162
7.5. Основные типы связей между видами.....	163
7.6. Конкуренция и коадаптации.....	164
7.7. Относительный гомеостаз биоценозов.....	165
7.8. Управление биоценозами.....	166
ГЛАВА 8. Учение об экосистемах	169
8.1. Понятие об экосистеме.....	169
8.2. Экологическая ниша.....	169
8.3. Потoki вещества, энергии и информации в экосистемах	171
8.4. Биомасса и биологическая продуктивность экосистем	173
8.5. Динамика и относительный гомеостаз экосистем	174
8.6. Биосферный уровень организации.....	177
8.6.1. Понятие о биосфере	177
8.6.2. Энергетика биосферы	177
8.6.3. Глобальные функции биосферы	178
8.6.4. Биосфера и человечество	180
8.7. Цена живой природы.....	182
8.8. Управление экосистемами и биосферой	185
ГЛАВА 9. Элементы антропологии	189
9.1. Биология человека	189
9.1.1. Особенности анатомии и физиологии человека	189
9.1.2. Происхождение человека	194
9.1.3. Факторы эволюции человека	199
9.1.4. Генетика человека	203
9.1.5. Роль среды и наследственности в фенотипе человека	209
9.1.6. Биогеография человека.....	212
9.1.7. Экология человека	213
9.1.8. Адаптивное и неадаптивное в биологии человека	216
9.1.9. Современная биологическая эволюция человека	218

9.2. Биосоциальная природа человека	221
9.3. Управление природой человека	225
ГЛАВА 10. Происхождение и эволюция живой материи	229
10.1. Доказательства биологической эволюции	229
10.2. Проблема происхождения живой материи	234
10.2.1. Гипотезы о возникновении жизни на Земле.....	234
10.2.2. Возникновение жизни на Земле в результате химической эволюции.....	235
10.3. Основные события биологической эволюции	238
ГЛАВА 11. Основные эволюционные концепции	245
11.1. Эволюционная концепция Ж.Б. Ламарка.....	245
11.2. Эволюционная концепция Ч. Дарвина	247
11.2.1. Происхождение домашних организмов и искусственный отбор.....	247
11.2.2. Борьба за существование и естественный отбор	249
11.2.3. Происхождение видов по Ч. Дарвину.....	252
11.3. Синтетическая теория эволюции (СТЭ).....	254
11.3.1. Основные положения СТЭ.....	254
11.3.2. Закон Харди — Вайнберга	255
11.3.3. Изменчивость и эволюция популяций.....	257
11.3.4. Естественный отбор и эволюция популяций	258
11.3.5. Прочие факторы эволюции популяций.....	260
11.4. Сальтационизм	261
11.5. Синтезогенетизм	263
11.6. Концепции направленной эволюции	264
11.7. Неокатастрофизм	266
11.8. Нейтрализм.....	269
11.9. Концепция самоорганизации природных систем.....	271
11.10. Понятие биологической эволюции	272
ГЛАВА 12. Механизм и результаты биологической эволюции.....	275
12.1. Методы искусственной эволюции	275
12.2. Единицы эволюции.....	276
12.3. Факторы биологической эволюции	276
12.3.1. Наследственность.....	276
12.3.2. Избыточность	277
12.3.3. Катастрофогены.....	279
12.3.4. Естественный отбор.....	279
12.3.5. Селектогены.....	282
12.3.6. Изоляция и приток подсистем	283
12.3.7. Дрейф подсистем.....	284

12.3.8. Взаимодействие факторов эволюции.....	284
12.4. Эволюционные адаптации	286
12.4.1. Основные типы адаптаций	286
12.4.2. Адаптивное и неадаптивное в биологической организации.	288
12.5. Видообразование	289
12.5.1. Основные теоретические положения	289
12.5.2. Географическое видообразование	290
12.5.3. Симпатрическое видообразование	291
12.5.4. Гибридогенное видообразование	292
12.6. Биологический прогресс	292
12.7. Проблема вымирания	295
12.8. Современный этап биологической эволюции	300
Заключение	305
Список литературы	309
Предметный указатель	313
Указатель названий организмов	325

Предисловие

«Биология», как отдельная дисциплина, введена в учебные планы по многим направлениям подготовки специалистов и бакалавров. Кроме того, в учебных планах вузов по небиологическим специальностям возросло количество дисциплин, включающих биологические знания. Такая образовательная тенденция отражает быстрое увеличение объёма научной биологической информации, возрастание значимости биологических знаний для социального прогресса, на что указывают бурный рост капиталовложений в развитие биотехнологии и востребованность современным человечеством знаний о живых системах всех уровней организации. Последнее диктуется также возникновением и нарастанием глобальных эволюционно-экологических проблем, озабоченностью современных людей не только сегодняшним днем человечества, но также ближайшим и более отдалённым будущим, которое уже невозможно представить без сохранения биоразнообразия, сложности и системной целостности биосферы. Средой обитания для человека, основным источником ресурсов была и продолжает оставаться именно биосфера. Возникла проблема биологической безопасности государств и человечества в целом.

Рост численности человечества и его запросов, развитие техносферы во многом разрушительны для биосферы. Есть признаки того, что способность биосферы к поддержанию её устойчивости снижается, и это грозит благополучию прежде всего самого человечества. Очевидно, что люди должны знать, как работает система их жизнеобеспечения, как ею следует пользоваться, не разрушая, но сохраняя и улучшая. Биосфера с её биоразнообразием — бесценное сокровище Земли, которое жизненно необходимо нам и нашим потомкам.

Современная биология представляет собой быстро усложняющуюся систему биологических наук с огромным количеством информации, которую очень трудно отразить в объёме, целесообразном для решения учебных задач. Поэтому отбор материалов для книги был весьма жёстким. Приводятся очень краткие характеристики организации живых систем основных уровней, отражающие принципиальные черты их формы и функции. Учебную дисциплину такого содержания всего точнее можно определить как основы общей биологии. Более полное описание живых систем читатель сможет найти в соответствующих книгах по частным

биологическим дисциплинам и в справочных изданиях (см. список литературы).

Определённое место в книге занимают фактические материалы и теоретические положения по использованию, охране, экологии и эволюции живых систем, управлению их существованием и развитием. Приводятся основы знаний о природе человека, её биосоциальной сущности и биологических истоках. Обсуждается проблема формирования цены биологических объектов. Содержание книги отражает не только признанные достижения биологической науки, но и наиболее существенные современные проблемы, актуальные и нередко спорные вопросы эволюции и экологии живых систем, охраны природы и использования биологических ресурсов. «Биология» в таком изложении является фундаментальной научной основой и мостом для перехода к более подробному изучению природопользования, экологии и охраны природных и антропогенных экосистем.

Предыдущее издание книги «Биология» было впервые осуществлено нами в электронной форме, в свободном доступе, позволяющем чтение и неограниченное копирование текста. Практика показала, что книга в таком формате вполне востребована и издание не «пылится» на «цифровых полках» библиотеки. К «Биологии» обращаются не только соотечественники, но и читатели из зарубежья: ближнего и дальнего.

На рубеже столетий знания о живой природе обновляются очень быстро. В третье издание книги автором внесены многие изменения: добавлены новые факты из числа наиболее важных и интересных, сделаны поправки в тексте, обусловленные новшествами в таксономии, кратко охарактеризована концепция самоорганизации природных систем, сделаны необходимые уточнения во всех главах книги. Третье издание книги также является цифровым, рассчитано на полную доступность посредством Интернета и, как и прежде, содержит минимальное количество лишь самых необходимых рисунков. Недостаток иллюстративного материала читатель сможет компенсировать, используя всё расширяющиеся возможности Интернета. Обращаясь к Интернету, следует помнить о необходимости критически оценивать любые материалы, включая оценки и интерпретации фактов, обращая внимание на их авторство и по возможности сравнивая сведения и оценки, размещённые на разных сайтах и предоставляемые другими авторами.

Книга адресуется студентам, обучающимся по направлениям подготовки «География», «Картография и геоинформатика» и «Экология и природопользование» в университетах и других вузах. Полезные сведения и общебиологические оценки найдут в ней и другие категории читателей, интересующиеся современным состоянием биологии. Автор выражает глубокую благодарность коллегам, которые высказали ряд ценных замеча-

ний и пожеланий по содержанию книги — О. Г. Барановой, Г. А. Воронову, А. Г. Илларионову, Л. И. Компанцевой, Л. К. Лайзану, О. З. Мкртчян, И. В. Проничеву, В. И. Рощиненко. Автор рад выразить признательность Т. А. Пучковской и Т. П. Хамитовой за создание оригинал-макета и Л. М. Клименко за редактирование.

Введение

Биология (от греч. *биос* — жизнь и *логос* — слово) — это наука о живых системах. Термин «биология» был введён в науку на рубеже XVIII–XIX веков (в трудах Ж.Б. Ламарка и его современников), однако биологические знания накапливались людьми тысячелетиями. Роль научных биологических знаний для современного человечества заметно возрастает, высказано мнение, что наступил век биологии.

Объекты биологии — это живая материя в целом и живые системы (биосистемы) любого уровня организации: от макромолекул до биосферы. Человек, как сложная биосоциальная система (включающая системы макромолекулярного и клеточного уровней, организмы, популяции, вид, общество), также является объектом биологии.

Биология изучает принципиальные черты организации живых систем, общие и частные признаки их строения, функций, роста и развития, происхождения и эволюции, проблемы охраны и рационального использования ресурсов живой природы, решает задачи управления ростом и развитием, динамикой и эволюцией объектов изучения.

Объекты биологии отличает огромная сложность. Например, количество клеток в организме человека оценивается приблизительно в 100 трлн., из которых собственных клеток человека лишь 1/10 часть, остальные — симбиотические микроорганизмы. В одной клетке кишечной палочки (которая примерно в 500 раз меньше средней эукариотной клетки) содержится несколько тысяч типов разных молекул. В эукариотной клетке находится 20–30 тыс. рибосом. Сложности и разнообразию биосистем соответствует великое разнообразие методов биологии.

Методы биологии представляют все основные типы методов из арсенала научной методологии. **Наблюдение, описание и сравнение** объектов традиционны в биологии. Огромные массивы данных и необходимость точно характеризовать сложные объекты изучения (например, популяции) востребовали широкое применение **количественных** методов, включая методы **математической статистики**. Широко и разнообразно используется **эксперимент** (полевой и лабораторный), методы физики, химии, картографии. При изучении поведения животных используются методы психологии, природных популяций животных — методы демографии. Применяются **компьютерное моделирование, методы логического ана-**

лиза и *синтеза* для объяснения биологической эволюции и других обобщений.

Например, при изучении редкого, внесённого в «Красные книги» или на «Красные страницы» МСОП вида млекопитающих могут использоваться методы: наблюдения, мечения, тропления, слежения, телеметрии, радиопеленгации, демографии, картирования, моделирования с применением компьютеров; а также применяются авиация, радиоошейники, оптические приборы и телекамеры, спутниковая связь, обездвиживание снотворными веществами, определение возраста особей по слоистым структурам зубов, ДНК-тест (для различения особей по индивидуальным особенностям ДНК) и т. д. Ночную жизнь львов изучают с использованием инфракрасного излучения; скорпиона облучают невидимым ультрафиолетом, отчего хитиновый покров этого ночного животного ярко светится синевато-зелёным светом. Среди методов различают *инвазивные* и *неинвазивные*. Из них первые вносят травмирующие изменения в изучаемый объект, вторые — нет. По мере возможности предпочтение отдаётся неинвазивным методам.

Цель биологии состоит в достаточно полном и всестороннем изучении биологических объектов (включая их состав, строение, функционирование, рост, среду обитания, развитие и эволюцию) для эффективной охраны и рационального использования биосистем, адаптивного управления их существованием, воспроизведением и эволюцией.

Биология представляет систему знаний, объединяющую множество наук, число которых постоянно пополняется новыми. Многие биологические дисциплины соответствуют разным таксонам (царствам, типам или классам): таковы зоология, ботаника, микология, микробиология, вирусология, альгология (наука о водорослях), лишенология (знания о лишайниках), гельминтология, энтомология, ихтиология, орнитология, териология (наука о млекопитающих) и т. д. Другие науки соответствуют разным уровням биологической организации: молекулярная биология, кариология (знания о клеточном ядре), цитология, гистология (наука о тканях), биология индивидуального развития, анатомия, физиология, биология популяций, биоценология, биогеоценология, биосферика (наука о биосфере). Кроме того, сформировались систематика, экология живых систем, генетика, биохимия, биофизика, биометрия (математическая биология), радиобиология (изучение действия проникающей радиации на живые системы), этология (наука о поведении животных), паразитология, биосоциология, эволюционная биология, филогенетика (конструирование филогенеза), палеобиология, гидробиология, почвенная зоология, космическая биология, геобиология, биология человека, теоретическая биология и др.

Недавно возникшая информационная биология (биоинформатика) изучает принципы сохранения, преобразования и тиражирования инфор-

мации в геномах организмов и в других живых системах. Биоинженерия — это конструирование живых систем разной сложности, от белковых молекул до организмов. Геобиология изучает взаимодействие живых систем с физическими и химическими системами Земли. В это новое понятие включается экология живых систем и знания о биосфере.

Биология располагает огромным запасом фактических знаний, объём которых быстро умножается. Их усвоение помогает сделать выводы и обобщения, отражающие биологические закономерности. Однако многие закономерности взаимодействуют между собой, затрудняя объяснение фактов; из каждого биологического закона (правила, принципа) бывают исключения. Например, уже не одну тысячу лет людям известны ценные свойства мулов (гибрид кобылицы и осла-самца), известно также, что мулы не плодовиты. Однако зарегистрированы четыре (на 2003 г.) исключения из этого правила.

Рост могущества человечества, накопление знаний по генетике, молекулярной биологии, биосферике, биологии развития и биологии человека, медицине и психологии породили этические проблемы, частично отражённые в зарождении (или возрождении) биосферной этики и биоэтики.

Биология взаимодействует с множеством разнообразных других наук и сфер деятельности человека. Высокая степень сложности биологических объектов и комплексность биологических проблем требуют применения подходов, знаний и методов из математики, химии, физики, географии, планетологии, геологии, синергетики, метеорологии, лингвистики и многих других отраслей знаний. Огромное, многостороннее значение биологических объектов для человечества (гл. 1) определяет взаимодействие биологии с селекцией, сельским хозяйством, медициной, эпидемиологией, карантинной службой, геоэкологией, биотехнологией, бионикой, климатологией, охраной природы, природопользованием, индустрией туризма, освоением космоса, геоинформационными технологиями, системой глобального мониторинга, знаниями об энергетике биосферы и т. д.

ГЛАВА 1

ЗНАЧЕНИЕ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ

Трудно представить сферу деятельности или интересов человека, где в той или иной степени не оказались бы полезными живые объекты и знания о них. За обладание ценными растениями (пищевыми, лекарственными, техническими, декоративными) проливалась кровь, а в доколумбовой Америке велись войны. Болезнетворные вирусы и бактерии, в том числе — генетически изменённые человеком, весьма значимы в проблемах современной международной безопасности, политики и дипломатии.

Пищевое значение различных организмов является для человека изначальным и не утратило своей актуальности в наше время. Как всеядный гетеротрофный вид, человек способен использовать в пищу разнообразные организмы или продукты их жизнедеятельности. Значительно разнообразие диет, сложившихся у народов, освоивших разные (географически и экологически) регионы Земли. На пищевой основе человек является конкурентом для многих животных (растительноядных, хищных и всеядных) и других гетеротрофов.

Возрастают разнообразие и полнота использования человеком пищевых объектов живой природы, рациональнее становятся их получение и использование на основе новых технологий, достижений диетологии и медицины. Выживание и благосостояние человечества напрямую связано с количеством и качеством пищевых продуктов, получаемых из живой природы или от культивируемых организмов. Напряжённость отношений в системе «человек–пищевые ресурсы» отражена во всей истории человечества и отдельных народов (включая самые трагические её эпизоды); к концу XX века она выросла до глобальной пищевой проблемы.

Млекопитающие (лошади, верблюды, быки, слоны, ездовые собаки) уже тысячи лет используются человеком как *тягловая сила и транспортное средство*. Военная мощь многих азиатских и европейских государств Древнего мира и Средневековья основывалась на кавалерии. Доля домашних животных в энергетике современного сельского хозяйства (в глобальных масштабах) очень мала, однако, по данным ООН, в 80-е гг. XX века на человека работало приблизительно 400 млн. тягловых животных.

Материалы для строительства и одежды человек получает от животных и растений. Скелеты мамонтов и китов применялись людьми ка-

менного века для устройства жилищ. Шкуры, мех и волос млекопитающих, шелк, ткани растительного происхождения, натуральный каучук и древесина всё ещё нужны человеку в очень значительных количествах, что нередко создаёт угрозу для выживания популяций и видов, сохранности лесов и почв. Ежегодно для получения пушнины в мире убивают (конец XX века) 25 млн. диких и 40 млн. клеточных зверей. Проблемы охраны природы заставляют искать другие ресурсы (включая продукты химического синтеза и биотехнологии) для получения нужных материалов.

Организмы самых разных видов издавна используются как *сырьё для получения биологически активных веществ*. По данным ВОЗ (Всемирной организации здравоохранения), среди различных народов земного шара только в целях прерывания беременности используется около 3 тыс. видов растений. Хорошо известны лечебные и стимулирующие свойства женьшеня, элеутерококка, маральего корня и золотого корня, листьев коки, пантов (молодых рогов) оленей, пчелиного яда. Животные и растения издавна были и остаются сырьём для получения лекарственных средств; особенно богаты традиции восточной (тибетской, китайской, вьетнамской) медицины. В современном Китае, например, ежегодно получают около 7 т медвежьей желчи, которая служит основой для изготовления высоко ценных лекарств. Необыкновенно высока рыночная цена животных ядов: от 9 тыс. долларов за унцию (31 г) яда индийской кобры до 2,36 млн. долларов за унцию яда американского паука «чёрной вдовы». Ткани животного происхождения используются для получения разнообразных биологически активных веществ (витаминов, гормонов, ферментов и других биорегуляторов, иммуноглобулинов, аминокислот, антибиотиков).

Как *ресурсы для новых технологий* живые системы открывают перед человеком блестящие возможности. Яд тарантула представляет комплекс примерно из 150 веществ, среди которых есть перспективные для лечения последствий инсульта. Среди известных человеку биологических видов имеются носители признаков (и соответствующих генов), которые человеку очень желательно иметь у домашних организмов, но в иных сочетаниях и количествах, чем это есть у диких организмов. Проблему удаётся решить на основе трансгенеза (4.8). Например, паутина паука-крестовика, обладающая непревзойдёнными качествами, давно используется в точных оптических приборах и пригодилась бы для изготовления парашютов, бронжилетов, ниток для хирургии. Открываются перспективы для решения проблемы получения паутины в промышленных масштабах путём переноса нужных генов от пауков в культуру метилотрофных дрожжей.

Трансгенные растения более чем 120 видов (в том числе соя, кукуруза, хлопчатник, рапс, картофель, сахарная свёкла) уже используются в сельском хозяйстве 25 стран (2010 год) на общей площади свыше

100 млн. га. В сельском хозяйстве России трансгенные растения пока не используются. А они обладают сочетанием чрезвычайно ценных свойств: высокой урожайностью, продукцией ценных веществ (ферментов, витаминов, аминокислот, белков и проч.), стойкостью к засухе, засолённости почвы, вредителям, гербицидам и т. д. Известны трансгенные прокариоты, животные, лесные деревья. Бактерии, которым придан ген свечения от медузы, питаются тринитротолуолом и при этом светятся; предполагается их использование для обезвреживания минных полей. Успешны работы по получению трансгенных растений с лечебными свойствами, в том числе — содержащие биологически активные вещества против СПИДа, бешенства, туберкулёза. Совместными усилиями учёных России и Белоруссии получены козы, в молоке которых содержится целебный белок женского грудного молока.

Роль **вакцин** в профилактике вирусных заболеваний человека и животных общеизвестна. Пришло время для создания вакцин, содержащих ДНК возбудителя болезни. Уже испытываются вакцины против гриппа и сибирской язвы, разрабатывается генная вакцина против клещевого энцефалита.

Биота Земли (все живые системы континентов и океанов, зон и регионов) представляет естественный **генетический банк**, из которого человек может черпать материал для целей генетической инженерии и биотехнологии. По недавним оценкам систематиками описано почти два миллиона биологических видов. Предполагается, что в современной мировой биоте их во много раз больше. С учётом сказанного, государства тропических широт, где биоразнообразие повышено, обладают очень значительным достоянием, денежный эквивалент которого в перспективе будет нарастать. Однако риск вымирания значительной части видового разнообразия Земли еще до того, как учёные смогут завершить его изучение, очень велик. На 2001 год угроза вымирания существовала для 5423 видов животных и 5531 видов растений мира. Рост темпов вымирания не снижается и в последние годы. Вымирание каждого вида может означать невосполнимые потери для биосферы и человечества.

В XX в. человечество осознало **средообразующее значение живых систем**. Наличие биосферы как среды обитания человека и всех живых систем отличает Землю от остальных планет Солнечной системы. Биосфера обладает уникальной способностью поддерживать гомеостаз — относительное постоянство своего состояния, которое пригодно для существования жизни. Гомеостаз включает наличие геосфер и их состава (химического, минерального, породного и т. д.), разнообразие и богатство биосистем (биомов, экосистем, видов), относительное постоянство климатических характеристик и многое другое. Известна глобальная роль фотосинтезирую-

щих организмов (растений и прокариотов) в формировании и поддержании в атмосфере соотношения кислорода и углекислого газа; столь же важна роль животных и микроорганизмов в биосферных круговоротах вещества и потоках энергии. Очевидно водоохранное значение лесов и роль хищных животных как катализаторов эволюционного процесса, почвообразующая роль дождевых червей, а также многое другое. Предполагается, что признаки нарастающего глобального парникового эффекта, озоновые «дыры», учащение катастрофических событий на поверхности планеты в последние десятилетия являются результатами разрушительного воздействия человека на биосферу, что снижает её целостность и эффективность гомеостатических механизмов.

Культурно-эстетическое и воспитательное значение прослеживается в истории человечества с древнейших времён: с появлением мифов (сказок), веры в живые тотёмы и иных форм поклонения животным, растениям и священным рощам, в наскальной живописи и графике и проч. Некоторые животные запечатлены в названиях созвездий. Элементы декоративно-прикладного искусства нередко черпаются из живой природы; образы животных и растений (с человеческими качествами) широко представлены в геральдике, литературе и изобразительном искусстве. Пример — совершенные по своей красоте и выдающиеся по рыночной цене пасхальные яйца фирмы Фаберже. Домашние растения и животные (или их изображения) скрашивают жизнь современных людей, частично восполняя их оторванность от живой природы. Зверинцы и зоопарки, дендрарии и ботанические сады, парки со скульптурными изображениями вымерших животных (обычно гигантских), телепередачи различных жанров, где главные герои, вполне реальные или виртуальные образы из живой природы, стали частью культурной среды современного человека.

Огромно **лечебно-оздоровительное и рекреационное значение** живой природы. Современная медицина научилась ценить биоразнообразие внутри организма человека (и животных), от которого не следует пытаться избавиться, а которое надо культивировать и улучшать, например, используя оптимизированную по химическому составу диету, биомолочные продукты и препараты с культурой полезной микрофлоры. Спортивная охота и рыбалка не утрачивают своего значения для значительной части населения как средство культурного досуга и оздоровления. Многообразные формы туризма предполагают наблюдение за различными живыми объектами: от цветка и бабочки до экосистемы и биома (тундра, альпийский луг, африканская саванна).

Хорошо известно оздоравливающее действие воздуха в сосновых лесах. Один гектар лесов средней полосы России даёт в среднем 10 кг фитонцидов, благотворно действующих на свойства атмосферы, в год. Для

города с населением 600 тыс. достаточно 6 кг. В течение года 1 га спелого таёжного леса фильтрует из атмосферы от 30 до 70 т пылевых частиц.

Хотя контакт человека с животными нередко чреват неприятностями и даже опасен (агрессивное поведение, аллергии, вирусные и бактериальные заболевания, гельминтозы и т. д.), накапливается всё больше знаний о лечебном эффекте телесного контакта человека с животными: пиявками, пчёлами, рыбами (при трудноизлечимых кожных заболеваниях полезны воздействия некоторых африканских рыб), кошками, собаками, тюленями. Показано благотворное влияние общения с дельфинами на состояние людей, больных болезнью Дауна.

Как средства *биологического метода* борьбы с вредными организмами уже с древнейших времён (Древний Египет) применяются хищные млекопитающие, ставшие домашними (собака, кошка, хорёк); в наше время применяются насекомые (хищные или паразитические формы), низшие грибы, бактерии, вирусы. Цесарки очищают картофельные плантации от колорадского жука.

Как *топливо* человек использует древесину, угли, торф, помёт домашних животных, животный и растительный жир. Из животных и растений получают лаки, краски, спирты, эфирные масла, биологически активные вещества, растворители и множество других веществ (*сырьё для получения химических веществ*).

Уже около 10 тыс. лет назад человек начал разводить *домашних животных и растения*, извлекая из этого огромную пользу и постепенно расширяя круг одомашненных и культивируемых форм. По данным ФАО (Международная продовольственная организация), на Земле живет 2 млрд. 200 млн. голов крупного рогатого скота. На 2006 г. поголовье крупного рогатого скота в России составляло 23514,2 тыс. голов. Процесс одомашнивания не прекратился и в наше время: прогрессирует пушное клеточное звероводство и разведение охотничьих птиц и зверей в охотничьих хозяйствах, разведение в неволе видов, ставших в природе редкими (включая тигров и леопардов); на пути к одомашниванию находятся южноамериканская капибара (крупнейший грызун), африканский страус, в моду входит содержание дома новых певчих и декоративных птиц, вводятся в культуру всё новые растения. Ученые расширяют банки бактериальных и вирусных культур, необходимых для получения вакцин, поиска методов воздействия на возбудителей заболеваний, накопления генетических библиотек и создания новых трансгенных форм организмов.

Достижения биологической эволюции («патенты природы») широко используются человеком в *бионике*. Во множестве современных приборов высокой точности (включая военную технику) и высоких технологий используются принципы действия органов животных и растений, разнооб-

разные тканевые и клеточные процессы. Насекомые обладают иммунной системой, которая намного более эффективна, чем таковая человека. В её основе у насекомых — особые пептиды, изучение которых открывает перспективы для создания новых лечебных препаратов. В 1994г. была создана первая действующая модель ДНК-компьютера, в которой применяются принципы организации нуклеиновых кислот. Работа в этом направлении продолжается. Изучение средств общения животных открывает перспективы для управления поведением особей и популяциями. Применение управляемых насекомых или биороботов перспективно для выявления опасных концентраций ядовитых, радиоактивных и взрывчатых веществ в боевой обстановке, на АЭС, в аварийных ситуациях. В США тренируют пчёл для нахождения взрывчатых веществ.

Морские млекопитающие (из отрядов Китообразные и Ластоногие) замечательны своей приспособленностью к обитанию в водной среде, сложными формами поведения, коммуникабельностью и способностью к обучению. Они оказались перспективными как участники зрелищных представлений, для обеспечения *безопасности* военных объектов, а также нефте- и газопроводов при добыче и транспортировке углеводородного сырья на океаническом шельфе.

Биологические индикаторы облегчают задачу слежения за состоянием биосферы и её подсистем в экологическом мониторинге. Применение живых индикаторов часто позволяет оперативно регистрировать именно первые сигналы об изменениях в экосистемах. Ценность такой информации особенно велика: ведь реакции живых систем близки человеку как биосоциальному существу. Для борьбы с загрязнениями среды (нефтью, органическими поллютантами, тяжёлыми металлами, радионуклидами) используются культуры бактерий, планктонных организмов, цветковых растений, многие из которых проявляют себя как *концентраторы поллютантов* (загрязнителей).

Понятие *биологической безопасности* имеет две главные составляющие: зависимость выживания человечества от жизнеспособности полезных биосистем и угроза от разнообразных опасных живых систем.

Очаги заболеваний — источники постоянной опасности, исходящей от *болезнетворных организмов*. В России ежегодно заражается паразитарными болезнями, в основном гельминтозами, около 20 млн. граждан (90-е гг.). Ущерб от гриппа в нашей стране составил в 2002 г. 50 млрд. рублей. Человечество сталкивается с новыми заболеваниями вирусного происхождения (СПИД, лихорадка Вади) или обновлёнными за счет непрекращающейся эволюции возбудителей формами гриппа, туберкулёза, гепатита. Многие возбудители опасных заболеваний успешно вырабатывают стойкость к антибиотикам и другим лекарственным формам. Парни-

ковый эффект высвобождает изо льда и мёрзлых грунтов микроорганизмы прошлых эпох; сохраняющие жизнеспособность неопределённо долго, они могут быть опасными для современных организмов и человека. Возбудитель лихорадки Вади из Нигерии был занесён в Аравию, где в 2000 г. отмечена вспышка этого нового заболевания. Споры плесневых грибов, возбудители псевдотуберкулёза, листериоза и других заболеваний обнаружены в холодильниках, где они сохраняют способность размножаться при минус 4–6° С.

В современном мире существует потенциальная опасность применения **биологического оружия**: бактериального, вирусного, генетического; нет гарантий от **биотерроризма**.

Ущерб от **организмов — вредителей и разрушителей** может быть очень значительным. Вредители лесного и сельского хозяйства снижают экономические показатели соответствующих отраслей. Так, в России потенциальный вред от сорняков растениеводству варьируется от 15 до 22 % всего урожая (90-е гг.). Столь же значительными могут быть суммарные потери в сельском хозяйстве от вредных животных (насекомых, паукообразных, млекопитающих и птиц), грибков, вирусных и бактериальных инфекций. Теряется до 46 % выращиваемого и собранного картофеля. Вновь для посевов России стала реальной угрозой саранчи.

На поверхности мраморных колонн (и других изделий из камня) образуется тончайшая биоплёнка из микроорганизмов, которые являются причиной биологического выветривания, идущего со скоростью до 10 мм в глубину за 100 лет. Грызуны повреждают строения (деревянные и бетонные), провода и кабели, съедают и портят пищевые продукты. По данным ВОЗ (1984) ежегодно они уничтожают 33 млн. тонн кормов. Насекомые, клещи, грибки и бактерии уничтожают книги, документы из бумаги и пергамента, иконы и картины в библиотеках, архивах, музеях. Птицы и крылатые насекомые нередко создают угрозу безопасности полётов авиации. Наличие в природе крупных хищных зверей, ядовитых животных и других потенциально опасных животных, а также ядовитых грибов и растений требует знания и соблюдения правил безопасности и оперативного мониторинга, осуществляемого специалистами.

Охраняя популяции и виды некоторых животных, человек нередко создает себе новые проблемы: возросшие в числе организмы превращаются в мусорщиков и попрошайек, иногда — опасных для людей и их собственности. Такие примеры известны с медведями национальных парков и заповедников Северного полушария; японские макаки размножились и стали агрессивными мародёрами, грабящими продуктовые лавки.

Особую проблему представляет **биологическое** (биотическое) **загрязнение** среды. Человек за последние столетия со всё возрастающей интен-

сивностью производит «перетасовку» живого населения планеты, навонив природу Австралии, Новой Зеландии, множества островов Мирового океана видами из Европы, Азии и Северной Америки. Нередко это порождало и порождает экологические проблемы: взрыв численности кроликов, разрушение азиатскими буйволами экосистем в Австралии; занос из Атлантики в Черное море гребневика, нанёсшего ущерб рыболовству; выпуск в Новый Свет агрессивного гибрида африканской и медоносной пчёл, от которого на юге США в год погибает людей больше, чем от ядовитых змей. Непродуманный или стихийный завоз чужеродных видов угрожает состоянию редких эндемичных видов, нередко наносит большой экономический ущерб, порождает новые очаги опасных для человека и домашних животных заболеваний. История географических открытий, торговли и войн — это и история распространения опаснейших заболеваний, которая продолжается. Обсуждается вероятность проникновения в природную и городскую среду трансгенных организмов, которые способны не только проявить неожиданные свойства, но и включиться в естественный эволюционный процесс с непредсказуемыми эффектами.

Живая природа как существенная часть среды обитания всегда оказывала воздействие на эволюцию популяций человека, на формирование его физических данных, интеллекта, поведения, психики. Живые системы — важнейший *фактор эволюционного и индивидуального развития человека*. Это влияние прослеживается в истории эволюционного становления вида Человек разумный, в процессе развития качеств и становления личности. Общение людей с животными способствует развитию норм биологической этики (биоэтики); познание общих истоков эволюции всех форм живой материи, включая и человека, зависимости выживания человека от состояния биосферы приводит к выработке норм *биосферной этики*.

Живые системы являются для человека *инструментом познания* самого себя. Знакомство с разнообразием живых систем позволяет человеку всё более полно и справедливо (по отношению к другим видам) понимать своё место в биосфере, биологическую природу человека на разных её уровнях: клеточном, организменном, популяционно-видовом. Эволюционные и экологические знания помогают оценить роль человека в экосистемных потоках вещества и энергии, в эволюции биосферы и её подсистем — во многом разрушительную и в перспективе созидательную. Лабораторные млекопитающие, дрозофила и кишечная палочка служили и продолжают служить объектами, через познание которых человек всё лучше познаёт себя, свои сильные и уязвимые стороны, возможности профилактики и лечения. Генетический код человека и кишечной палочки идентичны. Возбудитель проказы (бактерия) обитает, кроме человека, только в броненосцах, которых и используют для лабораторных экспериментов. Биохимические

механизмы развития и рецидивов наркомании у людей и крыс очень сходны, что позволяет проводить исследования в поисках решения проблемы наркомании на лабораторных крысах. Синдром Дауна встречается и в популяциях шимпанзе, у которых он обусловлен трисомией по хромосоме 22 (у человека — по хромосоме 21). Истоки альтруизма, агрессивности, социальной иерархии коренятся в животном мире, его познание позволяет лучше понять биосоциальные черты личности и человеческого общества. Найденные на Северо-Востоке Китая ископаемые останки детёныша динозавра с двумя головами и двумя шеями (2006) помогают понять происхождение образа сказочного многоголового дракона.

Вопросы

1. Назовите важнейшие типы значения для человека живых систем основных уровней организации.
2. Охарактеризуйте понятие биологической безопасности.
3. Как изучение живых систем помогает понять природу человека?

ГЛАВА 2

ЖИВЫЕ СИСТЕМЫ И ИХ СВОЙСТВА

2.1. Живое вещество Земли как иерархия систем

Живое вещество Земли дискретно, т. е. представлено отдельными единицами, которые, с одной стороны, во всех случаях обладают сложностью и делимостью: состоят из некоторого множества более простых частей. С другой стороны, эти живые единицы входят на правах составных частей в более сложные живые образования. В середине XX столетия в биологии сложилось понимание о системной организованности живой материи нашей планеты, где каждая единица иерархически подчинена живой системе более высокого уровня. Индивидуум (например, лось) является подсистемой популяции, которая представляет собой часть населения вида; в то же время лось существует и функционирует как часть многовидового сообщества таёжной экосистемы.

Живая материя представляет собой высокоупорядоченную, иерархически организованную суперсистему, подразделяющуюся на ряд структурно-организационных уровней. Среди них наиболее значимы *макромолекулярный, клеточный, индивидуальный, популяционно-видовой, биоценотический и биосферный* (см. соответствующие главы). Каждый из этих уровней может рассматриваться как иерархия более простых уровней. Например, могут выделяться уровни клеточных органелл, тканевый и органный среди многоклеточных организмов, уровни экосистем и биомов.

Части живой системы любого уровня объединяются в единое целое особыми связями, которые имеют различную природу на разных уровнях. В частности, популяция объединяется в единую систему совместным происхождением особей и реальным (или потенциальным) участием в размножении. Столь же важное значение имеют элементы биологического сигнального поля (Н.П. Наумов, 1973): это предметы и свойства неживой природы, сигналы, которыми обмениваются особи того же вида и других видов (запахи, звуки, видимые сигналы и др.).

Подразделение на уровни удобно с познавательных позиций, но условность его очевидна. Следует учесть, что живые системы разных уровней в природе тоже обнаруживают между собой множество связей и переходов в прошлом и настоящем. Так, любой организм представляет собой

также и сообщество, включающее множество симбионтов и паразитов из числа простейших животных, грибов, бактерий и вирусов. В онтогенезе многоклеточного организма зигота — это только одна клетка. В биологической организации эукариотной клетки (3.7; 3.8) есть свойства, которые многие ученые объясняют как следы симбиогенетического происхождения. Более того, вирусы и белки-прионы (3.6) представляют собой формы организации материи, которые занимают пограничное положение между системами живой и неорганической природы.

Предполагается, что живая материя зарождалась как система из нескольких уровней организации, в том числе макромолекулярного, симбиотического, экосистемного. При решении проблем охраны и использования живых систем, биологии и здоровья человека должны учитываться межуровневые взаимодействия.

2.2. Основные свойства живых систем

Известно множество попыток дать определение жизни, как особой формы существования материи. Наибольшим успехом и долговечностью пользовалось определение жизни, предложенное еще в XIX веке Ф. Энгельсом. Последнее давно устарело, а новые не стали общепринятыми, так как определяли лишь немногие из существенных особенностей живой материи. Выработка краткого определения затрудняется, видимо, высокой сложностью живых систем, что уже отмечалось выше. Быть может, такое определение жизни и вообще невозможно.

Полезным оказывается перечисление основных, наиболее существенных свойств живых систем. Многие из этих свойств биосистем присущи также абиотическим (физико-химическим) или социальным системам. Однако, в совокупности охарактеризованные ниже свойства достаточно хорошо описывают своеобразие биосистем.

Разнообразие. Известно около сотни химических элементов, свыше 4 тыс. минералов, примерно 20 тыс. неорганических соединений и около 18 млн. органических веществ. Согласно научным оценкам, разнообразие белков, содержащихся в известных современной биологии видах, выражается числом 10^{11} . Но все эти белки имеют биогенное происхождение (образованы в живых системах), т. е. их число отражает уже биологическое разнообразие на макромолекулярном уровне.

Учёными описано примерно 1,9 млн. (2009 г.) биологических видов; по оценкам, значительно большее количество видов, населяющих планету, ещё не известно учёным. За всю историю планеты на ней существовало от 0,5 до 1 млрд. (по другим оценкам — 2 млрд.) видов. С учётом внутривидовой изменчивости, а также впечатлений от разнообразия живых форм

в природе России (особенно в летнее время), отличие живой природы по разнообразию можно считать очевидным.

Системная организованность и иерархичность. Живые системы издавна поражали мыслителей «целесообразностью» своей организации. Под целесообразностью понимается сложность, комплементарность отдельных частей, приспособленность к окружающей среде строения, функций, процессов роста и развития, размножения и эволюции живых объектов. Кроме того, живые системы всегда обладают такими новыми свойствами, которых не бывает у их частей: более простых живых систем, их физических и химических ингредиентов. Такие свойства называют *эмерджентными*.

Системная организованность обнаруживается на любом уровне организации живых объектов: вирусов, макромолекул, органелл клетки и т. д. Новые качества свойственны также и другим системам — абиотическим и искусственным. Достаточно сравнить свойства атома со свойствами элементарных частиц, или убедиться в отличии автомобиля от груды частей для сборки такого же автомобиля. Но живые системы проявляют не только физические, химические и количественные свойства: наряду с этим у них есть и качественно своеобразные, биологические особенности организации.

Каждая биосистема входит как часть в состав биосистемы более высокого уровня — надсистемы. Эта же биосистема состоит из более простых систем (подсистем), в чём выражается иерархичность живой материи.

Существование живых систем во времени прерывисто и циклично. **Биологические кванты** (циклы) обнаружены на разных уровнях биологической организации. Открыт клеточный цикл, который начинается фазой роста, за ней следуют фазы удвоения хромосом и их расхождения, потом клетка делится. На индивидуальном уровне чередуются онтогенезы разных поколений. Циклично существование популяций (смена поколений, динамика численности особей, генетического, возрастного и полового состава), сообществ и биосферы.

В связи с цикличностью жизни говорят о биологическом времени и биологических часах. **Биологическое время** представляет собой систему причинно-следственных, иерархически соподчинённых взаимосвязей, существующих в живых системах. Это, например, клеточные циклы, фазы индивидуального развития многоклеточных организмов, периодичность размножения популяций. Биологическое время разных видов может различаться и нередко очень существенно. За время жизни одного человека (70 лет) сменится 3–4 поколения домашних кошек, около сотни поколений мышевидных грызунов. Только за одни сутки способны смениться 10–30 поколений бактерий. Зато в замороженном состоянии споры бактерий

сохраняют жизнеспособность тысячелетиями: их биологическое время как бы остановлено до возможного улучшения условий.

Способность живых систем согласовывать свою жизнедеятельность во времени с другими биосистемами и циклической динамикой (суточной, сезонной, многолетней) абиотической среды определяется как *биологические часы*. Они функционируют под действием внутренних и внешних факторов.

Способность к эволюции. Эволюции подвержен весь Мир, Вселенная в целом. Однако своеобразие эволюции живой материи давно было замечено людьми. Кроме Земли, явных доказательств существования жизни в пределах Солнечной системы пока не обнаружено. Достаточно определено (хотя и не во всей полноте) прослежена эволюция живых систем Земли продолжительностью 3,8 млрд. лет (данные исторической геологии). Выявлено ускорение эволюционного процесса, особенно заметное в кайнозое. В наше время очевидно разрушительное для биосферы воздействие человека; эволюция продолжается как антропогенный (при ведущей роли человека) этап (12.7).

Экспансивность жизни. В. И. Вернадский отметил это свойство жизни, назвав его давлением жизни. Потенциальные способности многих организмов таковы, что при полной их реализации организмы очень быстро заселили бы всю Землю, например, комнатная муха — за год, кишечная палочка — менее чем за два дня. В природе такая полнота заселения планеты одним видом недостижима, однако потенциальная готовность живых систем к расселению в новые зоны и места обитания, к освоению новых потоков вещества и энергии очевидна. Создаваемые человеком запасы носителей энергии и вещества (запасы зерна, мяса, жиров, других продуктов живой природы, меховых и кожаных изделий, древесины, органических веществ) привлекают разнообразных потребителей — от бактерий до серой крысы и синантропных птиц, которые, используя эти ресурсы, могут быстро наращивать численность. Демографический взрыв человечества — ещё одно проявление этой тенденции.

Ограниченная открытость живых систем для вещества, энергии и информации. Применение в науке о жизни понятий и подходов из области термодинамики Э. Шредингером (1945) считается полезным для биологии, однако нуждается в определённой корректировке. Живые системы подчиняются первому (закон сохранения энергии) и второму законам термодинамики. В соответствии со вторым законом, совершение работы и передача энергии от объекта к объекту неизбежно приводят к её потерям, или диссипации. По этой причине возможен круговорот вещества, но невозможен круговорот энергии. Живые системы, строя свою упорядоченность (в процессах роста, развития, эволюции), расходуют энергию над-

системы. При этом растёт энтропия, т. е. неупорядоченность среды. Следуя Шредингеру, живые системы, которые непрерывно обмениваются веществом и энергией с окружающей средой, считаются открытыми.

На деле же биосистемы любого уровня являются ограниченно (или избирательно) открытыми: они забирают из внешней среды (или надсистемы) и отдают в неё как энергию, так и вещество строго избирательно. Достаточно представить полупроницаемость для молекул клеточных мембран, способность зелёных растений использовать для фотосинтеза строго определённую часть спектра солнечного света, специфичность питания травоядных и хищных млекопитающих, гетеротрофность человека, молочную диету детёнышей млекопитающих и т. д.

В ещё более яркой форме проявляет себя относительная открытость (нередко это скорее относительная закрытость) живых систем для информации. Наследственная информация (записанная в организации ДНК, РНК, белков) обычно надёжно защищена от потерь и изменений. Эволюционные изменения (мутации) этой информации возможны, но ограничены особенностями организации макромолекул, клеток и организмов. Механизмы, ограничивающие утрату собственной информации или приток внешней информации, существуют на всех уровнях организации живой материи. Это генетическая изолированность видов (не абсолютная), избирательность восприятия органами чувств животных внешних сигналов и проч.

Относительный гомеостаз. Все живые системы способны поддерживать относительную стабильность своего внутреннего состояния в условиях, которые обычно не бывают вполне постоянными. Гомеостаз живых систем проявляет себя в надёжности функционирования генетических систем, постоянстве внутренней среды клетки или многоклеточного организма, в относительной стабильности основных характеристик популяций, биоразнообразия биоценозов, продуктивности надорганизменных биосистем, климатических характеристик в биосфере и т. д. Гомеостаз не означает полной неизменности состояния системы: обычно это динамическое, сбалансированное равновесие между её подсистемами и разнонаправленными процессами, реакциями на внешние воздействия. Нередко говорят о гомеорезе биосистем, т. е. об относительно стабильном процессе закономерных изменений, происходящих в ограниченных пределах. Таковы онтогенез индивидуума, динамика популяции, ряд сукцессионных изменений экосистемы (4.4; 5.2.8; 8.5).

Способность к биологическому прогнозированию. Все жизнеспособные системы проявляют многогранную избыточность биологической организации: это выражается в способности организма выживать в новых условиях; в избыточной продукции половых клеток, семян, особей в популяции, в наличии запасных потенций в популяции (например, к выживанию

под действием пестицидов); в наличии в биоценозе видов-конкурентов; в готовности живых систем к эволюционным новообразованиям. Избыточность является основой для биологического прогнозирования, под которым понимается готовность живых систем к вероятным изменениям условий существования.

Генотип представляет информацию о будущих основных свойствах (т. е. прогноз на будущее) самого организма. Организмы, популяции и виды, биоценозы и биосфера способны к выживанию в меняющихся (и нередко очень значительно) условиях. Эти изменения могут быть периодическими (суточные, сезонные, многолетние и геологические циклы), направленными и аperiodическими. В ходе этих изменений биосистемы нередко несут тяжёлые потери (гибнут особи, вымирают популяции и виды, сменяются биоценозы), однако почти за 4 млрд. лет истории земной жизни она не прерывалась. Например, вслед за спадом численности популяций обычно следует её подъём, вымирающие виды замещаются другими. Чем крупнее таксон, тем значительней его прогнозирующие свойства: виды существуют в среднем 2–3 млн. лет, роды — 8, семейства — 30, отряды — 73 млн. лет. Из таксономических типов вымерли немногие, среди царств вымершие неизвестны.

2.3. Химический состав живой материи

Живое вещество включает в себя свыше 80 химических элементов, или *биогенов* (рождающих жизнь). По доле в составе живого вещества их подразделяют на три группы, из которых две первые составляют основную массу живого вещества и без них жизнь невозможна. Деление на эти группы довольно условно и в разных руководствах их состав может не совпадать.

Каждый *макроэлемент* составляет долю от 1% и больше (лишь немногие — меньше) среди всех химических элементов. Таковы углерод, кислород, водород, азот, фосфор, кальций, калий, магний, железо, натрий, хлор, сера, кремний. Содержание кислорода в организмах составляет в среднем около 70 % от веса тела; углерода содержится около 18, водорода — 10 %. У представителей разных таксонов содержание биогенов различно.

К *микроэлементам* (0,01% и меньше) относят цинк, медь, марганец, молибден, кобальт, никель, бор, а также йод, фтор, бром, селен и др. Значительные отклонения от оптимальных показателей (как дефицит, так и избыток микроэлемента) вредны для биосистемы или делают невозможным её существование.

Количество каждого из *ультрамикроэлементов* в клетках меньше 0,000001%, либо очевидны только следы их наличия. Однако некоторые из

ультрамикроэлементов могут существенно влиять на функции живых систем. Это влияние может быть положительным и отрицательным. Таковы свинец, уран, радий, золото, серебро, ртуть, ванадий и др.

Стронций может замещать в организме кальций, и это является причиной болезни, ибо физиологически стронций не способен полноценно заменить кальций. К патологиям организма приводит нехватка в организме цинка, селена и йода. Избыток в среде того же селена, кобальта, ртути, хрома и других тяжелых металлов может быть вредным для многих организмов. Роль некоторых элементов изучена недостаточно полно.

В клетках могут находиться радиоизотопы калия, стронция, кальция, урана и других элементов. Содержание химических элементов в живых системах может в десятки и сотни раз превышать их содержание в литосфере, т. е. биосистемы способны концентрировать элементы.

Минеральные вещества — это окислы, соли, кислоты. Среди них особое место по количеству и многообразной роли занимает вода, составляющая в среднем 70–80 % массы организмов. Она играет роль универсального растворителя, обеспечивает транспортировку других веществ, включается во многие обменные процессы, является средой для многих форм жизни; молекулы воды вступают в многообразные связи между собой и с молекулами других веществ. Химическое и физиологическое воздействие на живые системы воды заметно меняется в зависимости от незначительных добавлений других веществ, кислотности, происхождения воды (родниковая, снеговая, прудовая, кипячёная вода или вода из растений) и других причин.

Органические вещества — это органические кислоты, их соли, сахара, аминокислоты, липиды, белки, спирты, эфиры и т. д. Органические вещества могут быть биогенного и абиогенного происхождения. **Макромолекулярные соединения** имеют биогенное происхождение — это белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды. Растения отличаются обилием и разнообразием углеводов, животные, в основном — белков.

Особую группу составляют **биологически активные вещества**, регулирующие разнообразные биологические процессы; таковы гормоны, ферменты, витамины. Гормоны и ферменты часто имеют белковую природу.

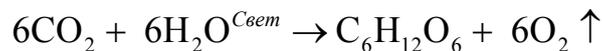
2.4. Основные типы питания

Организмы способны питаться — избирательно извлекать из надсистемы (окружающей среды) вещество и энергию для роста, развития, размножения и других жизненных отправлений. Способов питания названо много (особенно в микробиологии), их классификация не проста и нередко разными авторами излагается существенно по-разному. Здесь представлен упрощённый вариант классификации.

Автотрофный тип питания имеет в своей основе синтез органических веществ (определённо биогенного происхождения) из неорганических, к нему способны зелёные растения, цианобактерии и многие другие прокариоты. **Гетеротрофный** тип питания есть превращение чужеродных органических веществ (обычно биогенного происхождения) в другие, свойственные данному организму.

Автотрофный тип питания возможен на основе фотосинтеза и хемосинтеза. **Фотоавтотрофы** усваивают углерод, восстанавливая его из CO_2 и переводя в менее окисленное состояние в составе углеводов. Источником электронов, необходимых им для восстановления углерода, служит вода, которая при этом окисляется. Для фотосинтеза фотоавтотрофами используется энергия солнечного света. **Хемоавтотрофы** для синтеза органических веществ используют неорганические вещества и энергию их окисления.

К фотоавтотрофам относятся зелёные растения (включая водоросли — одноклеточные и многоклеточные) и цианобактерии. Они способны из углекислого газа и воды за счёт световой энергии Солнца и при участии хлорофилла (3.8) создавать глюкозу и выделять кислород. Формула процесса фотосинтеза представлена здесь в сокращённом виде:



Углеводы играют роль энергетических «консервов», энергия которых может быть реализована в реакциях окисления. Один моль глюкозы (180 г) содержит 2875 кДж энергии. Фотоавтотрофы вместе со всеми организмами, расходующими энергию фотосинтеза, составляют сообщество **фотобиос**. Свыше 90 % энергии биосферы приходится на долю фотобиоса.

Продуктом жизнедеятельности фотоавтотрофных организмов является большая часть фитомассы биосферы вместе с углеводами, белками, жирами и другими веществами. Из части этой фитомассы в геологических масштабах времени образуются некоторые формы известняков, доломиты, торф, угли, горючие сланцы и, возможно, нефть, а также часть ископаемых газообразных углеводородов.

К **хемоавтотрофам** относят бактерий и архебактерий. Они ассимилируют углерод из CO_2 и синтезируют углеводы, используя энергию, которую получают за счёт окисления неорганических веществ: водорода, сероводорода, аммиака, угарного газа, метана, соединений железа и марганца, нитритов. Для хемосинтеза многим прокариотам нужен свободный кислород. Продукты окисления накапливаются во внешней среде: это сера, сульфаты, углекислый газ, соединения железа и марганца (более окисленные, чем исходные), нитраты и другие.

В анаэробных условиях в качестве окислителя используются сера, сульфаты, нитриты и нитраты, некоторые другие соединения. Жизнедея-

тельность анаэробных бактерий приводит к химическому восстановлению (уменьшение степени окисленности) веществ и накоплению сероводорода, серы, пирита, закисных соединений металлов, метана и даже водорода.

Как прямой или косвенный результат жизнедеятельности хемосинтезирующих прокариотов прошлых геологических эпох и периодов известны месторождения пирита, железных и марганцевых руд, некоторых месторождений золота, богатых металлами сланцев, самородной серы и её соединений. Прокариотный хемосинтез продолжается и в современных экосистемах.

В микробиологии среди хемоавтотрофов выделяют *литотрофный* и *органотрофный* типы питания. Источник электронов для жизнедеятельности у первых — неорганические вещества, у вторых — органические. Фотолитотрофные бактерии используют для ассимиляции энергию солнечного света; хемолитотрофные бактерии из неорганического субстрата получают и вещество, и энергию. Органотрофные бактерии утилизируют органические вещества абиогенного и биогенного происхождения и некоторыми учёными считаются гетеротрофами.

Хемоавтотрофы и все остальные организмы, питающиеся за их счёт, составляют сообщество *хемобиос*. Вклад хемобиоса в энергетику современной биосферы относительно невелик — по оценкам, это единицы процентов. Однако с начала истории биосферы хемосинтетика очень долго (видимо, около 2 млрд. лет) преобладали в энергетических процессах живой материи. Возможно, оценку вклада хемобиоса в энергетику современной биосферы придётся скорректировать в сторону увеличения.

К *гетеротрофным* организмам относят большинство бактерий, вирусы, грибы, одноклеточных и многоклеточных животных. Гетеротрофный тип питания подразделяют на голозойный и сапротрофный типы. *Голозойный* тип объединяет животных, питающихся организмами других видов, которых они активно ищут, подстерегают, ловят и поедают. В основном так питаются животные, а также животоядные растения и некоторые почвенные грибы. *Сапротрофные* организмы используют в пищу трупы, разлагающиеся остатки или продукты жизнедеятельности организмов. К последним относятся некоторые группы животных (мертвоеды, падалеяды, детритофаги, копрофаги), грибы, многие бактерии. Некоторые пурпурные бактерии окисляют органические соединения, используя энергию света, для них выделен *фотогетеротрофный* тип питания.

Продукты жизнедеятельности гетеротрофных форм очень разнообразны: среди них специфические белки, нуклеиновые кислоты, жиры, кислоты, витамины, гормоны, яды и многие другие. В экосистемах Земли гетеротрофы утилизируют органические вещества растений и других организмов, осуществляя синтез других разнообразных органических веществ,

их деструкцию и выделяя во внешнюю среду конечные продукты жизнедеятельности: разнообразные соли, углекислый газ, воду, молекулярный азот, мочевины и др.

Миксотрофные организмы сочетают разные типы питания. Эвглена зелёная на свету питается посредством фотосинтеза как типичная зелёная одноклеточная водоросль. В отсутствие света она питается готовыми органическими веществами (гетеротрофно). Лишайники представляют собой симбиоз фотоавтотрофных водорослей и гетеротрофных грибов. Некоторые бактерии способны чередовать хемоавтотрофность и фотоавтотрофность. Немногие растения способны сочетать паразитизм (гетеротрофный тип питания) с фотосинтезом.

В ходе обмена веществом и энергией организмы влияют на физико-химические свойства среды обитания. В ней снижается концентрация биогенов, накапливаются продукты выделения, захораниваются погибшие организмы и продукты их разложения. Поколение за поколением участвуют в этих процессах (круговорот вещества и потоки энергии: 8.6), результаты которых в геологических масштабах времени очень велики. Благодаря своей способности концентрировать определённые химические элементы и соединения (включая поллютанты), организмы разных типов питания способны очищать загрязнённую человеком окружающую среду.

Вопросы

1. Охарактеризуйте основные уровни биологической организации и их иерархию.
2. Назовите и объясните основные свойства живых систем.
3. Расскажите о химическом составе биосистем.
4. Назовите и объясните основные типы питания организмов.
5. Каковы геологические последствия жизнедеятельности организмов разных типов питания?

ГЛАВА 3

КЛЕТОЧНЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

3.1. Общие сведения о клетке

Из клеток построены одноклеточные и многоклеточные организмы: водоросли и другие растения, грибы, животные, включая простейших, прокариоты. Мякоть растительного объекта на изломе выглядит зернистой, но отдельные клетки удаётся рассмотреть только под микроскопом. Использование окрашивания и других методов, микроскопов с повышенной разрешающей способностью позволяет убедиться в реальности клеток, органелл и других деталей клеточного строения.

Клетки обладают значительной автономностью жизнедеятельности даже в многоклеточных организмах и выполняют ряд необходимых общих **функций**. Клетки способны к обмену веществом и энергией с окружающей средой, внутриклеточному обмену веществ (**метаболизм**), росту и развитию, размножению, наследованию признаков, чувствительности к внешним воздействиям, защитным и приспособительным реакциям; многие из клеток способны к движениям. Некоторые клетки способны к электрической активности, свечению и испусканию колебаний в звуковом диапазоне. Клетки многоклеточных организмов системно организованы в ткани и органы и разнообразны в соответствии с различными выполняемыми ими (т. е. тканями и органами) функциями. Характерное отличие растительных клеток от животных — способность первых заметно увеличиваться в размере уже после деления, за счёт чего происходит более 90 % прироста растений. Ткань животных нарастает за счёт деления и образования новых клеток.

Форма клеток может быть различной: шаровидной (кокки), вытянутой, извитой, плоской, с выростами и удлинёнными отростками. Клетки могут быть жёсткими, упругими, легко меняющими форму (амёба).

Обычные размеры клеток — десятые или сотые доли миллиметра. Размеры микрококков — от 0,2 мкм (10^{-6} м). Еще мельче микоплазмы, диаметр их клеток 125–250 нм (10^{-9} м).

Давность появления в истории биосферы прокариотных клеток не менее 3,5 млрд. лет, возможно — 3,8 млрд. Эукариотная клетка появилась на Земле примерно 1,5 (или даже 2) млрд. лет назад. В строении эукариотных и прокариотных клеток имеются значительные отличия.

Эукариотные клетки свойственны растениям, животным, лишайникам, грибам. Эукариотные клетки разнообразны при межвидовом сравнении, но и в пределах одного многоклеточного организма встречается множество разнотипных клеток. Например, в организме человека различают свыше 200 типов разных клеток.

Размеры эукариотных клеток в среднем около 10–100 мкм. Отростки нервных клеток человека могут иметь длину до 1 м, а наиболее крупных животных — и более того. Снаружи клетки могут иметь клеточную стенку (у растений). Основное содержимое клетки составляет студневидная **цитоплазма**. В клетках этого типа имеются мембраны, из которых **плазмалемма** занимает наружное положение.

Органеллы (органоиды) клетки, подобно органам многоклеточного организма, выполняют в клетке определённые функции. Обычно к ним относят ядро (или хромосомы), митохондрии, пластиды (у растения), рибосомы, матрикс, вакуоли, жгутики, реснички, микротрубочки и некоторые другие «детали» клетки.

Сравнительно недавно (2004 г.) обнаружено, что клетки растений, животных и человека соединяются между собой **нанотрубками**, через которые возможен обмен молекулами и даже органеллами.

Прокариотные клетки присущи бактериям, архебактериям, цианобактериям, которых объединяют под общим названием прокариоты или дробянки (6.2). Их средние размеры 0,5–5 мкм. По объёму они обычно уступают эукариотным клеткам в тысячи раз. В клетках прокариотов отсутствуют внутренние мембраны, ядро, митохондрии и пластиды. Соответствующие функции в данном случае выполняются подсистемами, свойственными прокариотным клеткам.

Наследственную функцию выполняют **нуклеоид** и **плазмиды**. Нуклеоид не имеет оболочки, включает одну молекулу ДНК. Плазмиды напоминают небольшую кольцевидную хромосому, состоящую тоже из одной молекулы ДНК. Плазмиды способны к самовоспроизведению (репликации), способны входить и выходить из хромосомы (нуклеоида), покидать клетку, подолгу сохраняться в экосистеме (например, в илах водоёмов). В плаزمиде, например, бактерий — возбудителей сибирской язвы, находятся гены, обуславливающие болезнетворность.

Клеточный покров формируется **муреиновым мешком**, который обладает высокой прочностью, химической стойкостью, упругостью и избирательной проницаемостью. Муреин подобен по своим свойствам целлюлозе. **Тилакоиды** формируются как впячивания наружной мембраны и выполняют роль митохондрий и пластид. В прокариотной клетке есть **мезосомы** неясной функции.

Вирусы (6.1), представляющие внутриклеточных паразитов, отличаются чрезвычайно своеобразной организацией, которая включает в себя

лишь немногие фрагменты клеточного уровня. **Вирион** — это одна частица вируса, обычно покоящаяся. Состоит из ДНК или РНК (одно- или двухцепочечной) и белковой оболочки (**капсида**), нередко включающей липиды.

Вне клетки вирусы почти не проявляют признаков жизнедеятельности. Размножаются они только в живых клетках — хозяевах. Те или иные формы вирусов могут обитать в клетках представителей всех царств. Вирусам-бактериофагам (фагам) свойственны хозяева-прокариоты. Вирусы обычно имеют хорошо выраженную видоспецифичность.

Многие вирусы входят в клетку без собственной белковой оболочки. Геном вируса, внедрившийся в клетку, называется **провирусом**. Последний способен воспроизводиться вместе с ДНК клетки-хозяина, пребывая в ней неопределенно долго; здесь же синтезируются белки вируса. Доказана способность вируса переносить единичные гены из генома клетки-хозяина (донора) в клетки, принадлежащие другим таксонам (акцептору). Донор и акцептор могут относиться к разным видам, классам, типам и даже царствам.

Многие вирусы являются причиной заболеваний, в том числе наиболее тяжелых (6.1).

В этой главе далее говорится, в основном, о свойствах эукариотной клетки.

3.2. Цитоплазма

Основная часть объёма эукариотной клетки представлена цитоплазмой, которая, сочетая в себе свойства и твёрдого, и жидкого тела, обычно является вязким и упругим гелем. Цитоплазма обладает свойством **тиксотропности**, т. е. её вязкость варьируется от геля (студень) до золя (коллоидный раствор). Вязкость цитоплазмы может меняться в зависимости от температуры, pH, концентрации ионов, электрических и некоторых других явлений. Видимо, действие на многоклеточные организмы электромагнитных полей и излучений (субъективно ощущаемое, например, больными людьми), а также других абиотических факторов на клеточном уровне воспринимается в первую очередь цитоплазмой.

Белковые молекулы цитоплазмы образуют многомерную сеть, в которой количество межмолекулярных связей может повышаться и понижаться. При этом меняется вязкость цитоплазмы. Эта сеть включает также длинные нитевидные фрагменты (**микрофиламенты**) и микротрубочки, состоящие из сократимых белков (актин и др.). Основная, более подвижная часть цитоплазмы — **матрикс**. Матрикс играет роль внутриклеточной среды, которая связывает органеллы клетки, обеспечивая обмен веществ. В его составе вода, разнообразные органические и неорганические веществ-

ва. Через посредство матрикса транспортируются питательные и биологически активные вещества, продукты жизнедеятельности.

Цитоплазма объединяет все клеточные структуры в единую систему; в ней отлагаются запасные вещества; цитоплазма является средой разнообразных биохимических превращений.

3.3. Рибосомы и белки

Размер рибосом 20–30 нм. В одной клетке их может быть от десятков тысяч до миллионов. В составе рибосом есть рибосомная рРНК, информационная (или матричная) иРНК, белки, минеральные вещества, среди которых важное место занимают ионы магния.

Рибосома состоит из двух субчастиц, внутри которых располагаются молекулы рРНК. Длинная нить иРНК соединяет множество рибосом; части этой РНК располагаются между субчастицами рибосом. Подобная бусам «снизка» рибосом называется *полисомой*.

Относительно более крупны рибосомы цитоплазмы эукариотных клеток. Несколько мельче рибосомы, располагающиеся в прокариотных клетках, пластидах и митохондриях эукариотных клеток. Рибосомы образуются в ядре, затем переходят в цитоплазму. Эти органеллы осуществляют синтез белковых молекул.

Белки (*протеины*) представляют собой макромолекулярные полимерные соединения с молекулярной массой от 5 тыс. до многих миллионов дальтон. Это сложные, разнообразные по составу вещества различного значения. В организме каждого человека содержится около 100 тыс. разных белков.

Белки состоят из множества аминокислот, которых всего 20 типов. На основе чередования и перекомбинаций аминокислот может быть образовано неограниченное разнообразие белковых молекул. Если бы среднее число молекул аминокислот в белковой молекуле составляло только 250, то число неповторяющихся вариантов молекул равнялось бы 20^{250} . Фактически молекулы белка намного крупнее. В основном белками определяется биохимическая неповторимость биологических видов и индивидуумов.

Синтез молекул белка происходит с большой точностью: поддерживаются постоянными набор и количественное соотношение молекул аминокислот, порядок их расположения (первичная структура). В среднем расположение только одной аминокислоты на каждые 10 тыс. аминокислот по длине молекулы белка бывает ошибочным.

Среди аминокислот различают *незаменимые*, которые клетки животных (включая человека) не способны синтезировать сами и должны получать с пищей: таковы триптофан, метионин, лизин и др. Как правило, аминокислоты белков представлены L-изомерами.

Линейное чередование аминокислот по длине белковой молекулы называется *первичной структурой* белка. Очень длинная молекула белка становится более компактной за счёт особых связей между её фрагментами, образующими *вторичную* (спиральную и складчатую) и *третичную* (глобулярную) структуры. Комплекс из двух или нескольких молекул может составлять *четвертичную* белковую структуру. Некоторые белки в определённых условиях способны к кристаллизации.

Таблица 1. Некоторые белки и их функции

ТИП БЕЛКА	ФУНКЦИЯ
Структурные белки:	
Белки мембран	Образуют мембрану
Белки вируса	Образуют оболочку вируса
Гликопротеины	Образуют клеточную стенку, клеточные мембраны
Кератин	Образует кожу и ее производные
Коллаген	Образует соединительную ткань
Эластин	Образует связки
Гормоны:	
Инсулин	Регулирует обмен глюкозы
Соматотропин	Ускоряет рост позвоночных
Двигательные белки:	
Актин	Сокращение мышечных волокон
Миозин	Сокращение мышечных волокон
Транспортные белки:	
Гемоглобин	Перенос кислорода у позвоночных
Гемоцианин	Перенос кислорода у беспозвоночных
Миоглобин	Перенос кислорода в мышцах
Защитные белки:	
Лизоцим	Антибактериальное действие
Иммуноглобулины	Иммунные реакции крови
Тромбин	Фактор свёртываемости крови
Токсины:	
Аманитин	Токсин бледной поганки
Виперотоксин	Токсин гадюки
Лептинотарзин	Токсин гемолимфы колорадского жука
Фотопротеины:	
Экворин	Свечение медузы

По сложности состава и структуры белки могут быть очень разными. В составе сложных белков (липопротеинов, нуклеопротеинов, металлопро-

теинов и проч.) могут находиться, кроме аминокислот, другие органические и неорганические соединения, химические элементы. За счёт таких включений дополнительно возрастает разнообразие белков. В большинстве белков входит сера, а в некоторые белки — фосфор, железо, магний, цинк и медь.

Обратимая и необратимая *денатурация* (утрата молекулой структурной организации) может происходить под действием на белки высоких температур, изменений рН среды, электрических явлений, некоторых излучений и т. д., и сопровождается утратой функциональных возможностей молекулы. Необычной термостойкостью обладают белки-прионы (3.6): даже при 600 °С их болезнетворность сохраняется.

Функции белков многообразны (табл. 1), среди них основные следующие: строительная (кератин, коллаген, эластин), транспортная (гемоглобин, миоглобин), двигательная (миозин, актин), энергетическая (все белки), защитная (иммуноглобулины, интерферон, тромбин), регуляторная (гормоны), сигнальная (родопсин), каталитическая (ферменты). Ферментов, например, известно более 2000. Один белок часто способен выполнять две и более функции.

В клетках животных и растений найдены стрессовые белки, которые синтезируются клеткой при температурном шоке. Недавно было показано, что низкие температуры среды вызывают образование стрессовых белков и приспособительное повышение температуры растений (озимая пшеница) на 4–7 °С. У американского опоссума выявлен белок крови с очень крупными молекулами. Этот белок нейтрализует действие ядов змей и пауков, повышая защищённость опоссума. Белок люциферин обладает свойством биолюминесценции — светится при окислении кислородом. Жуки-светлячки привлекают таким светом самок в период размножения.

Кроме 20 аминокислот, являющихся строительным материалом для белковых молекул, в клетках могут находиться в небольшом количестве другие аминокислоты. Их разнообразие превышает 150 типов. Белковые молекулы, ставшие ненужными, подвергаются разборке до аминокислот в особых органоидах клетки — *протеосомах* и *лизосомах*.

3.4. Мембраны и жиры клетки

Для эукариотных клеток и их органелл характерна система мембран. *Плазмалемма* снаружи ограничивает цитоплазму клетки. Вся цитоплазма поделена мембранами на отдельные объёмы — *компартменты*. Мембраны ограничивают также вакуоли, пузырьки, каналы и микротрубочки. Система мембран обеспечивает упорядоченность обменных процессов клетки в целом и в её частях.

В состав мембран входят: белки, липиды, стеролы (в т. ч. холестерин), гликопротеины, углеводы, органические кислоты, неорганические соли. Её основу составляют два слоя липидов, которые дополнены мозаикой из белковых молекул. Белковые молекулы частично инкрустируют поверхность мембран, частично — образуют в них каналы. В молекуле липидов и белков есть две части: гидрофобная и гидрофильная, наличие которых способствует полупроницаемости мембран для веществ клетки. Полупроницаемость мембран обеспечивается совместным участием липидов и белков. Мембраны сравнительно легче пропускают воду и небольшие гидрофильные молекулы растворённых в ней веществ. Белковые молекулы обычно задерживаются, лишь специфические белки могут проникать через мембраны. Доказано, что мембраны способны задерживать ионы натрия и пропускать ионы калия.

Митохондрии, пластиды и ядро имеют собственные наружные мембраны, построенные так же, как и остальные мембраны эукариотной клетки. Внутренние мембраны разделяют органеллы на множество «карманов», что упорядочивает строение и функции органелл. Мембраны упруги и способны к растяжению.

Мембраны клеток играют незаменимую роль в избирательном обмене веществами. Особенно важны эти свойства при газообмене (CO_2 , O_2 и т. д.), пищеварении (всасывание в тонком кишечнике), корневом питании у растений, проведении нервного импульса в нервной системе животных, защитных реакциях клетки и других процессах.

Полупроницаемость мембран является исключительно важной адаптацией клеточного уровня, однако её возможности ограничены. Вредные вещества (угарный газ, разнообразные поллютанты, боевые отравляющие вещества и т. д.) способны проникать в клетки и отравлять их.

Жиры (*липиды*) и жироподобные вещества (*липоиды*) плохо растворимы в воде и хорошо растворяются в органических растворителях (ацетоне, бензине, эфире и др.). В обычных клетках жиров содержится от 5 до 15% сухой массы; в клетках жировой ткани животных жиров может быть до 90%.

Липиды в сочетании с другими соединениями образуют более сложные соединения. Таковы фосфолипиды, включающие фосфатную группу, гликолипиды, в молекулах которых есть углеводная часть. Липопротеиды представляют соединение липидов и белков. Воски — особый класс липидов, которые встречаются у растений, животных и прокариотов. Воски исполняют защитную роль, в основном водоотталкивающую.

Жиры выполняют в клетках и многоклеточных организмах ряд важных функций: защитную, структурную, энергетическую, резервную, растворяющую. Липиды (в основном фосфолипиды) находятся в составе мем-

бран клеток всех тканей и органов, где, наряду с белками, обеспечивают полупроницаемость мембран. При полном сгорании 1 г жира выделяется 38,9 кДж (9,5 ккал) энергии, т. е. примерно вдвое больше в сравнении с тем же количеством белков и углеводов. Липиды накапливаются в клетках тканей растений и животных и служат энергетическим резервом, который реализуется по мере необходимости. При окислении 100 г жира образуется 107 мл воды, что особенно важно для физиологии животных, обитающих в аридных ландшафтах. Жирорастворимыми являются витамины А, D, E, К.

Исследования последних лет позволили высказать предположение о важной роли липидов массовых одноклеточных водорослей, пополняющих своими останками илы Мирового океана, в происхождении сапропелитовых углей и первичной гидротермальной нефти.

3.5. Клеточное ядро

ДНК, содержащаяся в ядре, — основной хранитель наследственной информации эукариотной клетки и многоклеточного организма. Информационная ёмкость одного грамма ДНК соответствует ёмкости триллиона компакт-дисков.

Новое ядро образуется только из другого ядра. При этом происходит *репликация* ДНК — её точное копирование. Главные функции ядра: хранение наследственной информации; передача наследственной информации с ДНК в цитоплазму в процессе *транскрипции* иРНК; передача информации дочерним клеткам при делении клеток и ядер с участием репликации.

Обычно ядро располагается в центре клетки либо в пристеночной цитоплазме (многие растительные клетки). Форма ядра бывает разнообразной: сферической, яйцевидной, чечевицеобразной, веретеновидной и т. д. Размер от 0,5 мкм (грибы) до 500 мкм в яйцеклетках некоторых форм животных.

Иногда зрелые, активно функционирующие клетки лишены ядра, таковы эритроциты млекопитающих, а также клетки ситовидных трубок из луба покрытосеменных растений (4.2.2.2). Напротив, многоядерны клетки скелетных мышц млекопитающих, млечных сосудов растений. Простейшие животные (инфузории) имеют крупное политенное (из многих молекул ДНК) ядро (*макронуклеус*), выполняющее в клетке функцию управления обменом веществ. Много меньший *микронуклеус* выполняет общую для ядер функцию хранения и передачи наследственной информации.

Ядро состоит из нуклеоплазмы, хроматина, ядрышка; наружное положение занимает двойная мембранная оболочка. В мембранах есть множество пор. Нуклеоплазма, составляющая основную массу ядра клетки, включает ядерный матрикс (белковый каркас), жидкую часть и включения.

ДНК локализована в хромосомах, количество и состав которых обычно идентичны во всех соматических (сома — тело) клетках многоклеточного организма. По составу хромосом все особи одного биологического вида обычно одинаковы. Относительно хорошо (под микроскопом) хромосомы различимы при делении ядер, их форма палочковидная или точечная. В неделящихся клетках хромосомы нитевидны, более рыхлые, длинные, трудно различаемые.

Хромосомы состоят из вещества с общим названием *хроматин*, в котором ДНК составляет 40 %, белки-гистоны — 40%, другие белки — 20 %, а также здесь имеется небольшое количество РНК. Основа хромосомы — двойная спираль ДНК. Одинарная спиральная нить представляет собой цепочку *нуклеотидов*, каждый из которых включает в себя углевод, остаток (один или более) фосфорной кислоты и азотистое основание. Именно последнее определяет особые свойства нуклеотида и ДНК в целом. Число нуклеотидов в двухцепочечной ДНК одной хромосомы может превышать 10^8 пар. Общая длина ДНК двойного набора хромосом человека (в деспирализованном состоянии) составляет около полутора–двух метров. Хромосомы, видимые с помощью оптического микроскопа в неделящихся клетках, находятся в спирализованном состоянии, т. е. укорочены и утолщены.

До 25 % ДНК составляют гены. *Ген* — функциональная единица ДНК, содержащая информацию, необходимую для синтеза молекул белка определённого типа. Часть генов способна кодировать строение целого семейства сходных белков. Значительная часть ДНК является некодирующей, она может составлять 30–75%, её называют эгоистичной (сателлитной). Роль эгоистичной ДНК неясна, высказано предположение, что её важная роль — регуляция работы генов.

Набор хромосом из половых клеток называют *геномом*, он считается одинарным (*гаплоидным*) и обозначается «n». В геноме риса приблизительно 50 тыс. генов, в геноме дрозофилы — 13,5 тыс. Уже расшифрованы геномы (т. е. определена последовательность нуклеотидов ДНК) многих тысяч видов, в том числе: микоплазмы (6.2), малярийного плазмодия, малярийного комара, дрозофилы, медоносной пчелы, королевской кобры, курицы, домашней мыши, человека.

В клетках тела (соматических) обычен двойной набор хромосом «2n», или *диплоидный*. Хромосомы гаплоидного набора называются *негомоллогичными*. При половом размножении (4.3.2) происходит объединение двух гаплоидных наборов хромосом — из отцовской гаметы и материнской. Каждой материнской хромосоме соответствует парная хромосома из отцовского генома, такие хромосомы называют *гомоллогичными*. При клеточном делении (3.10) такие хромосомы образуют пары.

Обычно генам одной гомологичной хромосомы соответствует такой же набор *аллельных генов* другой гомологичной хромосомы. Аллельные

гены проявляются во взаимоисключающих признаках фенотипа: жёлтый или зелёный цвет горошин, гладкость или морщинистость горошин, способность к синтезу триптофана клеткой кишечной палочки — неспособность и т. д.

Набор хромосом клеток является важной характеристикой вида. Двойной набор хромосом (*кариотип*) лошадиной аскариды равен 2, дрозофилы — 8, кукурузы — 20, жабы — 24, человека — 46, голубя — 80. Обычно в двойном наборе хромосом бывает от десятка до нескольких десятков хромосом. Есть организмы, число хромосом которых достигает нескольких сот: таковы некоторые водоросли, папоротники, простейшие, некоторые крабы. Однако главные различия между видами не в числе или форме хромосом и количестве ДНК в геноме, а в той наследственной информации, что зашифрована в ДНК (3.6).

Различают *полиплоидные* виды и сорта культурных растений (и животных), у которых в соматических клетках имеется три, четыре или более геномов ($3n$, $4n$, $6n$ и т. д.). Их называют триплоидными, тетраплоидными, гексаплоидными. Повышенным может быть количество хромосом некоторых тканей с интенсивной функцией. Триплоиден эндосперм семени цветковых растений, гексаплоидны клетки печени млекопитающих.

В ядре клетки обычно бывают *ядрышки*, число которых варьируется от 0 до 7. Ядрышко синтезирует рибосомы. Белки составляют в ядрышке 80%, РНК — 15%, другие включения — 5%.

В прокариотных клетках функцию ядра выполняет *нуклеоид*. Он не имеет собственной мембраны, включает 1 кольцевидную, закрученную в клубок двойную спираль ДНК, которая подразделяется на гены.

В клетках прокариотов имеются *плазмиды* — короткие двуспиральные молекулы ДНК, свёрнутые в кольцо. Они могут включать единичные гены, состав которых может меняться. Плазмиды относительно автономны — могут входить в геном и выходить из него, покидать бактериальную клетку и переходить в другие клетки: прокариотные и эукариотные, принадлежащие к различным таксонам, включая растения и животные. При этом плазмиды способны переносить единичные гены, принадлежащие определённым видам, в клетки иных видов из самых разных таксонов.

Плазмиды всё шире используются в *генной инженерии* для создания так называемых трансгенных организмов, в геном которых внедрён ген (гены) из геномов представителей других таксонов. Трансгенные организмы обладают новыми и нередко очень ценными для человека качествами (гл. 1). При естественном трансгенезе новые формы могут обладать свойствами, нежелательными для человека. Предполагается также некоторое значение плазмид в естественной эволюции видов (11.5).

В ДНК клеток (прокариотных и эукариотных) могут включаться *транспозоны* (или мобильные генетические элементы), в которых бывает

770–5000 пар нуклеотидных оснований. Транспозоны могут менять свое положение в определённой хромосоме, переходить в другие хромосомы генома, войти в плазмиду. Вместе с плазмидой транспозоны могут переходить в другие клетки и организмы, обеспечивая *горизонтальный перенос* наследственной информации (11.5) в клетки других видов.

3.6. Центральная догма молекулярной биологии

Доказана передача наследственной информации с ДНК на ДНК (репликация ДНК), с ДНК на РНК (транскрипция), с РНК на РНК (репликация РНК), с РНК на белок (трансляция), что и считается «центральной догмой молекулярной биологии». Схема возможных путей передачи информации отражает также обратную транскрипцию (синтез ДНК на основе РНК), кроме того, в некоторых случаях возможен синтез белковых молекул непосредственно на основе ДНК (рис. 1).



Рис. 1. Перенос генетической информации в клетке

Возможно, центральную догму придётся уточнить после сравнительно недавнего открытия *прионов* — особого класса паразитических белков, вызывающих некоторые опасные заболевания человека и животных (скрепи овец, куру людей, коровье бешенство — губкообразную энцефалопатию). Прионы не имеют собственных нуклеиновых кислот. Предполагается, что для воспроизводства они используют механизм синтеза белка клеток-хозяев. Но есть и иные предположения, тоже пока не доказанные (<http://health-ua.com/articles/1608.html>).

Строение белковой молекулы кодируется в нуклеиновых кислотах триплетами (*кодонами*) — последовательностью из трёх нуклеотидов. Каждому кодону (иногда двум — трём кодонам) соответствует определённая аминокислота. Кодоны универсальны для всей живой материи.

ДНК	$\begin{array}{c} \text{ } \\ \text{ГТГ} \\ \text{ЦАЦ} \\ \text{ } \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{ } \\ \text{ГГА} \\ \text{ЦЦТ} \\ \text{ } \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{ } \\ \text{ТТТ} \\ \text{ААА} \\ \text{ } \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{ } \\ \text{ЦГТ} \\ \text{ГЦА} \\ \text{ } \end{array}$
иРНК	$\begin{array}{c} \text{ГУГ} \\ \text{ } \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{ГГА} \\ \text{ } \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{УУУ} \\ \text{ } \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{ЦГУ} \\ \text{ } \end{array}$
тРНК	$\begin{array}{c} \text{ЦАЦ} \\ \text{ } \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{ЦЦУ} \\ \text{ } \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{ААА} \\ \text{ } \end{array}$	$\begin{array}{c} \text{ГЦА} \\ \text{ } \end{array}$
Белок	Валин 	Глицин 	Фенилаланин 	Аргинин

Рис. 2. Комплементарность строения во фрагментах нуклеиновых кислот и белка

Нуклеотиды отличаются составом азотистых оснований, которых в ДНК только четыре типа: это аденин (А), гуанин (Г), тимин (Т) и цитозин (Ц). В РНК место тимина занимает урацил (У). Нуклеотиды двух спиралей в цепочке ДНК располагаются на основе **комплементарности**: каждому азотистому основанию в одной цепочке соответствует всегда определённое азотистое основание другой цепочки ДНК. Гуанин всегда соединяется в паре с цитозином, аденин — с тимином; соответственно тимин соединяется с аденином, цитозин — с гуанином. В РНК урацил комплементарен аденину. Все остальные варианты передачи наследственной информации столь же строго соответствуют принципу комплементарности (рис. 2). Часть генов работает по принципу «один ген — один белок». Другие гены кодируют синтез целого семейства сходных, но разных белковых молекул.

Репликация ДНК происходит на основе прежней ДНК в ядре, митохондриях и пластидах. Удвоение молекулы ДНК происходит примерно за 40 мин. Подобным образом в ядре клетки на основе ДНК, с одной её цепочки, происходит синтез РНК. Известно, что на основе РНК возможна репликация новых молекул РНК у определённой группы вирусов. Репликация ДНК и РНК не является абсолютно точным копированием — в этом процессе возможны ошибки воспроизведения, или мутации (3.11.2). Синтез белковых молекул (трансляция) происходит в рибосомах (3.3).

3.7. Митохондрии

В **митохондриях** осуществляется дыхание эукариотной клетки: окисляются глюкоза, жирные кислоты и аминокислоты, происходит окислительное фосфорилирование и другие реакции, высвобождающие энергию. Кроме того, здесь синтезируются некоторые аминокислоты, стероидные гормоны и некоторые другие вещества; накапливаются ионы.

Число митохондрий в клетках от 22 (дрожжи) до 1500, но может достигать 0,5 млн. (некоторые простейшие). Их больше в клетках тех тканей, где велики энергетические затраты, например, в клетках молодых, растущих тканей. Повышение физических нагрузок организма человека и животных означает увеличение потребности в кислороде и глюкозе, более интенсивном синтезе АТФ. Поэтому у тренированного человека образуются более крупные, более интенсивно функционирующие митохондрии.

Длина митохондрий от 0,5 до 5 мкм, форма может быть разнообразной. Оболочка митохондрий состоит из двух мембран. Внутренняя образует множество впячиваний внутрь: это так называемые *кristы*. Их наличие значительно увеличивает активную поверхность, на которой происходят разнообразные химические процессы. В митохондриях находятся рибосомы.

Митохондрии недолговечны, существуют лишь в течение нескольких дней. Новые митохондрии образуются поперечным делением или из промитохондрий, имеющих более мелкие размеры.

В составе митохондрий обнаружены белки, липиды, аминокислоты, жирные кислоты, аденозинтрифосфат (АТФ), аденозиндифосфат (АДФ), ферменты, фосфат-ионы, ионы кальция и другие ионы. Кроме того, в митохондриях есть ДНК и РНК. ДНК митохондрий, подобно таковой прокариотов, есть двухцепочечная кольцевая молекула, лишённая белков. Митохондрии способны к репликации ДНК, транскрипции и синтезу некоторых белков.

Различается «митохондриальная наследственность» — наследование признаков через гены митохондрий. Таковы, например, дефекты дыхательной системы клетки, устойчивость клетки к некоторым лекарствам. Показано, что в митохондриальной наследственности преимущественное значение имеет женский пол. Возможно, это связано с пониженным содержанием цитоплазмы и митохондрий в сперматозоиде в сравнении с яйцеклеткой. У некоторых млекопитающих митохондриальная ДНК сперматозоидов утрачивается. Например, у человека митохондрии наследуются только по женской линии. На 2002 год был известен лишь один случай наследования отцовских митохондрий у 28-летнего мужчины. Недавно было доказано, что расовые различия по окраске яиц обыкновенной кукушки наследуются через самок. Количество генов в митохондриальной ДНК одной клетки варьируется (у изученных видов) от 37 до 97.

3.8. Пластиды и пигменты

Пластиды растительной клетки образуются из пропластид, а также делением. Известны типы пластид: бесцветные лейкопласты, жёлтые или красные хромопласты и зелёные хлоропласты.

Функция **хлоропластов** — фотосинтез. Они располагаются в клетках листьев (основное место), стеблей, плодов. Цвет листьев определяется наличием в хлоропластах пигментов **хлорофиллов**, которых известно несколько типов: a, b, c, d, e и др. У сосудистых растений и зелёных водорослей основным является тип a, хлорофилл-b является дополнительным. Хлорофиллы всех типов содержат ион магния. Эти пигменты улавливают кванты света в красной части спектра солнечных лучей, обеспечивая протекание процесса фотосинтеза.

Зелёные растения Земли ежегодно связывают около 217 млрд. т углерода из углекислого газа и выделяют в атмосферу по 248 млрд. т кислорода (по более новым данным — до 400 млрд. т).

В хлоропластах есть пигменты — **каротиноиды** (каротины и ксантофиллы), имеющие красный, оранжевый или жёлтый цвета. Эти вещества участвуют в разнообразных физиологических процессах клетки, включая повышение эффективности фотосинтеза, энергообмен и защиту клетки от радикалов и перекисей. Каротиноиды становятся заметны при распускании листьев (хлорофилла ещё мало) или осенью при разрушении хлорофилла. В остальное время обилие в хлоропластах хлорофилла маскирует другие пигменты.

Роль пигментов, необходимых для фотосинтеза, у красных водорослей и цианобактерий играют **фикоцианин** и **фикоэритрин**. Последние поглощают кванты света в сине-голубой части спектра, но фотосинтез и в этом случае идёт с участием хлорофилла. Обладатели фикоэритрина и фикоцианина способны к фотосинтезу на сравнительно больших глубинах — до 200 м, куда ещё проникает свет сине-голубой части спектра. Таким образом, красные водоросли и цианобактерии реализуют определённое экологическое преимущество перед другими фототрофами океана. Общее разнообразие пигментов, участвующих в фотосинтезе у фототрофов, представляющих разные царства, значительно — многие десятки.

В эукариотной клетке бывает от одного до 200 хлоропластов, форма которых разнообразна. Хлоропласт имеет оболочку из двух мембран и строму, которая поделена на множество «карманов» (цистерн). В хлоропластах есть рибосомы. В составе хлоропластов имеются ДНК, РНК, белки, крахмал и некоторые другие органические вещества, вода, минеральные вещества. Молекула ДНК кольцевидна. По наличию собственной ДНК и некоторым другим признакам хлоропласты, так же как и митохондрии, напоминают прокариотные клетки.

Лейкопласты отличаются отсутствием цистерн и пигментов. Однако под действием света они могут зеленеть и превращаться в хлоропласты (клубни картофеля). В лейкопластах накапливается крахмал; пластид этого типа много в запасяющих органах (клубни, корневища, луковицы).

Хромопласты окрашены в цвета жёлто-красной гаммы, форма их различна. Цвет зависит от пигментов-каротиноидов, которых известно свыше 50. Хромопласты придают окраску цветам, плодам, а также участвуют в окрашивании некоторых других органов растений.

В жизнедеятельности и воспроизведении клетки пластиды проявляют заметную автономность. Часть признаков клетки (пестролистность) наследуется через ДНК пластид, поэтому в генетике различают **пластидную наследственность**. Вероятен обмен генами пластид и ядра в эволюции клетки.

Принимая во внимание определённое сходство в организации митохондрий и пластид с прокариотной клеткой, учёные высказали **эндосимбиотическую** гипотезу происхождения эукариотной клетки (11.5). Вероятные предки пластид — древние цианобактерии; митохондрии очень сходны с аэробными пурпурными бактериями. Спирохетоподобные бактерии могли войти в будущую эукариотную клетку, обеспечив её жгутиком. Предполагается, что древние прокариоты поначалу обитали в клетке на правах факультативных (временных) симбионтов. Позднее симбиоз стал необходимым и постоянным. Эта гипотеза имеет свои сильные и слабые стороны и, как прочие гипотезы о происхождении клетки, не является общепринятой.

3.9. Система эндомембран и трубчатые структуры

Помимо уже названных клеточных мембран в цитоплазме имеется внутренняя система мембран, образующих листовидные или трубчатые полости, пузырьки и вакуоли. **Система Гольджи** служит для образования мембран клетки, а также синтеза белков и углеводов. **Лизосомы**, содержащие до 30 типов разных ферментов, производят внутриклеточное переваривание. Не столь давно была доказана их важная роль в механизме апоптоза (3.10). **Микротрубочки** могут играть роль цитоскелета, участвовать в движении некоторых внутриклеточных структур. **Центриоли** участвуют в формировании микротрубочек, в процессе расхождения дочерних ядер при делении ядра.

Базальные тельца (кинетосомы) располагаются у основания жгутиков и служат для образования последних. **Вакуоли** содержат клеточный сок и поддерживают внутриклеточное давление. В растительных клетках они составляют до 90% объёма, в животных — не более 5%. В клеточном соке многих растений содержатся пигменты **антоцианы**, придающие тканям растения цвета от розового и красного до синего. В кислой среде окраска красная, в щелочной — сине-фиолетовая. В ясные осенние дни (с нередкими заморозками по утрам) антоцианов синтезируется больше, что

объясняет особую яркость листвы в годы с ясной осенней погодой и контрастными суточными изменениями температуры воздуха.

Мембраны и микротрубочки имеют некоторую жёсткость и образуют **цитоскелет**, способствующий поддержанию формы клетки и органелл. Клетки могут быть снабжены жгутиком, ресничками, иметь в цитоплазме включения (крахмальные зёрна, частицы магнетита, кристаллы органических кислот и др.), в них могут находиться симбионты и паразиты: вирусы, прокариоты и простейшие (малярийный плазмодий).

3.10. Деление клетки

Клетки способны к делению. Для одноклеточных организмов это способ размножения; многоклеточные организмы за счёт деления клеток растут и развиваются, кроме того, деление клеток может происходить в определённых тканях и органах в течение всей жизни. Различают два основных типа деления — митоз и мейоз.

В результате **митоза** происходит размножение клеток при сохранении идентичности строения клеток, качества и количества наследственного материала из поколения в поколение. Митоз является основой бесполого размножения организмов, процессов роста многоклеточных организмов, восстановления утраченных клеток, тканей или органов после травм. Перед делением клетки количество наследственного вещества в ядре удваивается. В результате этого процесса каждая хромосома оказывается состоящей из двух одинаковых **хроматид**. Каждая из них является полноценной хромосомой. Деление клетки сопровождается делением ядра и распадом ядерной оболочки. Хроматиды расходятся к полюсам делящейся клетки как самостоятельные хромосомы.

Две вновь образованные клетки получают по одинаковому набору хромосом, равному набору материнской клетки. В результате клеточного деления все клетки нового поколения наследственно равноценны и своей организацией повторяют материнскую клетку. Деление клеток завершается восстановлением их целостности, включая ядерные оболочки и хромосомы. Время, за которое происходит полное деление митозом, составляет от 6 минут в делящемся яйце дрозофилы (Двукрылые) и 30 минут у солнечников (простейшие) до 5 часов 10 минут в клетках печени крысы.

Ежедневно в организме взрослого человека гибнет 1–2% клеток (сотни млрд.), для компенсации этой потери примерно столько же клеток образуется вновь. Клетки печени живут около 18 месяцев, эритроциты — 4 месяца. Для их возобновления необходимо непрерывающееся деление клеток. В среднем клетки человеческого тела обновляются каждые семь лет. Прежде считалось, что нервные клетки не способны к замене. Проведены исследования, авторы которых считают, что нервные клетки (клетки глии)

способны обновляться, но скорость их обновления понижена. Этот вопрос требует более полного изучения.

Как показали недавние исследования, клетки многоклеточных организмов (за исключением стволовых клеток, 4.4.2) могут делиться ограниченное количество раз, ибо с каждым делением в хромосомах происходят необратимые изменения. Согласно гипотезе *апоптоза* (запрограммированной смерти клеток) последовательных делений в процессе онтогенеза может быть не более 50. Для многоклеточного организма такое количество делений клеток является вполне достаточным.

Мейоз сопутствует половому размножению организмов, в результате клеточного деления этого типа образуются гаметы, имеющие одинарный набор хромосом. Мейоз включает два следующих друг за другом деления, но ДНК удваивается только один раз. В результате мейоза одна клетка даёт четыре гаплоидные гаметы. В ходе первого деления в парах гомологичных хромосом (из которых одна получена от отцовской гаметы, другая — от материнской) может происходить обмен гомологичными участками — *кроссинговер*. В конце первого деления к разным полюсам расходятся по одной хромосоме из каждой пары гомологичных хромосом. При этом отцовские и материнские негомологичные хромосомы расходятся к разным полюсам независимо, т. е. их сочетания в гаметах различны. Каждая хромосома представлена уже парой идентичных хроматид, равноценных неделиющейся хромосоме. Поэтому в каждой из дочерних клеток после первого деления оказывается удвоенный гаплоидный набор хромосом.

В процессе второго деления к каждому полюсу отходит по одному (гаплоидному) равноценному набору хромосом. Кроссинговер и независимое расхождение хромосом представляют механизмы *комбинативной* изменчивости, поддерживающие генотипическое разнообразие особей в популяции. Только за счёт независимого расхождения хромосом в мейозе у человека возможно 2^{23} хромосомных сочетаний в гаметах.

Мейоз служит основой образования мужских и женских гамет, которые имеют гаплоидный набор хромосом и генетически разнообразны. Впоследствии при слиянии гамет разного пола (оплодотворение) восстанавливается двойной набор хромосом и обеспечивается генетическое разнообразие потомства.

3.11. Мутации

3.11.1. Типы мутаций

Наследственные механизмы клетки совершенствовались в ходе эволюции сотни миллионов лет; деление клеток и воспроизведение наследственных структур представляют собой высокоэффективные и достаточно

точные по результатам процессы. Однако абсолютно точное, во всех отношениях совершенное копирование клеток и их подсистем означало бы полную неизменность живых систем этого уровня в пространстве и времени. Такие биосистемы не были бы достаточно жизнеспособными в окружающей среде, которая очень разнообразна в пространстве и очень динамична во времени (8.6). Живые системы клеточного уровня имеют в своем составе механизмы, обеспечивающие их изменчивость — мутации. **Мутация** — это изменение наследственных систем клетки. Мутацией принято называть процесс изменения и его результат. Различают мутации нескольких типов, основные из них будут названы ниже.

Индукцированные мутации человек вызывает искусственно в экспериментальных условиях. **Спонтанные** (естественные) мутации возникают без сознательного вмешательства человека, по природным причинам. **Генная** (точковая) **мутация** изменяет функцию гена. При этом может происходить замена одного или немногих нуклеотидов ДНК в границах определённого гена. Такой ген может оказаться неспособным обеспечивать синтез конкретного белка, или будет синтезироваться новая белковая молекула. Генные мутации могут стать причиной появления бактериальных клеток, не способных к синтезу определённого фермента; среди животных известны **альбиносы** (амфибии, птицы, млекопитающие), в клетках которых не синтезируются пигменты кожи.

Хромосомная мутация изменяет длину хромосомы, последовательность генов в ней, обменивает фрагменты разных хромосом (кроссинговер). Возможны удвоения отдельных генов или фрагментов хромосом. Фенотипические проявления таких мутаций могут быть самыми разными. **Геномная мутация** изменяет количество хромосом в генотипе. Отдельные хромосомы могут быть утрачены или может появиться их избыток. Количество геномов (наборов хромосом) может стать тройным, четверным и т. д. Возникают полиплоидные клетки (3.5). Полиплоидные клетки и организмы могут быть более крупными, производить повышенное количество определённых биологически активных веществ. Зато плодовитость их обычно бывает пониженной. **Генеративная мутация** происходит в мейозе и увеличивает разнообразие гамет. Такая мутация может наследоваться при половом размножении. **Соматическая мутация** возникает в соматических клетках многоклеточного организма и может воспроизводиться только при бесполом размножении (4.3.2).

Мутации бывают вредными, т. е. снижают жизнеспособность клетки (организма), нейтральными и полезными. Полезные мутации — большая редкость. Также различают мутации прямые и обратные.

Перекомбинации — несколько особый тип изменчивости генотипа (комбинативная изменчивость). Источниками перекомбинаций являются

кроссинговер, независимое расхождение негомологичных хромосом в мейозе и относительно случайные сочетания гамет разного пола при оплодотворении (3.10; 4.3.2), а также плазмиды и транспозоны — особые подвижные генетические структуры, которые легко меняют место расположения в хромосоме и перемещаться в иные клетки (3.5). Например, у дрозофилы на долю транспозонов приходится 5% всего генетического материала клетки. Перекомбинации влияют на изменение признаков фенотипа и их сочетаний. «Горизонтальный» (между разными видами) перенос генов (3.5;11.5) может приравняться к мутациям, которые способны очень существенно менять генотип и фенотип организма.

Мутации являются наследственной основой изменчивости клеток и организмов, которая даёт материал для действия отбора — естественного и искусственного (11.2). Мутации примерно в той же степени случайны относительно их влияния на жизнеспособность клетки и организма, как поломки систем, созданных человеком. Многие мутации нейтральны, часто они вредны. Полезные мутации случаются исключительно редко. По некоторым данным, адаптивный мутагенез (см. ниже) возможен в особых условиях у бактерий и дрожжей. В этих случаях предполагается возникновение полезных мутаций без участия отбора под прямым воздействием нового фактора.

3.11.2. Мутагенез и мутагены

Процесс возникновения мутаций — *мутагенез*. Скорость мутагенеза (частоту мутаций) определённого гена рассчитывают на 10 тыс. гамет. Она может заметно отличаться для разных видов, клеток и разных генов. Частота мутаций отдельного гена может варьироваться от 18 до 0,2 на 10 тыс. гамет. Число генов в геноме одной клетки может составлять тысячи и десятки тысяч, поэтому с некоторой вероятностью в каждой зиготе могут оказаться новые мутации какого-либо из генов. В геноме одного организма количество мутаций может составлять от нескольких процентов до 25 % в отдельных лабораторных популяциях дрозофилы. По усреднённым оценкам, у человека на одну зиготу приходится по 2 мутации. На одно поколение целого вида насекомых (миллионы особей) приходится $2,4 \times 10^7$ новых мутаций.

При индуцированном мутагенезе в лабораторных условиях частота мутаций может быть во много раз выше. Очень высокой частота мутаций может быть по причине интенсивного, длительного загрязнения среды мутагенами или в результате аварий, сопровождающихся выбросом мутагенов с высокой концентрацией.

Мутагены — факторы, вызывающие изменения генотипа. Мутации могут вызываться разнообразными абиотическими факторами, естествен-

ными и антропогенными: это радиоактивные и рентгеновское излучения, ультрафиолетовые лучи, электрические явления, химически активные вещества (неорганические и органические кислоты, щёлочи, многие соли, включая соли тяжёлых металлов, окислы, органические растворители и т. д.), разнообразные яды, радон, асбест, термошок и множество других факторов. Мутации могут вызываться биологически активными веществами (включая гормоны и алкалоиды), вирусами, транспозонами, плазмидами. Молнии облегчают обмен чужой ДНК между почвенными бактериями.

Количество мутагенов в окружающей среде возрастает в результате деятельности человека. Они прямо или косвенно (давая новые соединения, являющиеся мутагенами, или мутагенные сочетания факторов, которые поодиночке безвредны) повышают мутагенную опасность окружающей среды. Мутагены антропогенного происхождения могут быть идентичны естественным (проникающая радиация, электричество, неорганические кислоты, радон и проч.) или создаваться заново. Таковы химические вещества, среди которых множество органических, прежде не существовавших в природе. Это, например, ЛСД, знаменитый ДДТ и другие хлорорганические соединения, используемые в качестве пестицидов.

Никотин — вещество растительного (табак) происхождения; люди производят табак в огромных количествах и распространяют его в обществе. Сам никотин в 5 раз увеличивает частоту разрывов ДНК, но более сильными мутагенами (и канцерогенами) оказались смолopodobные продукты неполного сгорания табака. Доказано действие этих мутагенов на ДНК плаценты беременной женщины и на ДНК эмбриона.

Мутагены вызывают мутации не только генеративные, но и соматические. Одно из следствий последних — злокачественные образования. Обычно в мутагенах сочетаются свойства *канцерогенов*, т. е. факторов, вызывающих рак, и *тератогенов* — факторов, нарушающих нормальное развитие многоклеточного организма.

Мутации могут пониматься как неизбежные ошибки воспроизведения (репликации) последовательностей нуклеотидов в генах и хромосомах. Помимо внешних причин, вероятны и внутренние причины, способствующие возникновению мутаций. На частоту мутаций оказывают влияние возраст (организма и клетки), их физиологическое состояние, некоторые гены, плазмиды и транспозоны.

Мутации и мутагены необходимы для естественной и искусственной биологической эволюции. Но в человеческих сообществах, где высоко ценится каждый индивидуум, мутагены представляют собой грозную опасность для генетики и здоровья личности (9.1.4).

3.11.3. Антимутагены

Клетки не являются абсолютно беззащитными перед воздействием мутагенов. Известны различия организмов (индивидуальные и по принадлежности к разным таксонам) по стойкости к действию мутагенов. Например, прокариоты менее чувствительны ко многим мутагенным воздействиям в сравнении с эукариотами. Высокая стойкость к радиоактивным излучениям отличает виды шавелей и скерды, капусту, редьку, пастушью сумку, клевер ползучий. Среди народов мира айны (о. Хоккайдо) живут в местах с естественно повышенным уровнем радиации без видимых вредных последствий.

В клетках действует механизм *репараций*, который при участии группы ферментов осуществляет самоизлечение ДНК, т. е. восстановление её целостности, которая была нарушена мутагеном. Возможна адаптация клеток к последующим сильным мутагенным воздействиям, которая происходит под предшествующим действием ослабленных доз мутагена. Вероятно, такое действие ослабленных доз усиливает работу механизма репараций.

Антимутагены — вещества, способствующие реакциям клетки или организма, защищающим живую систему от возникновения мутаций, а также обеспечивающие восстановление целостности нарушенной ДНК. К числу антимутагенов относятся витамины А, С, Е, каротины, антоцианы, кофеин (в умеренных количествах), некоторые ферменты и аминокислоты (аргинин, гистидин и др.), интерферон. Содержание веществ — антимутагенов повышено в петрушке, чесноке, некоторых грибах, зелёном чае (действие чёрного чая не столь эффективно), плодах, ягодах (особенно облепихе), овощах, тёмном шоколаде. Среди сортов винограда более ценным оказался чёрный. Способны связывать некоторые мутагены отруби, морская капуста.

Для животных и человека разработаны *антимутагенные диеты*, которые особенно важны для групп повышенного риска: космонавтов, ликвидаторов. В таких диетах предусмотрено сбалансированное соотношение аминокислот, особенно незаменимых, белков, углеводов и других веществ, содержатся антимутагены. Антимутагенные диеты снижают риск мутагенных, тератогенных и канцерогенных эффектов. Достаточно высокий уровень социального развития должен предполагать доступные и рассчитанные с учётом индивидуальных, возрастных, половых и профессиональных особенностей сбалансированные диеты всех граждан.

3.12. Управление биосистемами клеточного уровня

Методы управления клетками одноклеточных организмов, которые соответствуют индивидуальному уровню организации, во многом совпадают с методами, описанными для управления многоклеточными организ-

мами (4.6). Разнообразные физико-химические и биотические факторы могут использоваться для управления ростом и размножением клеток, скоростью и направлением движения подвижных клеток, интенсивностью физиологических процессов, синтеза определённых продуктов.

В числе факторов, которые могут использоваться для искусственного мутагенеза, включаются разнообразные излучения (рентгеновское, ультрафиолетовое, радиоактивное), электрические и температурные воздействия, биологические стимуляторы, лекарства, яды и т. д. Факторы-мутагены обладают некоторой специфичностью, т. е. среди них могут быть подобраны мутагены, которые чаще вызывают полиплоидизацию (колхицин, термошок), хромосомные перестройки (ионизирующая радиация, иприт, азотистая кислота), генные (точковые) мутации (азотистая кислота, нитрозосоединения, 5-бромурацил). На частоту и тип мутаций оказывают влияние (положительное и отрицательное) условия мутагенного процесса или сочетания этих условий: температура, наличие и концентрация кислорода, кислотность среды и т. д.

Генетическая инженерия подразделяется на генную и клеточную инженерию. **Клеточная инженерия** располагает методами, позволяющими получать клетки-химеры, объединяющие клетки разных видов или включающие в себя органеллы и другие фрагменты из клеток других видов. Такие своеобразные гибриды иногда возникают как результат прививки почки одного растения (привой) на подвой другого сорта или вида. Клеточные гибриды удобны для проведения научных экспериментов в генетике; нередко сочетания признаков, которые они проявляют, неизвестны в природе. Получены культуры гибридных клеток, применяемых в биотехнологии для получения вакцин, биологически активных веществ. Гибриды клеток лимфоцитов и раковых клеток (гибридомы) используют для получения иммуноглобулина, моноклональных антител, которые находят широкое применение в медицине для диагностики и лечения некоторых болезней.

Перспективное направление развивается на основе культивирования клеточной массы, получаемой размножением клеток организмов, продуцирующих ценные вещества или их сочетания, например, клеток из тканей корня женьшеня. Из единичных соматических клеток некоторых видов (картофель, морковь, табак) удаётся получить целое растение. Клетки, лишённые клеточных оболочек (протопласт), ещё легче образуют целое растение. Происходит своего рода экспериментальное размножение растений: получение сотен экземпляров из клеток одной верхушечной почки, что очень выгодно. Получены клеточные гибриды сои с кукурузой и табаком, картофеля и томата.

Генная инженерия занимается конструированием трансгенных организмов, в геномах которых сочетаются гены из клеток, представляющих

организмы разных таксонов. В качестве **векторов** (переносчиков генов из клетки в клетку) могут использоваться плазмиды, трансгены, вирусы. Генная инженерия даёт клетки и многоклеточные организмы с совершенно необычным сочетанием признаков; трансгенные организмы всё шире используются в биотехнологии (гл. 1). Так, перспективны работы по переносу генов от азотфиксирующих клубеньковых бактерий (симбионтов бобовых растений) в клетки почвенных бактерий, которые способны к симбиозу со злаковыми растениями. Для повышения морозоустойчивости растений используется ген арктической камбалы. В США продаются золотые рыбки, чешуя которых действительно содержит золото. Ученые заменили в молекуле гемоглобина атом железа на атом золота, сконструировали особый фермент. В результате золото откладывается в чешуе рыбок.

Не все сочетания клеток и чужеродного генетического материала оказываются удачными, но уже достигнутые успехи показали свою несомненную практическую значимость и очень большой экономический эффект генной инженерии. Методы генной инженерии направлены на управление такими свойствами трансгенных форм, как интенсивность фотосинтеза, сроки цветения, темпы роста, скороспелость, минеральное питание, засухоустойчивость и солевыносливость, устойчивость к вирусам и бактериям, конкурентоспособность с сорняками, продуцирование растениями и бактериями животных белков и т. д. Получен генетически модифицированный сорт риса (2006 г.), содержащий белки женского молока, применение которого поможет снизить младенческую смертность. Сорт разрешён для выращивания в США.

Для генной инженерии необходимы **библиотеки (банки) генов**. В них содержатся бактериальные культуры, в которых размещены ценные фрагменты (с определёнными генами) ДНК многих видов разных царств. Для целей селекции возможно культивирование и сохранение с применением методик цитогенетики тканей, зигот, клеток, отдельных хромосом и их фрагментов (даже отдельных генов). Названные биосистемы могут сохраняться и использоваться по назначению даже в том случае, когда вид, от которого они были получены, уже вымер.

Имеющиеся успехи и открывающиеся вполне реальные перспективы биотехнологии с использованием достижений генетической инженерии предоставляют возможности для решения **глобальной продовольственной проблемы**. Кроме того, столь же реальны перспективы решения проблем получения в промышленных масштабах ценных лекарственных и биологически активных веществ, селекции микроорганизмов, способных очищать среду от загрязнений или утилизировать отходы промышленного и сельскохозяйственного производства. Возможно, будет решаться проблема биологического сырья самого различного назначения: оно будет получать-

ся не на грядках или при забое животных, а на основе биотехнологических процессов в индустриальных масштабах. В принципе многие биологически ценные вещества, которые человек получал до сих пор от млекопитающих или других высокоорганизованных существ, можно получать при использовании трансгенных микроорганизмов или культуры тканей.

Вопросы

1. Назовите основные отличия прокариотной клетки от эукариотной.
2. Органеллы эукариотной клетки и их функции.
3. Охарактеризуйте строение, состав и наследственную функцию клеточного ядра. Центральная догма молекулярной биологии.
4. На чём основана эндосимбиотическая гипотеза происхождения эукариотной клетки?
5. Назовите основные отличия митоза и мейоза.
6. Мутации и их основные типы.
7. Антимутагены и их разнообразие.
8. Генетическая и клеточная инженерия и их достижения.

ГЛАВА 4

ИНДИВИДУАЛЬНЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

4.1. Понятие об организме

В биологии наиболее давним является понятие об *организме* (индивидууме или особи). В живой природе существует много вариантов индивидуальности. Организм в виде единственной клетки представлен у прокариотов: бактерий, археобактерий, цианобактерий. Таксономически довольно разнообразны одноклеточные водоросли (6.4), среди которых есть массовые планктонные формы, играющие важную роль в круговоротах вещества и потоках энергии Мирового океана и разнотипных континентальных водоёмов; известны одноклеточные водоросли, жизнедеятельные в тающем снегу («красный снег»), обитающие во влажных местах на суше, в коре деревьев. Среди одноклеточных животных (простейших) есть свободноживущие планктонные и прикреплённые формы, симбиотические (жгутиковые), паразитические (малярийный плазмодий, дизентерийная амёба).

У слизевиков и миксобактерий тело представлено *плазмодием* — многоядерной протоплазмой, которая не подразделяется стенками на отдельные клетки. Известны временные объединения клеток, которые легко распадаются — *агрегации*. *Бактериальный мат* представляет комплекс из слабо объединённых клеток, образующихся в результате деления первоначальной клетки. Клетки объединяются набухшими клеточными стенками, студенистым внеклеточным материалом или целлюлозным «домиком», которые производят сами клетки. Бактериальные маты свойственны прокариотам и обычны на дне неглубоких водоёмов суши, на морском дне. Клетки из бактериального мата вполне могут существовать и сами по себе. Не всегда легко отличимы от агрегаций клеточные *колонии*, свойственные прокариотам, вольвоксу (зелёные водоросли), многим простейшим. Клетки из таких колоний равноценны; иногда они могут объединяться выростами.

Среди *многоклеточных* выделяют *унитарные* организмы с чётко обособленной особью, которой свойственно индивидуальное развитие, начинающееся с зиготы или другого зачатка. Таковы, например, сосудистые растения, млекопитающие, птицы и другие позвоночные. *Модулярные* организмы построены из многих модулей, являющихся своего рода блоками, из которых составляется растущий организм. Модули качественно одина-

ковы. К модулярным относится большинство растений, включая многоклеточные водоросли, деревья, кустарники и травы. Среди животных таковы губки, кораллы, мшанки, колониальные асцидии, многие простейшие; подобно организованы грибы. Каждый год у сосны обыкновенной прибавляется новый модуль — годовой прирост стебля и новая мутовка веток.

Многоклеточные организмы также могут объединяться в *колонии*. В таких колониях степень сходства, различия и обоюдной зависимости особей могут быть очень различными. В одних случаях члены колонии не отличаются друг от друга, в других и признаки, и функции особей могут быть заметно разными. В этих последних колониях бывает глубокая специализация: разные особи могут преимущественно либо размножаться, либо питаться, защищать колонию от опасных видов, обеспечивать расселение, движение и проч. Колониальные формы известны у различных водорослей, губок, мшанок, кишечнополостных, оболочников.

Симбиотические многоклеточные организмы дают примеры обязательного (обязательного) симбиоза (7.2). Таковы лишайники (симбиоз гриба и водоросли), погонофоры, лишённые органов пищеварения и существующие за счёт серных архебактерий-симбионтов, термиты, образующие симбиоз со жгутиковыми простейшими. Концепция симбиотического эволюционного происхождения многих многоклеточных организмов не вызывает (в отличие от происхождения эукариотной клетки) существенных возражений.

Общественные насекомые (перепончатокрылые, термиты) живут семьями, которые могут быть очень многочисленными, достигая сотен тысяч и миллионов особей (термиты, муравьи). В таких семьях свойства и функции особей крайне специализированы (царица, трутни, рабочие особи, солдаты и т. д.), в результате чего семья представляет собой сообщество (как считают некоторые ученые — сверхорганизм) с очень большой степенью зависимости особей друг от друга. Например, термиты-солдаты не могут самостоятельно ни размножаться, ни питаться.

4.2. Органы и ткани многоклеточных организмов

4.2.1. Многоклеточные организмы без истинных тканей

Количество клеток многоклеточного организма может быть очень разным: от примерно одной тысячи в теле мелких нематод (длина тела — 1 мм) до многих триллионов в теле крупных позвоночных.

Из многоклеточных животных губки не имеют настоящих тканей. Зато их клетки способны к амёбоидному движению и внутриклеточному пищеварению. Некоторые организмы имеют *таллом* — тело, не подразделённое на органы. Это водоросли, грибы, лишайники, некоторые печёноч-

ные мхи. Форма таллома может быть нитчатой (у грибов, некоторых водорослей) и плоской. Таллом способен ветвиться. Корнеподобные выросты (*ризоиды*) представлены у многих водорослей, лишайников, грибов, а также мхов.

4.2.2. Органы и ткани растений

4.2.2.1. Органы растений

Орган — это подсистема многоклеточного организма, выполняющая определённую функцию (функции). Обычно в составе органа объединяются несколько тканей. Различают вегетативные и генеративные органы.

Вегетативные органы растений — корень, стебель, лист. Эти органы обеспечивают питание и в целом обмен веществ, рост и развитие организма. Им свойственна полярность: корень всегда растёт вниз, верхушка стебля имеет диаметрально противоположную направленность роста. У побега нижняя часть обычно даёт корни, верхняя — почки и новые побеги. Доказано, что полярность обусловлена силой земного тяготения.

Основные функции **корня**: 1) поглощение и проведение воды и растворённых в ней минеральных и органических веществ; 2) закрепление растения в субстрате; 3) синтез некоторых органических веществ (аминокислот, гормонов, витаминов и др.); 4) связь с другими организмами; 5) накопление запасных веществ; 6) вегетативное размножение.

Корни многих растений способны втягивать надземные части (луковицы, розетки листьев) в почву. При этом корни могут укорачиваться на 10–70 % от их первоначальной длины. Весеннее сокодвижение проявляется для наблюдателя функции транспорта воды и запасных веществ из корневой системы. Корневая система связывает, например, лесное дерево с грибом (микориза); установлен (изотопным методом) обмен веществами посредством корневых систем между лесными деревьями одного вида и даже разных видов. Вырубленные дубрава, ивняк могут восстановиться за счёт корневой поросли.

Корни могут располагаться в различной среде: в почве и грунте, в воде, в тканях растения-хозяина (корни растений-паразитов). В особых условиях растения (эпифиты, лианы, мангровые деревья) образуют воздушные корни.

Корни проникают в почву и грунт на глубину 1–1,5 м (злаки), до 10 (люцерна), 15 м (верблюжья колючка) и свыше 20 (корневые системы некоторых деревьев, обитающих на периферии Сахары). Наиболее густо корни ветвятся в верхних слоях почвы, где есть перегной и куда проникает дождевая вода. Общая протяжённость корней (до 4-го порядка ветвления включительно) одного травянистого растения может составлять многие

километры. Диаметр корневой системы дерева обычно в 2–5 раз превышает диаметр кроны.

Стебель (ствол у деревьев) является осевым органом. Часть стебля с листьями называют побегом. Видоизменениями стебля считаются корневище, клубень, луковица, усы. Основные функции стебля: 1) механическая опора для надземной части растения; 2) проведение через ткани стебля воды и растворённых в ней минеральных и органических веществ вверх (в крону) и в обратном направлении (в корни); 3) вегетативное размножение; 4) фотосинтез; 5) запасание питательных веществ и воды; 6) газообмен через устьица в живой покровной ткани и чечевички в пробке.

Способность высоких деревьев (до 70 и даже до 115 м — секвойя в Калифорнии) преодолевать действие силы тяжести, поднимая воду к вершине, поразительна. Предполагается, что подъёмную силу создают совместно корневое давление и присасывающее действие транспирации в листьях; с этими механизмами взаимодействуют силы капиллярного давления (по закону Лапласа) и межмолекулярного сцепления (когезия).

К фотосинтезу способны зелёные клетки стеблей травянистых растений, древовидных кактусов. Запас воды имеется в стеблях и стволах тропических лиан, кактусов; запас питательных веществ — в стволах саговых пальм, кактусов, баобабов.

Стебель растёт в длину верхушкой или вставочно (соломина у злаковых). Скорость роста бамбука может достигать 70–90 см в сутки. Годичный (летний) прирост лесных деревьев в умеренных широтах заметно меньше этого показателя. Прирост ели составляет в благоприятных условиях 48 см в возрасте 20–40 лет, и только 11,5 см в возрасте 100–120 лет.

В верхушечной почке стебля (побега) формируются растительные гормоны. Обрезка ветвей дерева может вызвать гормональный сдвиг. По этой причине мужское растение тополя может стать женским и продуцировать летом обильный пух.

Почка представляет собой зачаточный побег. Из почек формируются побеги, листья, цветы. По расположению почки бывают верхушечные, боковые, спящие. За счёт **спящих почек** дерево, казалось бы, погибшее, нередко даёт новые побеги на стволе. Городские деревья после обрезки обнаруживают ту же способность. На листьях некоторых растений (бриофиллюм) могут формироваться выводковые почки, обеспечивающие вегетативное размножение.

Корневище — многолетний подземный побег (ландыш, пырей, хвощ полевой). **Клубни** образуются на конце подземных побегов (столонов), известны у картофеля, стрелолиста, цикламена. **Луковицы** (свойственны семействам Лилейные и Амариллисовые) бывают подземные и надземные; выделяют также **клубнелуковицы** (шафран, гладиолус), которые отличает

многолетность. *Усы* известны у земляники, костяники. Все эти видоизменения стебля служат для запасания питательных веществ и (или) для вегетативного размножения.

Выросты покровных тканей стебля в виде *колючек* (шиповник) служат защитой от поедания растительноядными животными. Колючки могут быть также производными листьев (кактусы, барбарис), укороченных побегов (дикая яблоня, облепиха, боярышник), спящих почек (гледичия). Считается, что образование колючек сопряжено не только с необходимостью защиты от растительноядных животных, но и с необходимостью экономить воду.

Лист (включая в это понятие и хвоинки хвойных растений) имеет главной функцией утилизацию энергии Солнца, однако выполняет и другие важные роли. В листьях происходит фотосинтез, транспирация, газообмен, запасание питательных веществ; выделение ненужных веществ происходит при листопаде. Важна также средообразующая функция листового аппарата растений, как важная часть средообразующей деятельности растительности.

Количество листьев на одном дереве может исчисляться десятками тысяч — сотнями тысяч штук. Поверхность листьев среднего по размерам дерева составляет около 100 м^2 . Общая площадь листьев растительности суши оценивается в 600 млн. км^2 ; поверхность континентов составляет 149 млн. км^2 , т. е. в 4 раза меньше. Среднее количество хлорофилла составляет 400 мг/м^2 поверхности листа. Листовой аппарат имеет важнейшее значение в энергетике и обмене веществ растительного организма. Фотосинтез даёт растению энергию.

Транспирация предохраняет организм от перегревания, образует верхушечный насос для подъёма воды. Количество расходуемой воды при образовании 1 кг сухой массы растения называется *коэффициентом транспирации*. Этот показатель равен у обыкновенной сосны 160 кг, ели — 300, овса — 400–600. Растение способно в некоторых пределах регулировать испарение воды. При дефиците воды и значительном испарении происходит подвядание и даже сбрасывание листьев деревьями.

Через устьица листа происходит обмен O_2 , CO_2 и другими газами и парами. Количество устьиц на 1 мм^2 поверхности листа составляет у ивы 78 (верхняя сторона) и 134 (нижняя), у дуба черешчатого соответственно 0 и 450.

Листья выделяют в атмосферу разнообразные вещества, действие которых на человека в целом благоприятно. В городском и промышленном ландшафте листовая аппарат способствует снижению загрязнённости воздуха пылью, дымом, промышленными и выхлопными газами. При листопаде растение избавляется от продуктов обмена, возвращает в почву вещества листовой массы.

Листья бывают простые и сложные, цельные и рассечённые. Различают расположение листьев спиральное (очерёдное), супротивное и мутовчатое; основные формы жилкования листьев (в том числе — хвой) — простое, параллельное, дуговидное, дихотомическое, сетчатое. Возможны видоизменения листьев: колючки, чешуйки, ловчие сосуды.

Листья в кроне или на побеге образуют листовую мозаику, что обеспечивает эффективное использование солнечного света. Листья лиственных деревьев умеренных и высоких широт сменяются каждый год; листья хвойных живут от 3 до 8 лет, редко — больше (до 40 лет у араукарий из хвойных). При ухудшении условий, в том числе высокой загрязнённости атмосферы, время жизни листьев сокращается.

Генеративные (репродуктивные) органы служат для размножения. **Цветок** по происхождению представляет собой укороченный видоизменённый побег. Его основные составные части: цветоножка, цветоложе, околоцветник, тычинки с пыльниками, пестик или пестики. Двойной околоцветник состоит из чашечки с зелёными чашелистиками, венчика с лепестками (обычно яркими и заметными) и нектарников. Простой околоцветник состоит из одинаково окрашенных частей. Пестик цветка состоит из рыльца, столбика и завязи. В пыльниках образуется мелкая, но обычно очень многочисленная пыльца. В завязи пестика находятся семязпочки. Самый крупный цветок у паразитического тропического растения раффлезии: он весит до 15 кг, а его диаметр превышает один метр.

Цветки могут быть обоеполыми или раздельнополыми. В последнем случае **однодомными** называют растения, имеющие на одном экземпляре цветки обоего пола (кукуруза, берёза). У **двудомных** на одном растении имеются только цветки одного пола (конопля, облепиха, тополь). Эти различия приходится учитывать в культуре растений. Например, в городах желательны тополя только с мужскими цветами, которые не замусоривают летом городскую среду тополиным пухом и не создают опасности распространения огня. Цветы могут располагаться либо одиночно, либо в составе соцветий. Различают ряд типов соцветий.

Длительность цветения одного цветка большинства цветковых растений, произрастающих в средних широтах, составляет от 1 до 6 дней. Для ослинника это 1 день, луговой герани — 2, очитка — 4. Тропические орхидеи способны цвести до 70–80 дней.

Размеры пылинок (пыльцевых зёрен) — от немногих единиц до 240 мкм, форма их разнообразная — от шаровидной до нитевидной. Продукция пыльцы пыльниками цветковых растений обычно избыточна, поэтому пыльца рассеивается в окружающей среде повсюду; пыльцевые зёрна сохраняются без признаков разложения неопределённо долго. На этом основано применение пыльцы в **палинологии** (раздел ботаники) и **споропыльцевом анализе**, широко применяющемся в геологии и палеонтологии.

Пыльца попадает на рыльца пестиков цветков; возможно как самоопыление растений (*автогамия*), так и перекрёстное опыление (*аллогамия*). Распространение пыльцы может осуществляться насекомыми, птицами (колибри и нектарницы) и рукокрылыми млекопитающими, другими животными (*зоогамия*), водой (*гидрогамия*), ветром (*анемогамия*). Опыление необходимо для последующего оплодотворения спермием (производное пыльцевого зерна) яйцеклетки, которая локализована в семязачатке. Успешность опыления во многом зависит от состояния окружающей среды и наличия в ней фактора, обеспечивающего перенос пыльцы. Холодная погода с ветром и осадками снижает эффективность *энтомогамии* (перенос пыльцы насекомыми); установлено, что опыление цветов баобабов в африканской саванне зависит от наличия в экосистеме крыланов (рукокрылые млекопитающие). Физико-химическое загрязнение среды вызывает разнообразные нарушения в строении и жизнеспособности пыльцевых зёрен, а также способно погубить естественных опылителей.

Семя, одетое в семенную кожуру, включает зародыш и запас питательных веществ. Клетки зародыша диплоидны. Эндосперм семени цветковых растений, служащий для питания зародыша, триплоиден. В начале развития зародыш гетеротрофный и питается запасными веществами семени. Запасные вещества семени представляют значительную ценность (вещественную и энергетическую), поэтому столь многие виды животных семеноядны (клопы-черепашки, клесты, мышевидные грызуны и проч.). Человек в массе использует семена растений ради этих питательных веществ (злаки, подсолнечник, лён) или биологически активных веществ (конопля, мак); нередко такими веществами богаты именно прорастающие семена (злаки).

Масса семян разнообразна: от мелких семян мака и черники, еще более мелких семян орхидей (доли мг) до семян сейшельской пальмы в 20 кг. Семена и плоды служат для размножения и распространения растений. В период образования семян наиболее вероятны мутационные изменения, во время прорастания семян возможны патологические изменения в фенотипе особи. Вероятность мутаций и патологий развития возрастает в среде с повышенным уровнем жёстких излучений, при высоких показателях физико-химических загрязнений и с вирусными инфекциями. Продукция семян одним растением в год нередко очень значительна. Дикая редька даёт 160 семян, одуванчик — около 500, чёрный тополь — 28 млн. семян.

Для успешного прорастания семян (в умеренных и бореальных широтах) необходимо предварительное действие низких температур, влажности, иных факторов. Для семян некоторых лесных деревьев полезно воздействие лесных пожаров (виды сосен, австралийских эвкалиптов); прохождение через пищеварительный тракт плодоядных животных нередко повы-

шает всхожесть семян (рябина, семена многих зонтичных). С годами всхожесть в природе и при хранении человеком снижается, однако у многих растений всхожесть семян сохраняется ещё многие годы. Например, семена лотоса в торфяном болоте сохранили всхожесть через 1200 лет, финиковая косточка проросла через 2000 лет.

Плод — это орган покрытосеменных растений, образующийся из одного цветка. Из соцветия может сформироваться соплодие (инжир). Плод состоит из семян (или одного семени) и околоплодника. Плод служит для защиты семян, для размножения и расселения растения. Форма и размеры плодов также очень различны. Плоды обычно привлекательны для плодоядных и семеноядных животных, паразитических организмов. Человек использует плоды разнообразных культурных и дикорастущих растений: плодово-ягодных, орехоплодных и проч.

Плодоношение и образование семян в очень большой мере зависят от условий обитания, включая свойства биотопа и почвы, погоду (наличие заморозков, осадки, ход температур и т. д.). Во многих биотопах растения (например, ягодные кустарнички, злаки) вегетируют, но не приносят плодов и семян. Урожай плодов и семян культурных, в ещё большей степени — диких растений обычно заметно меняется по годам и часто проявляет многолетнюю цикличность.

4.2.2.2. Ткани растений

Тело многоклеточного организма состоит из разных **тканей**. В определённую ткань объединяются клетки одного (или немногих) типа, имеющие общее строение, происхождение и функцию. В ткани обычно есть межклеточное вещество и продукты жизнедеятельности клеток.

Меристема является образовательной тканью, из которой формируются другие ткани, выполняющие специальные функции. Специализация меристемы состоит в наличии в ней клеток, способных к делению и готовности формировать, по мере необходимости, ткани с различными функциями. Меристема располагается на верхушках стебля и корня, в точках роста любых побегов и ответвлений корня, в междоузлиях побегов, представлена камбием. Она может также образовываться в месте травмы на любой части растения. Образовательная ткань чувствительна к действию факторов внешней среды; следы таких повреждающих воздействий нередко остаются надолго в виде разнообразных патологических изменений формы растения или его частей. Так возникают флагообразные формы деревьев или спиральная закрученность волокон древесины под действием сильных ветров; «ведьмины метлы» и другие патологии роста более часты в местах радиационных или химических выбросов и других катастрофических событий.

Покровные ткани (кожица) состоят из одного или многих слоёв живых клеток, которые обычно снабжены прочной оболочкой. В качестве внешних образований живые покровные ткани могут иметь кутикулу, воск и волоски. **Кутикула** растений состоит из жироподобного кутина и в сочетании с наружными целлюлозными стенками клеток и воском хорошо дополняет защитную функцию покровных тканей. Пример — покров еловой хвоинки. Над слоем живых клеток нередко мощные образования из омертвевших клеток, такова пробка коры (у сосны, лиственницы, пробкового дуба, бархатного дерева). Покровные ткани имеются на всех органах растения, но их свойства могут быть очень разными.

Основная функция покровных тканей защитная: от высыхания, механических повреждений, огня (мощная пробка), химических воздействий, проникновения в ткани растения паразитических и болезнетворных организмов (прокариотов, вирусов, насекомых и т. д.), поедания растительноядными животными. Последней функции способствуют не только прочность коры, наличие колючек и волосков (нередко жгучих), но также и содержание в клетках покровных тканей горьких, вяжущих или даже ядовитых веществ (алкалоидов).

Паренхима — это ткань из приблизительно изодиаметрических клеток; во многих частях растения она составляет основной их объём. Клетки паренхимной ткани выполняют обычно ту же функцию, что и остальные клетки, специфичные для данного органа. Паренхима имеется в тканях листа, корня, стебля, корневища и других органов.

Механическая (арматурная) ткань придаёт упругость или даже жёсткость конструкции растения. Её клетки обычно имеют прочные, нередко очень толстые стенки. Часто её клетки мертвы. Механическая ткань может быть представлена во всех частях растения, но особенно значительна её роль в древесине, лубе, колючках, защитных образованиях семян и плодов. Части растений, богатые механической тканью, издавна используются человеком там, где нужна прочность или достаточная теплопроводная способность. Растения обеспечивают человека древесиной, сырьем для изготовления циновок, тканей, канатов и веревок, топливом.

Проводящая ткань состоит, в основном, из вытянутых клеток — ситовидных клеток и трахеид, которые обладают высокой механической прочностью. Но главная функция проводящей ткани древесины и луба — проведение водных растворов в органах сосудистых растений.

Трахеиды свойственны древесине и функционируют в мёртвом состоянии. Трахеиды имеются у большинства споровых растений (нет у моховидных) и у голосеменных. У цветковых (и части голосеменных) функционируют **сосуды**, которые образуются из множества клеток, располагающихся последовательно вдоль органа. Установлено, что сосуды эффек-

тивнее, чем трахеиды, осуществляют транспорт растворов. Скорость движения воды по сосудам древесных растений составляет от 1 до 8 м/ч. **Ситовидные клетки** находятся в лубе растения, функционируют в живом состоянии, их долговечность может составлять многие годы и даже десятки лет. У цветковых функционируют многоклеточные ситовидные трубки.

Формирование клеток в древесине весной и летом качественно различно: весенний прирост клеток богаче водой, в более позднее время нарастают более мощные, с богатыми целлюлозой стенками клетки. Так формируются годовые кольца древесины, хорошо заметные на поперечном спиле дерева. Молодое дерево лиственницы может иметь ширину прироста древесины до 5–7 мм. С возрастом ширина прироста снижается, составляя в среднем (данные из Якутии) 0,22 мм в год. Это соответствует 5–6 рядам клеток.

Плотность древесины разных видов деревьев существенно различается. В воздушно-сухом состоянии плотность древесины (г/см^3) составляет: у бальзового дерева — 0,18, ели — 0,45, лиственницы — 0,55, эбенового дерева — 1,10.

4.2.3. Органы и ткани многоклеточных животных

В целом многоклеточные животные в сравнении с растениями отличаются большей сложностью организации. Основные функции животных выполняют обычно несколько органов, поэтому биологи говорят о функциях и соответствующих системах органов, которые, в свою очередь, построены из нескольких или многих тканей. Животные разных таксонов (типов, классов, отрядов и проч.), как правило, очень сильно отличаются друг от друга по признакам морфологии и физиологии, поэтому за основу изложения взяты системы органов позвоночных животных.

Кожные покровы и их производные. Кожа позвоночных животных образована многослойным эпидермисом, дермой (собственно кожей) и подкожной клетчаткой, нередко богатой жировыми отложениями. Производными кожи являются костная чешуя рыб, роговые чешуи рептилий, перьевой покров птиц, волосистой покров, а также роговые чехлы, копыта и мозоли млекопитающих. В коже могут располагаться железы: сальные, потовые, пахучие. Млечные железы млекопитающих имеют общее происхождение с потовыми железами. Земноводные отличаются обилием кожных желез разного значения; для пресмыкающихся и птиц характерна их малочисленность. В коже могут располагаться нервные окончания, кровеносные сосуды, пигментные клетки, окостенения. Эпидермису и роговым производным кожи свойственна линька.

Основные функции кожных покровов и производных: 1) защита от физических, химических и биотических факторов; 2) участие в терморегу-

ляции; 3) выделение продуктов обмена веществ; 4) участие во взаимодействиях между особями; 5) обладание чувствительностью; 6) содержание жировых запасов. Кожные покровы защищают от неблагоприятных воздействий, оказываемых разнообразными абиотическими и биотическими (паразиты, хищники, драки с себе подобными) факторами. Пот способствует теплоотдаче, по составу он близок к моче — в этом проявляется выделительное значение потоотделения. Цвет, запах, форма производных кожи имеют важное значение для внутривидовых и межвидовых (отпугивающая окраска) контактов.

Покровы тела у беспозвоночных представлены тканью из одного слоя клеток (*эпителий, гиподерма*) и её производными: прочной кутикулой (обычно в сочетании с хитином) и раковиной (моллюски). Железы (пахучие, ядовитые, паутинные) также являются производными эпителия.

Система органов питания. *Внутриклеточное* пищеварение свойственно простейшим и губкам, однако у большинства других животных клеточное пищеварение также представлено, дополняя прочие его типы. Производным внутриклеточного пищеварения является *фагоцитоз*. Всей поверхностью тела питаются некоторые гельминты (паразитические черви), обитающие в тканях или полости тела организмов-хозяев. *Внешнее пищеварение* свойственно, например, паукам, которые, кусая жертву, вводят в неё вещества, обладающие обездвиживающим и переваривающим действием. Большинство многоклеточных животных питается, вводя пищу элементарно (через рот), в их физиологии сочетаются *полостное*, внутриклеточное и *пристеночное* пищеварение.

Пищеварительная система (пищеварительный тракт) позвоночных животных начинается *ротовым отверстием*, ведущим в ротовую полость. В ротовой полости (или в непосредственной близости к ней) располагаются зубы, челюсти, язык, слюнные железы. Общее происхождение с последними имеют ядовитые железы некоторых пресмыкающихся (змеи, ящерицы) и немногих млекопитающих (бурузубки).

Мускулистая *глотка* сообщается с *пищеводом*, который может иметь (некоторые птицы) расширение — *зоб*. Последний даёт возможность животным быстро собрать корм, поместив его в зоб, и покинуть опасное место, спрятавшись в укрытие.

Имеется много вариантов строения *желудка*, включая многокамерный желудок жвачных млекопитающих, китообразных. Желудок имеет выстилку в виде железистого эпителия, а также может содержать *гастролиты* (у крокодилов, куриных птиц). В желудке, а также в остальных отделах пищеварительного тракта обитает множество симбиотических микроорганизмов.

В желудке происходит частичное переваривание пищи, включая её белки и углеводы; в нём может временно депонироваться пища (у волков).

Наличие симбиотических простейших и бактерий существенно повышает эффективность пищеварения за счёт расщепления целлюлозы (жвачные млекопитающие, термиты). Значение термитов в тропических и субтропических экосистемах особенно велико, так как с помощью симбионтов термиты утилизируют древесину погибших растений. По этой же причине они могут наносить заметный вред деревянным постройкам и изделиям.

Поджелудочная железа имеет важное значение в переваривании жиров, углеводов и белков. Желчь, выделяемая **печенью**, способствует усвоению жиров. Печень — весьма многофункциональный орган: она играет барьерную роль, ибо все чужеродные белки подвергаются в ней пересинтезу и переводятся в форму, приемлемую для данного организма; здесь депонируются гликоген, витамин А и другие биологически активные вещества; в печени обезвреживаются ядовитые вещества, поступившие через пищеварительную систему; печень выделяет много тепла и выполняет множество других функций.

В **тонком кишечнике** продолжается процесс переваривания и совершается всасывание продуктов этого процесса. В **толстом кишечнике** всасывается вода, в **прямой кишке** формируются каловые массы, а также всасываются некоторые ценные вещества. **Слепая кишка** (открывается на границе тонкого и толстого кишечника) и её отросток относительно велики у млекопитающих, лишённых многокамерного желудка. Она играет роль «бродильного чана», в котором симбиотические микроорганизмы подвергают разложению непереваренные массы. Продукты разложения в основном уже не могут быть использованы животным и выходят наружу в составе экскрементов. Такие первичные экскременты, содержащие много полезных веществ, поедаются некоторыми животными (термиты, тараканы, грызуны, зайцеобразные, некоторые приматы). Свойство **аутокопрофагии** (поедание собственных экскрементов) обеспечивает ещё обмен микроорганизмами-симбионтами между особями, но также делает этих животных уязвимыми из-за возможности массового распространения в популяции паразитов, болезнетворных микроорганизмов и ядов. Человек может использовать эту особенность биологии при эксплуатации биологического метода борьбы с нежелательными видами.

Животные переваривают лишь некоторую, очень сильно варьирующуюся часть проглоченной пищи. Обычно ими лишь частично перевариваются (или вообще не перевариваются) целлюлоза, гемицеллюлоза, лигнин, хитин, кости, волосы, перья, белки грибов и некоторые другие включения. Такие ингредиенты пищи играют роль балластных веществ, которые механически содействуют (растягивая пищеварительный тракт) его нормальной функции. Пищеварению могут способствовать гастролиты; предположительно, защищают от действия растительных ядов глины

и илистый грунт, которые поедают некоторые всеядные и растительноядные млекопитающие (особенно копытные) и попугаи.

Скелет. Нередко скелет рассматривается в составе опорно-двигательной системы, наряду с мускулатурой. Основные функции скелета: 1) опора для организма и его частей; 2) защита внутренних органов от механических воздействий; 3) участие в движении; 4) запасание и резервирование веществ. Последняя функция заметно выражена у птиц и млекопитающих: при формировании скорлупы яйца и скелета эмбриона расходуется кальций из скелета материнского организма.

Известны несколько типов скелета. Эффект *гидростатического* скелета создаётся внутренним давлением жидкостей организма в сочетании с мускулатурой и покровами. Принципы гидравлики реализуются в биологии кишечнорастных, динамике червей, имеющих так называемый кожно-мускульный мешок, в движениях головоногих моллюсков и конечностей пауков.

У многих беспозвоночных животных имеется наружный скелет — *экзоскелет*. У членистоногих (насекомых, ракообразных) он состоит из хитина, который может составлять сложные комплексы с белками, пигментами и солями кальция. Хитиновый покров защищает от механических и химических воздействий, излучений. Внешнее положение хитинового скелета препятствует росту, поэтому продолжению роста (речной рак, личинки клещей и т. д.) предшествует линька — смена скелета. Скелет моллюсков (раковина) состоит из сочетания органических и неорганических веществ: белков, полисахаридов (хитин) и карбоната кальция. Моллюски не нуждаются в линьке, зато их раковина ежегодно нарастает соответственно приросту размеров тела. Обычно годовые приросты (слои) раковины бывает возможно различить. У многих кораллов наружный скелет (известковый) сочетается с внутренним (роговым) и гидростатическим.

Эндоскелетом (внутренним скелетом) обладают простейшие (радиолярии, фораминиферы), губки (известковый, кремнёвый или роговой скелет), головоногие моллюски (рудиментарная раковина), позвоночные. Скелет позвоночных может быть соединительнотканым (ланцетник), хрящевым и костным. Значительной сложностью отличаются позвоночные, в скелете которых сотни костей. В скелете лошади, например, их около 210, собаки — 270–280, человека — 206. Кости, входящие в подвижные органы, в местах соединения образуют суставы.

Производные кожи у млекопитающих тоже выполняют (частично) скелетные функции. Таковы парные рога парноногих, рог носорогов, копыта и когти.

Мышечная система. Мышцы состоят из особой ткани, обладающей сократимостью. Сократимость обусловлена свойствами белков — актина

и миозина. Работа мышц требует расходования энергии и сопровождается выделением тепла. **Скелетные** (поперечнополосатые) мышцы имеются у позвоночных и членистоногих и функционируют в системной связи со скелетом. Их отличает способность сокращаться (и расслабляться) быстро, с большим усилием. **Гладкая** мускулатура есть у многих животных. Её мышцы обычно расположены вне связи со скелетом: во внутренних органах, коже, железах. Гладкие мышцы позвоночных создают незначительное усилие, способное длиться часами при малом расходе энергии. **Сердечная** мышца позвоночных отличается очень интенсивной деятельностью, быстрым чередованием сокращений и расслаблений.

Главная функция мышечной ткани — выполнение механической работы: движение организма и его конечностей, транспорт крови и перистальтика кишок. Мускулатура поддерживает тонус органов и форму тела (роль гидростатического скелета), участвует в терморегуляции выделением тепла.

Кровеносная система может быть замкнутой и незамкнутой. Функционирует она в связи с лимфатической системой. Сердце обеспечивает ток крови по кровеносным сосудам и капиллярам. На продвижение (или застой) крови влияют строение и функция кровеносных сосудов, а также двигательная активность организма. Основные функции кровеносной системы: 1) транспортная, 2) защитная, 3) дыхательная, 4) регуляторная. В соответствии с ними кровь активно участвует в обмене вещества, энергии и информации в пределах организма. Травмы, например, вызывают цепь защитных реакций организма, в которых велика роль кровеносной системы: это создание тромба, борьба с чужеродными веществами и микроорганизмами, регенерация повреждённых тканей и проч. Сигналы о возникших нарушениях в органах и тканях, биологически активные вещества-регуляторы переносятся кровью. Через кровь у многих животных происходит поступление в ткани кислорода и выведение углекислого газа. Регуляторная роль кровеносной системы эффективно дополняет функцию нервной системы и осуществляется посредством переноса гормонов и других биологически активных веществ. Кроме того, кровь может участвовать в регуляции теплообмена между органами и теплоотдаче в окружающую среду, в увеличении или уменьшении давления в тканях (конечности паука, наружные гениталии позвоночных) и других процессах.

Транспорт кислорода происходит при ведущей роли дыхательных пигментов крови: гемоглобина, гемоцианина и некоторых других. Гемоглобин содержит железо; этот пигмент имеется у плоских, круглых и кольчатых червей, членистоногих, моллюсков, иглокожих и всех позвоночных. Гемоцианин включает медь, им располагают часть членистоногих и часть моллюсков. У большинства насекомых нет дыхательного пигмента, что связано с трахейным дыханием.

Дыхательная система. У животных известны разные органы дыхания, нередко они присутствуют и взаимодействуют в одном организме. **Жабры** могут быть наружные (головастики амфибий), но чаще — внутренние (рыбы, некоторые моллюски, ракообразные и др.). Обычно вещества, загрязняющие водную среду, накапливаются в жабрах (в сравнении с мускулатурой) в относительно высоких концентрациях. **Лёгкие** (а также плавательный пузырь) позвоночных являются эволюционным производным пищеварительного тракта. Лёгкие функционируют совместно с гортанью, трахеей и бронхами. Лёгкие также накапливают поллютанты из воздуха, что очень наглядно демонстрируется при вскрытии грудной полости курильщика с большим стажем. **Кожное дыхание** свойственно кишечнополостным, многим червям, амфибиям. Некоторая доля участия в газообмене свойственна коже многих животных, включая млекопитающих. **Трахейное дыхание** широко распространено среди первичнотрахейных, насекомых и других членистоногих. Обмен O_2 и CO_2 в клетках тела происходит через трахеи, трахеолы и тканевую жидкость. Эффективность трахейного дыхания доказывается огромным разнообразием насекомых. Однако эта особенность дыхания в значительной степени ограничивает размеры особи.

Дыхательная система активно взаимодействует с внешней средой. Основные функции дыхательной системы: 1) газообмен, 2) испарение воды, 3) выделение конечных продуктов обмена веществ, 4) участие в теплообмене. Наиболее тесным является функциональное взаимодействие с кровеносной системой.

Выделительная система. **Протонефридии** свойственны плоским червям, немуртинам, некоторым кольчатым червям, личинкам некоторых моллюсков, ланцетнику. Множество протонефридиальных канальцев начинаются в полости тела так называемыми концевыми клетками с ресничками или жгутиками (обеспечивающими ток жидкости) и открываются во внешнюю среду. Через протонефридии в основном удаляется избыток воды; остальные продукты обмена выбрасываются через кожу или пищеварительную систему. **Метанефридии** функционируют у большинства кольчатых червей, отличаются от протонефридиев несколько большей сложностью и более интенсивным выделением продуктов обмена. **Мальпигиевы сосуды** по происхождению и функционально связаны с пищеварительным трактом, свойственны многоножкам, паукообразным и насекомым. Из мочи реабсорбируется вода, что способствует экономности водного обмена. У позвоночных функционируют парные **почки**, их наиболее совершенный вариант — тазовые почки (рептилии, птицы, млекопитающие). У морских черепах, крокодилов и морских птиц функционируют **солевые железы**, открывающиеся в носовую полость. Частично выделительную функцию выполняют лёгкие, пищеварительная система, кожа. У насекомых конечные

продукты обмена веществ могут накапливаться в жировом теле, в кутикуле.

Главная функция выделительной системы животных — выделение в окружающую среду конечных продуктов обмена веществ, накопление которых могло бы привести к самоотравлению. Другие функции — это участие в регуляции осмотического давления клеток и давления в полостных жидкостях, в регуляции ионного состава жидкостей организма.

Почки позвоночных животных функционируют очень интенсивно. Например, ежедневно через почки взрослого человека проходит около 1700 л крови. Концентрация поллютантов в почках бывает выше, чем в мышцах.

Генеративная система. Половое размножение животных обеспечивают *гонады*. Обычно половые железы располагаются в полости тела (существуют исключения) и надёжно защищены. В частности, у многих рыб чёрная выстилка полости тела защищает гонады от действия ультрафиолетового излучения.

Большинство животных раздельнополы. Однако обоеполые (гермафродитные) виды есть среди разных таксонов: ракообразных (морские жёлуди), моллюсков (виноградная улитка), червей (дождевые черви, гельминты), многих кишечнополостных, некоторых лучепёрых рыб (каменные окуни, морские караси). Правилom является многократное превосходство количества мужских гамет над количеством яйцеклеток, производимых одной особью.

В основе полового процесса — слияние ядер разнополых гамет, обычно происходящих от разных особей даже у гермафродитных видов. Перекрёстное оплодотворение вместе с другими механизмами обогащает генотипическую изменчивость популяций. Самооплодотворение является исключением (гельминты).

Нервная система. В работе нервной системы центральное место занимают нервные клетки — *нейроны* и связи, возникающие между ними. Наиболее примитивная *диффузная* нервная система свойственна большинству кишечнополостных. *Ганглионарной* нервной системой обладают черви, моллюски, большинство членистоногих. В ней представлены нервные узлы (ганглии), связанные между собой нервными волокнами. *Централизованную* нервную систему обнаружили у позвоночных, головоногих моллюсков, высших представителей членистоногих и червей. В ней различаются головной и спинной мозг или нервная цепочка в сочетании с нервными узлами.

Основные функции нервной системы: 1) интеграция функций всех частей организма в единое системное целое; 2) быстрые адаптивные ответы организма на внешние воздействия; 3) восприятие, переработка и хра-

нение информации о состоянии организма и внешней среды. Центральная нервная система животных имеет обильное кровоснабжение и потребляет много энергии. В 1 мм³ ткани головного мозга черепахи длина капилляров составляет 350 мм, у приматов — 1200–1400 мм. Во время сна головной мозг человека расходует 9 % от затрат энергии всего организма, в активном состоянии — 25 %.

Эндокринная система представлена железами внутренней секреции (ЖВС). Она регулирует, наряду с нервной системой, функции организма — рост, развитие, размножение, а также во многом определяет направленность химических реакций. Своеобразие эндокринной системы состоит в более продолжительных, устойчивых регулирующих воздействиях.

Гипофиз позвоночных располагается у основания головного мозга, совместно с гипоталамусом является координатором работы и взаимодействия других ЖВС, влияет на рост, процессы обмена веществ и размножения. Секретирует ряд гормонов. Функционально гипофиз тесно взаимодействует с *гипоталамусом*. Последний является частью промежуточного мозга, синтезирует нейрогормоны. Гипоталамус участвует в регуляции многих жизненно важных функций, включая гомеостатические и иммунные реакции организма, лактацию и размножение, эмоциональную сферу. **Эпифиз** является выростом крыши промежуточного мозга позвоночных. Определяет развитие гонад и вторичных половых признаков, контролирует биологические часы организма, регулирует миграционное поведение птиц. Эксперименты на амфибиях доказали потенциальную способность эпифиза развиваться в теменной глаз.

Щитовидная железа есть у всех позвоночных, у млекопитающих она располагается на передней стороне шеи, под гортанью. Секретируемые ей гормоны содержат йод, регулируют процессы роста, развития и дифференцировки тканей, влияют на холодоустойчивость, важны для нормального функционирования кожи, для процесса линьки. **Паращитовидная железа** регулирует обмен кальция и фосфора. **Вилочковая железа** (другие названия — зобная железа, тимус) велика у растущего организма, по мере его взросления подвергается редукции. Регулирует процессы роста, углеводного обмена, развития иммунной системы, является центральным органом иммунной системы в молодом организме.

Надпочечники примыкают к передней части почек, очень невелики. Выделяют адреналин, норадреналин, кортикостероиды и другие гормоны. Обладают очень широким спектром регулирующих влияний на обмен веществ, определяют адаптирующие реакции организма в ответ на воздействие внешних факторов, вызывающих стресс (напряжение) организма. **Поджелудочная железа** совмещает функции пищеварительной и ЖВС. Секретирует инсулин и другие гормоны, является важнейшим регулятором

углеводного обмена. **Гонады** (а также плацента и надпочечники) продуцируют половые гормоны, которые регулируют формирование первичных и вторичных половых признаков, влияют на размножение и половое поведение, а также на обмен веществ.

Велико разнообразие ЖВС беспозвоночных; они регулируют рост и развитие организмов, метаморфоз, развитие гонад и размножение, сезонные изменения в физиологии организмов и другие процессы.

Гормоны, секретируемые ЖВС или специализированными клетками центральной нервной системы, являются биологически активными веществами с регулирующим эффектом. Гормоны обнаружены у представителей всех царств живой природы. Химическая природа гормонов разнообразна: это могут быть белки (протеины), пептиды, производные аминокислот, стероиды. Выделяемые в очень малых количествах, эти вещества способны оказывать значительный физиолого-биохимический эффект.

Гормоны избирательно действуют практически на все процессы роста, развития и размножения организма на клеточном, тканевом, органном и индивидуальном уровнях; гормоны влияют на многие функции организма, включая поведение и взаимодействие с другими особями. Все ЖВС организма вместе с гормонами образуют очень сложную, тонко сбалансированную эндокринную систему, осуществляющую регуляцию множества функций организма на основе принципа прямых и обратных связей. Гормональная система взаимодействует с нервной, ферментной и другими системами особи.

Система органов чувств. Органы зрения представлены глазами или иными светочувствительными образованиями: глазками, светочувствительными пятнами и отдельными клетками. Большинство животных, по видимому, воспринимает излучения светового диапазона; способность использовать этот диапазон разными животными различна. Цветовое зрение хорошо развито у обезьян, дневных птиц, дневных насекомых. Обеднена цветовая гамма воспринимаемых лучей у животных, ведущих преимущественно ночной образ жизни (рукокрылые, многие грызуны), либо способных легко менять время активности и для которых цветовое зрение не имеет первостепенно важного значения (хищные и копытные млекопитающие). Зато они обычно достаточно хорошо замечают движущиеся объекты и различия в чёрно-белой гамме.

Многие насекомые и попугаи воспринимают сигналы в ультрафиолетовом диапазоне, некоторые животные (пчёлы, креветки и многие другие представители членистоногих) способны различать поляризованный свет.

Органы слуха воспринимают колебания среды звукового диапазона. Таковы ухо позвоночных, боковая линия рыб, разнообразные органы слуха беспозвоночных. Слоны могут воспринимать рецепторами хобота и по-

дошвы ног колебания почвы, распространяющиеся на десятки километров. К восприятию инфразвуков способны слоны, киты, тигры, голуби, крокодилы, змеи. К ультразвуку чувствительны дельфины, летучие мыши, некоторые насекомые. Очень острый слух у животных нередко сочетается со способностью к пассивной (совы, землеройки) и активной *эхолокации*. В последнем случае животные (стрижи, рукокрылые, дельфины) сами генерируют звуки (как правило, высокой частоты), отражение которых воспринимается организмами как сигналы о местонахождении и передвижении объекта локации. Эхолокация используется в тех условиях, где использование зрения затруднено или невозможно.

Ввод человеком в действие устройств, генерирующих колебания среды в соответствующем диапазоне (радиомаяки, локаторы, эхолоты, электротрансформаторы, мощные моторы, провода ЛЭП), создаёт помехи, снижающие эффективность работы органов эхолокации и звуковой ориентации животных, что может явиться причиной гибели последних. В одной из гипотез, объясняющих факты массового выбрасывания и гибели китов и дельфинов на мелководье, причиной этих явлений считаются шумы подводных лодок (возможно, и надводных судов), дезориентирующие животных.

Органами химического чувства считаются органы обоняния и вкуса, которые у животных часто неразличимы. У позвоночных органы обоняния располагаются в носовой полости, органы вкуса — в ротовой полости. Органы химического чувства насекомых располагаются на ротовых частях и на конечностях (мухи). Замечательной чувствительностью отличается обоняние многих млекопитающих (Псовые, Медвежьи), грифов, самцов ночных бабочек. Последние способны обнаруживать вещества при их содержании в среднем одной молекулы в 1 см^3 воздуха! Антропогенное загрязнение среды веществом в концентрациях, при которых человек ничего нового не ощущает, для животных может оказаться существенным дезориентирующим фактором, оказывающим на них губительное влияние.

Животным свойственна *тактильная чувствительность*. Чувствительностью на прикосновение, давление, растяжение, разнообразные травмирующие воздействия, а также способностью получать сигналы о положении собственного тела (например, удава) и его частей обладают в той или иной степени, видимо, все животные. Как правило, такой чувствительностью обладают все части тела, иногда это специализированные образования: чувствительные бугорки на голове крокодилов, органы Эймера, обнаруженные на морде у кротов и утконоса, вибриссы млекопитающих и нитевидные перья птиц.

У позвоночных и многих беспозвоночных имеются *органы равновесия*, у первых это лабиринт внутреннего уха. Жужжальца мух — лишь

один из многочисленных вариантов органов равновесия у беспозвоночных. Но почти всегда в этих органах сочетаются чувствительные к механическому воздействию клетки и *отолиты*. Отолит — округлое твёрдое образование, обычно включающее в себя соли кальция. У речного рака отолит — это песчинка. Органы равновесия чувствительны к изменению положения организма относительно действия силы тяжести либо к изменению скорости движения животного.

Некоторые животные чувствительны к гравитации, электрическим и магнитным полям. К электрическим полям чувствительны акулы, электрические скаты, утконос. Почтовые голуби, кроты и другие птицы и млекопитающие используют для навигации магнитное поле Земли. Скаты и утконос способны к локации пищевых объектов с помощью созданного ими электрического поля. *Термолокация* используется гремучими змеями. Установлено (2005, США), что бивень нарвала (отряд Китообразные) имеет поверхность, оснащённую множеством окончаний чувствительных нервных клеток. Этот орган улавливает тонкие различия температуры воды, давления и концентрации в ней химических веществ. В частности, нарвал находит с помощью бивня косяки рыб, которыми питается.

Эксперименты показывают, что простые формы чувствительности свойственны и растениям, которые способны реагировать на свет, гравитацию, ультрафиолет, влажность, концентрации CO₂, минеральных веществ и, возможно, на присутствие и воздействие человека.

Функции органов чувств — восприятие сигналов из внешней среды и внутренней среды организма, селекция этих сигналов. Далёко не все события внешней и внутренней среды находят отражение в центральной нервной системе, обычно такое действие оказывают лишь сигналы о существенных для индивидуума событиях. Остальные представляют *информационный шум*, который не проходит сквозь фильтры органов чувств и нервной системы, взаимодействующих теснейшим образом.

Физико-химические факторы или загрязнения внешней среды из области информационного шума, не являющиеся сигналами для органов чувств, могут быть по этой причине особенно опасными. Ультрафиолет вызывает ожоги человеческой кожи и другие патологические изменения; неслышные для человека инфразвуки угнетающе действуют на организм, рождают состояние безотчётного страха. Смертельно опасным может быть воздействие неоощуцаемых радиоактивных излучений, угарного газа.

4.3. Типы размножения организмов

Размножение (или репродукция) — это воспроизводство новых особей. Можно назвать несколько функций размножения: 1) передача генов

родительских особей следующему поколению; 2) воспроизводство популяции и вида во времени; 3) восстановление популяции после депрессии, рост численности и расселение популяции и вида в целом в благоприятных условиях. Различают бесполое и половое размножение.

4.3.1. Бесполое размножение

Для бесполого размножения достаточно одной особи или её части, иногда даже одной клетки. При этом в потомстве воспроизводится генотип родительского организма, а генетические изменения возникают относительно редко. Такое генетически однородное потомство одной особи называют **клоном**.

Размножение **делением** обыкновенно для одноклеточных организмов: прокариотов, простейших, одноклеточных водорослей. Деление на две клетки обычно бывает однократным, последующее деление следует лишь после перерыва. При множественном делении из клетки получается большее количество клеток (споровики, малярийный плазмодий). Время существования одной генерации бактериальных клеток, после чего клетки вновь делятся, составляет (при 37°С) от 15 минут до 3 часов.

При **споруляции** образуются споры. Спорообразование в связи с размножением свойственно прокариотам, простейшим, многим зелёным растениям и всем грибам. Споры обладают очень высокой стойкостью к факторам среды, включая отсутствие воды, высокие и низкие температуры, химизм среды, рН, электромагнитные излучения. Они очень долговечны: споры грибов сохраняют жизнеспособность до 25 лет, споры бактерий — миллионы лет (в янтаре). Споры водных растений и низших грибов могут быть подвижными (зооспоры). Число спор, продуцируемых одной особью, варьируется от одной до тысяч и многих миллионов (плодовые тела шляпочных грибов). Споры у многоклеточных образуются в особых органах (спорангии водорослей, папоротников). Мелкие (от 3 до 50 мкм, иногда больше), лёгкие, обычно многочисленные, надёжно защищённые от внешних воздействий плотной оболочкой, споры прекрасно распространяются и хорошо сохраняются в ископаемом состоянии. Поэтому они широко используются в спорово-пыльцевом анализе. Значение спор — не только в размножении, но и в способности длительно переживать неблагоприятные условия.

Почкование свойственно кишечнорастворимым (коралловые полипы, пресноводная гидра), дрожжам, некоторым растениям (печёночные мхи, бриофиллум). На теле материнского организма образуется многоклеточный вырост, который со временем способен начать самостоятельное существование. Генетически потомок, как правило, представляет собой точную копию предка.

При **фрагментации** происходит отделение какой-либо части (не являющейся специализированной для размножения) организма. Такой способ размножения основан на **регенерации** — способности восстанавливать утраченные части организма. Фрагментация обычна у лишайников, нитчатых водорослей, элодеи канадской, многих форм червей (планарии, немертины, энхитреиды).

Вегетативное размножение осуществляется специализированными вегетативными органами организмов и широко распространено у растений. Имеет много общего с почкованием и фрагментацией. Происходит с помощью луковиц, клубней, клубнелуковиц, корневищ, столонов, усов, плетей, спящих почек, которые могут располагаться на стеблях (и стволах), корнях (4.2.2.1).

Вегетативное размножение растений широко используется в практике. Черенками и отводками размножают смородину, крыжовник, ивы, пихту; прививку применяют для размножения культивируемых плодовых деревьев, для ускоренного получения посадочного материала хвойных деревьев. Велико практическое значение бесполого размножения в садоводстве, закреплении грунта, культивировании микроорганизмов, зелёных растений, грибов, быстром размножении новых форм организмов.

Клонирование (получение генетически точных копий) оказалось перспективным для размножения носителей ценных генов: организмов (одно-клеточных и многоклеточных), органов, тканей, отдельных клеток, клеточных ядер, хромосом и генов. Например, из кусочка растения (бутона) столетнего женьшеня можно получить десятки и сотни генетических двойников. Клонирование млекопитающих оказалось значительно более сложной проблемой, в решении которой заметных практических успехов пока не получено.

Различные формы бесполого размножения (особенно вегетативное и фрагментация) позволяют всего одному вселенцу быстро захватывать жизненное пространство, что для выживания растений или паразитических животных в природе, где немало конкурентов, нередко имеет решающее значение.

4.3.2. Половое размножение

Биологическая особенность полового размножения проявляется в поддержании и умножении генетического разнообразия. При размножении такого типа с участием мейоза (3.10) формируются гаплоидные гаметы с новым сочетанием генов. В результате оплодотворения образуются диплоидные зиготы с новыми сочетаниями хромосом и генов, рождается поколение генетически разнокачественных особей, которые генетически отличаются и от родителей. Обычно при половом размножении происходит

перекрёстное оплодотворение (*амфимиксис*), т. е. в зиготе объединяются гаметы от двух разнополых особей. Оплодотворённые яйца могут сохраняться в окружающей среде годами. Так, осенние генерации дафний обоеполю, оплодотворенные яйца покоятся на дне водоёмов, где могут сохранять жизнеспособность десятилетиями.

При *полиэмбрионии* несколько зародышей образуются из одной зиготы (животные) или в одном семени (растения). У некоторых наездников (насекомые) из одной зиготы образуется до 3 тыс. личинок, у броненосцев (млекопитающие) — 7–9 зародышей.

Самооплодотворение у животных отмечается намного реже, чем скрещивание. Первое возможно у гермафродитных паразитических червей (гельминтов). Как и при самоопылении растений, у таких животных снижается генетическое разнообразие. Но у гермафродитных видов есть механизмы, препятствующие самооплодотворению.

Партеногенез — форма полового размножения, при которой яйцеклетка развивается, начиная онтогенез, без оплодотворения. Тогда в потомстве рождаются только самки (дафнии, некоторые кузнечики), либо самцы (коловратки, пчёлы, муравьи), либо особи обоих полов (дафнии поздним летом). Партеногенез встречается у беспозвоночных всех типов, скальных ящериц Кавказа, а также у многих растений (*аномиксис*). Этот способ размножения ограничивает возможности наследственной изменчивости. Зато в природе партеногенез лучше защищён от действия факторов среды (включая загрязнения), чем размножение с наружным оплодотворением. Изучение партеногенеза перспективно в целях управления полом потомства.

При *гиногенезе* яйцеклетка также начинает развитие без оплодотворения, но для этого необходима стимуляция сперматозоидами самцов других видов. В популяциях гиногенетических видов бывает мало самцов либо их нет вовсе. Гиногенез обнаружен у некоторых нематод, серебряного карася и карпозубых рыб, хвостатых амфибий, некоторых покрытосеменных.

Возможно *чередование поколений* с разными типами размножения. Таковы партеногенетические популяции дафний, тлей, производящие обоеполюе генерации в конце лета. У растений чередуются гаметофит и спорофит. *Гаметофит* образуется из споры, представляет в жизненном цикле гаплоидное половое поколение, продуцирующее гаметы. У наземных многоклеточных растений гаметофит подвергся редукции (до двух клеток у мужского гаметофита цветковых). У папоротниковидных, голосеменных и цветковых доминирует *спорофит*, который развивается из зиготы, имеет диплоидные соматические клетки, размножается и распространяется гаплоидными спорами (папоротники), диплоидными семенами

и плодами (остальные). Вероятно, диплоидность обеспечивает преимущества в сохранении наследственной информации и жизнеспособности особей. Короткая гаплоидная фаза (гаметы) необходима для увеличения генетического разнообразия популяций.

4.4. Индивидуальное развитие

Для многоклеточных организмов характерно индивидуальное развитие — *онтогенез*. Его основные этапы: образование гамет и оплодотворение → эмбриональное развитие → постэмбриональное развитие. Общее направление эволюции оплодотворения животных и растений — переход от наружного к внутреннему оплодотворению. Для многолетних растений обычен рост, продолжающийся в течение всей жизни, но с постепенным замедлением. У животных может быть подобный тип роста (рыбы, амфибии, рептилии), но для многих из них (насекомые, птицы, млекопитающие) типичен ограниченный рост.

4.4.1. Индивидуальное развитие цветковых растений

Яйцеклетка цветковых растений лишена подвижности, расположена в *семяпочке*. Попавшее на рыльце пестика пыльцевое зерно образует *пыльцевую трубку*, длиной которой ограничены в своей подвижности мужские гаметы (спермии). Пыльцевая трубка достигает семяпочки, доставляя сюда два спермия. От слияния яйцеклетки со спермием образуется зигота, после чего семяпочка превращается в семя.

Зрелые семена растений, как правило, сразу не прорастают, ибо находятся в стадии покоя, что соответствует сезонности природных явлений. Прорастание семян инициируют и облегчают: низкие температуры, нередко в сочетании с влажностью; удлинение светового дня; химические воздействия (растворы слабых кислот, солей и т. д.); механическое повреждение семенной кожуры; прохождение через пищеварительный тракт плодоядных (но не семеноядных!) животных. Повышена всхожесть семян рябины, малины, боярышника, ежевики из экскрементов бурого медведя, дроздов и других потребителей ягод.

На рост и развитие (*вегетацию*) растений оказывают влияние многие факторы, включая климат, питание, загрязнения, катастрофические события. Для древесины (и коры) древесных и кустарниковых растений характерны годовые кольца, прирост которых отражает благоприятность соответствующих лет, содержание химических элементов и их изотопов в среде, перенесённые травмы. Годовые кольца древесины — пример регистрирующих структур (4.7), которые используются в *дендроклиматологии*, *дендрохронологии* и биоиндикации.

4.4.2. Индивидуальное развитие животных

Оплодотворение животных может быть наружным (большинство беспозвоночных, рыб и амфибий) и внутренним. Мужские гаметы (сперматозоиды) подвижны, их число, как правило, многократно превышает число яйцеклеток. Зигота делится на две, четыре клетки и т. д. В индивидуальном развитии особое значение имеют так называемые *стволовые клетки*, лишённые специализации. Из стволовых клеток могут формироваться клетки любого типа, свойственного данному организму. Исследования Дж. Томпсона и Дж. Беккера (США) показали, что стволовые клетки обладают потенциальным бессмертием. Эксперименты со специализированными клетками показали принципиальную возможность перепрограммирования их и превращения в стволовые (Яманака, 2006).

В многоклеточном эмбрионе у большинства животных формируются три зародышевых слоя или листка (энтодерма, мезодерма и эктодерма), из которых со временем образуются все ткани и органы. Из *эктодермы* образуются нервная система, органы чувств, эпидермис кожи, эмаль зубов. Из *мезодермы* формируются мышечная, костная и соединительная ткани, кровеносная система, почки, половые железы. *Энтодерма* даёт пищеварительные железы, эпителий средней кишки, жабр и лёгких.

При внутриутробном развитии некоторых беспозвоночных и всех высших позвоночных (рептилии, птицы и млекопитающие) формируются зародышевые оболочки, служащие для питания и защиты эмбриона. В экспериментах установлено (2006), что клетки плода лабораторных мышей проникают в организм матери и становятся там клетками разных типов, в том числе — нейронами.

Эмбриональное развитие завершается рождением (вылуплением из яйца). Постэмбриональное развитие у многих форм животных (беспозвоночные, миноги, амфибии) происходит с *метаморфозом*. Это процесс глубоких, скачкообразных изменений в организации животного, обычно включающий стадию личинки. Метаморфоз необходим при смене среды обитания в ходе онтогенеза; подвижные личинки у сидячих форм полезны для расселения вида.

4.4.3. Программы индивидуального развития

Наука накопила достаточно фактов, из которых следует, что процесс онтогенеза детерминируется действием множества факторов. Эти факторы могут быть сгруппированы в четыре программы.

Генотип является генетической программой развития организма. Роль ядра доказывается, например, экспериментами по пересадке в яйцеклетку, лишённую собственного ядра, ядер из соматических клеток. Такая яйце-

клетка развивалась, как и после обычного оплодотворения, и давала полноценный эмбрион. В генетической программе онтогенеза объединяются все гены: хромосом, пластид, митохондрий и рибосом. Как генетические детерминанты онтогенеза, гены включают и контролируют синтез белков. В этой программе много значат также взаимодействия генов: модифицирующие, эпистатические (доминирование над неаллельным геном), комплементарные, регулирующие и проч. Под контролем генов происходит деление клеток и их дифференциация (образование специализированных клеток), гистогенез (образование тканей) и развитие органов. Например, у лабораторных мышей выявлен комплекс из 38 генов, который контролирует развитие конечностей. Подобный комплекс обнаружен у разных представителей наземных позвоночных, а также у членистоногих животных.

Эпигеномная программа индивидуального развития является естественным продолжением (не всегда легко разграничиваемым) генетической программы. В ней объединяются взаимодействия частей развивающегося организма: клеток, тканей, органов. Ранее сформировавшиеся органы и ткани являются **индукторами**, которые через посредство гормонов и прочих биологически активных веществ управляют развитием других органов и тканей. В качестве таких индукторов функционируют чисто зародышевые образования (зародышевая почка позвоночных) или органы, которые будут работать и во взрослом состоянии (головной мозг, гонады, железы внутренней секреции). Хорда эмбрионов позвоночных функционирует как индуктор для развития пищеварительного тракта, спинного плавника (у рыб). Выпячивания головного мозга (глазные пузыри) служат индукторами для формирования хрусталика глаза (из эктодермы). В свою очередь, хрусталик (показано в экспериментах на рыбах) является индуктором для развития радужной оболочки и других частей глаза.

Для метаморфоза, линьки и переживания сезонных неблагоприятных условий (в состоянии покоя) у членистоногих велика роль гормонов. Не менее существенна роль гормонов в индивидуальном развитии позвоночных животных и растений. Головной мозг человека и позвоночных животных в эмбриональном развитии выполняет роль универсальной эндокринной железы. Индивидуальное развитие означает не только новообразования, но и ликвидацию ставших ненужными клеток, тканей и органов (например, эмбриональных и личиночных). В этом большая роль принадлежит апоптозу (3.10), или запрограммированной смерти клеток.

Внешняя среда как программа развития вызывает комплекс многочисленных, приспособительных и неприспособительных (травмы и врождённые патологии) изменений в организации развивающейся особи. Это могут быть разнообразные проявления модификационной изменчивости, а также нарушения в развитии, вызванные сравнительно сильными факто-

рами. Растения сосны, выросшие в разных условиях (в корабельной роще, на опушке, на сфагновом верховом болоте, в цветочном горшке по методике бонсай) из примерно равноценных семян, могут очень существенно различаться в одном и том же возрасте. Многие травянистые цветковые растения определённого вида в зависимости от различий в условиях обитания становятся однолетними, двулетними или многолетними. При содержании в неволе птицы (фламинго, певчие птицы) нередко утрачивают красные и розовые цвета оперения, которые могут быть восстановлены с помощью диеты, обогащённой каротиноидами.

Достаточно хорошо известно влияние химических элементов (включая микроэлементы) в составе пищи, света, климатических факторов на качественные и количественные признаки растений и животных. Радиоактивные излучения, ультрафиолетовые лучи, кислоты, щёлочи, органические растворители и другие химически активные вещества могут вызывать разнообразные приспособительные изменения и патологии в индивидуальном развитии организмов. Для нормального развития иммунной системы организма показана необходимость контакта с болезнетворными бактериями.

Американские учёные экспериментировали в лаборатории с яйцами миссисипских аллигаторов, проводили параллельные наблюдения в природе (штат Луизиана). Инкубация яиц при 26–30 °С дала только самок. При 34–36° вылупились только самцы. При 32° соотношение самок и самцов было 6,5 : 1. В природе у аллигаторов преобладают самки (5 : 1). Примерно такое же влияние температура инкубации оказывает на развитие признаков пола у некоторых ящериц; обратная зависимость обнаружена у некоторых черепах.

Социальная программа онтогенеза включает факторы социальной среды, например, взаимодействия между особями в популяции или группировке меньшего объёма. Такие факторы меняют поведение особей, а также влияют на их строение и функции; сказанное актуально для животных с выраженной социальностью: позвоночных, насекомых, головоногих моллюсков. Их выживание во многом зависит от достаточно точно скоординированных, гибких взаимодействий между особями на основе коммуникативных систем (5.2.4), передачи индивидуального опыта потомству (**социальное наследование**). У орангутанов обнаружено (на 2003 г.) 19 традиционных навыков (например, умение почёсываться палочкой), у шимпанзе — 39. Определённые навыки выявлены не во всех популяциях видов, подвергнутых изучению. **Эффект группы** может проявляться в ускорении развития и созревания, высокой половой активности совместно обитающих особей (например, в скоплениях саранчи) в сравнении с одиночно живущими особями. Противоположное значение может иметь высокая плотность особей в популяциях многих других животных: при высоких значениях плотности обычно тормозится онтогенез особей, задерживается их половое развитие (5.2.5).

В раннем возрасте многие животные (птицы, млекопитающие) способны к реакции *импринтинга* (запечатления). Цыплята, вылупившиеся из яиц, первой видят утку, которая насиживала яйца. Отныне они будут следовать за этой уткой. Селезни кряквы, выросшие среди выводка чирков, во взрослом состоянии будут пытаться спариваться с самками — чирками. При разведении африканских страусов в Англии возникла проблема: самцы проявляли сексуальный интерес не к самкам своего вида, а к птицеводам, с которыми общались сразу после вылупления.

Физические и химические загрязнения очень часто являются факторами, способными вызвать в гаметах мутации, т. е. нарушения в генетической программе онтогенеза. Мутации являются причиной разнообразных врождённых патологий, наследующихся при половом размножении. Нарушения в развитии признаков, контролируемых эпигеномными и средовыми факторами, также возможны по причине физического и химического загрязнения среды, которое способно повлиять на онтогенез. Такие патологии могут иметь различную тяжесть, но при половом размножении в потомстве не воспроизводятся.

Уязвимость онтогенеза от действия внешних факторов убеждает в высочайшей и многосторонней зависимости живых систем, включая человека, от состояния среды обитания. Своего рода *информационное загрязнение* социальной программы индивидуального развития (в том числе и средствами массовой информации), к сожалению, очень часто сопутствует процессам воспитания и образования.

В развитии организма и его частей взаимодействуют факторы разных программ. Иммунная система, например, свойственна животным, дрожжам и растениям. В её развитии участвуют определённые гены, биохимическое взаимодействие органов развивающегося и уже вполне взрослого организма, а также внешние биотические и физико-химические факторы. Растения способны самостоятельно синтезировать каротиноиды, большинство животных получают их только с пищей (т. е. из внешней среды); американский таракан может использовать оба варианта обеспечения себя этими веществами. Работа генов (включение или выключение) может зависеть от множества других факторов: другие гены, РНК и белки организма, физико-химические и даже социальные внешние факторы. Например, внешний вид самца меченосца (аквариумная рыбка) влияет на включение и выключение ряда генов самки, что, в свою очередь, влияет на готовность самки к спариванию.

4.4.4. Состояние покоя организмов

Организмы способны впадать в состояние заторможенности процессов жизнедеятельности или даже полного их прекращения. Состояние покоя обычно реализуется в неблагоприятных условиях (местных или сезон-

но возникающих), что позволяет организмам сохранять жизненные потенциалы, а с улучшением условий переходить к активной жизни.

Дианауза проявляется у животных во временной (сезонной) остановке процессов роста и развития, замедлении обмена веществ. Свойственна многим типам животных, хорошо изучена у насекомых; возможна в состоянии яиц, личинок, куколок, взрослых особей.

Покой растений проявляется подобно диапаузе животных и обычно имеет сезонную природу. Состояние покоя наступает для растений всех возрастов, для семян, плодов и органов вегетативного размножения обычно зимой (в тропиках — летом). Обезвоживание тканей, приостановка обменных процессов ингибиторами позволяют растениям переживать сезонно или непериодически возникающее неблагоприятное состояние среды обитания.

Анабиоз — состояние предельно глубокого покоя организмов. Может длиться неопределённо долго (у спор бактерий — миллионы лет). В анабиозе могут пребывать споры, цисты (состояние организмов, заключённых в плотную оболочку, с приостановленными процессами жизнедеятельности) одноклеточных животных, нематод и некоторых водорослей, обезвоженные семена растений, таллом лишайников и грибов, высушенные тела некоторых беспозвоночных (коловратки). Бактерии из мёрзлых грунтов Сибири возрастом 3–4 миллиона лет полностью сохранили жизнеспособность.

Бурый жир — особая ткань, хорошо развитая у млекопитающих, впадающих в состояние сезонного или суточного оцепенения (рукокрылые, землеройки, некоторые грызуны). Его основная роль — достаточно быстрое выведение организма из состояния окоченения, включение и интенсификация заторможенных функций. Известны его целебные свойства, перспективно дальнейшее изучение. У человека бурый жир есть в рудиментарном состоянии, в детском возрасте.

Для организмов в состоянии диапаузы установлена повышенная стойкость к возбудителям заболеваний, пестицидам и другим неблагоприятным факторам. Биология спячки и зимнего сна изучается для выработки методики погружения организмов животных и человека в состояние глубокого покоя (охлаждением, применением ингибиторов) в целях проведения обследования, лечения или приостановления патологического процесса.

4.5. Изменчивость организмов

Под **изменчивостью** понимаются различия между особями одного вида и способность особи меняться в течение индивидуальной жизни. Различия между особями разных видов, родов и иных таксонов толкуются

в биологии как таксономические явления. В отличие от них, изменчивость есть внутривидовое понятие, которое может рассматриваться в пространстве и времени. Выделяют ряд форм изменчивости. Для их понимания необходимо различать генотип и фенотип. Генотип (4.4.3) — это совокупность всех наследственных факторов организма (клетки), т. е. генов ядра, митохондрий и пластид. **Фенотип** — совокупность всех признаков организма. Эти признаки могут быть внешними и внутренними, морфологическими, биохимическими, физиологическими и поведенческими.

Генотипическая изменчивость всегда основана на особенностях генотипа. Мутация — это изменение генотипа: генов, хромосом или их числа (3.11.1). Причинами мутаций являются разнообразные факторы внешней среды (3.11.2): физические, химические, биотические. Частота мутаций зависит от особенностей самих клеток и многоклеточных организмов, от свойств мутагенов. **Мутант** — особь с признаками фенотипа, которые детерминированы мутацией. При размножении генотипически обусловленные признаки особей воспроизводятся в потомстве. Таков жёлтый и зелёный цвет горошин, разнообразные индивидуальные и породные особенности дрозофил (обрезанные крылья, белые глаза, жёлтое тело и проч.), окраска клеточных норок разных генетических линий, породные и индивидуальные свойства собак и других домашних животных, цвет шерсти и оперения **меланистов** и альбиносов в популяциях и породах млекопитающих и птиц.

Признаки фенотипа могут быть дискретными или количественными. **Дискретные** признаки обычно детерминируются парой аллельных генов, которым соответствует пара взаимоисключающих признаков (примеры, названные выше). Если горошина жёлтая, то, соответственно, зелёной она быть одновременно не может, но может быть гладкой — это неаллельный цвету признак. По **количественным признакам** между множеством особей из одной популяции может быть много вариантов различий. Такие признаки определяются несколькими или множеством генов. Количественно наследуются масса и длина тела, жирность молока, цвет кожи человека, скорость бега животного, скорость роста организма, упитанность и т. д.

Для количественных признаков важной характеристикой является их **наследуемость**. Селекционная практика показала, что в стаде крупного рогатого скота наследуемость жирности и содержания белка в молоке составляет 60–70 %; для величины удоя этот показатель обычно не превышает 33 %. Соответственно, у домашних кур наследуемость массы яйца составляет 60–74 %, а наследуемость яйценоскости — только 12–30 %. Отбор по признакам с высокими значениями наследуемости бывает более результативным.

Фенотипические особенности организма наследуются постольку, поскольку они обусловлены особенностями генотипа. Сочетание в генотипе двух генов альбинизма обеспечит в фенотипе млекопитающего или птицы отсутствие пигментов кожи, волос и радужной оболочки глаз. По многим другим признакам наследуется лишь предрасположенность к реакции на определённое условие среды. Так, растение стрелолист в воде образует ремневидные гибкие листья. На сухом месте у стрелолиста формируются жёсткие копьевидные листья. У людей и животных возможна разная предрасположенность к заболеванию туберкулезом и другими инфекционными болезнями.

Генотипическая изменчивость даёт материал для отбора в естественной и искусственной эволюции (12.1; 12.3.8).

Модификационная (паратипическая) изменчивость возникает при неизменном генотипе и может затрагивать разнообразные фенотипические признаки (4.4.3). Представляет собой приспособительные изменения в признаках организма под влиянием условий обитания. Для сиамских кошек характерна бежевая окраска шерсти на туловище и тёмно-коричневая окраска выступающих частей (морды, ушей, конечностей и хвоста). В холодном, резко континентальном климате Тибета сиамские кошки полностью окрашены в чёрный цвет.

Хотя признаки модификационных различий возникают в ответ на воздействия факторов среды, сама готовность к модификационной изменчивости и её границы определяются генотипом организма. Значение модификационной изменчивости — осуществление приспособительных реакций организма в определённых условиях среды, которые повсюду несколько различны и меняются с течением времени.

Некоторые мутации проявляются или не проявляются в фенотипе в зависимости от условий среды: температуры, наличия кислорода, определённых химических веществ, кислотности и т. д. Таковы многие мутации, способные повлиять на окраску животных; мутация, вызывающая недоразвитие крыльев дрозофилы, при повышенной температуре не вызывает патологии.

Изменчивость может быть **географической** (5.2.2), **популяционной** (5.2.7), **возрастной, коррелятивной** (11.2.1), **половой** и **сезонной**. В последнем случае сменяют друг друга генерации, размножающиеся путём партеногенеза и на основе амфимиксиса (4.3.2), меняется окраска птиц и зверей, физиологические свойства растений и животных в разные сезоны года. **Биотопическая** изменчивость хорошо выражена у растений (сосна на просторе, в густом лесу и на олиготрофном сфагновом болоте); известны примеры различий по массе тела землероек-бурозубок и мышевидных грызунов, обитающих в разных по кормности биотопах, примеры различий

в окраске насекомых и других животных при обитании на грунтах разного цвета.

4.6. Длительность индивидуальной жизни

Определение длительности индивидуальной жизни имеет свои трудности. Наибольшие её значения выявлены у организмов (обычно это животные) в условиях неволи: в лаборатории, зоопарке, питомнике, квартире. В природе смертность организмов значительно выше, соответственно короче их жизнь. И лишь немногие достигают «преклонного» возраста. Из этого правила возможны исключения: например, индийские слоны в зоопарках живут значительно меньше, чем в природе или в прирученном состоянии (рабочие слоны).

Более точной характеристикой вида была бы средняя продолжительность жизни особи. Однако при высокой изменчивости длительности жизни эта величина трудно определяема. В частности, возраст отдельной особи установить не всегда возможно. Достаточно надёжны методы определения возраста организмов в природе по регистрирующим структурам (4.7) и по данным мечения животных.

Бактериальные клетки способны делиться каждый час—два. Одноклеточные животные и водоросли делятся с перерывами в 1–2 суток в благоприятных условиях, с ухудшением условий перерывы между делениями возрастают до многих дней. Коловратки живут несколько недель, комнатная муха до 2,5 месяцев, дафнии — до 3. Дождевые черви доживают до 10 лет, лошадиная аскарида — 15; крупные пауки — 20; речной рак — 30, пресноводная жемчужница — 50, тридакна, вероятно, — до 100 лет; некрупный двустворчатый моллюск *Arctica islandica* — до 507 лет. Вестиментиферы (погонофоры), обитающие в холодной воде, живут до 170–250 лет; в горячей воде их век заметно короче. Огромные губки на дне океана в Антарктике, возможно, живут многие тысячи лет. Однако своеобразие организации губок очень велико, есть предположение, что они — колониальные животные.

Обитатель коралловых рифов рыба бычок-пигмей имеет самую короткую жизнь среди позвоночных — 59 суток. Гуппи живут до 5 лет, сельдь — 20, золотая рыбка — 41 года, карп — приблизительно до 100, осётр — до 152 лет. Гадюка обыкновенная доживает до 15 лет, серая жаба — 40 лет, черепахи — до 170 (слоновая черепаха из зоопарка в Австралии). Предельный возраст воробья домового — до 23 лет, голубя — 35, курицы — 30, чайки серебристой — 44, малого буревестника — 52, филина — 68, какаду — до 102 лет.

Мышевидные грызуны в природе живут менее года (в неволе — до 4 лет), крот способен дожить до 4 лет, лисица и волк — 14, киты — 20 (по

экземпляру гренландского кита, добытого в 2007 г., возможно доживание до возраста свыше ста лет), летучие мыши — 24, лось — 25, бурый медведь — 39, горилла — 60, слон — 70; мамонты доживали до 60 с лишним лет. Предел жизни современного человека (отдельных личностей) 110–120 лет, в каменном веке он был вдвое короче. Биологический предел средней продолжительности жизни человека составляет 85 лет для женщин и 79 — для мужчин.

На длительность индивидуальной жизни животных влияет множество факторов, в числе которых — обеспеченность пищей. Сокращает жизнь не только нехватка пищи. Эксперименты на грызунах и собаках показали, что избыток доступной пищи тоже укорачивает жизнь особей.

Кукушкин лён доживает до 10 лет, папоротники бореальных лесов — 30, черника — 25, вереск — до 42 лет. Возраст рябины достигает 80 лет, берёзы — 120, можжевельника, сосны обыкновенной и ели — до 500. Возраст старых лиственниц из Якутии (бассейн Индигирки) установлен в 780–885 лет. Липа доживала до 1900 лет, сосна остистая из Северной Америки — до 4000 лет и более. В апреле 2008 г. появилось сообщение о том, что в Швеции обнаружили ель, надземная часть которой имеет возраст около 600 лет. Однако возраст корневой системы этого растения оказался около 9950 лет!

Длительность жизни деревьев проявляет зависимость от условий произрастания. Для каждого вида выявлена оптимальная часть ареала, где возраст может быть предельным; в пессимальных частях ареала деревья живут значительно меньше. В городах они обычно менее долговечны, чем такие же деревья в естественных ландшафтах.

4.7. Регистрирующие структуры организма

Некоторые ткани организмов могут рассматриваться как *регистрирующие структуры*, способные отражать в себе изменения внешней среды или состояний самого организма и долго сохранять в себе эти признаки. Так, годовые кольца прироста древесины являются надёжным свидетельством возраста дерева или его части. Кроме того, мощность годового кольца отражает благоприятность конкретного года для прироста древесины; послойный химический и изотопный анализ позволяет получить данные о состоянии среды обитания и её динамике, интенсивности её загрязнения определёнными веществами. У морских кораллов на тончайших срезах их скелета обнаруживаются даже суточные приросты, что открывает возможность сравнивать количество суток в течение года в наше время с длительностью года в прошлые геологические периоды и эры.

Годовые кольца нарастания древесины используются для определения возраста многолетних растений — деревьев, кустарников, полукустар-

ников. Аналогичные возможности открывают регистрирующие структуры животных: годовые слои раковин двустворчатых моллюсков, чешуи и некоторых костей рыб, отолитов (4.2.3). При изучении млекопитающих используются срезы зубов и некоторых костей, ушные пробки (китообразные), полые рога. Регистрирующие структуры позволяют с достаточной точностью определять возраст организма в годах, а у некоторых объектов — в сутках (кораллы с известковым скелетом). В дентине резцов грызунов (современных и вымерших) выявляются метки спячки и суточные слои нарастания. Фрагменты скелета ископаемых животных дают возможность получать данные о состоянии среды обитания организмов в прошлые эпохи и периоды, а также обоснованно судить о динамике среды, циклических (активность Солнца) и эпизодических (природные катастрофы) изменениях в характеристиках среды обитания. Знаменитая Тунгусская катастрофа (1908 г.) оставила свои следы в лесных экосистемах (например, лес, поваленный в определённом направлении на площади 2 тыс. км²) и на отдельных деревьях, которые выжили и до сих пор сохраняют признаки повреждений. Изъятие одного из зубов обездвиженного полярного медведя даёт возможность установить его возраст и впоследствии проводить слежение за его возрастными изменениями. Регистрирующие структуры используются в палеоэкологии, биологической индикации, в системах мониторинга за состоянием популяций и экосистем.

4.8. Управление организмом и его индивидуальным развитием

В решении этой проблемы полезна опора на идею программ индивидуального развития (4.4.3). В рамках генетической программы развития учёные освоили селекцию как совокупность приёмов, с помощью которых получают новые формы организмов: штаммы микроорганизмов, сорта растений, породы животных. В последней трети XX в. выведена карликовая форма свиней весом не свыше 50 кг, оказавшаяся удобным объектом для экспериментов в биологии и медицине. В особых случаях она успешно заменяет дорогостоящих приматов.

Своего рода селекцией на молекулярном уровне является генная инженерия (3.12), основной метод которой — перенос единичных генов в клетки организмов других таксонов, включая другие царства. Очевидные успехи генной инженерии выражаются в бурном росте биотехнологии. Эти результаты в виде, например, пищевых продуктов, полученных от трансгенных организмов, нередко негативно оцениваются представителями радикальных «зелёных» или некоторых религиозных конфессий. Перед лицом глобальной продовольственной проблемы человечеству вряд ли удаст-

ся обойтись без новых технологий и использования трансгенных организмов. Однако осторожный подход к достижениям науки и практики оправдан: известны примеры, когда производство искусственных белков провоцировало рост аллергических заболеваний. За качеством новой продукции необходим строгий контроль, основанный на самых эффективных методах. В такой же мере нужен мониторинг за состоянием среды и её подсистем: как естественный, так и искусственный трансгенез должны быть подконтрольны человеку во избежание непредвиденных последствий.

Один из важных объектов *марикультуры* (разведения морских организмов) — морская жемчужница, которую удалось улучшить с применением методов генетики. Разработаны методики для увеличения скорости роста моллюсков, количества продукции и получения жемчужин предпочитаемых цветов.

В рамках эпигеномной программы реализуется применение гормонов и других биологически активных веществ. Эксплуатация растительных гормонов, витаминов и других веществ (этилен, CO₂, микроэлементы) позволяет управлять ростом и развитием растения в целом и его частей, урожаем культуры, регулировать рост корнеплодов и накопление ими полезных веществ, замедлять или ускорять созревание плодов, листопад, укоренение черенков и т. д. Использование факторов, вызывающих галлообразование (рост растительной опухоли), открывает возможности для получения культуры клеточной массы определённых тканей растений.

Общеизвестен пример инъекции гормона щитовидной железы, инициирующей превращение аксолотля (личинка амбистомы — североамериканской хвостатой амфибии) во взрослую амбистому. Применяется гормональная терапия и профилактика животных (в том числе, содержащихся в зоопарках), включая противозачаточные эффекты. Биологически активные вещества, добавленные в пищу или инъекцированные лабораторным и домашним животным, ускоряют их рост, привесы. В Новой Зеландии проводятся опыты с трансгенной морковью. Её биологически активный белок делает самок щетинохвостого поссума (завезённого из Австралии и достигшего явно избыточной численности в 70 млн. особей) бесплодными.

Воздействия названной категории могут иметь негативные последствия. Гормональные добавки сохраняются в мясе домашних животных и представляют опасность для физиологии и психологии потребителя, особенно для детей. Противозачаточные средства, гормональные добавки из организма сельскохозяйственных животных частично попадают в окружающую среду, откуда по пищевым цепям или с питьевой водой оказываются в организме детей. Это может вызвать гормональный сдвиг в направлении развития признаков противоположного пола. Поэтому применение гормонов для получения пищевой продукции животноводства запрещено.

Открытие уникальных свойств стволовых клеток животных организмов и человека (4.4.2), обладающих универсальностью и потенциальным бессмертием, даёт надежды на новые перспективы клеточной культуры, восстановления и выращивания органов и тканей. Активно разрабатываются методы пересадки эмбриональных стволовых клеток для клеточной и тканевой терапии разнообразных заболеваний человека. Однако успехи науки в этом направлении пока невелики.

Возможно оплодотворение в экспериментальных условиях (в пробирке), что уже применяется для целей селекции животных. Зиготы от ценных коров трансплантируют в матку приёмным матерям; это позволяет ускорить получение потомства от наиболее ценных производителей. Названные методы уже используются и при получении потомства в семьях людей, когда другие меры не дают положительного эффекта.

Факторы из внешней среды используются человеком при культивировании организмов с древности. Это орошение и полив, удобрение почв, другие агротехнические приёмы, методы мелиорации. Использование человеком поваренной соли, пищевых добавок с микроэлементами, кормление домашних животных, применение сбалансированных по составу элементов диет, различные приемы содержания и выпаса животных давно вошли в практику. Японская методика бонсай использует ряд методов, ограничивающих рост обычных деревьев: маленький цветочный горшок, минимум питательных веществ, обрезка корней, побегов и удаление почек. В результате получается карликовое растение сосны, клёна или другого вида. При нехватке селена в почвах региона добавление этого элемента (в микроколичествах) улучшает состояние сердечно-сосудистой системы людей, способствует продлению активной жизни. Избыток селена, как и недостаток, вредно действует на животных и человека. Для борьбы с избыточным накоплением селена кормовыми и пищевыми растениями применяют повышенное внесение в почву серы. Накопление алкалоидов паслёновыми растениями (6.4) более активно происходит в ночное время, поэтому содержание этих веществ максимально в утренние часы.

Парник, теплица, оранжерея, *климатрон* — названия всё более совершенных сооружений для создания искусственных условий культивирования растений. Искусственный режим условий, оптимизированный и регулируемый с помощью компьютерной техники, позволяет с предельной точностью прогнозировать количество и качество получаемой продукции. Это особенно важно при получении объектов селекции, генной и клеточной инженерии, лекарственного сырья в условиях все возрастающего загрязнения окружающей среды: физико-химического и биотического.

За многие сотни (даже тысячи) лет медицина накопила множество методов для управления состоянием и развитием человеческого организма.

В их числе — хирургические операции, которые в наше время проводятся и сопровождаются с применением разнообразных приборов и компьютерной техники. Недавно арсенал операций дополнен (учёными Украины) электросваркой тканей пациента, в которой центральное место занимает коагуляция белков клеток.

В управлении поведением животных человечество накопило значительный опыт, существенно дополненный современной этологией. Для успешной охоты, конкуренции с хищниками и падалеядами (особенно в первобытном состоянии), отлова живых особей и содержания их в неволе необходимо знание особенностей поведения животных и приёмов управления поведением. Ещё значительней роль манипулирования поведением одомашненных животных, особенно служебных, пастушеских и охотничьих собак, цирковых дрессированных животных. Человек способен управлять поведением животных (пастушеских овчарок, оленегонных лаек, служебных собак, собак-поводырей) с использованием методов дрессировки, психотропных средств, команд, отдаваемых голосом, свистком, жестами, другими средствами. Эксперименты французских учёных показали, что при повышении температуры воды выше 26 °С агрессивность пираний резко возрастает, чаще бывают случаи каннибализма. Некоторое увеличение сложности среды обитания животных в клетке, вольере, загоне, создание затруднений, которые приходится преодолевать животному, чтобы покормиться или достать лакомство, улучшает их состояние, развитие и готовность к размножению.

Вопросы

1. В чём главное своеобразие организмов общественных насекомых?
2. Основные ткани растений и их особенности.
3. Вегетативные органы растений и их основные функции.
4. Генеративные органы растений и их разнообразие.
5. Системы органов животных и их основные функции.
6. Основные типы бесполого и полового размножения.
7. Программы индивидуального развития и слагающие их факторы.
8. Внутривидовая изменчивость и её типы.
9. Регистрирующие структуры организмов и возможности их использования.
10. Методы управления индивидуальным развитием организмов.

ГЛАВА 5

ПОПУЛЯЦИОННО-ВИДОВОЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

5.1. Понятие о виде в биологии

5.1.1. Объективность понятия «вид»

Ещё до формирования научного представления о биологическом виде человечество вынуждено было в связи с жизненно важными потребностями накапливать знания о многих организмах. По наблюдениям исследователей прошлого, коренные жители Камчатки, тундр Евразии и Северной Америки достаточно хорошо различали уток, гусей, казарок и других охотничьих птиц, разбирались в разнообразии и биологии рыб, знали лекарственные и ядовитые свойства местных грибов и растений. Наши современники, аборигены Амазонии и внутренних районов Новой Гвинеи, коренные жители Австралии хорошо различают животных, грибы и растения, которые обладают опасными свойствами, могут использоваться в пищу, как лекарственные или возбуждающие средства, либо имеют ритуальное или иное практическое значение.

Первое определение биологического вида предложил на рубеже XVII–XVIII вв. английский учёный Д. Рей. Шведский учёный К. Линней (1735) утверждал объективность, реальность и биологическую универсальность вида. Благодаря Линнею в биологии стало нормой точное именование видов по латыни на основе бинарной (из видового и родового названий) номенклатуры. Примеры: *Lepus timidus* L. — Заяц-беляк; *Trifolium pratense* L. — Клевер луговой.

Под видом понимается совокупность популяций, занимающих определённый ареал, особи которых способны к скрещиванию между собой, имеют общее происхождение, сходны между собой по генотипу, признакам фенотипа и экологии в большей степени, чем в сравнении с особями других видов.

Понятие о биологическом виде является одним из основополагающих обобщений биологии; оно универсально для всех типов и царств живой природы, а также для всех разделов биологии.

Почему необходимо точное знание о видовой принадлежности организма? Из нескольких, очень похожих видов особое значение может иметь

только определённый вид. Известно лекарственное значение зверобоя продырявленного; другие виды того же рода из средней полосы России, внешне очень похожие, проявляют уже несколько иной набор свойств. Основным переносчиком малярийного плазмодия является обыкновенный малярийный комар, совместно с которым обитают и другие виды (до пяти), на взгляд неспециалиста совсем такие же. Использование организмов для целей селекции, генной инженерии и биотехнологии, внесение популяций в Красные книги также требуют определения видовой принадлежности. Точность видовых определений и названий приобрела правовое (в том числе межгосударственное) значение: многие виды занесены в Красную книгу МСОП (Международный союз охраны природы), другие являются уникальным национальным достоянием определённого государства, третьи стали государственным символом (белоголовый орлан для США).

5.1.2. Критерии вида

Обнаружением в природе и научно правильным описанием новых для биологии видов занимаются учёные-систематики. В своей работе систематики нередко сталкиваются со значительными трудностями, поскольку степень межвидовых различий бывает выражена в очень разной степени. Это зависит от возраста видов, особенностей биологии разных групп организмов и продолжающейся эволюции.

Установлено, например, что орангутаны (человекообразные обезьяны) о-вов Калимантан и Суматра находятся в изоляции друг от друга около 400 тыс. лет. За это время у них появились различия на хромосомном уровне, в окраске и морфологии, образе жизни, что даёт основания отнести их к разным видам (2010 г.). Изучение дальневосточной сосновой нематоды показало, что она является не одним видом, как считали раньше, а представляет комплекс из более чем сотни самостоятельных видов. Для целей систематики используются критерии вида — своего рода мерилы, дающие основания для определения видовой самостоятельности биологической формы.

Морфологический критерий основан на применении данных по морфологии организмов: это размеры, вес, пропорции тела, окраска, другие особенности внешнего и внутреннего строения. Морфологический критерий является в систематике наиболее старым, однако во многих случаях его использование оказывается недостаточным. Например, среди некоторых групп птиц (каменки), млекопитающих (серые полёвки, бурозубки), насекомых, нематод и прочих таксонов были выявлены **виды-двойники**: явно таксономически разные виды, которые мало различаются по признакам морфологии. Для их различения используются другие критерии.

Физиолого-биохимический критерий основан на применении соответствующей группы признаков. Давно используются человеком и достаточно хорошо известны видовые особенности растений и животных по характерным жирам и сложным эфирам (масличные и эфиромасличные культуры), разнообразным биологически активным веществам. Еще более специфичны различия в составе и свойствах белков организмов, принадлежащих к разным видам. Очень ярко проявляются такие различия в реакции отторжения чужих пересаженных тканей, в иммунном ответе организма на чужеродный белок. Данные физиологии, биохимии, иммунологии и молекулярной биологии способствуют уточнению систематики.

Генетический критерий поначалу сводился к критерию нескрещиваемости с особями других видов. Теперь биологи знают, что и в неволе, и в природе многие животные и растения в определённых условиях способны давать гибридное потомство, которое может оказаться плодовитым. Таковы гибриды между малым и крапчатым сусликами; серый волк способен давать плодовитое потомство с одичавшими собаками, а также с рыжим волком и койотом (североамериканские виды). Есть оценка, согласно которой около 6% мировой фауны современных птиц представлено гибридными формами (по данным других учёных — втрое больше). Известны гибриды кряквы с 35 другими видами уток. От абсолютизации критерия нескрещиваемости приходится отказаться также в свете открытия фактов и механизмов горизонтального переноса генетической информации (11.5) посредством вирусов и плазмид (3.1).

Теперь для целей систематики используются многие приёмы генетики: сравнение геномов изучаемых форм и их гибридов, хромосомный анализ, гибридизация ДНК и т. д. Возможности этих методик очень велики. Они позволяют установить, например, сколько самцов стали отцами детёнышей из одного выводка обыкновенной бурозубки. Удалось показать, что обыкновенная серая полёвка и обыкновенная бурозубка — это комплексы из нескольких видов, которые в настоящее время углублённо исследуются. Вместо трёх видов лесных мышей (жёлтогорлая, лесная, азиатская лесная) в недавние годы (1996) предложено различать семь видов мышей: жёлтогорлую, кавказскую, западно-европейскую, южно-европейскую, степную, восточно-европейскую и малую.

Установлено, что в Африке обитают два вида слонов: африканский (обитатель саванн) и круглоухий (лесной вид), несколько меньших размеров. В Европе и Западной Сибири распространён вид лося с 68-хромосомным кариотипом; американский лось ($2n=70$) населяет Сибирь к востоку от Енисея, Дальний Восток и Северную Америку. Единственное морфологическое различие, чётко различающее эти два вида лосей, обнаружено в строении отростка межчелюстной кости черепа.

Применение *эколого-географического критерия* означает выявление ареала изучаемой формы, его истории и современной динамики, а также сравнение экологических особенностей. Так, совместно обитающие в песчаных и глинистых пустынях Центральной Азии жёлтый и тонкопалый суслик ареалогически очень сходны, зато имеют различия в экологии. Жёлтый суслик девять месяцев проводит в спячке, тонкопалый — активен круглый год, хорошо роет, имеет более тёплый мех и более мощные когти.

Для распознавания видов-двойников нередко решающее значение имеет применение *этологического критерия*, т. е. сравнение особенностей поведения. Например, поведенческие реакции многих позвоночных и беспозвоночных (позы каменок, пение пеночек, вспышки тропических светлячков) помогают животным в период выбора полового партнера распознавать особей своего и чужого вида. Знание этих реакций позволяет ученым решать таксономические задачи.

Любой отдельно взятый критерий имеет свои достоинства, а также ограничения и недостатки. В случаях особенно сложного решения проблемы видовой самостоятельности изучаемой формы необходимо использование как можно большего числа критериев. Оказалось также, что *симпатрические* (совместно обитающие) популяции близких видов различаются обычно более чётко.

5.1.3. Основы биологической систематики

В наше время учёными-систематиками описано около 2 млн. видов, из них свыше 1,5 млн. видов — животные. Согласно косвенным оценкам на Земле обитает в несколько раз большее количество видов, большинство из которых — обитатели тропиков. Предполагается, что с начала кембрийского периода (570 млн. лет назад) на нашей планете существовало (возникая, существуя, вымирая и сменяясь новыми) около двух млрд. видов. Со времени К.Линнея систематики занимаются классификацией описанных видов согласно принятой иерархии таксономических категорий. Описание всё новых видов продолжается, однако темпы описания новых видов явно неудовлетворительны. Например, в США и Великобритании на 1 млн. населения приходится 4 систематика-энтомолога. В США, самой богатой стране мира, на нужды биологической систематики тратится 10 млн. долларов в год (1994). Затраты общества на решение столь важной задачи явно незначительны.

Распределение видов по таксономическим группам производится по степени сходства-различия всевозможных признаков и с учётом степени родства. Латинские и русскоязычные названия таксонов от рода и выше даются с заглавной буквы. Основные таксономические категории приведены на рис. 3. Самыми крупными таксонами являются царства, самыми

мелкими — виды. Отделы и порядки приняты в систематике растений. Могут применяться дополнительные категории (надцарство, надтип, подтип и проч.). Многие (но не все) виды подразделяются на хорошо выраженные подвиды, которым даются названия из трёх слов. Некоторые авторы объединяют царства в империи или домены.

Данные молекулярной биологии, в основном, подтверждают обоснованность выделения таксонов разного ранга. Так, при сравнении ДНК представителей разных классов позвоночных животных сходны (гомологичны) 5–15 % нуклеотидов; при сравнении разных отрядов одного класса процент гомологий составляет 15–45; при сравнении семейств в одном отряде гомологий оказывается 50–75 %. У видов, принадлежащих к одному семейству, доля гомологий составляет свыше 75 %. Однако молекулярно-биологические исследования во многих случаях дали основания для систематических уточнений. Например, изменилось таксономическое положение погонофор (6.6.1), ластоногих (6.6.5). Новые научные подходы и результаты дают основания для пересмотра таксономического положения некоторых других форм. Фитофтору, паразитирующую на картофеле, традиционно относили к грибам. В последние десятилетия высказано мнение, что её правильнее отнести к водорослям.



Рис. 3. Основные таксономические категории биологии

Работа учёных по развитию и уточнению классификации организмов продолжается. Большинство видового разнообразия планеты еще не систематизировано, поэтому его дальнейшее изучение и использование затруднено. С учётом нарастающего антропогенного пресса на биосферу вероятность вымирания множества видов, пока ещё не открытых биологами, быстро увеличивается.

В 2009 г. запущен международный проект «Штрихкодирование жизни». Для него введён новый метод: определение нуклеотидной последовательности гена цитохромоксидазы 1. Эта последовательность неповторима у каждого вида, а в целом проект направлен на ускоренное выявление видового богатства Земли.

5.2. Учение о популяции

5.2.1. Понятие и определение

Термин популяция, введённый в науку генетиком В. Иоганнсенем (1903), происходит от латинского *populus* — народ, население. Это слово применяется в экологии, генетике, биогеографии, эволюционном учении и других разделах биологии. Сложилось понимание популяционно-видового уровня живой материи.

Популяция — совокупность особей одного вида, которые объединяются в целостную систему совместным размножением, общим происхождением, обитанием на общей территории (акватории), совместными адаптациями и защитными реакциями.

Популяция обладает необходимыми возможностями для неопределённо долгого существования: достаточной численностью, характерным для неё возрастным и половым составом, репродуктивным потенциалом, генотипической и другими формами изменчивости, пространством с достаточным комплексом условий обитания, проявляет определённую динамику своих характеристик (ареала, численности, генетического и демографического состава), имеет соответствующие адаптации и способна к эволюции.

Естественно, что совместно обитающие растения обычно более успешно, чем одиночки, противостоят климатическим воздействиям; копытные млекопитающие совместно обороняются против хищников, а перелётные птицы обычно объединяются в стаи. Однако в наибольшей степени множество даже разрозненно обитающих организмов объединяется в единое целое в процессе полового размножения, благодаря чему формируется генофонд популяции. По этой причине члены популяции ближе по родству друг к другу, чем к особям других популяций вида.

5.2.2. Вид как система популяций

Вся совокупность одновременно обитающих особей одного вида обычно представляет собой иерархически организованную систему популяций (рис. 4).

Под видовой популяцией понимается всё население вида в пределах его ареала, который может быть очень обширным, занимать природную

зону, несколько природных зон и даже располагаться трансконтинентально. Так, вид Сосна обыкновенная распространена от лесотундрового Заполярья до степей Евразии, хотя её доля в древостоях разных природных зон, высотных поясов и в разных регионах очень различна. Чистые сосняки, свойственные хорошо дренированным ландшафтам с песчаными малоплодородными почвами, могут чередоваться со смешанными древостоями с участием сосны, сосновыми редколесьями на сфагновых болотах, с темнохвойными и лиственными лесами, а на юге ареала — с лугово-степными сообществами.



Рис. 4. Схема популяционной структуры вида

Многие виды (до 75%) делятся на **подвиды** — внутривидовые формы, представленные популяциями, особи которых обычно отличаются от других подвидов достаточно чёткими внешними признаками. Подвиды имеют собственные ареалы, составляющие части общевидового ареала. Хорошо выражены подвиды соболя, серого волка, обыкновенной лисицы, бурого медведя, майского ландыша. Выделено более 10 подвидов обыкновенной белки. Например, белки Восточной Сибири отличаются чёрным цветом летнего меха (белки равнинной тайги Западной Сибири и Европы — рыжие), более пышным зимним мехом, крупными размерами и другими признаками. У обыкновенной кукушки (Евразия и крайний север Африки) насчитывают 5–7 подвидов. Зяблик, дрозды и другие виды певчих птиц проявляют заметную географическую изменчивость песни. Некоторые виды не делятся на подвиды: таковы многие утки, у которых нет или слабо выражен гнездовой консерватизм, т. е. после зимовки эти птицы могут оказаться весной, в период размножения, далеко от места рождения. В результате у таких видов происходит интенсивное перемешивание особей видовой популяции.

Среди населения видов (далеко не всех) могут быть выделены географические и экологические популяции. Первые могут составлять часть подвидов с обширным ареалом; экологические популяции (если они реальны) свойственны своеобразным экологическим условиям, например, водораздельным пространствам и речным долинам (водяная полевка). Горные по-

пуляции луговых растений, деревьев и кустарников часто отличаются малорослостью особей, их общей угнетённостью в сравнении с популяциями равнин и низкогорий.

Именно **локальная популяция** в наибольшей степени соответствует определению популяции, приведённому выше (5.2.1). Видовая популяция (или подвид) вида, имеющего обширный ареал, подразделяется на множество локальных популяций. На площади 64 тыс. га горного ландшафта Кавказа было выявлено более 60 популяций кавказского суслика, которые различались по белкам глобулинам и альбуминам, чувствительности к возбудителю чумы и другим морфологическим и биохимическим признакам. Вымирающие или ставшие по вине человека редкими виды могут включать немногие популяции: в российском Приморье выделены три основные популяции женьшеня настоящего. В природе сохранились только две популяции стерха (белого журавля), гнездящиеся в низовьях Оби и на севере Якутии.

Количество особей в локальной популяции у разных видов варьируется в широких пределах: от десятков и сотен до тысяч и миллионов. На о. Кизи (Онежское оз.) численность обыкновенных гадюк составляет в среднем 2900 особей. В таймырской популяции северного оленя к 2000 г. насчитывалось до 1 млн. голов. Состояние популяции, насчитывающей десятки или единицы особей, является критическим: велики шансы полного вымирания. Однако наука располагает примерами, когда единичные особи оказывались основателями новой локальной популяции.

Локальная популяция обладает разнообразными адаптациями, численностью, генофондом, занимаемым комплексом биотопов, которые обеспечивают её существование неопределённо долго. В рамках синтетической теории эволюции (11.3) считается, что именно локальная популяция является единицей существования и эволюции биологического вида. Ближе к значению понятие **дем**. Этим словом нередко обозначают в генетике и биологии животных и человека совместно размножающихся особей.

Нередко популяция подразделяется на несколько **микрораспуляций**. Микрораспуляция не обладает такой же полнотой внутренних потенций и внешних условий для неопределённо долгого самостоятельного существования и может существовать непостоянно. Таково население мышевидных грызунов и других животных, образующееся за лето на сельскохозяйственных полях. После уборки урожая условий для выживания здесь уже нет, или они резко ухудшились. Подобные эфемерные микрораспуляции могут образовываться в долинах рек (они обычно гибнут при весеннем половодье) или на периферии ареала водяной полёвки.

Нередко «распуляцию» приравнивают по значению к слову «население», не придавая слову терминологического смысла.

5.2.3. Ареал и распределение особей популяций

Границы ареала вида и подвидов не всегда достаточно определены, они могут со временем меняться, проявлять сезонные или многолетние пульсации. Ареалы локальных популяций и особенно границы между ними также не всегда могут быть определены однозначно. К тому же в разные годы ареал популяции может сокращаться или расширяться, смыкаясь с ареалами соседних популяций. Во время размножения члены популяции распределяются в пространстве наиболее узко; в другие сезоны они могут кочевать значительно шире. Так бывает у перелётных птиц, многих китообразных (серый кит, кашалот), ластоногих, северного оленя.

Таймырская популяция северного оленя при численности около 1 млн. голов в течение года осваивает 1500 тыс. км², но во второй половине июля занимает лишь 80 тыс. км². Популяции серебряного карася в озерах Зауралья, как правило, пространственно хорошо разобщены. Популяции ели сибирской в обширных массивах тёмнохвойной тайги часто не имеют явных границ.

Население видов может распределяться в среде обитания диффузно (относительно равномерно) или прерывисто. Обычно это зависит от равномерного или неравномерного (мозаичного) распределения в пространстве наиболее важных условий обитания. Ивняки средней полосы России обычно распределяются вдоль рек, стариц, понижений рельефа с близким расположением зеркала грунтовых вод. В зарослях ив и черёмухи обычно обитают восточный соловей и камышевки. Планктонные организмы морей и континентальных водоёмов распределяются диффузно, хотя в определённых условиях (устья рек, мелководья, зоны апвеллинга) плотность населения повышена. Распределение особей в популяции частично соответствует правилу пограничного (опушечного) эффекта (7.3), в соответствии с которым на границах биотопов и экосистем обычно формируется более плотное население.

Степень постоянства населения во многом зависит от образа жизни видов: прикрепленного у растений и многих колониальных беспозвоночных (кораллы), оседлого или кочевнического (кочевники среди животных). Серые полёвки и тетеревиные птицы в средней полосе России ведут оседлый образ жизни. Стрижи прилетают к нам лишь на летние месяцы, когда в воздухе достаточно много двукрылых насекомых. Клесты широко кочуют, размещаясь в период размножения в местах с достаточным урожаем семян хвойных деревьев.

Распределение растений в пространстве во многом определяется абиотическими и биотическими (межвидовыми и внутривидовыми) условиями. Для животных важны особенности их биологии, например, боль-

шое значение имеет свойство образовывать пары или группы особей для временного или постоянного обитания. Многие представители семейства Кошачьи ведут преимущественно одиночный образ жизни. На время спаривания или постоянно могут образовываться пары из разнополых особей. Самка с детёнышами (иногда вместе с самцом) образуют семьи. Многие оседлые животные живут одиночно, поселениями или колониями; более подвижным или мигрирующим видам свойственны стада, косяки, стаи. У оседлых животных могут формироваться соседства (группы, именуемые *парцеллы*) из обитающих поблизости особей, которые проявляют друг к другу терпимое отношение.

В разные периоды жизни или сезоны года образ жизни может меняться: в период размножения преобладает семейный образ жизни; в зимнее время (белая куропатка) или в период сезонных миграций (проходные рыбы, перелётные птицы) может преобладать стайный образ жизни.

5.2.4. Территориальность, иерархия и коммуникативные системы популяций

Население вида должно распределяться в среде обитания в соответствии с запасами питания и другими ресурсами в такой степени, чтобы по возможности снизить внутривидовую конкуренцию при использовании этих ресурсов. Однако члены популяции (что особенно важно для животных) должны также взаимодействовать между собой, например, в период размножения. В решении этих двух проблем важную роль играют территориальность и коммуникативные системы популяций.

Под *территориальностью* понимаются внутривидовые механизмы, обеспечивающие оптимальное распределение особей в среде обитания. Механизмы территориальности у кочующих и оседлых животных существенно различаются. Животные (одиночки, пары, семьи, колонии, стаи), ведущие оседлый или преимущественно оседлый образ жизни, обычно распределяются в пространстве сравнительно равномерно, избегая слишком тесного общения. Этому способствуют разнообразные сигналы (зрительные, звуковые, обонятельные) внутривидового общения, различные формы демонстративного поведения, пахучие метки, а в крайних случаях — агрессивное поведение. Для кочующих животных важными сигналами к смене мест обитания являются сезонные изменения во внешней среде, готовность к рождению потомства, состояние пастбищ и наличие корма, хищники и кровососущие насекомые и т. д.

Коммуникативные системы и *биологические сигнальные поля* популяций обеспечивают обмен сигналами между членами популяции, с помощью которых особи не только избегают нежелательных встреч с конкурентом или опасным самцом, но и, напротив, находят друг друга в период

размножения при необходимости образовать пару или группу. При близком контакте животные обмениваются оптическими сигналами; звуки (волчий вой, звуковые сигналы китообразных, пение птиц), запахи, распространяемые в воде и воздухе, пахучие и видимые следы на деревьях, наземной растительности, почве, грунте (метки кошек, медведей, собак, выдр) обеспечивают обмен сигналами на некотором удалении, иногда — значительном.

В населении животных нередко проявления *социальной иерархии*, которая особенно наглядна у приматов, но хорошо выражена и в стае кур: клюют корм они в порядке строгой очерёдности. Обычно высокое положение занимают взрослые, активно размножающиеся особи. Социальным преимуществом в группе животных могут обладать наиболее крупные или наиболее агрессивные особи. В стаде слонов лидером обычно является наиболее опытная самка; у павианов на вершине социальной иерархии находится группа старых самцов (олигархов). В семье волков размножается обычно только доминирующая волчица. После её гибели опустевшее место занимает следующая по старшинству самка. Подобная иерархия есть у колониального голого землекопа (африканский грызун) и домового мыши при обитании группы особей в ограниченном пространстве.

Коммуникативные системы, территориальное поведение и социальная иерархия способствуют интеграции особей, распределённых в пространстве, в единую систему популяционного уровня, которая способна к самовоспроизведению, саморегуляции и адаптируется к разнообразию условий среды и их динамике во времени.

5.2.5. Количественные характеристики популяций

Основные количественные характеристики популяции — численность, плотность, биомасса, продукция и продуктивность. *Абсолютная численность* выражается в общем количестве особей популяции. Например, в Удмуртской Республике в 2007 г. было учтено 10,8 тыс. лосей и 43 волка. *Относительную численность* выражают в условных единицах, она позволяет следить за динамикой численности или сравнивать её в разных популяциях. Например, мышевидных грызунов учитывают с помощью давилок и выражают их численность в пересчёте на 100 ловушко-суток. Птиц учитывают на маршрутах, выражая полученные данные в числе встреч на один километр учётного маршрута.

Плотность выражается в количестве особей, приходящихся в среднем на единицу площади или объёма (водные или почвенные организмы). Плотность бурого медведя в 1995 г. в лесах Волго-Вятского региона соста-

вила 0,337 голов на 1000 га. На такой же площади в среднем обитают около 5 тыс. обыкновенных бурозубок.

Важной характеристикой является **биомасса** популяции или её среднее значение для одной особи. Определяют сырую или (предпочтительно) воздушно-сухую биомассу. Прирост биомассы популяции за единицу времени называют **продукцией**. Урожай, или **продуктивность**, выражают в биомассе, произведенной популяцией за единицу времени (обычно за год) на единице площади.

В популяциях может наблюдаться эффект группы (4.5) — взаимное влияние особей на индивидуальное развитие, осуществляемое через химические воздействия, ускоряющие или замедляющие онтогенез, через сигналы различной природы, действующие на организмы при участии органов чувств, нервной и гормональной систем. В группе млекопитающих, например, меняется уровень обмена веществ особей, частота дыхания, пульс. При высокой плотности пешая саранча быстрее превращается в лётную; головастики амфибий выделяют в воду ингибиторы, которые при высокой плотности существенно замедляют метаморфоз. В стаде копытных летом плотное расположение животных снижает уязвимость воздействию кровососущих двукрылых; во время пастбы животные предпочитают сохранять между собой некоторую дистанцию. Слишком высокая плотность популяции может иметь отрицательные последствия для популяции: копытные звери угнетают растительность, хуже питаются, животные беспокоят друг друга, чаще болеют, их рост, развитие и показатели размножения ухудшаются, численность снижается.

Биотический потенциал — это расчётный (теоретический) максимум скорости роста популяции в идеальных, ничем не ограничивающих размножение условиях. Он может выражаться в количестве потомков, которое способна произвести одна пара особей (или одна особь) за 1 год или за жизненный цикл. Другой способ выражения биотического потенциала — в предельной скорости расселения в среде обитания растущей популяции. Согласно таким расчётам, от одной пары слонов за 740–750 лет произошло бы 19 млн. потомков, при этом скорость расселения слонов составила бы 0,3 м/сек. Согласно другим расчётам, потомство от пары комнатных мух покрыло бы слоем в одну особь весь земной шар за один месяц, а кишечная палочка, которая способна делиться каждые 20 мин, заселила бы своим потомством Землю за 36 часов. В природе и даже в эксперименте расти с предельной скоростью популяция может сравнительно недолго.

5.2.6. Демография популяций

Различают *первичное* (при оплодотворении), *вторичное* (при рождении) и *третичное* (в период размножения) *соотношение полов*.

В популяциях, размножающихся половым путём посредством амфимиксиса, как правило, мужских и женских особей бывает примерно поровну, хотя возможны и отклонения. Например, у млекопитающих доля самцов при рождении обычно несколько повышена. У так называемых гаремных видов (ластоногие, олени, антилопы) среди особей, участвующих в размножении, на каждого из самцов приходится несколько самок (у морских котиков, например, несколько десятков). Нередко смертность самцов во время гона и сразу после него бывает повышенной, поэтому доля взрослых самцов в популяции после гона снижается.

У лесного лемминга доля самцов в разных популяциях варьируется от 20 до 70 %. У этого вида признаки пола определяются не только наличием половых хромосом (X и Y), но также особым генетическим фактором, подавляющим действие генов мужской хромосомы (Y). В популяциях травяной лягушки, населяющих Среднюю Европу, молодые животные функционируют как самки, но к концу второго года жизни около половины из них превращаются в самцов. В популяциях божьей коровки адалии многие самки производят на свет только самок. В цитоплазме их яйцеклеток найдены симбиотические бактерии, которые безвредны для зигот женского пола, но для зигот мужского пола смертельны. Доля самцов понижена в европейских популяциях этого вида, располагающихся в северной части ареала.

В определённые сезоны особи некоторых животных могут держаться в однополых группах: так ведут себя кашалоты, дельфины вне периода спаривания. Самки некоторых перелётных птиц (турухтан, зяблик) прилетают с зимовок позже, чем самцы. В партеногенетических и гиногенетических поколениях животных (4.3.2) самцов нет или они относительно редки. Установлено, что изменение температуры инкубации яиц крокодилов и черепах заметно влияет на соотношение полов вылупляющейся молодежи (4.4.3). При вегетативном размножении популяции растений могут содержать только особей одного пола, мужского или женского. Так, многие популяции белокопытника представлены в Англии только мужскими особями.

Возрастной состав популяций организмов разных таксонов очень разнообразен. Так, у подёнок (насекомые) в середине лета одновременно могут быть найдены отложенные яйца, личинки, живущие в воде 2–3 года, и взрослые размножающиеся насекомые, редко существующие дольше суток. В популяциях пресноводной жемчужницы (двустворчатые моллюски) представлены особи от сеголетков (текущего года рождения) до 45–50-летних. Обычно сеголетки — наиболее многочисленное поколение, самые старые бывают самыми редкими. Полёвки и мыши живут менее года,

только весной и ранним летом в популяции одновременно обитают сеголетки и зверьки прошлого года рождения.

В популяциях сосны обыкновенной могут быть представлены деревья от предельно старых (350–500 лет) до самых молодых. Нередко лесные массивы из сосны бывают преимущественно одновозрастными: они либо естественные, возникшие на месте гарей, или посаженные человеком. В почве обычно много семян, спор, корневищ, луковиц, клубней, которые могут сохранять жизнеспособность годы и десятки лет, составляя **почвенный банк** зачатков растений, грибов и почвенных бактерий. У многоклеточных водорослей и споровых растений чередуются гаметофит (гаплоидный) и спорофит (диплоидный). Травянистые растения, кустарники и деревья среди густого, тенистого леса могут годами и десятилетиями только вегетировать, не зацветая.

Каждой популяции и определённым условиям её существования свойственны оптимальные соотношение полов и возрастной состав. В зависимости от условий сезона, года, места обитания и антропогенных воздействий возрастной и половой состав могут существенно изменяться.

Способность популяции к воспроизводству складывается из ряда показателей. Это **разовая плодовитость** (количество детёнышей или птенцов в одном выводке), количество выводков в год, возраст наступления половой зрелости, длительность репродуктивного периода особи, доля особей, принимающих участие в размножении. При **моноциклическом размножении** организмы размножаются раз в жизни (подёнки, тихоокеанские лососи, однолетние растения, некоторые бамбуки), при **полициклическом** — многократно. Таково большинство деревьев и кустарников, многие рыбы, амфибии, рептилии, млекопитающие и птицы

Под **рождаемостью** понимают число новых особей (выражаемое в относительных или абсолютных показателях) в популяции, родившихся за единицу времени, рассчитанное на определённое количество её самок: на 1, 10 или 100 самок.

Смертность выражают в относительном количестве погибших по разным причинам особей в процентах от первоначального их количества. Бывает важно различать смертность зигот, эмбрионов, детёнышей, самцов и самок, сезонную и возрастную смертность. **Выживаемость** точно так же выражается в доле (%) выживших на определённый момент времени особей (а также яиц, зигот, эмбрионов) от первоначального их числа.

5.2.7. Генетический состав популяций

Особи, составляющие популяции, проявляют изменчивость по всем категориям признаков: генетических, модификационных, травматических;

онтогенетических, морфологических, физиологических, биохимических, экологических, поведенческих. Большая часть изменчивости обусловлена генами. Согласно А.С. Серебровскому (1928) вся совокупность генов популяции называется *генофондом*.

При поверхностном знакомстве с изменчивостью популяций она во многих случаях не кажется значительной. Дело в том, что часть этой изменчивости имеет генетическую природу, но фенотипически не проявляется. Только применение специальных генетических методов позволяет обнаружить скрытую генетическую изменчивость, которая отличается очень большим богатством. Такова, например, окраска американских норок — все они в природных популяциях имеют коричневую окраску, но использование *инбридинга* (близкородственное скрещивание) позволяет получить множество вариантов окраски, чем пользуются селекционеры.

Обычно популяции проявляют значительную генетическую неоднородность, но она свойственна в наибольшей степени тем из популяций, которые воспроизводятся типичным половым размножением (амфимиксис). Известны разнообразная индивидуальная генотипическая изменчивость (например, по отдельным генам, по неповторимым белкам и на этой основе — несовместимости при пересадке тканей) и генетический популяционный *полиморфизм*.

Примеры генетического полиморфизма в популяциях разнообразны: группы крови у птиц и млекопитающих (включая человека), полиморфизм окраски яиц обыкновенной кукушки, чёрные и беловатые особи в популяциях берёзовой пяденицы, молодые женские шишки ели краснофиолетового и зелёного цвета, рыжие и чёрные обыкновенные хомяки. Среди обыкновенных гадюк южной тайги встречаются серые (с чёрной зигзагообразной полосой, наиболее обычны), красновато-бурые и чёрные особи; на Верхней Каме (Кировская область) количественно доминируют чёрные гадюки, серые попадаются очень редко. Генетические различия популяций домашних кошек из разных мест земного шара могут отражать историю заселения островов викингами (Северная Атлантика), торговые связи между народами Азии (Великий шелковый путь). В популяциях млекопитающих обнаруживаются 14–20 % устойчивых к проникающей радиации и 7–10 % сверхрадиочувствительных особей.

Генетическое разнообразие популяций, которые размножаются на основе гиногенеза, партеногенеза, самоопыления и особенно бесполом путем, заметно понижено. Однако и для этих популяций существуют источники генотипической изменчивости: факультативный амфимиксис, мутации и вероятный «горизонтальный» перенос генов (11.5).

Разные популяции одного вида могут различаться по соотношению полов и возрастов, по множеству разнообразных генетически детермини-

рованных признаков. Среди последних — степень гетерозиготности и гомозиготности, частоты определённых генов и генотипов, богатство генофонда, хромосомный и фенотипический (в том числе белковый и окрасочный) полиморфизм. Каждая популяция уникальна по совокупности своих генетических, демографических и экологических свойств.

5.2.8. Динамика и относительный гомеостаз популяций

Гомеостаз означает неизменность состояния системы и в таком понимании данное слово не отражает действительного состояния живых систем — динамичных и изменчивых. В учении о популяциях правильнее говорить об *относительном гомеостазе* популяций, понимая под этим способность популяций к саморегуляции, поддержанию свойственных им генетического состава, динамики численности и других демографических показателей. Например, размножение, происходящее в благоприятный год и сезон, даёт избыточное количество семян, плодов, кладок, личинок, новорожденных особей и т. д. Все они заведомо не смогут разместиться и прокормиться в ареале популяции. Неизбежно возникающие конкуренция, каннибализм (поедание себе подобных), инфантицид (умерщвление детёнышей), выделение во внешнюю среду ингибиторов, замедляющих рост и метаморфоз членов той же популяции, высокая смертность из-за нехватки пищи, расселение особей (обычно молодых), включая отдалённые миграции, служат механизмами популяции, снижающими избыточную плотность особей. Высокая плотность вызывает среди особей популяций многих видов стресс (4.2.3), что влечёт за собой ухудшение физиологического состояния организмов, подавление размножения, эпизоотии, а также способствует расселению. После снижения плотности состояние популяции постепенно восстанавливается. У таких видов плотность является частью механизма саморегуляции, поддерживающего относительный гомеостаз популяций. При низкой численности и слабой внутривидовой конкуренции, напротив, молодые особи лучше питаются, раньше созревают, чаще размножаются, разовая плодовитость возрастает, что способствует росту численности. К механизмам относительного гомеостаза относятся также территориальность, социальная иерархия и коммуникативные системы (5.2.4).

Для сохранения популяции и её относительного гомеостаза определённое значение имеют кооперация особей и различные формы взаимопомощи: хорошо известны стадность, колониальность, забота о потомстве, совместная защита от хищников и т. д. Летучие мыши-вампиры кормят кровью своих и соседских детёнышей, а при необходимости — голодающих взрослых членов колонии. Долгое существование «крысиного короля»

(сцепившиеся или слипшиеся хвостами чёрные крысы, неспособные самостоятельно питаться) возможно только благодаря помощи со стороны других крыс. Множество примеров внутривидовой кооперации и взаимопомощи описано для организмов различных царств.

Для вполне сформировавшихся локальных популяций естественна и характерна определённая динамика численности, которая может быть сезонной и многолетней. У бактерий и вирусов возможна заметная динамика в течение дней и даже часов. В популяциях рыжей полёвки в тайге и широколиственных лесах европейской части России пики численности повторяются с цикличностью в 3–5 лет, причём в годы депрессии численность полёвок снижается многократно. Циклы динамики численности таёжного клеща составляют 12–24 года, лося европейской части России — около 30 лет. Таймырская популяция северного оленя численно возросла со 110 тыс. в 1959 г. примерно до 1–0,8 млн. в 2000 г., после чего понизилась примерно вдвое к 2013 г.

Динамика популяций может затрагивать соотношение полов, возрастной состав и генетический состав. Среди лисиц, обитавших в Финляндии в 60 гг. XX-го столетия, 1–2 % особей составляли мутанты «самсон», полностью лишённые остевых волос. В остальное время такие лисицы встречались много реже.

Для динамики численности популяций столь же большое значение, как факторы внутренней регуляции, имеют внешние факторы: абиотические и биотические. Таковыми могут явиться излучения Солнца, климатические факторы, наличие воды, пищи, а также виды-конкуренты, хищники, паразиты. В наше время ведущую роль для динамики популяций нередко играют антропогенные факторы. Более подробно вопросы динамики популяций рассматриваются в курсе экологии.

5.2.9. Управление популяциями и видами

Управление популяциями и видами может осуществляться непосредственным воздействием или через изменение среды и ее факторов. Сохранить некоторые виды и популяции удаётся даже после их полного истребления в естественной среде обитания. Для этого используются содержание и разведение в неволе (в зоопарках, дендрариях и т. д. с последующей реинтродукцией), методы криоконсервации (глубокого замораживания) жизнеспособных тканей, клеток и гамет, банки ДНК.

Невозможно сохранить популяцию в естественной обстановке, не сохраняя или не восстанавливая среду её обитания. Среда обитания может подвергаться оптимизирующим воздействиям: орошению или улучшению дренированности, применению удобрений и микроудобрений, аэрации водоёмов и почв и т. д. Создаются пруды и другие искусственные водо-

ёмы, лесные полосы, земли подвергаются искусственному залужению и закустариванию. Для животных устраиваются солонцы и галечники, искусственные гнездовья, убежища, производится в различных формах подкормка. В некоторых регионах России согласно указу Петра I во время массового нереста рыб запрещался колокольный звон. Мероприятиям по улучшению среды должны предшествовать обстоятельные научные исследования и экологическая экспертиза.

Создание различных охраняемых территорий и акваторий (заповедников, национальных и природных парков, заказников, зелёных зон, памятников природы), организация экологических сетей, «коридоров», объединяющих охраняемые территории в единую сеть, способствуют охране популяций. Важное значение имеют меры по охране сообществ и биосферы (8.8). Природоохранные меры должны разрабатываться с учётом площадей индивидуальных или групповых территорий особей охраняемого вида, подвижности и склонности охраняемого вида к миграциям.

Для особо опасных и вредных видов и популяций целесообразны меры по снижению численности (саранча, колорадский жук, непарный шелкопряд, серый волк, серая крыса) или даже полному истреблению (возбудители опасных заболеваний). Популяции множества видов приходится подвергать регулирующим воздействиям, увеличивая степень использования эксплуатируемых видов или ограничивая излишний рост численности потенциально опасных видов. При снижении численности нагрузка на популяции снижается или даже снимается совсем.

Традиционно производится разведение в массовых масштабах одомашненных форм организмов (животных, растений и т. д.). Из-за неблагоприятных изменений в среде обитания всё чаще приходится прибегать к искусственному разведению рыб (осетровые, лососёвые, сиговые), насекомых и других организмов, не являющихся одомашненными. 43 % (45,5 млн.т/год) всей потребляемой в мире рыбы выращивается искусственно (2006 г.).

Особи редких видов могут содержаться и разводиться в неволе; при возможности после передержки их выпускают в естественные условия. Такая методика принесла успех для сохранения популяций сокола-сапсана в США; её применяют в отношении лошади Пржевальского и для сохранения журавля стерха, численность популяций которого не превышает в природе (низовья Оби и север Якутии) нескольких сотен (по другим данным — нескольких тысяч). Журавлят, выращенных в питомнике (Окский заповедник), сопровождают во время миграции на мотодельтаплане.

Для ограничения численности популяций могут применяться биологический метод (естественные хищники, паразиты, растительноядные организмы), отлов с последующим переселением в другие места. Для управ-

ления популяциями могут оказаться эффективными способы изменения соотношения полов, возрастного и генетического состава, социальной иерархии. Например, для получения продукции или разведения организмов полезно преобладание в популяции домашних животных (или растений) одного из полов.

Может быть актуальным селективное изъятие из популяций больных и ослабленных организмов, особей с повышенной агрессивностью и опасных для домашних животных и человека. Недавние исследования популяций слонов в Кении показали, что для успешного выживания слоновьих групп много значит возраст и жизненный опыт лидера, в качестве которого обычно выступает наиболее старая самка. Поэтому изъятие старых животных, которое раньше казалось полезной мерой, способно нанести вред популяции. Для ограничения рождаемости животных в популяциях используется подкормка с добавлением контрацептивных препаратов (кенгуру в Австралии).

Методы управления поведением единичных особей (4.8) применяются и для управления поведением популяций и групп особей. При этом используются коммуникативные системы популяций, территориальные отношения, знания о демографическом составе и социальной иерархии. Например, управление поведением лидеров группы или стада позволяет управлять всей группой. Изменение обстановки в вольерах домашних птиц и млекопитающих может ослабить напряжённость социальных отношений и улучшить экономические показатели.

Социальные отношения людей во многом определяют способность к выживанию в наши дни отдельных природных видов и популяций. В Тибете с древности существует обычай хоронить умерших людей, измельчая тело и скармливая его диким птицам и зверям. Китайские власти с 1950-х гг. повели борьбу с этим обычаем, стали истреблять животных — падальщиков, часть которых стали редкими. После смягчения позиции властей популяции местных пернатых краснокнижных падалеядов (бородача-ягнятника и др.) стали восстанавливать численность.

В последние годы тяжёлая экономическая ситуация в странах СНГ привела к сокращению численности и прежде редкого снежного барса. В Киргизии барс лучше сохраняется на участках работы иностранных золотопромышленных компаний, где работники получают высокую зарплату и компания заинтересована в эффективной охране природы. Экономический, правовой, образовательный и воспитательный рычаги, учёт национальных и религиозных традиций народов могут использоваться как действенные средства управления природными популяциями.

Разумные меры по охране среды и природных популяций в сочетании с хорошо просчитанным уровнем их эксплуатации и управляющих воздействий, которые не нарушают гомеостатические потенции популяций, спо-

способны обеспечить неопределенно долгое существование этих популяций как природных ресурсов.

Вопросы

1. Каково значение знаний о биологических видах?
2. Объясните генетический критерий вида.
3. Дайте определение локальной популяции.
4. Коммуникативные системы популяций: объясните и приведите примеры.
5. Основные количественные характеристики популяций.
6. Расскажите об относительном гомеостазе и динамике популяций.
7. Методы управления популяциями и видами.

ГЛАВА 6

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ОСНОВНЫХ ЦАРСТВ

При описании царств, типов и иных таксонов даются оценки количества видов. Придётся оговориться, что эти оценки не могут быть точными или окончательными: они различаются в разных источниках, кроме того, учёные описывают всё новые виды. Подвергается пересмотру таксономия (раздел систематики), в том числе — объём и названия таксонов: от видов до царств. При необходимости читатель может заглянуть в Интернет (один из адресов: <http://elementy.ru/news/431672>). Числа, определяющие количество краснокнижных видов, тоже очень динамично меняются.

6.1. Царство Вирусов (Vira)

Вирусы — предельно простые формы жизни, занимающие пограничное положение между биосистемами и системами неорганической природы. Открыты Д.И. Ивановским в 1892 г. Они значительно проще, чем самые простые бактерии, многочисленней, чем любые другие живые системы, и не обладают клеточным строением (3.1). У вирусов есть генетический аппарат, представленный ДНК или РНК (ретровирусы), и белковая оболочка. Вирусы — типичные внутриклеточные паразиты, способные проникать (часто без собственной оболочки) из внешней среды, преодолевая защитные барьеры, в клетку организма — хозяина. Вирус встраивается в генетический аппарат клетки, используя её энергию и систему биосинтеза, перестраивает её работу на синтез нуклеиновых кислот и белков, свойственных вирусу. Часто это заканчивается размножением вирусов, гибелью клетки и проникновением вирусов в другие клетки. Также вирусы способны встраиваться в ДНК клетки и воспроизводиться в её составе неопределённо долго без губительных последствий для организмов.

Некоторая часть вирусов (онкогенные вирусы) способна индуцировать в организме развитие опухолей, которые могут со временем приобрести злокачественный характер. В опухоли происходит неконтролируемое деление клеток, несвойственное нормальной ткани.

Известно около 800 (по другим данным 4000) видов вирусов. Некоторые вирусологи полагают, что неизвестных науке вирусов многократно

больше. Среди вирусов есть паразиты организмов из всех царств живой природы. Поселяясь в клетках растений, вирусы вызывают в них необычные разрастания тканей и органов, изменения окраски листьев: вместо зелёной — белая, жёлтая, ярко-алая, пёстрая. Многие вирусы являются причиной заболеваний (грипп, рак, бешенство, энцефалиты, геморрагические лихорадки, ящур и т. д.) человека, животных и прочих организмов. Вирусы — причина примерно 80 % инфекционных заболеваний человека (на 2005 г.), и эта доля возрастает.

Часть вирусов может существовать в природных очагах, населяя местные популяции организмов без заметного вреда для последних. Многие вирусы распространяются в природе и попадают в организмы новых хозяев посредством животных-переносчиков (тлей, клопов, комаров, мух, клещей и проч.), питающихся тканями растений или кровью животных-хозяев и заносящих в них вирусы своим ротовым аппаратом. Так распространяются возбудители бешенства, клещевого энцефалита, жёлтой лихорадки, японского энцефалита. Вирус иммунодефицита человека (ВИЧ) распространяется только через кровь организма, включая телесный контакт с нарушением целостности кровеносных сосудов или капилляров, любые инъекции. Вирус ящура, поражающего домашний скот, распространяется очень легко через опосредованные механические контакты и даже ветром, ввиду чего меры карантина в случае эпизоотии должны быть очень строгими.

Учёными описаны далеко не все вирусы; к тому же их отличает способность к быстрой эволюции, в результате чего возникают формы, стойкие к лекарствам (вирус гриппа), расширяется круг хозяев (вирусы иммунодефицита, геморрагической лихорадки, чумы собачьих), иногда понижается болезнетворность (вирус миксоматоза кроликов). Вирусы встречаются в воде Мирового океана с обилием от 10^4 до 10^8 частиц на миллилитр воды. Богаты вирусами донные осадки солёных и пресных водоёмов.

Многие изменения в состоянии современной биосферы способствуют ускорению эволюции вирусов. Благоприятны для распространения вирусов высокая численность людей на Земле, возросшая плотность и даже скученность населения в городах, значительные подвижность и частота контактов между людьми; столь же благоприятно для вирусов совместное содержание многочисленных домашних животных. Меры борьбы с применением лекарственных средств ускоряют эволюцию вирусов и появление среди них стойких к лекарствам форм.

В природе вирусы играют роль естественных регуляторов численности своих хозяев, активно переносят генетический материал от организма к организму (в том числе — других таксонов), дополняя эволюционный процесс (11.5). Вирусы-бактериофаги губят бактерии в составе естествен-

ных сообществ. Вирусы могут быть полезными человеку для борьбы с популяциями вредителей и для целей генной инженерии. В перспективе вероятно их использование в генной терапии, лечении злокачественных опухолей.

Вирусы наносят большой ущерб человечеству: ими обусловлена определённая часть смертности людей (при геморрагической лихорадке Эбола смертность достигает 90%; ВИЧ к началу XXI века поразил более 60 млн. человек, из которых 25 млн. уже умерли); снижаются показатели здоровья, велики потери рабочего времени и средств на лечение; эпизоотии среди домашних животных приводят к очень значительным потерям племенных животных, поголовья продуктивного скота и готовой продукции, что означает экономический ущерб. Из-за эпизоотии ящура Великобритания и некоторые страны континентальной Европы потеряли в первые месяцы 2001 г. сотни тысяч голов скота. Ущерб Великобритании на конец апреля того года достиг 20 млрд. фунтов стерлингов (из СМИ). Велики потери (единицы и десятки процентов урожая) от вирусов и в растениеводстве. Быстрое обновление свойств болезнетворных вирусов требует осуществления эффективного мониторинга, высокого уровня научных исследований и значительных денежных вложений в вирусологию.

6.2. Надцарство Прокариоты (*Prokaryota*) или Дробянки (*Mychota*)

Представителям этого надцарства свойственна прокариотная клетка (3.1), нередко их всех называют бактериями. Бактерий отличают микроскопические размеры: обычно 0,5–5 мкм, максимально до 750 мкм. Форма их клеток очень разнообразна. Прокариоты могут быть шаровидными (кокки), сигарообразными и палочковидными (бациллы); похожими на искривлённые палочки (вибрионы), извитые штопором палочки (спириллы), цепочки из шариков (стрептококки); возможны другие и в том числе более сложные формы бактериальных клеток. Некоторые прокариоты способны к движению — с помощью жгутиков, ресничек и другими способами. Особой простотой отличаются *микоплазмы*. Они наименьшие по размерам среди прокариотов, лишены жёсткого клеточного покрова, у них наиболее простой геном. Один из видов микоплазм имеет в геноме около 500 генов. Микоплазмы — симбионты или паразиты, нередко патогенные, обитающие в тканях разнообразных организмов, включая человека.

Помимо одноклеточных существуют многоклеточные и колониальные формы прокариотов. Многоклеточные нити могут ветвиться и образовывать агрегаты. Прокариотные клетки способны формировать бактериальные маты (4.1), объединяющие в своём составе множество многоклеточ-

ных нитей и продукты их жизнедеятельности (в том числе — полисахариды, карбонаты и силикаты). Маты представляют слои хрящевой или студенистой консистенции зеленоватого, грязно-жёлтого или иного цвета, располагающиеся на дне водоёмов разной глубины — пресных и солёных.

Обычно прокариоты размножаются простым делением, реже — почкованием. Кишечная палочка, например, способна делиться каждые 20 минут. Однако у прокариотов известен и половой процесс (конъюгация), при котором бактериальные клетки обмениваются генами. В неблагоприятных условиях бактерии образуют споры. Споруляция — очень сложный процесс, длящийся у бактерий 6–8 часов. В результате материнская клетка погибает, зато образуется спора, обладающая чрезвычайно высокой стойкостью к действию разнообразных факторов внешней среды.

Бактерий отличает большое экологическое разнообразие, чрезвычайно высокая стойкость многих из них к физико-химическим факторам. Среди всех организмов они предельно широко распространены на Земле, наиболее полно ограничивая биосферу. Около двух млрд. лет ранней истории земной биосферы в ней господствовали прокариоты. Эукариотные организмы заметно потеснили прокариотов и заняли ведущее положение в круговороте вещества и потоках энергии биосферы. Однако прокариоты успешно «вписались» в обновлённые экосистемы, сохраняя свою биологическую организацию без заметных изменений, и поддерживают своё широкое распространение на Земле в наше время.

Среди прокариотов найдены все возможные типы питания (2.4), обычно в разнообразных сочетаниях (фотолитотрофность, хемогетеротрофность и др.). Многие по преимуществу хемоавтотрофы и хемогетеротрофы, имеются фотоавтотрофы. Фотосинтез части фотоавтотрофных бактерий (зелёных и пурпурных) происходит без выделения кислорода. Известны бактерии *азробные* (обитают в среде, где есть свободный кислород) и *анаэробные* (в бескислородной среде), третьи способны к существованию и тут, и там. Прокариоты способны менять тип питания в зависимости от условий. Многие бактерии способны к фиксации молекулярного азота. При дыхании многие бактерии выделяют избыток энергии в виде тепла, вызывая разогрев субстрата (навоз, компост).

Наряду со свободно живущими, многие бактерии обитают в телах и клетках многоклеточных и одноклеточных организмов в качестве симбионтов или паразитов. Среди последних есть возбудители разнообразных заболеваний человека: ботулизма, пневмонии, проказы, туберкулёза, холеры, чумы и множества других. Иные паразитические болезнетворные бактерии поражают животных и растения. Симбиотические бактерии массами обитают в пищеварительном тракте млекопитающих и других животных, человека. Только в ротовой полости человека выявлено около 700 видов

бактерий (2009 г.). Симбионты пищеварительного тракта участвуют в процессе пищеварения, выделяя определённые ферменты и способствуя расщеплению целлюлозы и других веществ; бактерии и сами перевариваются ферментными системами организма-хозяина. Такой симбиоз жизненно необходим для последнего. Кроме того, бактерии находятся в других внутренних органах животных и человека и на их покровах.

Бактерии обитают в приземном слое атмосферы, почве, грунтах, пластовых водах, водоёмах суши, воде Мирового океана, в донных отложениях, в местах излияния литосферных флюидов. Жизнеспособные споры бактерий есть в атмосфере, в толще льдов Гренландии и Антарктиды, в вечномерзлых почвах, в осадочных породах и в ископаемых остатках организмов. Огромно значение прокариотов в круговороте веществ, в потоках энергии и информации биосферы и её подсистем, в поддержании плодородия почв, в продуктивности биоценозов Мирового океана. Самый массовый вид бактерий *Pelagibacter ubtique* обитает в Мировом океане, его биомасса превышает биомассу всех рыб океана.

Бактерии являются активными участниками разнообразных химических превращений вещества биосферы, влияют на процессы литогенеза и почвообразования, формирование газового состава различных сфер (включая восстановление и окисление железа и других металлов, серы, сероводорода, метана, фиксацию азота и денитрификацию). Бактериальный мир играет роль катализатора геохимического круговорота, связанного с глинистыми минералами. Болезнетворные и гнилостные бактерии приносят значительный вред человечеству, по оценкам, они губят 1/8 часть урожая культурных растений. Однако польза тоже велика: многие технологические процессы (например, брожение, переработка навоза, формирование генетических банков) обеспечивают бактерии; они перспективны для очищения среды от поллютантов, рекультивации почв; симбиотические бактерии необходимы для нормального функционирования организма людей и животных.

Описано более 7 (по другим источникам — более 10) тыс. видов прокариотов, предполагается, что ещё неописанных видов в десятки раз больше. Прокариотов делят на три царства: Бактерии (*Bacteria*), Археобактерии (*Archaeobacteria*), Цианобактерии (*Cyanobacteria*). Часть микробиологов рассматривает цианобактерий лишь как тип в составе царства Бактерии. Приведённая выше характеристика прокариотов относится, в основном, к бактериям. Классификация прокариотов очень спорна.

Археобактерии (археи) открыты только в 1977 году, отличаются от бактерий рядом биохимических, цитологических и физиологических особенностей (иной нуклеотидный состав ДНК и РНК, особое строение липидных мембран и отсутствие в составе клеточной стенки муреина). Пока

описано около 200 (500) видов археобактерий. Среди них есть гетеротрофы и хемотрофы. Есть свободноживущие и симбиотические формы. Обмен веществ у некоторых археобактерий идёт при участии *бактериородопсина*, который близок к родопсину — зрительному пигменту животных. Такие археобактерии (галобактерии) обитают в воде солёных озёр, придавая им пурпурный цвет.

Именно археобактерии живут в насыщенных соединениями серы и металлов растворах, которые изливаются из трещин в дне Мирового океана, нередко горячих. Первоначальная температура флюидов до 300–400 °С; археобактерии способны выносить до 110°. Среди них есть обитатели морских пещер. Известны археобактерии, которые утилизируют водород и углекислый газ, производя метан. Метанобразующие археобактерии функционируют в бескислородных условиях: в болотных почвах, илах, пищеварительном тракте жвачных млекопитающих и термитов. Ежегодная продукция метана археобактериями оценивается в 10⁹ т. В пористых породах дна Мирового океана (до 0,5 км ниже дна) обитают термофильные археобактерии (предпочитаемые ими температуры — около 80°С). По многообразию внешней формы клетки, широте распространения в природе, возможным типам питания археобактерии не уступают собственно бактериям.

Цианобактерии (прежнее название — синезелёные водоросли) являются, в основном, фотосинтетиками, выделяющими в окружающую среду свободный O₂, однако они способны и к гетеротрофности. Описано около 2,5 тыс. видов. Среди них есть колониальные формы, образующие цепочки из клеток, покрытых общим чехлом и слизью. Населяют водоёмы самых разных типов: с пресной, солёной, горячей водой, с яркими различиями в рН.

Цианобактерии способны существовать в пустынях (в том числе — арктических), довольствуясь парообразной водой и легко перенося промораживание. Подобно одноклеточным водорослям, способны к массовым размножениям, вызывая цветение воды. Нахождение в кишечнике карасей не лишает способности цианобактерий к размножению и фотосинтезу. Вместе с археобактериями цианобактерии формировали докембрийские сообщества, следы жизнедеятельности которых встречаются в осадочных горных породах в виде *строматолитов* — карбонатных образований с вторичным окремнением и выраженной слоистостью. В целом прокариоты заслуженно относятся к *пионерам* — видам, которые первыми заселяют лишённые жизни места.

Расшифрована наследственная информация многих сотен видов бактерий и других прокариотов. Изучение на молекулярном уровне даёт основания для дальнейшего пересмотра и совершенствования таксономии прокариотов, открывает новые возможности генетической инженерии и биотехнологии.

6.3. Царство Грибы (Fungi, Mycota)

Грибы относятся к эукариотам. От растений их отличает гетеротрофное (в основном сапротрофное) питание, неспособность к автотрофности, соотношение азотистых оснований в ДНК, которое больше напоминает таковое животных. В их теле совмещены хитиноподобные вещества и гликоген (как у животных) с целлюлозой и гемицеллюлозой (как у растений). Хотя наиболее очевидно размножение грибов спорами или частями грибницы, им свойственны также все основные формы полового и бесполого размножения. Диплоидная фаза грибов представлена зиготой и очень короткая. Остальную, большую часть своей жизни грибы гаплоидны.

Существуют одноклеточные а также многоклеточные грибы с почти неограниченным ростом мицелия. Среди грибов дрожжи, мукооровые (плесневые) грибы, к высшим грибам отнесены базидиомицеты. Из последних наиболее известны шляпочные грибы, формирующие плодовые тела.

Грибы — эффективные разлагатели органических веществ, включая целлюлозу и лигнин, парафин и сырую нефть. Мицелий грибов широко распространяется в почве, телах погибших растений и других органических объектах. Организм грибов собирает питательные вещества с больших площадей, являясь эффективным концентратом органических и неорганических веществ, включая поллютанты, в том числе — тяжёлые металлы и радионуклиды. Этим объясняются ядовитые свойства плодовых тел грибов (даже белых и шампиньонов), которые традиционно были пищевыми объектами населения. В последние годы обнаружена способность некоторых форм грибов, богатых меланином, к использованию энергии радиоактивного излучения.

Исследования лесных грибов в Северной Америке показали, что масса тела одного организма (мицелий) может составлять многие десятки тонн. Грибница почвенного гриба *Armillaria ostoyae* (из лесов штата Орегон) занимает площадь 890 га. Среди грибов есть свободноживущие, множество симбионтов и паразитов. Известны также хищные грибы, способные захватывать и переваривать мелких почвенных нематод и других столь же мелких животных. Описано более 100 тыс. видов грибов.

Для природных экосистем грибы важны прежде всего как эффективные разлагатели мёртвого органического вещества, как полезные симбионты растений. При создании лесных полос приживаемость деревьев в новом месте значительно облегчается наличием микоризы. В симбиозе с муравьями-листорезами грибы превращают целлюлозу в более простые сахара, перерабатывая до 20% листы тропических лесов. Лишайники — организмы-пионеры, в числе первых осваивающие вновь образовавшиеся фраг-

менты среды. Для человека полезны грибы в пищевом аспекте (дрожжи, съедобные грибы), как источник антибиотиков и других биологически активных веществ. Не следует преувеличивать пищевую ценность плодовых тел шляпочных грибов: их белки и хитиноподобные полисахариды организмом человека не усваиваются. Однако в умеренных количествах грибы имеют определённую диетическую ценность, полезны как балластная и вкусовая часть пищи. Грибы также полезны биологически активными веществами, антибиотиками. Некоторые грибы разводят в пищевых целях (шампиньон, вёшенка) или для получения биологически активных веществ. Лишайники и другие грибы могут использоваться в качестве биоиндикаторов, некоторые низшие грибы — для борьбы с нефтяным загрязнением.

Грибы являются причиной заболеваний человека и животных (стригущий лишай, лёгочные и другие микозы), растений (ржавчины, спорынья), наносят большой вред посевам культурных растений, деревянным сооружениям, пищевым запасам, изделиям из кожи. В Средние века спорынья была нередкой причиной заболевания людей, в числе симптомов которого — психические отклонения и гангрена. Многие микотоксины не разрушаются при кипячении. Отравиться можно ядовитыми видами грибов или грибами, обитающими в местах с высоким уровнем химического загрязнения. Меры безопасности — достаточный уровень знаний о съедобных и ядовитых грибах, полный отказ от использования незнакомых грибов. Нельзя собирать никакие грибы близ дорог с интенсивным автомобильным движением и в других местах с очевидным (или предполагаемым) высоким уровнем загрязнений поллютантами.

Среди грибов несколько особое место занимают *лишайники* (Lichenes), организм которых являет пример симбиоза гриба и зелёных водорослей (или цианобактерий). Обмен веществ со средой у них происходит, в основном, через атмосферу (воду они способны частично поглощать из субстрата), по этой причине лишайники чувствительны к загрязнению воздуха. Лишайники очень стойки к колебаниям температуры и интенсивному солнечному свету. Различают корковые (накипные) лишайники, напоминающие пятна корки (нередко яркой окраски) на камнях, стволах деревьев, стенах; листоватые лишайники; кустистые, которые могут размещаться на почве; бородатые лишайники, располагающиеся обычно на ветвях лесных деревьев. Растут лишайники медленно, в естественных условиях очень долговечны (сотни и, возможно, тысячи лет). В 2004 г. выявлены виды грибов, которые способны к факультативному (необязательному) симбиозу с одноклеточными водорослями.

Не менее своеобразны *слизевики*, или миксомицеты (Mycetozoa), вегетативные тела которых представлены многоядерной протоплазменной

массой, не подразделённой на отдельные клетки. Обычно слизевики ярко окрашены и способны к медленным передвижениям. Среди слизевиков — возбудители килы капусты и парши картофеля. Около 20 видов грибов России имеют статус особо охраняемых.

6.4. Царство Растения (Plantae)

Растения — фотоавтотрофные эукариотные организмы, производящие основную часть органического вещества и кислорода биосферы за счёт энергии Солнца. Лишь немногие растения являются животными, сапротрофами и паразитами. Растения отличаются от других эукариотов наличием плотных клеточных оболочек, хлоропластов и иных пластид, содержанием в клеточных оболочках целлюлозы и гемицеллюлозы, а в качестве запасного вещества клетки — крахмала. Растения производят великое множество своеобразных углеводов, жиров, сложных эфиров, аминокислот, белков, органических кислот и других соединений, среди которых много гормонов, алкалоидов и иных биологически активных веществ. Зелёные растения — безусловные доминанты среди продуцентов в биоценозах планеты, которые производят в год 150 млрд. т сахаров. Они играют важную роль в связывании CO₂ биосферы.

Растения в основном ведут прикреплённый образ жизни и неспособны к активным перемещениям и активному уходу от неблагоприятных условий. По этой причине, в отличие от животных, растения проявляют очень значительную пластичность онтогенеза (4.4.3) и ярко выраженную модификационную (прижизненную) изменчивость фенотипа. Описано свыше 400 тыс. видов растений, которые разделяют на три подцарства: Багрянки, Водоросли (Настоящие водоросли) и Высшие растения.

Багрянки, или Красные водоросли (Rhodobionta), отличаются от других водорослей содержанием в хлоропластах не только хлорофилла и каротиноидов, но также особых пигментов фикоэритрина и фикоцианина. Продукт фотосинтеза — углевод, подобный гликогену. Эти пигменты способны улавливать даже малое количество света, использовать синеголубые лучи, проникающие в воду океана глубже других. Поэтому красные водоросли обитают на глубинах до 100–200 м. Среди них есть одноклеточные и многоклеточные. Размножение бесполое и половое, в жизненном цикле преобладает диплоидная фаза. Известно около 6 тыс. видов. Красные водоросли — сырьё для получения агара.

Водоросли (Phycobionta, Algae) очень разнообразны: от планктонных одноклеточных до гигантских **макрофитов** (крупные погружённые растения водных биоценозов) длиной в десятки метров. Немногие водоросли миксотрофны или гетеротрофны, есть паразиты. Обитают в водах Мирового океана (на глубине проникновения солнечного света), в пресных и солё-

ных водоёмах суши, включая горячие источники, в тающем снегу («красный снег»), в почве, в коре деревьев, на скалах и в прочих достаточно влажных условиях. Вместе с цианобактериями водоросли играют роль основных продуцентов Мирового океана. Известно около 33 тыс. современных водорослей. Выделяют отделы водорослей: Пирофитовые, Золотистые, Диатомовые, Эвгленовые, Бурые, Жёлто-зелёные, Зелёные, Харовые.

Диатомовые водоросли одноклеточны, но образуют небольшие колонии. Многие из них планктонны, некоторые обрастают поверхности в виде жёлтой плёнки: дно, нижнюю поверхность льда, кожу китов. Диатомовые — основной поставщик органических веществ в Мировом океане. Клетки диатомовых покрыты твёрдым панцирем из двух половинок, материал которых — аморфная двуокись кремния. В благоприятных условиях эти водоросли быстро размножаются, делясь каждые 3 часа, придавая жёлто-бурый цвет океану. Продукт фотосинтеза диатомовых водорослей — жидкое масло с запахом, который привычно называть рыбьим. Питающиеся диатомовыми водорослями мелкие ракообразные и рыбы (анчоусы, шпроты, сардины), другие виды, связанные с ними через пищевые цепи (крупная рыба, тюлени, киты-полосатики, рыбацкие птицы и т. д.), приобретают вместе с жиром запах рыбы. Отмирающие диатомеи скапливаются на дне водоёмов в виде диатомового ила, который со временем трансформируется в осадочные горные породы, богатые кремнезёмом.

Одноклеточные водоросли Кокколитофорида (**Золотистые** водоросли) несут **кокколиты** — микроскопических размеров (от 0,25 до 30 мкм) известковые тела. За миллионы и десятки миллионов лет из них формируются толщи известняков. Из кокколитов на 50–75% состоит песчаный мел. Считается, что кокколитофорида связывают значительную часть углекислого газа Мирового океана. Хлорелла (из **Зелёных** водорослей) — одноклеточная водоросль, известная очень высокой продуктивностью за счёт использования для фотосинтеза 10–12% поступающей солнечной энергии, что недоступно другим фотосинтетикам.

Многokлеточные **Бурые** водоросли (например, морская капуста) — источник ценных пищевых продуктов, богатых йодом и антимулагенами. К бурым водорослям относят и знаменитые саргассы.

Высшие растения (Embryophyta) ещё более разнообразны (около 300 тыс. видов), имеют правильное чередование полового (гаметофит) и бесполого (спорофит) поколений. В жизненном цикле преобладает спорофит (диплоидная фаза). Среди них представлены формы эволюционно наиболее прогрессивных растений, сложно дифференцированных на ткани и органы, с редуцированным гаметофитом, надёжно защищённым от внешних воздействий. Основное направление эволюционного развития высших растений — приспособление к обитанию в наземных условиях.

Выделяют отделы ныне существующих высших растений: Моховидные, Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные, Голосеменные и Цветковые (Покрытосеменные). Все эти отделы, кроме Моховидных, объединяют под общим названием Сосудистые.

Значение высших зелёных растений для биосферы огромно: это создание на основе фотосинтеза значительной доли органического вещества биосферы; активное участие в глобальном круговороте вещества, потоках энергии и информации в экосистемах и биосфере в целом. Заметна их доля в поддержании относительного гомеостаза биосферы, связывании CO_2 и синтезе O_2 ; в синтезе очень значительного разнообразия органических веществ, для многих из которых растения являются единственным источником. Выдающаяся и многообразная роль растений (диких и одомашненных) в жизни человечества общеизвестна (глава 1). Свыше трёх тысяч видов растений (в основном из тропиков) используются в качестве комнатных. Около 25 тыс. видов высших растений мировой флоры являются редкими или есть угроза их исчезновения. В России таких растений более 500 видов.

Описано около 25 тыс. видов **Моховидных** (Bryophyta) растений. Из них **Сфагновые мхи** являются средообразующими видами (**эдификаторами**) в низинных и верховых болотах таёжных лесов и тундры. Эти болота имеют важную регулирующую роль в водном режиме рек, служат природным механизмом очищения воды, генерируют и аккумулируют толщи торфа; здесь обычны обширные ягодники (из клюквы, брусники, голубики, морошки). **Зелёные мхи** на обширных площадях таёжных лесов, особенно в средней и северной подзонах тайги, образуют сплошной или почти сплошной напочвенный покров, очень часто в сочетании с ягодными кустарничками (черника, брусника).

Среди отдела **Голосеменные** (Pinophyta) наиболее известны хвойные растения. Описано около 700 видов голосеменных: деревья, кустарники, полукустарники, кустарнички. В северном полушарии хвойные являются основными лесообразующими видами тайги. В России наибольшие площади заняты лиственницами, широко распространены виды сосен и елей; эти хвойные в таёжных лесах являются основными средообразующими видами деревьев. Вечнозелёные хвойные растения отличает способность к фотосинтезу при отрицательных температурах среды, но продуктивность фотосинтеза при этом понижена. Очень велико значение хвойных деревьев и хвойных лесов для человека: сырьевое (лесохимия и лесопереработка), оздоровительное, рекреационное, культурно-эстетическое, в озеленении городов.

Самый большой отдел (свыше 240 тыс. видов, около 400 семейств) — **Цветковые** (Angiospermae), которые по разнообразию среди растений не

имеют себе равных. Велика их роль в естественных наземных экосистемах — лесных и луговых. Жизненно необходимое значение цветковые растения имеют в истории человечества и его современной жизни. Наиболее разнообразны или важны для природных экосистем и человека порядки и семейства: Орхидные, Злаковые, Осоковые, Лилейные, Розоцветные, Бобовые, Сложноцветные, Зонтичные, Крестоцветные, Лютиковые, Берёзовые (берёза, ольха), Ивовые (ивы, тополя, осина), Вересковые (клюква, черника, голубика, брусника), Паслёновые.

Наиболее богато видами семейство *Орхидные* (около 30 тыс.), которых более всего в тропиках и субтропиках. Многие виды орхидей в цветущем состоянии очень красивы, в этом — одна из главных причин сокращения их численности и ареалов. Примерно половина видов семейства находится в угрожаемом состоянии.

Злаковые обеспечивают человечество хлебом (рис, пшеница, кукуруза, просо), являются ценными кормовыми растениями, составляют значительную часть травостоя или доминируют в степях, на лугах. *Осоковые* являются важными пастбищными растениями, доминируют на сырых лугах и болотах, их заросли окаймляют водоёмы. К этому семейству относят папирус. *Лилейные* ценятся как пищевые и лекарственные (луки, чеснок), декоративные растения (тюльпаны). *Розоцветные* представлены культурными плодовыми и ягодными деревьями, кустарниками, травянистыми растениями; в естественных условиях это разнообразные деревья, кустарники, лесные и луговые травы.

Бобовые известны как огородные культуры, травянистые растения лугов, дающие ценное, богатое белками сено, кормовые растения, способные повышать содержание азота в почве. Деревья и кустарники обычны в озеленении. Среди *Сложноцветных* множество декоративных форм, обычных и массовых членов луговых фитоценозов, есть богатые маслом (подсолнечник) и инулином (топинамбур); многие являются лекарственными растениями (полыни, ромашки, тысячелистник и т. д.). *Зонтичные* образуют высокотравные луга или травостой лесных полян и светлых лесов, возделываются в огородах. Многие из зонтичных опасно ядовиты (цикута, борщевик Сосновского, болиголов).

Крестоцветные заметны на лугах и особенно в составе сорной растительности сельскохозяйственных ландшафтов. Велико их значение как ценных овощных, масличных (горчица, рапс), лекарственных, пряных и декоративных растений. *Лютиковые* обычно доминируют в травостое весной, многие из них ядовиты, есть лекарственные (горицвет). К *Берёзовым* относятся берёза, ольха, лещина. Лиственные леса России в значительной мере составлены этими видами, а также представителями *Ивовых*. Они традиционно широко используются в практических целях, в том чис-

ле, для озеленения городов. Ягодные растения (*Вересковые*) имеют важное пищевое и лекарственное значение. Голубика успешно введена в культуру. *Паслёновые* имеют первостепенное пищевое значение (картофель, томат), а также лекарственное (белладонна) и декоративное. Исследования последних лет (2007) показали, что загадочная балканская нефропатия вызывается хлебом, выпеченным из муки, засорённой растением кирказон обыкновенный, или аристолохия (*Кирказоновые*). Примерно у половины заболевших развивается также рак мочевого пузыря. Причина — в мутагенной активности аристолохиевой кислоты.

6.5. Царство Простейшие (Protozoa)

Все эукариотные одноклеточные организмы иногда объединяют под общим названием Протисты. Среди них Простейшие обладают гетеротрофностью и обычно рассматриваются в числе животных.

Простейшие имеют единственную клетку, которая отличается от типичной эукариотной клетки рядом признаков и общей сложностью. Клетка некоторых из них (инфузории и фораминиферы) наряду с обычным ядром (микронуклеус) включает сложное ядро (макронуклеус) с многократно копированными хромосомами; клеточная оболочка представлена трёхслойной мембраной; нередко формы со скелетом, другие обладают ресничками или жгутиком, некоторые способны образовывать псевдоподии (временные выросты цитоплазмы). Простейшие размножаются бесполым и половым путями — с помощью конъюгации или при участии гамет. В неблагоприятных условиях клетка превращается в цисту, которая обладает повышенной стойкостью к действию факторов среды.

Распространены простейшие всесветно и в разных условиях: известны планктонные, сидячие (колониальные и одиночные), морские и пресноводные, обитатели пляжей и почвенные одноклеточные; существуют хищные, симбиотические и паразитические формы. Последние могут быть причиной серьёзных заболеваний.

Известно примерно 27 тыс. (по другим данным — свыше 30 и даже 100 тыс.) простейших, подразделяющихся на 30 типов. Около 3,5 тыс. видов являются паразитами растений и животных. Примерно 25 видов паразитируют в организме человека. Основные типы простейших: Саркомастигофоры, Споровики, Книдоспоридии, Микроспоридии и Инфузории.

Фораминиферы, глобигерины и радиолярии имеют раковинки, которые в массовых масштабах за геологически значимое время накапливаются на дне водоёмов, образуя известняки, трепел и другие осадочные породы. Эти простейшие, амёбы, а также некоторые очень полезные симбиотические жгутиковые (из пищеварительного тракта жвачных) и, напротив, болезнетворные паразиты (лямблии, трихомонады, трипаномы) объединяются в тип *Саркомастигофоры*.

Инфузории считаются наиболее сложными из простейших. Среди них есть свободно плавающие, планктонные, сидячие формы, наружные и внутренние паразиты, симбионты.

Наиболее заметна роль в круговороте вещества морских планктонных скелетообразующих простейших. Эта роль обнаруживается в наличии ископаемых: мела, опок, мергеля, трепела. Ископаемые одноклеточные служат в исторической геологии руководящими формами. Некоторые простейшие являются опасными паразитами рыб, медоносных пчёл и тутового шелкопряда. Другие простейшие вызывают амёбную дизентерию, малярию, токсоплазмоз (его распространители — кошки), трипаносомозы (сонная болезнь), лейшманиозы и прочие болезни человека и животных.

6.6. Царство Животные (*Animalia*)

Эукариотным многоклеточным животным свойственна гетеротрофность. Важнейшие следствия животного типа питания — подвижность, высокая степень активности, сложное расчленение тела на ткани и органы, развитие переднего и заднего отделов тела, формирование нервной системы и органов чувств.

Животные распространены в биосфере почти повсеместно, уступая в широте распространения только прокариотам. Согласно закону экологических пирамид (8.3) показатели продуктивности животной части биосферы в десятки раз уступают таковым растений. Зато животным, особенно хищникам и паразитам, свойственна роль регуляторов потоков вещества и энергии в экосистемах биосферы.

Основные типы современных многоклеточных животных: Губки, Кишечнополостные, Плоские черви, Круглые черви, Кольчатые черви, Иглокожие, Моллюски, Членистоногие, Хордовые. Любой из типов животных имеет определённое значение для полноценного функционирования биосферы как единой, целостной системы высокой степени сложности и интегрированности, а также является немаловажным природным ресурсом. Нередко представители разных типов наносят человечеству определённый вред. Всё же по значению заметно выделяются класс Насекомые из типа Членистоногие и подтип Позвоночные из типа Хордовые. Позвоночные подразделяются на классы Круглоротые, Рыбы, Земноводные, Рептилии, Птицы и Млекопитающие.

Все аспекты полезности живых объектов (гл. 1) значимы в отношении животных. Практически в любом регионе России местная фауна, например, насекомых, даёт возможности для подбора видов-индикаторов, отражающих состояние экосистем. Не составляет исключения и городская среда. После растений животные — наиболее заметная часть живой природы, причём по видовому разнообразию животные значительно превосходят все

остальные царства (5.2.7). Соответственно очень велика их доля в генетическом банке биосферы и велик ресурсный потенциал животных для целей генной инженерии и биотехнологии.

Именно животные или их производные нередко становились и становятся целью алчных интересов людей (пушнина, панты, рога носорогов, медвежья желчь, красивые бабочки, редкие экзотические животные). Морские звери были и в некоторой степени остаются основой благополучия коренных жителей Гренландии и Чукотки. Комары, оводы, знаменитая муха це-це, таёжный клещ и другие виды — яркие примеры животных, из-за которых освоение многих регионов Земли было и продолжает оставаться проблемным или рискованным. Очень много значат животные для фольклора, мировой литературы, изобразительного искусства. Нередко именно ценные свойства и привлекательность многих животных явились причиной их интенсивного истребления или вылова, вследствие чего эти виды (или подвиды) вымерли (дикий тур, морская корова, африканский бурый медведь) либо оказались в статусе вымирающих (азиатский гепард, горилла, кречет, некоторые райские птицы).

6.6.1. Беспозвоночные животные

Все виды многоклеточных животных, кроме типа Хордовые, объединяют под общим названием *беспозвоночные*, не имеющим таксономического значения. Организм животных типа *Кишечнополостные* (Coelenterata) развивается только из двух зародышевых листков — эктодермы и энтодермы. Описано примерно 9 тыс. видов. Возможны две основные формы — сидячая и активно плавающая. Нередко последняя — это личиночная фаза, способствующая распространению. Широко известны пресноводная гидра, коралловые полипы, медузы, актинии. Некоторые ядовитые медузы опасны для купальщиков и даже представляют помеху для рыболовства (при массовых нашествиях), отравляя улов в сетях. Масса тела отдельных видов медуз может составлять около 200 кг. Коралловые полипы очень важны в экосистемах Мирового океана как *фильтраторы*, очищающие воду, и рифообразователи, связывающие углекислый газ. Это виды-эдификаторы коралловых рифов — экосистем, отличающихся высоким уровнем биоразнообразия. Коралловые полипы очень чувствительны к изменениям в среде обитания (температуры, солёности, мутности воды, уровня загрязнений), поэтому интересны в целях биоиндикации. Антропогенное воздействие последних десятилетий привело к значительному сокращению распространения кораллов в Мировом океане. По оценкам, после 1998 г. (когда произошло очень сильное явление Эль-Ниньо) в Индийском океане погибло до 90 % кораллов.

В типе *Плоские черви* (Plathelminthes) описано около 16 тыс. видов. Основные классы: Ресничные черви (Турбеллярии), Сосальщики (Трематоды), Ленточные черви (Цестоды). Тип объединяет экологически очень разнообразных, широко распространённых червей, почти все формы которых гермафродитны. Обитают в воде, почве, организмах растений, животных и человека. Длина тела от 0,5 мм до 30 м (ленточный червь из кишечника кашалота).

Тип очень богат паразитическими формами, многие из которых обитают в организме домашних животных и человека. Для трематод свойственны жизненные циклы со сменой нескольких хозяев. Человека поражают печёночный сосальщик, кошачья двуустка, ланцетовидный сосальщик и др. Промежуточными хозяевами обычно бывают пресноводные и наземные брюхоногие моллюски, рыбы. Человек может стать хозяином сосальщиков (и ленточных червей), употребляя в пищу сырую (плохо обработанную термически) рыбу или печень млекопитающих, употребляя сырую воду или ягоды в местах пастбы домашних животных. Из ленточных червей широко известны разные виды лентецов, цепней, эхинококк. Все эти паразиты поражают домашних млекопитающих и представляют определённую опасность для здоровья человека при несоблюдении правил гигиены, личной и общественной безопасности.

В типе *Круглые черви* (Нематоды — Nemathelminthes) описано уже свыше 23 тыс. видов. Обитают в воде и на дне пресных водоёмов, морей и океанов, на морских пляжах, во влажной почве, обнаружены в многолетних льдах; другие нематоды паразитируют во множестве растений и животных (позвоночных и беспозвоночных), есть паразиты человека: аскарида, трихинелла, филярия. Им соответствуют болезни аскаридоз, трихинеллёз, слоновая болезнь.

Кольчатые черви (тип Annelida) менее многочисленны, но столь же разнообразны и широко распространены: в морях (донные и активно плавающие), пресных водоёмах, почве. Есть хищники, сапротрофы, паразиты. Кровососущие пиявки обитают в воде и среди растительности во влажных тропиках Юго-Восточной Азии. Обитающие в воде кольчатые черви имеют значение как фильтраторы, пищевые объекты рыб. Общеизвестна почвообразующая роль дождевых червей. В наше время растёт значение *вермикультуры* (червеводства), где объектами разведения с целью улучшения почвы являются калифорнийский червь и другие виды. В Красную книгу России (2002 г.) внесены 13 видов кольчатых червей.

В середине XX столетия был установлен тип *Погонофоры*, описано около 160 видов. Эти напоминающие червей обитатели морского дна способны существовать на глубинах от 20 м до 8 км и более. Здесь действуют подводные источники *флюидов* (холодных или горячих) — насыщенных

соединениями серы, тяжёлых металлов и газообразными веществами растворов, изливающихся через трещины океанического дна. **Рифтии** — наиболее крупные представители погонофор, выделялись некоторыми учёными в особый класс **Вестиментиферы**. Согласно более новому взгляду, основанному на методах молекулярной генетики, все погонофоры объединяются в одно семейство из типа Кольчатые черви. Рифтии имеют тело длиной до 2,4 м, диаметром 3,5–4 см. На свободном конце их тела помещается яркий красный султан из щупалец, цвет которым придают просвечивающие сосуды, наполненные красной кровью. Функцию дыхания и питания выполняют щупальца. Пищеварительная система в привычном понимании отсутствует. В теле рифтий, в особой губчатой ткани (**трофосома**), содержится масса симбиотических архебактерий, способных к хемосинтезу; архебактерии получают энергию при окислении серы из сероводорода. Их деятельность обеспечивает энергией хозяев — рифтий. Видимо, бактерии перевариваются рифтией, а заодно перевариваются и другие мелкие пищевые объекты, захваченные щупальцами. Погонофоры являются членами хемобиоса.

В типе **Моллюски** (Mollusca) описано около 120 тыс. видов. Строение моллюсков очень своеобразно, различают три главных отдела: голову, туловище и ногу. Большинству свойственна раковина. Брюхоногие по числу видов доминируют (90 тыс.), имеют спирально закрученную раковину. Двустворчатых моллюсков около 20 тыс. видов, к ним относятся пресноводные беззубка и перловица. Головоногих моллюсков (осьминоги, кальмары, каракатицы) за их сложное поведение называют приматами моря. У них почти замкнутая кровеносная система, в нервной системе представлен головной мозг. Длина щупалец двух крупнейших видов кальмара достигает 12 метров, длина тела — 10 м.

Довольно много моллюсков обитает на суше и в пресных водоёмах, но особенно велико их разнообразие и обилие в водах Мирового океана. Среди них есть донные, сверлящие известковые рифы, плавающие, ползающие формы. Есть фильтраторы (питающиеся мелкими планктонными организмами или взвешенными в воде частицами органического вещества), хищники, растительноядные. Некоторые вооружены ядовитыми железами, другие могут наносить вред сооружениям из известняка и дерева. Дрейссена, размножаясь в больших количествах, забивает водотоки. Моллюски полезны как фильтраторы воды, пищевые объекты многих животных и человека. Ведётся культура устриц, мидий, морских жемчужниц. 40 видов моллюсков внесены в Красную книгу России, в Красный список МСОП — 974 вида (2005 г.).

Среди других беспозвоночных животных **Членистоногие** (тип Arthropoda) отличаются высокой сложностью и многими прогрессивными

чертами организации. Описано около 1 млн. современных видов. Парные конечности у членистоногих представляют собой многоколенные рычаги, способные выполнять разнообразные функции. Двигательную функцию выполняют хорошо дифференцированные мышцы. Представлен наружный хитиновый скелет, который может пропитываться солями кальция. Функционирует незамкнутая кровеносная система. Имеются сложно устроенные **фасеточные глаза**, реагирующие на движение объекта.

Животные класса **Ракообразные** дышат жабрами или всей поверхностью тела. Класс объединяет более 20 тыс. современных видов. Ракообразные — обитатели морей, в животном планктоне которых они составляют примерно 90 % биомассы; живут они также в пресных и солёных водоёмах суши, есть наземные формы. Существуют планктонные, придонные, сидячие, плавающие ракообразные; есть хищники, падалеяды, фильтраторы, эктопаразиты. Крабы способны жить при резких колебаниях солёности воды и её уровня (в приливно-отливной полосе), могут долго находиться вне воды. Ракообразные имеют большое значение в водных экосистемах, в том числе как активные участники процессов самоочищения, удобны для биоиндикации состояния экосистем (речной рак, планктонные ракообразные); являются объектами промысла (крабы, морские раки). Уловы камчатского краба (вес до 7 кг) во второй половине XX столетия достигали 300 млн. экз. Три вида ракообразных внесены в Красную книгу России, 429 — в Красный список МСОП (на 2005 г.).

Животные класса **Трилобиты** населяли моря палеозоя и вымерли примерно 190 млн. лет назад. Описано около 10 тыс. видов. Напоминали крупную мокрицу до 75 см длиной, обитали, в основном, на дне; существовали также и плавающие формы. Трилобиты входили в число доминирующих животных палеозоя, в наше время в массе встречаются в ископаемом состоянии. Сохранность окаменелостей нередко прекрасная. Дыхательный пигмент крови — гемоцианин. Предполагается наличие среди трилобитов форм, имевших в качестве симбионтов хемоавтотрофных бактерий. Пищеварительный аппарат таких трилобитов был атрофирован.

В отряде **Пауки** (класс Паукообразные) около 27 тыс. видов. Представляют собой высоко специализированных хищников, многие из которых используют для охоты сотканную из паутины ловчую сеть. Большинство из пауков ядовиты, некоторые опасны для человека. Отряд **Клещи** (тот же класс) включает более 10 тыс. видов. Есть хищники, паразиты, сапротрофы (почвенные клещи). Таёжный клещ переносит возбудителей таёжного энцефалита (вирус) и боррелиоза (спирохета), другие клещи распространяют возбудителей сыпного и возвратного тифа, туляремии, геморрагической лихорадки. Клещи вредят лесным, полевым и садовым растениям, пчеловодству, портят продукты. Перьевые и волосяные клещи вызывают аллергию, неприятно известен чесоточный клещ.

Класс *Многоножки*, как и насекомые, относится к подтипу Трахейнодышащие. Многоножек около 10 тыс. видов, это обитатели почвы или её поверхности, разлагающей древесину. Есть хищные и питающиеся гниющей растительностью. Их основная роль в биоценозах — участие в разложении органических остатков.

В классе *Насекомые* описано 760 тыс. видов, предполагается, что неизвестных учёным видов в несколько раз больше. Тело насекомых разделяется на голову, грудь и брюшко. С грудью соединяются три пары конечностей. Ротовой аппарат имеет единое эволюционное происхождение, основные типы его устройства следующие: грызущий (жесткокрылые, тараканы, саранчовые), сосущий (бабочки), колюще-сосущий (комары, клопы), грызуще-сосущий (пчёлы), лижущий (комнатная муха). Большинство насекомых имеют две пары крыльев, наружный скелет состоит из хитина. В нервной системе представлен головной мозг. Мышечная и пищеварительная системы отличаются сложной дифференцировкой и разнообразием в разных отрядах и семействах. Дыхательная система трахейная. Кровеносная система незамкнутая, кровь не участвует в транспорте кислорода и называется *гемолимфой*.

Цикл развития довольно сложный, при полном превращении включает яйцо, личинку, куколку, имаго (взрослое насекомое). У части насекомых превращение неполное. Индивидуальная жизнь насекомых может длиться многие недели и месяцы (дрозофилы, тли), 4–5 лет (майский жук) и до 17 лет (американская семнадцатилетняя цикада). В подсохшей древесине, при дефиците белков, личинки усачей доживали без превращения до 40–45 лет!

Насекомые общаются посредством системы сигналов: зрительных (оптических), звуковых и химических. Нередки ядовитые насекомые; ядовитой может быть гемолимфа или секрет особых желёз, которые функционируют совместно с жалом (видоизменение яйцеклада) или ротовым аппаратом. Многим насекомым свойственна социальность и очень сложные формы поведения. В семьях социальных насекомых выражены полиморфизм особей, чёткое распределение внутрисемейных функций и высокая степень зависимости особей от семьи (4.1).

Во многих функциях (галлообразование и откладывание яиц наездниками в тело личинки усача или рогахвоста, скрытой в древесине; полёт, химическое оружие насекомых, чувствительность органов химического и звукового чувства и проч.) эволюция насекомых нашла рациональные и миниатюрные решения биотехнологических проблем, которые ещё только предстоит преодолеть человеку. Использование изобретений эволюции насекомых — очень перспективное направление бионики.

Насекомые, в основном, — животные суши, и здесь они распространены чрезвычайно широко, включая пресные водоёмы, почву, лесную под-

стилку, все ярусы растительности. Насекомые многочисленны во всех географических зонах и высотных поясах, успешно существуют в сельскохозяйственных ландшафтах и городах. Среди насекомых есть растительноядные, питающиеся любыми частями (от корней до цветков и семян) живых и мёртвых растений; многие — хищники и паразиты растений и животных с весьма причудливыми и изощрёнными приспособлениями; есть потребители экскрементов (*копрофаги*) животных и человека. Известно очень мало биологических объектов, которые не имели бы потребителя из класса насекомых. Это, пожалуй, только кости и зубы позвоночных, хитин.

Учёные различают до 40 отрядов насекомых. В отряд *Жесткокрылые* (жуки) объединяют свыше 300 тыс. видов. Среди жуков есть «специалисты» в пищевом использовании весьма разнообразных объектов биологического происхождения. В результатах жизнедеятельности жуков можно найти все варианты полезности и вредности для человека и многосторонней необходимости в жизни экосистем и биосферы. Достаточно назвать значение колорадского и майского жуков, щелкунов, короеда-типографа, усачей; жужелиц (хищники), божьих коровок, жуков-мертвоедов, кожеедов, навозников. Жуки-нарывники паразитируют в семьях общественных насекомых. 36 видов жёсткокрылых внесены в Красную книгу России (2002 г.).

В отряд *Перепончатокрылые* включено около 300 тыс. видов. Среди них много общественных насекомых: пчёлы, осы, шмели, муравьи. В семьях общественных перепончатокрылых описан полиморфизм — наличие каст. Постройки этих насекомых (гнезда ос и пчёл, муравейники, грибные «огороды»), их взаимоотношения с разнообразными симбионтами поражают воображение своей целесообразностью и разнообразием. Для популяций общественных насекомых (муравьи) характерна территориальность в сочетании с охраной от других семей.

Огромно значение для человечества медоносной пчелы. Перепончатокрылые выполняют функции опылителей (пчёлы, шмели), паразитов растений (орехотворки), вредителей растений (пилильщики); паразитов животных (наездники) и хищников (осы) с регулирующей ролью в отношении населения многих других насекомых и пауков; потребителей разнообразной доступной биомассы (муравьи). Сельское хозяйство, особенно активная химизация ландшафтов, наносит значительный ущерб разнообразию перепончатокрылых. Заметно пострадали шмели, снижение численности которых, в свою очередь, сказалось на полноте опыления цветущих луговых и полевых растений и эффективности растениеводства. В Красную книгу России внесены 23 вида.

В отряде *Чешуекрылые* (бабочки) около 140 тыс. видов. Бабочки также значимы для целостности экосистем, очень разнообразны варианты их пользы и вреда для человека. Завоз непарного шелкопряда в Северную

Америку породил проблему для тамошних лесоводов. Известны сезонные перелёты некоторых бабочек, ставшие зрелищным объектом для туристов и любителей природы в США. Культура шелковичных червей (гусеницы тутового шелкопряда) ведётся не менее 2500 лет. Огромно эстетическое значение бабочек как заметнейшего, яркого и красочного элемента ландшафта в тёплое время года. Многие бабочки мировой фауны становятся редкими, причём в мире сформировался всё растущий спрос на сувениры и коллекции из наиболее красивых представителей отряда. В Красную книгу России внесены 33 вида.

В отряде *Двукрылые* примерно 80 тыс. видов. По своей роли в функционировании экосистем и биосферы, по разнообразию значения для человека, чаще негативного, двукрылые не уступают другим отрядам насекомых. Отрицательное значение мошек, мокрецов, комаров, москитов, мух, слепней, оводов широко известно. Все эти двукрылые не только отравляют жизнь человека и животных (включая домашних и диких млекопитающих). Они переносят возбудителей многих опасных заболеваний; снижают надои молока у коров; личинки полостных и подкожных оводов изнуряют и истощают животных, ухудшают качество шкур. С другой стороны, взрослыми двукрылыми, их кладками (яйца) и личинками (в воде и на почве) питается масса животных: птицы, рыбы, амфибии, хищные и паразитические беспозвоночные.

При всей непривлекательности, докучливости и разнообразных формах вреда от двукрылых следует признать, что эти насекомые — очень предприимчивые члены биоценозов, оперативно реагирующие на любую возможность использовать пищевые ресурсы в природных экосистемах. И в этом их огромная экосистемная роль. Точно так же в городских и сельских ландшафтах двукрылые оперативно и эффективно находят, используют и указывают человеку (биоиндикаторы!) на проявления недалёковидности, бесхозяйственности и антисанитарии. Тучи мух есть показатель санитарного неблагополучия, условия для которого созданы людьми. В разумно устроенном городском ландшафте, хозяйстве, многоэтажном доме не должно быть летнего изобилия комнатных и навозных мух, круглогодичного обитания комаров.

Мухи наиболее успешно из двукрылых осваивают роль синантропных видов, активно включаясь в экосистемы, создаваемые человеком. Двукрылые дают массу примеров продолжающейся биологической эволюции, направленность которой во многом определяется человеком (12.7).

В отряде *Прямкрылые* описано более 20 тыс. видов. В составе отряда — кузнечики, кобылки, сверчки, саранча. Последняя давно известна как хрестоматийный пример животного, несущего народам разорение и голод. Подсчитано, что потомство одной самки перелётной саранчи (одна кладка

содержит несколько сот яиц) за лето съедает столько же корма, сколько нужно для двух овец. Среди стадных видов саранчи действует эффект группы: при высокой плотности в скоплениях насекомых меняется поведение, окраска и физиология, скорость развития. Высокая плотность и угроза голода — главный стимул для миграционного поведения. Саранча способна мигрировать на десятки километров, при попутном ветре — на сотни и даже тысячи. В последние годы в государствах, возникших на месте бывшего СССР, саранча вновь становится реальной угрозой для растениеводства. В природе экосистемная роль прямокрылых (растительноядных и хищных) наиболее существенна в травянистых биоценозах: степных и луговых. Имея богатые возможности для производства стрекочущих звуков, прямокрылые создают звуковую среду в квартирах (сверчки), селениях и ландшафтах с травостоем и древесно-кустарниковой растительностью (кузнечики, кобылки). В Красную книгу России внесены два вида прямокрылых.

Отряд *Термиты* относительно невелик (свыше 2600 видов). Зато многие из них относятся к общественным насекомым. Очень велика их экосистемная роль, особенно — в разложении древесины. С этим же связана их вредящая деятельность. Биомасса термитов втрое превышает биомассу человечества (на 1998 г.).

6.6.2. Позвоночные животные

Тип *Хордовые* характеризуется наличием *хорды*, или осевого внутреннего скелета, центральной нервной системы и жаберных щелей, имеющих в глоточном отделе пищеварительной трубки. Хорда и жаберные щели обязательно появляются в эмбриональном состоянии, но у многих хордовых во взрослом состоянии не сохраняются. Описано свыше 46000 (по другим источникам — свыше 60 000) видов.

В подтипе *Позвоночные* свыше 42000 видов. Все они отличаются подвижным образом жизни, высоким уровнем развития нервной системы, в составе которой есть головной и спинной мозг; наличием органов чувств (в том числе — органов боковой линии рыб), органов движения и других систем. Система органов выделения включает почки, функционирующие очень интенсивно. Кровеносная система замкнутая, есть сердце. Имеется костный или хрящевой скелет, в том числе — череп и позвоночник. Челюстной аппарат (есть у всех, кроме круглоротых) и косточки внутреннего уха являются производными дуг жаберного скелета.

6.6.2.1. Рыбы

В надклассе *Рыбы* объединяются хрящевые, химеровые, двоякодышащие, кистепёрые и лучепёрые рыбы. Описано свыше 32 тыс. видов,

и каждый год добавляются новые. Во всех чертах организации рыб проявляются адаптации к обитанию в водных условиях, эти приспособления совершенствовались на протяжении примерно 400–450 млн. лет (с силура). Рыбы занимают доминирующее положение в морских экосистемах и во многих водных экосистемах суши. Площадь Мирового океана составляет 71 % поверхности планеты, кроме того, свыше 0,5% поверхности суши занято внутренними водоёмами. С учётом большого количества видов рыб (около 50 % от всех позвоночных мира), массовости многих видов, рыбы могут считаться доминирующим таксоном позвоночных животных планеты.

Оплодотворение у рыб наружное, размножаются они, откладывая икру во внешнюю среду (есть исключения). Количество икринок, продуцируемых самкой, от немногих единиц и десятков (хрящевые рыбы) до сотен тысяч и даже миллионов (треска, обыкновенный сом, тунцы).

Рыбы способны обитать в воде с разным содержанием солей, кислорода, с различной температурой и кислотностью. Живут у дна, в норах и пещерах, среди коралловых рифов и подводной растительности, в толще воды и у поверхности. Известно много примеров симбиоза среди рыб разных видов или рыб с другими организмами (коралловыми полипами, голотуриями). Рыбы способны выживать в периодически пересыхающих водоёмах, закапываясь глубоко в ил (карась) или грунт дна (двоякодышашце). Серебряный карась выживает в водоёмах, промерзающих до дна. Есть рыбы, способные дышать атмосферным воздухом (двоякодышашце, илестые прыгуны, лабиринтовые, некоторые сомовые), глаза некоторых (четырёхглазки) могут видеть и в воде, и в воздухе.

Летучие рыбы, обитающие в тропических водах Мирового океана, могут планировать над водой с помощью удлинённых плавников на расстоянии до 200–400 м. Жаберное дыхание ставит рыб в зависимость от содержания кислорода в воде и её чистоты. Постоянный ток воды через жабры способствует повышению в тканях рыбы концентрации поллютанта, поступающего в жабры из воды. Этому же способствует положение рыб в пищевых цепях водных сообществ в качестве консументов разных порядков, нередко довольно высоких (7.5). Рыбы — массовые, разнообразные и очень информативные биоиндикаторы состояния водных экосистем.

Пищевое значение рыбы для людей является первостепенным. В белковом рационе человека доля рыбы в разных странах мира составляет от 17 до 83 % (в среднем около 40 %). Девять видов рыб внесены в Красную книгу России.

В классе *Хрящевые* рыбы около 600 видов, это, в основном, разнообразные акулы и скаты. Населяют Мировой океан, лишь два вида способны жить в пресной воде. Акулы и скаты питаются животной пищей, большинство из них является высокоспециализированными хищниками с регули-

рующей ролью в морских сообществах. Китовая акула весит до 15–20 тонн при длине тела до 20 м. Кровь хрящевых содержит много мочевины, что придает их мясу неприятный запах; после вымачивания запах исчезает. Акулы и скаты активно промышляются; некоторые виды могут представлять опасность для человека. Акулы ежегодно убивают в среднем пять человек. Люди ежегодно вылавливают 100 млн. акул (2005). Численность многих акул заметно, в ряде случаев — катастрофически снижается.

Класс *Кистепёрые* рыбы наиболее интересен в связи с происхождением наземных позвоночных. Их расцвет отмечен в девоне и карбоне, в наше время выжил единственный вид — латимерия, единичные экземпляры которой время от времени попадают в водах Индийского океана, в районе Коморских о-вов. Это тяжёлого сложения хищная рыба длиной до 180 см; её крупная чешуя тёмно-синего цвета несёт эмалевый слой. Парные плавники имеют собственную мускулатуру (как и конечности наземных позвоночных), общий план строения скелета этих плавников удивительно напоминает строение скелета наземных позвоночных. Латимерия обитает на глубинах в несколько сот метров, размножается яйцеживорождением. Считается, что от девонских кистепёрых рыб произошли ранние амфибии — стегоцефалы.

Класс *Лучепёрые* рыбы включает свыше 20 (около 30) тыс. видов, объединяемых в тридцать шесть отрядов. В отряде *Осетрообразные* осетры, белуга, севрюга, стерлядь, лопатоносы и немногочисленные другие виды, всего их 27. Белуга (Волжско-Каспийский бассейн) и калуга (бассейн Амура) достигают веса 1,5 т, видимо, предельного для пресноводных рыб. Осетрообразные — обитатели рек и частично морей (*проходные* виды) Северного полушария. Создание гидросооружений нарушило естественную жизнь проходных видов, которые в естественных условиях нерестятся в реках, а нагуливают массу в море. Современное благополучие этих видов возможно только на основе искусственного рыборазведения. Осетрообразные — ценнейшие виды пищевого значения. Загрязнение водоёмов, особенно рек Волжско-Каспийского бассейна, наносит значительный ущерб состоянию популяций осетровых и качеству получаемой человеком продукции. В Красную книгу России внесены 8 видов.

К отряду *Окунеобразные* относятся окунь, судак, ёрш, бычковые, скумбриевые, тунцы, лабиринтовые, зубатки, прилипалы (всего около 6,5 тыс. видов). Тунцы могут плыть со скоростью до 90 км/ч, при этом температура их тела на несколько градусов превышает температуру воды. Меч-рыба плавает ещё быстрее, до 130 км/ч. Синий марлин достигает массы 5 ц, видимо, это самая крупная из современных морских лучепёрых рыб. Самая мелкая из современных рыб (бычковые) обитает среди кораллов Большого Барьерного рифа, её длина 7–8 мм. Лабиринтовые способны

дышать атмосферным воздухом, пользуясь мешковидными выростами мягких тканей жаберных полостей; обитают они в солоноватых водоёмах тропического Старого света. Другие окунеобразные населяют Мировой океан и водоёмы суши. Многие представители этого отряда имеют значение для промыслового и любительского лова. В Красную книгу России внесены два вида.

Отряд *Карпообразные* богат видами (около 3,2 тыс.), населяющими, в основном, пресные водоёмы в зонах с тропическим и умеренно тёплым климатом. Карп, сазан, лещ, плотва, язь, караси, гольяны, голавль, укляя обычны в водоёмах России. Во многих озёрах Сибири (в том числе засоленных и содержащих сероводород) серебряный карась — единственный местный вид рыб. Карповые сравнительно хорошо выживают в условиях интенсивного антропогенного воздействия на водные экосистемы. Самка сазана производит в один сезон 400–1500 тыс. икринок. Карповые являются объектами промыслового, любительского и спортивного лова, разведения (карп, серебряный карась, белый амур, толстолобик); золотые рыбки, телескопы и вуалехвосты — излюбленные объекты аквариумистов. В южных районах России для борьбы с зарастанием прудов, водоводов, каналов используются растительноядные рыбы амур и толстолобик, завезённые из бассейна Амура. Для прироста массы в 1 кг белый амур съедает 18–26 кг водной растительности. В Красную книгу России внесены 9 видов.

В отряде *Сомообразные* более 1200 видов. Это хищники, ведущие придонный образ жизни в сравнительно теплых водоёмах (реки и морское побережье). У них прекрасное осязание; в нём участвуют усы, несколько пар которых располагаются возле рта. Многие сомообразные имеют в плавниках крепкие шипы, сочетающиеся с ядовитыми железами; раны от этих шипов бывают болезненными. Обыкновенный сом достигает веса в 250–300 кг. В более тёплых широтах (тропики и субтропики) фауна сомообразных довольно богата. Среди тропических форм есть очень мелкие, длиной 4–6 см и менее. Известен электрический сом (реки западной Африки), электрический орган которого является производным кожных желёз. Некоторые сомы могут подолгу обходиться без воды и переползать в другие водоёмы. Промысловое значение сравнительно невелико. В Красную книгу России внесён один вид.

В отряде *Трескообразные* около 700 видов. Преимущественно морские, холодноводные, ведущие придонный образ жизни рыбы. К тресковым относятся треска, сайда, сайка, навага, минтай, пикша, мерланг. В основном эти рыбы — обитатели значительных глубин, хищники. Самка трески вымётывает от 2 до 10 млн. мелких икринок. Единственный широко распространённый пресноводный вид — обыкновенный налим. Трескообразные отличаются ценными пищевыми свойствами, обычно крупной, бо-

гатов жиром и витаминами А и D печенью. Занимают второе место в мире вслед за сельдеобразными по значению в промысле рыбы, составляя 10–15 % мирового улова. Один вид внесён в Красную книгу России.

Отряд *Лососеобразные* объединяет около 400 видов. Представители: тихоокеанские лососи, сёмга, таймень, форель, хариусы, сиги, гольцы. Обитатели рек Северного полушария, преимущественно имеющих быстрое течение, холодную, богатую кислородом воду. Настоящие лососи ведут проходной образ жизни, на нерест идут в верховья рек. Тихоокеанские лососи нерестятся только раз в жизни. Горбуша вымётывает 1–2 тыс. относительно крупных икринок. Лососёвые чувствительны к чистоте воды и содержанию в ней кислорода. Форель — прекрасный биоиндикатор, объект разведения. Лососеобразные отличаются замечательными пищевыми достоинствами. Горбуша успешно интродуцирована в бассейнах Белого и Баренцева морей. Использование естественных популяций и разведение лососеобразных осложняется малой интенсивностью их размножения и высокой требовательностью к качеству воды. Во многих местах популяциям лососёвых нанесён значительный ущерб из-за разрушения речных экосистем, загрязнения воды и перевылова. Белорыбица (Волжско-Каспийский бассейн) и волжская популяция каспийского лосося практически исчезли. В Красную книгу России внесены 14 видов.

Отряд *Сельдеобразные* (свыше 300 видов) представлен преимущественно морскими видами, обитающими во всех частях Мирового океана. Это сельди, сардины, сардинеллы, анчоус, килька (шпрот), салака. Сельдеобразные способны накапливать до 15–33 % жира. Норвежская сельдь вымётывает 14–70 тыс. икринок. Перуанский анчоус — самая массовая рыба планеты, дающая наибольшие уловы. Сельдеобразные питаются преимущественно животным планктоном. Являются кормом усатых китов, кальмаров и разнообразных хищных рыб. Сельдеобразные — традиционные объекты морского промысла, занимающие первое место в мировом улове рыбы. На примере этого отряда можно видеть немало случаев перевылова, приведшего к низкому уровню численности популяций и утрате их промыслового значения (сельди залом, керченская). Три вида внесены в Красную книгу России.

6.6.2.2. Амфибии и Рептилии

Класс *Амфибии* (Земноводные) появился на Земле в верхнем девоне, наиболее разнообразными земноводные были в карбоне и перми. В наше время три отряда этого класса объединяют около 2,5 (по более новым данным — свыше 5) тыс. видов, большинство из которых располагаются в экваториальных широтах суши. Солёные воды для них — неподходящая среда обитания ввиду проницаемости кожи амфибий. Неблагоприятны для

них низкие температуры Заполярья и аридные ландшафты. В умеренных и северных широтах широко распространены немногие виды отрядов бесхвостых (лягушки и жабы) и хвостатых (тритоны, сибирский углозуб) амфибий. Углозуб активен даже при температуре 2–4 °С выше нуля. Размножение амфибий и развитие их головастиков происходит в воде; дыхание осуществляется с помощью жабр (головастики), лёгких и кожи. Поэтому факторы, загрязняющие среду, могут существенно сказываться на состоянии икринок, головастиков, взрослых животных из популяций амфибий через воду, атмосферу, через водную растительность и мелких животных (пища головастиков и взрослых жаб и лягушек).

Хотя все современные амфибии во взрослом состоянии животнойны, растительностью способны питаться головастики бесхвостых амфибий. Земноводные средней полосы питаются голыми слизнями, пиявками, комарами и их личинками, мухами и другими беспозвоночными. Амфибиями, в свою очередь, питаются хищные рыбы, змеи, многие птицы, мелких и средних размеров хищные млекопитающие. Лягушки используются в некоторых странах в пищу, как лабораторные животные для учебных и научных целей. В весенне — летнее время зелёные лягушки и зелёная жаба создают звуковую среду в ландшафтах (в том числе — городских) средней полосы России. В ряде регионов мира отмечается снижение разнообразия и численности многих видов амфибий. Восемь видов внесены в Красную книгу России.

В классе *Пресмыкающиеся* (Рептилии) 7000 (или даже 9400) видов. Останки рептилий известны с каменноугольного периода, временем их безусловного расцвета был мезозой. Самая крупная змея, имевшая длину тела 13 метров (при весе около тонны), обитала 60 миллионов лет назад на территории современной Южной Америки. Этот класс, особенно змеи, может считаться процветающим и в наше время в тропических и субтропических ландшафтах. Организация рептилий вполне соответствует наземному образу жизни, в частности, эмбрион развивается в зародышевых оболочках с амниотической жидкостью. Обмен веществ происходит более энергично, чем у амфибий, предпочитаемые рептилиями температуры среды заметно выше. При индивидуальном развитии превращения (метаморфоза) не происходит. Кожа защищает организм рептилий значительно лучше, чем амфибий, от потерь воды и проникновения солёной воды извне. Рептилии обычны в пустынях, среди них есть морские формы (черепахи, змеи) или виды, способные подолгу находиться в солёной воде (крокодилы, вараны). Гремучие змеи способны к термоллокации. Воспринимать звуки через воздушную среду змеи практически не могут, зато чувствительны к колебаниям почвы. Низкие температуры высоких широт и высокогорий неблагоприятны для всех рептилий.

К этому классу относят змей, ящериц, крокодилов, черепах, хамелеонов. Все они способны подолгу голодать. Подавляющее большинство рептилий животоядны; растениями питаются некоторые черепахи и немногие тропические ящерицы (игуаны и агамы). Среди динозавров мезозоя растительноядных видов было множество. В средней полосе России широко распространены три вида ящериц, обыкновенный уж, обыкновенная гадюка. Питаются они мелкими животными: беспозвоночными (ящерицы), амфибиями (уж), мышевидными грызунами и лягушками (гадюка). Рептилии могут быть пищей для крупных хищных и всеядных птиц, мелких и средних хищных зверей.

Морские черепахи и крокодилы являются объектами промысла и разведения для пищевого использования и получения ценных кож (крокодилы). Змеи ценятся из-за дорогого яда, их отлавливают в природе и держат в серпентариях. Проблема размножения змей в неволе и их длительного содержания ещё не решена. Стало модным заводить экзотических рептилий (ядовитых змей, удавов, крокодилов) и содержать их в любительских условиях, что обычно плохо кончается. Повышение посещаемости угодий людьми, насыщенность ландшафтов домашними животными, бродячими собаками и кошками отрицательно сказывается на состоянии популяций пресмыкающихся. Численность многих змей, ящериц, морских черепах и некоторых других пресмыкающихся заметно снизилась, для их сохранения нужны дополнительные меры охраны. Двадцать один вид рептилий внесён в Красную книгу России.

6.6.2.3. Птицы

В классе *Птицы* около 8600 (около 9800) видов, которые группируют в 35–40 отрядов. Предполагается, что этот класс произошёл от верхнетриасовых пресмыкающихся, которые имели общих предков с динозаврами. Птицы шире распространены по зонам суши и акваториям Земли, чем другие позвоночные животные. На суше ими заселены самые разнообразные ландшафты и высотные пояса. Не заселили птицы почву и не обитают постоянно в водной среде. Есть оседлые, кочующие и перелётные виды.

Эти животные имеют постоянно высокую температуру тела; способность к полёту даёт им значительные преимущества в использовании кормовых и прочих ресурсов среды обитания; птицам свойственны высокий уровень и сложность поведения, развитые и эффективные формы заботы о потомстве. Птиц характеризуют: наличие перьевого покрова (в оперении серой цапли — 4530 штук перьев, лебедя-шипуна — 25 тыс.), крыльев — видоизменённых передних парных конечностей, клюва; наличие воздушных мешков и пневматичность костей скелета; размножение посредством яиц, богатых запасными питательными веществами. В кладке бывает от

одного до 25 яиц. Столь же характерно отсутствие на челюстях зубов. Уровень обмена веществ птиц повышен: температура тела в среднем составляет 42°; средняя частота сердцебиений в минуту составляет у голубя (масса тела 250 г) 248 ударов, у синицы-московки (8 г) — 1037. Повышена и скорость пищеварения; например, домовый воробей переваривает зерно за 3–4 ч, жука — за 1 ч. У птиц замечательно острое зрение, прекрасный слух, хорошее обоняние.

В экосистемах планеты птицы участвуют в круговороте вещества и потоках энергии, используя самые разнообразные корма: есть птицы плодоядные, семяноядные, зерноядные, рыбацкие, хищные, трупоядные, насекомоядные, всеядные. Птицы активно распространяют семена, плоды и пыльцу растений, споры грибов. Кедровка — признанный распространитель семян сибирской сосны (сибирского кедра). Многие птицы, в том числе врановые, чайки, прекрасно приживаются в изменённых человеком или существенно преобразованных им экосистемах, используя ресурсы, трансформированные человеком — это синантропные виды. Птицы давно и широко используются человеком в пищевых и разнообразных других целях. Одомашнены курица, цесарка, индейка, утки, гуси и некоторые другие виды. В мире насчитывается (2009 г.) 40 миллиардов кур. В стадии одомашнивания находится африканский страус, разводить которого (по климатическим показателям) можно даже под Москвой; содержатся в неволе попугаи, канарейки, многие другие певчие птицы.

В ландшафтах, загрязнённых радионуклидами, возможны технологии получения продукции удовлетворительного качества с использованием домашних птиц. Сначала птиц выращивают с применением кормов, имеющих высокое содержание радионуклидов. Выросших птиц откармливают некоторое время кормами, имеющими допустимое содержание радионуклидов. Из-за интенсивного обмена веществ получаемая продукция соответствует требованиям экологической безопасности.

Человек старается привлекать насекомоядных птиц в интересах ограничения численности разнообразных насекомых и других беспозвоночных, вредных для сельского и лесного хозяйства, расхищающих запасы продуктов и фуража. Птицы могут сами наносить ущерб растениеводству, садоводству; создавать аварийные ситуации для реактивных самолетов способны стайные птицы: врановые, чайки, кулики, скворцы, голуби. Реальна или вероятна роль перелётных птиц (например, уток) в распространении болезнетворных вирусов.

В истории народов России птицы играли роль важных объектов охоты — промысловой и спортивно-любительской. В 1980-е гг. в нашей стране добывалось в год 40–50 млн. штук птиц, среди которых около 30 млн. приходилось на долю водоплавающих. Эта их роль частично сохранилась

и сейчас, однако промысловые запасы охотничьей орнитофауны России заметно сократились. Причина — комплекс изменений среды обитания, внесённых человеком в местах размножения птиц, на пролётных путях и в местах зимовок.

В отряде *Воробьинообразные* насчитывается свыше 5 тыс. видов. Отряд наиболее богат по таксономическому и экологическому разнообразию, включает замечательно красивых райских птиц. Масса тела от 5–10 г (жёлтоголовый королёк) до 1,5 кг (ворон). Наиболее обычные в умеренных широтах воробьиные — врановые, жаворонки, ткачиковые, дрозды, синицы, скворцы, славки, вьюрки, мухоловки, трясогузки, ласточки. Представители этого отряда питаются плодами, ягодами, семенами, насекомыми, дождевыми червями, другими беспозвоночными, падалью. В Новой Гвинее открыт вид птиц, в коже которых находятся железы, выделяющие очень сильный яд — *батрахотоксин*. Вероятно, он помогает избавлению от эктопаразитов. Иногда воробьиные могут приносить человеку вред, но в целом их роль в экосистемах значительна и необходима. Многие врановые и воробьи — наиболее успешные синантропные виды, процветающие в городских и сельскохозяйственных ландшафтах. Воробьиные птицы — важный элемент ландшафтов, их пение и крики — существенная часть звуковой среды, в том числе и домашней. В Красную книгу России внесены 10 видов.

В отряде *Дятлообразные* около 380 видов, которые биологически тесно связаны с древесной растительностью. Среди дятлообразных дятлы, туканы, мёдоуказчики. В России 12 видов. Широко распространены чёрный дятел, несколько видов пёстрых дятлов, седоголовый дятел, вертишейка. Гнездятся в дуплах, которыми после дятлов пользуются другие птицы и некоторые лесные зверьки. Питаются лесными насекомыми, среди которых много *ксилофагов* (питающихся древесиной и корой), семенами хвойных. Склонны к хищничеству, способны разорять гнёзда мелких птиц. Два вида внесены в Красную книгу России.

В отряде *Ржанкообразные* около 290 видов, из них в России гнездится около 120. В средней полосе России широко распространены разнообразные кулики (вальдшнеп, бекас, кулик-сорока, кроншнепы, чибис, черныш и т. д.), чайки, крачки, поморники, чистиковые. Питаются различными водными беспозвоночными, снулой рыбой, падалью; поморники и чайки проявляют себя как хищники и клептопаразиты (отнимают добычу у других видов). Чистиковые и чайки формируют птичьи базары на морских побережьях. Обитание птиц этого отряда связано с водой; чайки успешно осваивают сельскохозяйственные ландшафты, стали обычными (в летнее время) в городах. В Красную книгу России внесены 32 вида отряда.

Соколообразные (дневные хищные) птицы составляют отряд с 270 видами. В России гнездятся 45. Это орлы, орланы, грифы, ястребы, канюки, луны, скопа, сокол-сапсан, кречет, пустельги и другие обитатели суши. Хищные птицы украшают ландшафт, являются естественными регуляторами численности и состояния популяций массовых видов птиц, мелких и средних размеров млекопитающих (землероек, кротов, мышевидных грызунов, беличьих, зайцеобразных и т. д.), ящериц и змей, лягушек, некоторых групп насекомых (жесткокрылых, стрекоз, бабочек, прямокрылых), имеющих пищевое значение для хищников. По вине человека численность очень многих видов сократилась или достигла критического уровня. В Красную книгу России внесены двадцать шесть видов.

В отряде **Курообразные** 250 видов. В России гнездятся 20 видов, из них широко распространены глухари, куропатки, тетерев, рябчик, перепел. Ведут преимущественно наземный образ жизни. Среди кормовых объектов хвоя, почки, ягоды, цветы, семена, серёжки и молодые побеги растений, массовые виды насекомых, обитающих на почве и в подстилке, дождевые черви. Куриные — объекты промысловой и спортивно-любительской охоты; фазаны, перепела используются для разведения, получения яиц. Куры разнообразных пород — основа птицеводства. Численность куриных в природе снижается из-за значительных изменений в среде обитания, сбора людьми ягод, химизации сельского и лесного хозяйства, фактора беспокойства. Четыре вида занесены в Красную книгу России.

К отряду **Журавлеобразные** относят около 200 видов, из них в России гнездятся 23 вида. В отряде объединяются журавли, пастушки, камышницы, дрофы, трёхпёрстки и некоторые другие птицы. Всё ещё широко распространены коростель, погоньш, серый журавль. Журавлеобразные — обитатели, в основном, безлесных ландшафтов: степей, болот, зарослей околородной растительности, мелководных озёр и сплавин. Гнездятся и находят пищу (разнообразные объекты животного и растительного происхождения) обычно на поверхности почвы и среди растительности. Антропогенное освоение степей, осушение болот и деградация других мест обитания ведёт к снижению численности и сокращению ареалов журавлеобразных. В Красную книгу России внесены 13 видов.

В отряде **Гусеобразные** около 150 видов: настоящие и нырковые утки, гуси, казарки, лебеди. Входят в группу водоплавающих птиц. Из них примерно 50 видов гнездятся в России. Кормятся водными мелкими животными, водной растительностью, зерном и всходами зерновых. Объекты промысловой и спортивно-любительской охоты. Гагачий пух — ценнейшее сырьё для изготовления тёплой одежды и спальных мешков. Лебеди и гуси издавна считаются украшением водоёмов. Восемнадцать видов гусеобразных внесены в Красную книгу России.

В отряде *Совообразные* около 150 видов, из них в России встречаются 18. Широко распространены филин, неясыти, белая сова, мохноногий и воробьиный сычи. Образ жизни преимущественно ночной или сумеречный. Питаются в основном мышевидными грызунами и другими мелкими и средних размеров млекопитающими, в некоторой степени — птицами, другими позвоночными и крупными насекомыми. Голоса филина и сов — звуковое украшение ночи и сумерек. В Европейской части России за вторую половину XX века практически все виды сов заметно сократились численно. В Красную книгу России внесены два вида.

6.6.2.4. Млекопитающие

В классе *Млекопитающие* (Звери) свыше 5 тыс. ныне обитающих видов, объединяемых в 19 отрядов. Остатки наиболее примитивных млекопитающих известны с раннего триаса, их предками считаются зверозубые рептилии. Географически млекопитающие почти так же широко распространены на Земле, как и птицы. Но звери значительно полнее осваивают Мировой океан и водные условия суши, населяют почву. В самых суровых условиях млекопитающие способны круглогодично вести активный образ жизни. Человек — выдающийся представитель класса млекопитающих (9.1).

Млекопитающим свойствен высокий уровень развития нервной системы, включая крупный и сложно устроенный головной мозг, что является основой для сложного поведения и высших форм нервной деятельности. Это позволяет им приспосабливаться к самым разнообразным условиям. Звери проявляют заботу о потомстве, которое вскармливается молоком; имеют постоянно высокую температуру тела (в среднем 38°); сложно и разнообразно устроенная у представителей разных таксонов пищеварительная система позволяет им использовать всевозможные пищевые ресурсы экосистем. Подобно мезозойским динозаврам, среди современных наземных позвоночных млекопитающие доминируют в наземных экосистемах, в том числе — в утилизации растительных ресурсов. Это важно для процветания таксона в свете наших знаний об экологических пирамидах (8.3): при переходе энергии и вещества на более высокие трофические уровни большая их часть теряется.

Среди органов чувств у млекопитающих большую роль играют обоняние, слух, зрение, осязание, у многих развита способность к эхолокации. Часть млекопитающих ведёт наземный образ жизни, другие являются древесными и полудревесными, есть роющие, летающие, водные и полуводные формы. Звери осваивают все основные ярусы лесных сообществ, в горах поднимаются до верхнего предела распространения растительности, в Мировом океане осваивают материковый шельф и просторы открытых

вод. Среди зверей есть зеленоядные, семяоядные, плодоядные, насекомоядные, хищники, падалеядные, всеядные формы. Известны проявления комменсализма (7.4.2), каннибализма и инфантицида. Многие млекопитающие сезонно мигрируют.

Млекопитающие включены в потоки энергии и вещества всех основных биомов Земли и осуществляют регулирующую роль в этих потоках. Значительна их средообразующая роль, при этом они влияют на почвообразование, состав и состояние растительности (грызуны, копытные), распространяют плоды, семена, споры, личинок множества организмов, содействуют расселению паразитических форм бактерий, вирусов, червей, насекомых. Мировая цивилизация человека во многом обязана своими успехами млекопитающим, диким и одомашненным, которые были и остаются жизненно важными ресурсами: пищевыми, сырьевыми (кожа, мех, волос, кости), лекарственными, тягловыми, транспортными, спортивными, эстетическими и другими.

Среди млекопитающих немало синантропных форм, в основном это крысы и мышевидные грызуны; от них исходят определённые вред и опасность для человека. Грызуны расхищают часть урожая зерновых и овощей на полях, запасы зерна и продовольственных продуктов; значительную угрозу представляют природные очаги бешенства, чумы, клещевого энцефалита, трихинеллёза и других заболеваний, в этих очагах определённую роль играют млекопитающие. Серьёзную потенциальную эпизоотологическую опасность представляют бродячие собаки, кошки, многочисленные крысы и домовые мыши современных городов. В экосистемах современной России вирус бешенства выявлен у насекомоядных (ежи), рукокрылых (летучие мыши), хищных млекопитающих (псовые, кошачьи и куньи), парнокопытных (лось, косули и кабан), зайцеобразных (зайцы), грызунов (ондатра, серая крыса, мыши, хомяки, суслики, белка), а также у собаки (Сидоров, 2003).

В свою очередь, человек является причиной вымирания или вызывающего опасения состояния популяций млекопитающих, многие из которых представляют собой как раз виды повышенной ценности: человекообразные обезьяны, крупные хищники, реликтовые формы. Начиная с 1600 г., на Земле вымерли примерно 110 видов и подвидов млекопитающих.

В России обитают 350–380 видов зверей девяти отрядов: Насекомоядные, Рукокрылые, Зайцеобразные, Грызуны, Хищные, Китообразные, Парнокопытные, Непарнокопытные, Мозолоногие. Последние в некоторых руководствах включаются в отряд Парнокопытные. Мозолоногие (верблюды) сохранились в России только в домашнем состоянии.

Наиболее многочисленны *Грызуны*, в этом отряде свыше 2 тыс. видов, из них в России представлены 110–115. Преобладают мелкие виды

мышеобразного сложения, способные быстро размножаться; как правило, растительноядные (семеноядные, плодоядные, зеленоядные), но есть насекомоядные (мышёвки) и всеядные (серая крыса). В средней полосе обычны мыши, полёвки, обыкновенная белка, суслики, сурки, бурундук, речной бобр. Очень значительна экосистемная роль грызунов: средообразующая, в потоках вещества и энергии, в распространении семян и плодов растений, мелких организмов. Грызуны — объекты питания многих хищных и всеядных животных, члены очагов заболеваний человека и животных. Крысы и мыши всюду сопутствуют человеку, используя пищевые и сырьевые ресурсы. Ондатра, бобр, белка — объекты охоты. Южноамериканская водосвинка, самый крупный грызун (весом до 50 и более кг), вводится в культуру. Семь видов грызунов внесены в Красную книгу России.

К отряду *Рукокрылые* относят примерно 940 видов (крыланы и летучие мыши), в России обитают 40 видов летучих мышей. Время суточной активности — сумерки и ночь. Замечательна способность рукокрылых к эхолокации, что позволяет им в темноте ловить добычу и избегать препятствия. Основная добыча — активные в сумерки виды бабочек, жуков. Гигантская вечерница способна добывать на пролёте мелких птиц. Губительно для летучих мышей омоложение наших лесов и снижение встречаемости дуплистых деревьев. В Красную книгу России внесены семь видов летучих мышей.

В отряде *Насекомоядные* насчитывают около 400 видов, из них в России встречаются 45 видов: землеройки-бурозубки, землеройки-белозубки, кроты, ежи, выхухоль. Основная диета — насекомые, черви и другие беспозвоночные, прочие мелкие животные; бурозубки способны в массе поедать семена хвойных растений. Землеройки и кроты — важнейшие, наряду с птицами, потребители почвенных и наземных беспозвоночных. Ими, в свою очередь, могут питаться совы, дневные хищные птицы, мелкие и средних размеров хищные млекопитающие. При достаточном количестве пищи хищники обычно убивают насекомоядных, но не съедают их из-за неприятного запаха. В Красную книгу России внесены четыре вида.

В отряде *Хищные* насчитывают около 250 видов: это семейства Псовые, Енотовые, Медвежьи, Куньи, Виверровые, Гиеновые, Кошачьи. Ластоногие млекопитающие, прежде выделявшиеся в особый отряд, теперь включены в отряд Хищные. В России обитают 40 видов хищных млекопитающих. Наиболее обычны серый волк, обыкновенная лисица, песец, бурый медведь, лесная куница, соболь, лесной хорь, горностай, выдра, рысь. По питанию они хищные и всеядные животные. В экосистемах играют в основном роль регуляторов потоков вещества и энергии, численности растительноядных и насекомоядных животных. Для человека хищники имеют большое и многоаспектное значение с отрицательными и множест-

вом положительных сторон. Практикуется клеточное разведение хищников (песец, лисица, норка, медведи). Наиболее вероятно, что происхождение домашней собаки связано с серым волком или очень близким к волку видом. Активность человека в изменении окружающей среды очень сильно сказывается на состоянии популяций хищных млекопитающих, вследствие чего многие из них вымерли или находятся на грани исчезновения. В ряде стран (Западная и Северная Европа, Северная Америка) реализуются программы по восстановлению популяций волка, медведей, рыси. В России численность бурого медведя в 2008 г. определена в 167 тыс. голов, за сезон охоты 2007/08 гг. добыт 3891 бурый медведь. 15 видов и подвидов хищных млекопитающих внесены в Красную книгу России.

Ластоногих в мировой фауне около 35 видов, из них в России — 15. Этих животных относят к полуводным млекопитающим: пищу они находят в воде, но для размножения и отдыха им нужны побережья или лёд. К ластоногим относятся моржи, тюлени, котики, морские слоны и морские львы. Некоторые виды всё ещё являются объектами охоты. В Красную книгу России занесены 9 видов ластоногих.

В отряде *Парнокопытные* (Парнопалые) 220 видов, это антилопы, олени, козлы, бараны, быки, свиньи, бегемоты. Из них в России обитают 22 вида. Наиболее обычны два вида лосей, благородный и северный олени, косуля (два вида), кабан, снежный баран, сайгак. Питаются растительной пищей, кабан — всеядный зверь.

Парнокопытные занимают важное место в наземных экосистемах, являются средообразующими факторами, пищевыми объектами крупных хищных животных, в основном млекопитающих. Многие виды парнокопытных были объектами охоты человека ещё в каменном веке, возможно, некоторые из них вымерли по этой причине. Несколько видов давно одомашнены (7–10 тыс. лет назад), и сейчас эти млекопитающие — основные источники белковой пищи для человека. Пятнистый и благородный олени разводятся с целью получения пантов. В России в 2008 г. учтено 615 тыс. лосей; в сезон 2007/08 гг. добыто 16 тыс. голов. Кабана учтено в 2008 г. 362 тыс. голов, добыто в сезон 2007/08 гг. 15 тыс. кабанов. 11 видов и подвидов парнокопытных внесены в Красную книгу России.

В отряде *Непарнокопытные* 17 видов, которые объединяются в семейства лошадиных, носороговых и тапировых. Все виды непарнокопытных являются крупными растительноядными животными и нуждаются в охране. В России этот отряд представлен породами домашней лошади (есть популяции одичавших лошадей) и осла.

В отряде *Зайцеобразные* около 60 видов, это зайцы, кролики, пищухи (сеноставки). Биологически очень похожи на грызунов, что является результатом эволюционной конвергенции (11.6). Зайцеобразным свойственна

копрофагия, что делает их уязвимыми для возбудителей инфекционных заболеваний и гельминтозов. В России 9 видов, из которых широко распространены зайцы — беляк и русак. Их значение для экосистем и человека во многом сходно со значением грызунов.

Отряд *Китообразные* объединяет в мировой фауне около 85 видов. Из них в водах России обитают 34 вида. Китообразные замечательно адаптированы к обитанию в водных экосистемах, причём в воде же они и размножаются. Замечательна их способность к гидролокации. Питаются эти млекопитающие разнообразными организмами массовых видов животных: планктонных, бентосных, активно плавающих стадных рыб, ракообразных, головоногих моллюсков. Их роль в функционировании водных экосистем очень значительна. Биология китообразных изучена явно недостаточно, но уже доказаны высокий уровень их социальности и поведения. Дельфины, зубатые и усатые киты имеют давнюю историю взаимоотношений с человеком, в которой немало страниц, трагических для морских млекопитающих. Их жир, мясо, кожа, китовый ус, спермацет давно используются человеком. Дельфины и косатки прекрасно дрессируются и способны выполнять разнообразные работы: от борьбы с террористами и спасения утопающих до зрелищ. Не представляют редкости случаи массовой гибели дельфинов и некоторых видов китов на мелководье морских побережий. Одна из наиболее вероятных причин — нарастающее шумовое загрязнение вод Мирового океана в результате работы двигателей и эхолотов надводных и подводных судов. Предполагается, что воздействие судовых гидролокаторов оказывается угнетающим для локационных систем, головного мозга и поведения животных, побуждает их к паническому бегству из воды.

В результате неумеренного промысла численность многих видов катастрофически снизилась; по этой причине добывание многих морских млекопитающих полностью запрещено, других — жёстко ограничено. Меры охраны уже дали положительные результаты (серый кит). В Красную книгу России занесены 19 видов китообразных.

6.7. Видовое богатство биосферы

В наше время систематиками описана лишь меньшая часть предполагаемого видового разнообразия планеты (2.2). Согласно осторожной оценке, только членистоногих на Земле около 5 млн. видов. Есть мнение, что лишь 5% реально существующих в природе микроорганизмов известны учёным. Систематики не только ежегодно описывают новые виды, но и вводят новые таксоны надвидовых рангов.

В 1969 г. открыты Вестиментиферы — новая для науки группа морских червеобразных животных длиной до 1,5 м, обитающих на морском дне (6.6.1). Они питаются за счёт симбиоза с хемосинтезирующими сер-

ными архебактериями. В 1977 г. было выделено новое царство — Архебактерии (6.2). В 1986 г. в море близ Новой Зеландии, на глубине 1000–1200 м был открыт ксилоплакс — животное длиной не более 9 мм. Учёные отнесли его к новому классу иглокожих.

Состояние систематики животных показано в табл. 2, где представлены данные о видовом богатстве основных таксонов для всего мира и России. В таблице не приводятся цифры о видовом составе некоторых менее значительных таксонов. Всего же в фауне России насчитывается около 130 тыс. видов животных. В мировой фауне пока описано менее 1,5 млн. видов. Надо учесть, что учёные продолжают описывать новые виды. Например, в мировой фауне млекопитающих на 2009 г. названы свыше 5400 видов.

Таблица 2. Примерное число известных науке видов в наиболее важных таксонах животных (Алимов и др., 1996, с добавлениями)

ТИПЫ	КЛАССЫ	ЧИСЛО ВИДОВ		
		в мире	в России	
			абс.	%
Простейшие (30 типов)		27000	9381	34,7
Губки		5000	354	7,1
Кишечнополостные		9000	650	7,2
Плоские черви		16100	3259	20,2
Круглые черви		23000	4650	20,2
Кольчатые черви		17000	1180	6,9
Моллюски		115000	2863	2,5
Членистоногие,		1000000	65236	6,5
	в т.ч.:			
	Паукообразные	30000	4500	15,0
	Ракообразные	20000	1850	9,2
	Насекомые	760000	57942	7,6
Иглокожие		6500	404	6,2
Хордовые, подтип				
Позвоночные		46500	4009	8,6
	в т.ч.:			
	Рыбы	20500	3000	14,6
	Земноводные	2500	26	1,0
	Рептилии	6300	66	1,0
	Птицы	8600	621*	7,2
	Млекопитающие	4012	245	6,1

* только гнездящиеся

В данной книге упомянуты восемь царств организмов. Однако в научной литературе высказаны и другие точки зрения, согласно которым число выделяемых царств может быть значительно бóльшим (до 18), а царства объединяются в империи или домены. Очевидно, что научная система живой природы будет совершенствоваться и далее.

Вопросы

1. По каким свойствам вирусы отнесены к живым системам?
2. Какова роль прокариотов в биосфере?
3. По сообщениям СМИ (радио «Маяк» от 05.04.03) у берегов Греции вода окрасилась в красный цвет. Биологи успокоили общественность и объяснили: в связи с потеплением происходит безобидное массовое цветение морских водорослей. Прокомментируйте объяснение.
4. Назовите черты сходства и отличия грибов и лишайников.
5. Назовите черты сходства и отличия растений и многоклеточных животных.
6. Общие особенности организации насекомых и их роль в природе.
7. Общие особенности организации рыб и их роль в природе.
8. Общие особенности организации птиц и их роль в природе.
9. Общие особенности организации млекопитающих и их роль в природе.

ГЛАВА 7

БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ ЖИВОЙ МАТЕРИИ

7.1. Понятие о биоценозе

Биоценоз — это живое сообщество совместно обитающих разнообразных популяций, объединённых участием в круговороте вещества, потоках энергии и информации. Понятие было предложено германским учёным К. Мёбиусом (1877). Биоценоз (= сообщество) представляет собой живую часть экосистемы (8.1).

Границы и площадь биоценозов не всегда чётко выражены. Наряду с определённой границей между лесом и лугом чёткие границы между разными биоценозами сплошного массива леса или луговыми биоценозами в долине крупной реки часто не прослеживаются. Пространство, занимаемое биоценозом, называют *биотопом*. Биотоп представляет собой часть физико-химической среды.

Биоценоз объединяет в себе популяции организмов с разными типами питания. Растительную часть сообщества называют *фитоценозом*, животную — *зооценозом*. В практике биоценозы называют по доминирующим растениям и другим характерным признакам: ельник-зеленомошник, сосьняк ягельный, зарастающее озеро, верховое сфагновое болото.

Биоценозы являют примеры систем огромной степени сложности. По расчётам английских учёных, на одной квадратной миле суши (2,59 км²) только насекомых в среднем обитает 21 млрд. 700 млн. особей. На 1 м² дна Мирового океана приходится до 2 млн. нематод. В 1 см³ почвы или загрязнённой воды может быть учтено много миллионов бактерий разных видов.

7.2. Проблема биоразнообразия

7.2.1. Понятие «биоразнообразия»

Термин *биоразнообразие* (по-английски — biodiversity) первым применил В. Розен в 1985 г. Это слово привилось в природоохранной биологии и широко используется за её пределами. Обычно под ним подразумевается богатство видов, свойственных какой-либо части биосферы, однако

учёные обсуждают и другие формы биоразнообразия, а в количественные оценки биоразнообразия включают также численность особей разных видов. Таксономическое и популяционное разнообразие рассматриваются отдельно (5.2.7; гл. 6).

Обычно различают локальное, региональное и глобальное видовое богатство, хотя можно говорить о таковом любого подразделения биосферы: океана, моря, приливно-отливной зоны, континента, географической зоны, биома, ландшафта, биоценоза любого ранга и т. д. Так, в пределах одного лесного квартала (1 км²) южной тайги может быть зарегистрировано 2–3 вида амфибий, 10–15 видов млекопитающих, несколько десятков видов птиц, многие десятки видов растений, сотни видов насекомых. В Удмуртии насчитывается 62 вида млекопитающих, в Европейской части России — свыше 165 видов, во всей России — 345–380. Глобальное видовое богатство млекопитающих превышает 5 тыс. видов.

При количественной оценке биоразнообразия сообщества обычно учитывают два компонента: 1) **видовое богатство**, которое характеризуется общим числом имеющихся в биоценозе видов; 2) **выровненность**, под которой понимается показатель относительного обилия особей вида в сообществе. Максимальная выровненность означала бы одинаковую численность (или биомассу) всех видов, однако в реальных биоценозах численные соотношения разных видов бывают, как правило, далеко не равными, выделяется некоторое меньшинство видов, которые оказываются количественными доминантами. Например, среди 4–6 видов бурозубок, населяющих лесные территории от западных границ России до оз. Байкал, обычно количественно доминирует обыкновенная бурозубка. В равнинной тайге Западной Сибири обыкновенная бурозубка доминирует в средней и южной подзонах (от 36 до 70 % из шести видов бурозубок), и только в северной тайге в некоторые годы на первое место выходит средняя бурозубка. Напротив, крошечная бурозубка (один из самых мелких видов млекопитающих мира) почти по всему своему ареалу бывает самой малочисленной.

В более широком смысле в понятие биоразнообразия должно включаться также наличие организмов с разными типами питания (хемотрофы, фототрофы и другие); количество и разветвлённость трофических цепей и сетей; количество трофических уровней и экологических ниш; разнообразие биоценологических связей и их количество, приходящееся на отдельные популяции или на отдельную особь; множество конкурентов и разнообразные видовые особенности, позволяющие им выживать несмотря на конкуренцию. Такие оценки еще более сложны и научиться выражать их цифрами ещё предстоит.

В последнее время ширится понимание ценности всех (или почти всех) видов и других проявлений биоразнообразия биосферы: внутривидо-

вых форм (подвидов и популяций, клонов), биоценозов с их подразделениями, экосистем и биомов (7.2; 8.6).

7.2.2. Видовое богатство биоценозов

По количеству видов, составляющих биоценозы (видовое богатство), последние могут различаться очень сильно. В составе бедных биоценозов могут быть единичные виды или немногие десятки видов. Таковы биоценозы озёр с высоким содержанием солей (Мёртвое море), глубоких пещер, арктических и высокогорных пустынь, свежих скальных обнажений. В техногенных ландшафтах видовое богатство обычно также обеднено.

В богатых биоценозах насчитывают тысячи и десятки тысяч видов. Это тропические леса, коралловые рифы тропических морей, эстуарии рек, мангровые леса, саванны, оазисы в субтропических пустынях. На 1 га тропических лесов может быть встречено только деревьев до 200 и более разных видов. Видовое богатство биоценозов, располагающихся в долинных ландшафтах, обычно превосходит таковое плакорных. Прогнозируемое видовое богатство только древесных растений Амазонии — около 16 тыс. видов!

Во флоре арктических пустынь Новой Земли представлены 55 видов и подвидов лишайников, 64 вида мхов, 54 — цветковых растений. В солёном оз. Эльтон (25% солей) всего 2 биологических вида, в биоценозах оз. Байкал — свыше 3 тыс. Число видов рыб, обитающих в оз. Байкал, составляет около 50, в бассейне рр. Дуная — 80, Заира — 560, Амазонки — свыше 2000.

Видовое богатство биоценозов определяется более или менее благоприятным сочетанием факторов, в числе которых важное место занимает обеспеченность энергией (обычно солнечной), наличие в достаточном количестве элементов-биогенов, воды (в наземных ландшафтах), кислорода (в водных условиях), разнообразие условий и их сочетание, близкое к оптимальному. В соответствии с *пограничным эффектом* видовое богатство повышено на границах разных биоценозов, ландшафтов, разных сред (наземной, водной, воздушной, почвенной). Оно зависит также от возраста сообщества, степени его изолированности от окружающих биоценозов. Последнее условие особенно важно для *островных* биоценозов — располагающихся на настоящих островах среди океана, в пространственно изолированных озёрах, островных лесах (колках), а также для других изолированных сообществ. Замечательный пример такой изоляции — огромное озеро Восток, скрытое подо льдом Антарктиды. Прокариотная жизнь там, видимо, имеется. Более подробное изучение местной биоты требует особых методов защиты от заноса чуждых форм жизни — в озеро и, напротив, из озера в поверхностные сообщества.

Человек очень часто обедняет своей деятельностью видовое богатство природных сообществ, однако возможны и противоположные эффекты. Например, в городах (не слишком молодых) число обитающих видов может быть относительно большим в сравнении с окружающими ландшафтами.

7.3. Пространственная неоднородность биоценозов

Биоценозы могут быть *мозаичными*, т. е. неоднородными по горизонтали. Причиной обычно оказывается неоднородность биотопа: естественная расчленённость рельефа, наличие гидросети, озёр, почвенных различий, геохимические различия, результаты деятельности человека (дороги, котлованы, селения, вырубки и т. д.) и животных. Это порождает неравномерное распределение популяций растений, грибов, животных, микроорганизмов и в целом биоценозов или их подразделений.

В вертикальном направлении биоценозы проявляют *ярусность*. В южнотаёжных темнохвойных лесах первый (сверху) ярус обычно составляют ель и пихта. Второй ярус древостоя включает липу, рябину, осину. Нижние ярусы представлены подлеском из кустарников, травостоем и зелёными мхами. Корневые системы деревьев, кустарников и трав образуют в почве особый ярус. Размещение грибов, лишайников, водорослей, бактерий и животных также следует ярусности, которая задаётся почвой и древостоем.

Ярусным оказывается распределение трав и других организмов в луговых биоценозах; водорослей, планктона и других членов морских биоценозов; рационально используются условия (свет, вода и т. д.) при ярусном устройстве искусственных биоценозов (в оранжереях, плантациях, прудах).

Консорция — это небольшая часть биоценоза, составленная организмами разных видов, объединённых совместным обитанием, пищевыми и иными биоценоотическими отношениями. Пример — дерево или пень вместе с бактериями, лишайниками, грибами, водорослями, мхами, насекомыми и другими животными, которые обитают на этом дереве (пне), находят на нём убежище, пищу или другие полезные условия.

7.4. Трофика биоценозов

7.4.1. Трофические уровни биоценозов

Важную часть структуры биоценозов представляют трофические уровни, через которые проходят потоки вещества и энергии (рис. 5).

Продуцентами являются автотрофные организмы (зелёные растения, фототрофные и хемотрофные бактерии), которые создают органическое

вещество, используя вещество и энергию неорганической природы. Они играют роль ввода в биоценоз потоков вещества и энергии из абиотической среды обитания.



Рис. 5. Трофические уровни биоценоза

Консументы представлены организмами гетеротрофного типа питания, которые питаются за счёт готовых органических веществ, синтезированных продуцентами или другими консументами. Так питаются животные, грибы, многие микроорганизмы. Различают консументов первого порядка (консументы-1), консументов второго порядка (консументы-2) и т. д. Консументами-1 являются растительноядные организмы, консументами-2 — плотоядные животные, паразиты. В качестве консументов-3 и более высоких порядков могут выступать другие хищники (например, более крупные) или паразиты хищников и паразитов.

Редуценты — организмы сапротрофного типа питания. Они разлагают тела погибших организмов, их фрагменты и сложные органические вещества до неорганических веществ или сравнительно более простых органических. К редуцентам относятся разнообразные микроорганизмы, грибы, насекомые — копрофаги и трупоеды. В определённой степени редуцентами являются все организмы, поскольку они жизнедеятельны за счёт энергии, получаемой при окислении органических веществ запасных тканей своего тела или пищи.

Черника — достаточно обычный продуцент лесных сообществ. Тетерев, питающийся в августе её ягодами, представляет консумента-1. Лесная куница, съевшая тетерева — это консумент-2. Волк, поймавший и съевший лесную куницу, является консументом-3. Эндопаразит (гельминт) волка — это консумент-4. Останки тетерева, куницы, никем не съеденные ягоды и

опавшие листья черники, экскременты волка подвергнутся разложению редуцентами: жуками, личинками мух, бактериями и грибами.

Члены биоценоза, связанные потоками вещества и энергии (через питание), составляют *пищевую цепь*. Пример пищевой цепи лесного биоценоза назван выше. Злаки поедаются сусликами, которых съедает лисица; за счёт лисицы питаются гельминты и эктопаразиты. Пищевые цепи часто ветвятся (сусликами питаются также светлый хорь, дневные хищные птицы, специфические для сусликов гельминты, членистоногие эктопаразиты; злаки поедаются многими видами копытных млекопитающих и грызунов) — образуются *пищевые сети*.

Пищевые (трофические) цепи и сети являются путями, по которым разнообразные поллютанты широко и далеко (благодаря мигрирующим организмам) распространяются в окружающей среде. Пестицид ДДТ, который применяли фермеры США, через трофические цепи и сети оказался в жировой ткани антарктических пингвинов. При этом содержание поллютантов может меняться в сторону повышения концентрации, поскольку многие организмы обладают свойствами концентраторов: в плодовых телах шляпочных грибов содержание ртути может быть в 30–550 раз выше, чем в местной почве.

7.4.2. Основные типы трофических отношений

На пищевой основе функционируют несколько типов биоценологических межвидовых отношений. *Хищник — жертва*: животное-хищник использует свою жертву как источник питания. Очень редко встречаются хищные растения (росянка, венерина мухоловка) и почвенные грибы, питающиеся почвенными нематодами. *Сверххищник* (тигр) способен съесть более слабого хищника (волка). Стареющего льва обычно убивают и съедают гиены. Нередки животные (кабан, речной окунь, минтай) всеядного и хищнического типов питания, для которых возможен или обычен каннибализм (5.2.8).

В паре *паразит — хозяин* паразит использует хозяина как источник пищи и место постоянного или временного обитания. Обычно паразиты оказывают патогенное (болезнетворное) воздействие на хозяев. В одном очаге среди таёжных клещей (Пермский край) могут циркулировать возбудители до 7 опасных заболеваний человека. В одном клеще встречали возбудителей 3 заболеваний одновременно. Различаются *эктопаразиты* (клещи, блохи, вши, кровососущие двукрылые) и *эндопаразиты* (многие бактерии и простейшие, гельминты). *Сверхпаразиты* паразитируют на других паразитах (наездники, паразитирующие на насекомых-паразитах, вирусы — паразиты клещей). Паразитизм очень широко распространён в природе: около 20 % всех биологических видов относится к паразитам.

Формы паразитизма разнообразны. Обыкновенная кукушка — пример гнездового паразита.

При **комменсализме** один из видов (комменсал) получает пользу, не принося заметного вреда другому. Рыбы-прилипалы используют акулу как средство передвижения и источник питания (остатки жертв акулы). Растения-эпифиты поселяются на деревьях. Укрытие в бобровой норе находят мелкие млекопитающие, жабы, мокрицы, жуки.

Мутуализм — это взаимовыгодное взаимодействие разнородных организмов. Крайний вариант такого взаимодействия — **симбиоз**, вне которого жизнеспособность организмов понижена. Таковы лишайники, грибокорень (микориза) — симбиоз гриба и зелёного растения, жгутиковые простейшие в рубце жвачных млекопитающих.

Кооперация (сотрудничество) полезна обоим партнёрам, но не обязательна. Мелкие цапли располагаются на носорогах и буйволах, склёвывая эктопаразитов и улучшая для себя обзор окружающей среды; взлетая, они дают сигнал носорогу о грозящей опасности.

Аменсализм — одностороннее подавляющее воздействие одного вида (хищника, паразита, конкурента) на особей другого вида. Некоторые растения выделяют в окружающую среду вещества, угнетающие другие растения (**аллелопатия**). Лотос орехоносный подавляет лотос жёлтый. Песец на Шпицбергене полностью уничтожает в доступных местах гнёзда казарок, гаг, чаек, в то время как в материковой тундре и на островах Северной Пацифики при большом разнообразии источников питания отношения названных животных ближе к нейтральным. Гепарды, леопарды и гиеновые собаки — наиболее эффективные крупные хищники африканских саванн. Однако пятнистые гиены часто лишают их добычи. Зоологи отмечают снижение численности гиеновых собак и гепардов.

Конкуренция возникает на основе пищевых и иных отношений и будет рассмотрена ниже (7.6). Нередко названной классификации типов трофических отношений явно недостаточно. Известны примеры (рыбь-чистильщики, буйвололовые птицы, попугаи кеа), когда мутуалист становился потребителем слизи, кожи и даже крови другого вида. Часто бывает трудно решить, как правильно квалифицировать конкретный случай — отнести к паразитизму или хищничеству, паразитизму или комменсализму. Поэтому учёными вводятся новые понятия, классификация усложняется.

7.5. Основные типы связей между видами

Выделяют несколько основных типов связей (отношений) между организмами разных видов в биоценозе. **Трофические** (пищевые) связи составляют основу биоценологических отношений. Прямые трофические связи

и типы трофических отношений рассмотрены выше (7.4). Косвенные пищевые связи возникают попутно с пищевыми отношениями: остатками добычи хищника питаются разнообразные нахлебники; в поисках пищи кабан рыхлит почву, способствуя её аэрации, перемешиванию, разрывает корневища и корни; клесты роняют шишки ели на мох, где они доступны для мышевидных грызунов; запасая себе корм, кедровка распространяет семена сибирской сосны (кедра).

Под **топическими связями** понимаются воздействия организмов на физико-химические свойства среды обитания, что может иметь значение и для организмов других видов. Эвкалипты осушают почву, животные и бактерии выделяют в атмосферу CO₂, копытные вытаптывают у водопоев растительность и почву, растения дают животным укрытия и т. д. Виды — **эдификаторы** выполняют в сообществе средообразующую функцию. Это, например, ель, популяции которой формируют подзолистую почву; дождевые черви активно образуют перегнойный слой почвы, поддерживая её плодородие.

Форические связи означают участие организмов в распространении других видов. Животные переносят (на себе или в себе, с экскрементами) паразитов и симбионтов, болезнетворные бактерии и вирусы. Подобным образом распространяются семена съеденных ягод и плодов птицами (дрозды) и млекопитающими (бурый медведь), разносятся семена чистотела муравьями. Известна роль кедровки для восстановления лесов из сибирской сосны. Аналогичную роль в отношении баобабов выполняют крыланы (рукокрылые).

Использование животными фрагментов других организмов для устройства гнёзд, укрытий, домиков относят к **фабрическим связям**. Птицы и мелкие млекопитающие устраивают гнёзда из веток, травинок, перьев, шерсти. Осы делают гнезда из измельчённой древесины и слюны. Галлицы, некоторые другие насекомые и клещи вызывают образование галлов (своеобразные опухоли) на органах растений, в этих разрастаниях живут их личинки.

7.6. Конкуренция и коадаптации

Конкуренция в биоценозах свойственна видам со сходными экологическими требованиями. При этом конкурирующие виды оказывают друг на друга отрицательное воздействие через косвенные связи, например, ограничивая своих конкурентов в пище, воде, свете, убежищах и других ресурсах.

Согласно **закону конкурентного исключения** Г.Ф. Гаузе (1931) две разновидовые популяции, конкурирующие из-за одного и того же ресурса (ресурсов), не могут долго существовать совместно. Со временем произой-

дет либо вымирание одной из них, либо популяции проявят некоторые биологические различия в использовании ресурсов среды, что позволит им снизить напряжённость конкуренции и существовать совместно. Закон конкурентного исключения учитывается в случаях, когда делаются попытки объяснить вероятные причины вымирания видов в прошлом, прогнозировать вероятные вымирания в будущем и моделировать сообщества в практике экологической инженерии. Интродукция видов нередко приводила к нежелательным последствиям по причине конкуренции между местными видами и видом-интродуцентом.

Конкуренция нередко проявляется в сочетании с другими типами связей и зависимостей между видами. При недостатке пищи соболь ведёт себя по отношению к более слабому конкуренту (колонок) как сверххищник. В отношениях между популяциями львов и пятнистых гиен в саваннах Африки сочетаются комменсализм, конкуренция, связь типа хищник-жертва.

Биоценотические взаимодействия разных типов вызывают эволюционное развитие у членов биоценоза взаимных приспособлений — *коадаптаций*. Хищник располагает целым рядом приспособлений, способствующих обнаружению, поимке и утилизации жертв: это достаточная сила, скорость передвижения и погони, органы захвата и умерщвления добычи, коллективная охота, хорошо развитые органы чувств, центральная нервная система высокого уровня развития, сложные формы поведения и т. д. Аналогичные, но полезные для собственного выживания адаптации есть и у жертвы, которая обычно обладает к тому же более высоким репродуктивным потенциалом.

В паре паразит-хозяин развиваются свои коадаптации: умеренное патологическое воздействие паразита (вируса, бактерии) на хозяина, выработка у последнего иммунитета и других защитных приспособлений, которые снижают вероятность гибели хозяина. У многих растений под воздействием *фитофагов* (растительноядных животных) сформировались шипы, колючки, толстая кора (пробковый дуб), способность к накоплению в коре и в других органах алкалоидов и веществ с неприятным вкусом — все эти особенности повышают шансы на выживание их носителей. Таково же значение ядовитости многих насекомых, некоторых амфибий, грибов. Бабочка-монарх (Северная Америка) и ядовитая лягушка-древолаз (тропические леса Южной Америки) способны накапливать ядовитые вещества из пищевых объектов, что повышает уровень их защищённости.

7.7. Относительный гомеостаз биоценозов

Относительный гомеостаз биоценоза проявляется в способности к саморегуляции, поддержанию относительного внутреннего постоянства и активному восстановлению своей целостности после нарушений, вызванных внешними и внутренними причинами. В понимании гомеостаза биоценозов следует учесть оговорки, сделанные относительно гомеостаза популяций (5.2.8). Биоценозам свойственна динамика составляющих их популяций, некоторая подвижность внутренних связей, видового богатства и других структур.

Через многообразные связи (пищевые ограничения, хищничество, паразитизм, конкуренция и т. д.) биоценоз способен оказывать регулирующие воздействия на составляющие его популяции. Не подвергнутый катастрофическим разрушениям биоценоз поддерживает относительное постоянство своего строения: ярусности, трофических уровней, трофических цепей и сетей, видового богатства, количества экологических ниш (8.2).

Регуляция осуществляется при посредстве прямых и обратных сигнальных связей, которые включают регулирующие факторы. Например, сухая летняя погода в Зауралье повышает кормовые достоинства листьев берёзы, что способствует массовому размножению непарного шелкопряда (бабочка). Высокая численность популяций этого вида сохраняется 6–8 лет, за которые ухудшается кормовая база: уменьшается биомасса листьев, снижается их привлекательность (действие оказывают экскременты гусениц того же шелкопряда через почву) и кормовая ценность. Повышается численность *энтотофагов* (животных, питающихся насекомыми), возрастает заболеваемость гусениц. Всё это приводит к депрессии популяций шелкопряда, после чего вновь улучшается состояние древесной растительности.

В тундре Северного Ямала весной 1989 г. произошла массовая гибель леммингов. Оставшиеся без этого важного кормового ресурса хищники (белая сова, поморник, песец) активно разоряли гнёзда белых куропаток (массовый вид ямальской тундры), охотились и на взрослых птиц. Лишившиеся гнёзд куропатки сформировали стаи до 300–400 особей, что не типично для лета. На тот год размножение белых куропаток было подорвано, но в стаях защищённость птиц бывает заметно выше, чем одиночных или семейных куропаток. Популяции куропаток сохранили достаточную численность для размножения на следующий год.

Наблюдения показывают, что в биоценозах, нарушенных человеком или созданных человеком и имеющих пониженное биоразнообразие, способность к регуляции и гомеостазу снижена.

7.8. Управление биоценозами

Управление биоценозом включает управление составляющими его популяциями (5.2.9) и неорганической средой (биотопом). Однако специфическим в этом процессе является управление биоценотическими характеристиками: видовым составом, длиной пищевых цепей и сложностью пищевых сетей, количеством экологических ниш, многообразием биоценотических связей и отношений. Начиная с 30-х гг. XX века в национальном парке Крюгера (ЮАР) сделали много искусственных источников воды, что обогатило местную растительность. Вокруг них развелось множество копытных зверей, увеличилась численность львов (что и было целью работников парка) и полосатых гиен. Вместе с тем снизилась численность гепардов, гиеновых собак и бурых гиен.

Охрана природы означает охрану биоценозов на достаточных площадях, сохранение их биоразнообразия, структурной сложности и целостности; в эту задачу входит развитие системы охраняемых территорий, защита от биологического загрязнения. *Интродукция* (акклиматизация) видов приобрела широкий размах. В разные регионы России были завезены и довольно широко расселились енотовидная собака, американская норка, ондатра, благородный олень, лань и другие виды, успешно реинтродуцированы (восстановлен в местах бывшего обитания) речной бобр.

Применение биометода (ограничение численности популяций вредителя посредством его паразитов, специфических растительноядных или плотоядных потребителей) или изъятие популяций из местных сообществ (крупных хищных млекопитающих во многих странах Европы, азиатского буйвола в Австралии), по сути, есть биоценотический уровень управления природными системами. Задача формирования жизнеспособных сообществ решается с учётом закономерностей организации и функционирования биоценозов при рекультивации почв, оптимизации сельскохозяйственного и городского ландшафта, ликвидации последствий экологических катастроф.

Восстановление микрофлоры пищеварительного тракта человека или животного при дисбактериозе, поддержание удовлетворительного состава микрофлоры посредством лечебной диеты и препаратов с биокультурами есть тот же уровень управления.

Вопросы

1. Понятие и примеры биоценозов.
2. Видовое богатство биоценозов и факторы, его определяющие.
3. Приведите несколько примеров, иллюстрирующих опушечный (пограничный) эффект.
4. В чём адаптивное значение мозаичности и ярусности биоценозов?

5. Трофические уровни биоценозов и их состав.
6. Приведите примеры трофических цепей и сетей.
7. Назовите и объясните основные типы межвидовых трофических отношений в биоценозах.
8. Межвидовая конкуренция в биоценозах.
9. Основные методы управления биоценозами.

ГЛАВА 8

УЧЕНИЕ ОБ ЭКОСИСТЕМАХ

8.1. Понятие об экосистеме

Любой биоценоз взаимодействует с факторами физико-химической среды. Биоценоз и биотоп объединяются в более сложную природную систему — *экосистему*. Автор этого понятия — английский учёный А. Тенсли (1935). *В экосистеме потоками вещества и энергии объединяются в единое целое все составные части биоценоза (видовой состав, трофические уровни, ярусы и т. д.), а также почва, грунт, воды и часть атмосферы*. Наш соотечественник В.Н. Сукачёв (1940) предложил близкое понятие — биогеоценоз. Согласно В.И. Вернадскому, экосистемы относятся к *биокосным* системам.

Границы экосистем обычно в такой же степени определены или условны, как и границы биоценозов (7.3), поэтому при изучении и описании природных сообществ и экосистем используется сходная типология. Наибольшую экосистему нашей планеты представляет собой *биосфера*. В ней различают отдельные *биоми* — крупные экосистемы, занимающие ландшафтную зону, высотный пояс в горах или остров. Для земного шара обычно называют несколько десятков основных биомов, однако при необходимости количество выделяемых биомов может быть заметно увеличено. Пример биома — бореальные леса Евразии (тайга), занимающие площадь около 900 млн. га.

Количество различных экосистем, которые учёные сводят к определённым типам, заметно больше, но существенно уступает видовому богатству. В масштабах одного материка может быть выделено несколько сот экосистем разных типов. Кроме того, в пределах каждого типа выделяемых экосистем, биоценозов или фитоценозов обнаруживается множество вариантов. Более того, каждый конкретный биоценоз обладает своими индивидуальными особенностями. Возможно выделение экосистемы лесной лужицы или даже экосистемы в пределах организма жвачного млекопитающего.

8.2. Экологическая ниша

Понятие *экологическая ниша* введено Дж. Гринеллем (1917) и развито Ч. Элтоном (1927); её толкование этими и другими учёными может за-

метно различаться. Согласно Элтону, *под экологической нишей понимается экосистемная роль популяций какого-либо вида во всей её полноте*. Это означает комплекс всех существующих форм связей и взаимодействий данной популяции с другими популяциями биоценоза, её роль в потоках вещества, энергии и информации, использование ею ресурсов экосистемы, средообразующую роль данной популяции.

Обыкновенный крот питается дождевыми червями, личинками и взрослыми насекомыми, многими другими доступными для него животными, обитающими в почве. Он служит пищевым объектом для хищников (средних и мелких млекопитающих, сов и дневных хищных птиц), источником пищи и средой обитания для паразитов: клещей, их личинок и нимф, блох, вшей, гельминтов, бактерий, грибов, вирусов. При обилии другой пищи хищные млекопитающие нередко убивают кротов, не съедая их, из-за неприятного запаха. Кроты создают системы своих ходов, которыми пользуются другие почвенные животные, перемешивают, рыхлят и дренируют почву, разносят на своей шерсти эктопаразитов, семена растений и споры грибов, бактерий. Зверьки активны круглый год, выступая в качестве важных консументов почвы лиственных и хвойных лесов. Кроты вносят свой вклад в потоки вещества и энергии экосистемы, влияют на среду обитания, что, в свою очередь, делает возможным обитание в тех же экосистемах многих других популяций.

Экологическая ниша строится не только из условий экосистемы, но и из тех изменений, которые вносит в экосистему популяция. Вселение бобров на небольшую лесную речку влечёт комплекс новообразований: меняется водный режим реки, перегороженной плотиной, подтапливаются окрестные берега; возрастает захламлённость долины реки, меняется состав древостоя, кустарников и травянистой растительности; в воде возникшего пруда снижается содержание кислорода, происходит смена зооценоза; улучшаются условия для обитания полуводных мелких млекопитающих и лягушек. В норах бобров обитают многие мелкие животные (мышевидные грызуны, бурозубки, мокрицы, некоторые жуки и т. д.); сами норы могут провоцировать размыв речкой берегов.

По возможности полное изучение экологических ниш позволяет обнаружить черты своеобразия экологически близких видов. Так, бурозубки разных видов, населяющие наши леса, различаются собственными размерами и массой тела (от 1,5 до 15 г), размерами преобладающих жертв (почвенные и наземные беспозвоночные), долей в рационе дождевых червей, использованием растительных кормов (семена хвойных), преимущественным обитанием в разных биотопах, использованием разных ярусов (толща почвы, её поверхность, кочки и комли деревьев) и т. д. В стайке лесных птиц зимой проявляется различие в преимущественном поиске пищи на

коре ствола дерева (поползень, пищуха) либо на крупных ветках (большая синица, пухляк), на тонких веточках (длиннохвостая синица). Серые киты и моржи в поисках пищи «перепахивают» донные отложения на океанических мелководьях, оказывая важное средообразующее воздействие. Птицы и крыланы (рукокрылые млекопитающие) распространяют семена и плоды растений, способствуя расширению или восстановлению их ареалов в местах бывших экологических катастроф.

Чем ближе сходство экологических ниш двух видов, тем напряжённей между ними конкуренция и больше вероятность вытеснения одного вида другим в соответствии с законом Гаузе (7.6).

8.3. Потoki вещества, энергии и информации в экосистемах

Трофические уровни, пищевые цепи и сети биоценозов (7.4) представляют собой звенья потоков вещества и энергии, которые объединяют подсистемы экосистем в единое целое. Энергия Солнца в основном и обеспечивает деятельность живых систем биосферы.

Энергия солнечного света и химических превращений, извлекаемая фотосинтетиками и хемосинтетиками из неорганической природы, переходит с одного трофического уровня на другой с большими потерями. Например, растительноядные животные полностью не съедают всю растительную массу, так же как и хищники обычно не уничтожают полностью популяции своих жертв. Часть биомассы любой популяции идёт на жизнедеятельность организмов (рост, развитие, размножение, поиски пищи), аккумулируется в теле многолетних организмов. На следующий трофический уровень попадает (аккумулируется в телах организмов) от 1 до 10 % от количества энергии на предыдущем уровне (8.6.2). Потoki энергии в экосистемах подобны пересыхающим рекам и постепенно теряются в пространстве экосистемы. В этом можно видеть соответствие энергетики экосистем законам термодинамики.

Вся совокупность организмов, живущих за счёт энергии Солнца, называется фотобиосом (2.4). Организмы, использующие энергию химических превращений вещества, составляют хемобиос. На долю хемобиоса приходится единицы процентов энергии биосферы, остальное принадлежит фотобиосу. Возможно, что энергетический вклад хемобиоса несколько недооценивается, но вкладу фотобиоса в поток энергии биосферы он заметно уступает.

В пищевых объектах совмещаются энергия и вещество, необходимые для жизнедеятельности биосистем. Однако для лучшего понимания этого процесса полезно рассматривать потоки энергии и вещества порознь. Одна из главных особенностей потоков вещества — их частичная замкнутость (цикличность). В экосистемах действуют биогеохимические циклы (по

Вернадскому), которые объединяют живую часть экосистемы (биоценоз) с неорганической.

В наземных экосистемах химические вещества извлекаются органами растений из окружающей среды и входят в состав их тел. Часть растительной массы (менее 10 %) потребляется консументами, остальная (свыше 90 %) поступает в *детритные* пищевые цепи: это опад (опавшие листья, ветки, лепестки цветов и т. д.), сухостой, валёжник, ветошь трав, которые подвергаются относительно медленному разложению благодаря деятельности редуцентов. Продукты жизнедеятельности продуцентов, консументов и редуцентов (вода, газы, неорганические и относительно простые органические вещества) оказываются во внешней среде и вновь могут быть вовлечены в круговорот вещества.

Фитомасса суши обновляется в среднем каждые 14 лет. В лесах скорость круговорота веществ относительно ниже (деревья живут десятки и сотни лет), чем в луговых сообществах. Ещё быстрее круговорот вещества происходит в морских экосистемах, где среди продуцентов велика доля фотосинтезирующих бактерий и одноклеточных водорослей с очень коротким жизненным циклом. Биомасса Мирового океана обновляется в среднем за 33 дня, а фитомасса — за 1 день!

Подсчитано, что за последний миллиард лет каждый атом углерода участвовал в циклах круговорота вещества в среднем 10 тыс. раз. В действительности скорость оборота углерода в разных случаях очень различна. Достаточно представить разложение опавших листьев в лесу, которое завершается в течение нескольких лет или нескольких десятков лет. Образование торфа на сфагновом болоте и угленакопление в заболоченных лесах карбонового периода палеозоя означает депонирование углерода на тысячи и многие миллионы лет.

Информационные процессы экосистем пока изучены недостаточно. У каждой клетки и многоклеточного организма есть информационные системы, среди которых важное место занимают нуклеиновые кислоты. Популяции имеют свои информационные системы: это их генофонд, коммуникативные системы (5.2.4). Биоценозы и экосистемы включают в себя информационные системы популяций, а также имеют информационные системы своего уровня.

Палеонтолог и палеоэколог познают и реконструируют экосистемы прошлых геологических эпох, извлекая и «прочитывая» информацию ископаемых отложений. Например, американские учёные извлекли из желудка ископаемой мухи, прекрасно сохранившейся в куске янтаря возрастом 40 млн. лет, жизнеспособные споры бактерий, очень похожие на современных *Bacillus sphaericus*. Один этот образец предоставил возможность установить: возраст находки; строение ДНК ископаемой мухи и спор

бактерии; пузырьки воздуха в янтаре позволяют уточнить состав атмосферы того времени.

Гомеостатическая функция биосферы (8.6.3), процессы саморегуляции в ней основываются на взаимодействии прямых и обратных сигнальных связей, которые дополняются сигнальным значением циклических процессов различной периодичности. Распространение сигналов от особей разных видов тоже является частью информационных систем и потоков биосферы.

Сигналы о циклических и эпизодических событиях в экосистеме отражаются жизнедеятельностью организмов, запечатляются в приспособительных изменениях — например, в годичном приросте деревьев и костей млекопитающих, сезонных адаптациях растений (зимний покой) и животных (линька, спячка). Благодаря способности животных сигнализировать и воспринимать сигналы (зрительные, слуховые, обонятельные, механические) обеспечивается участие двух полов в размножении. Используя эти сигналы, животные осуществляют опыление растений, переходят на питание именно созревшими плодами, реагируют на сигналы опасности особей своего вида и других видов. Посылая сигналы (цвет, форма, запах), растения способны привлекать опылителей, потребителей семян и плодов, способны синхронизировать цветение, пыление, плодоношение с событиями во внешней среде.

Уже в первые часы после смерти организма начинается фрагментация ДНК. Установлено, что некоторое время фрагменты ДНК могут сохраняться во внешней среде (например, в илах и воде водоёмов). В условиях естественного захоронения под действием воды и кислорода ДНК разрушается полностью примерно за 50 тыс. лет. Лишь в особо благоприятных условиях ДНК (и некоторые белки) могут сохраняться без существенных нарушений тысячи и миллионы лет. Известна также способность вирусов и плазмид переносить гены в геномы организмов других видов (3.6), что означает потенциальный обмен наследственной информацией в масштабах биоценоза экосистемы. Для учёных всё более обоснованным становится вывод: ограниченные возможности для включения фрагментов чужеродной ДНК в геномы вирусов, бактерий и других организмов в экосистемах существуют и этот процесс может иметь эволюционное значение (11.8).

8.4. Биомасса и биологическая продуктивность экосистем

Биомасса экосистем варьируется в широких пределах. Фитомасса арктических пустынь составляет 0,25–5 т/га, экосистем тундры — 5–50, хвойных лесов — 80–330, дождевых тропических лесов — 140–1700 т/га. В глобальных масштабах фитомасса составляет примерно 99% от всей

биомассы биосферы. В наземных экосистемах фитомасса примерно в 1000 раз превышает зоомассу, в океанических — только в 1,25 раза.

Важное значение имеет биологическая продуктивность естественных и искусственных экосистем, которая складывается из продуктивности местных популяций (5.2.5). Продуктивность продуцентов (обычно растений) называется первичной, продуктивность консументов — вторичной. Вновь созданная продукция биомассы за вычетом трат на жизнедеятельность называется чистой продукцией. Часто используемое в экологии понятие — **чистая первичная продуктивность** (ЧПП), выражаемая в количестве растительной биомассы, вновь созданной на единице площади в единицу времени. Обычно используются значения воздушно-сухой биомассы.

ЧПП экосистем тундры составляет 0,1–0,5 т/га в год; в широколиственных лесах умеренных широт она варьируется от 0,9 до 2, в дождевых лесах — от 6 до 50 т/га. Чистая вторичная продуктивность (продуктивность животных) меньше чем ЧПП на 2–3 порядка. Продуктивность биоценозов зависит от количества солнечной энергии, которое приходит в экосистему, длительности вегетационного сезона, обеспеченности водой и питательными веществами и некоторых других факторов, включая антропогенные загрязнения среды обитания.

8.5. Динамика и относительный гомеостаз экосистем

Экосистемы способны к относительному гомеостазу. Это означает относительный гомеостаз популяций, биоценоза и физико-химических характеристик биотопа, которые составляют данную экосистему, способность к регулирующим воздействиям на названные подсистемы, проявление своеобразной динамики, восстановление целостности экосистемы после разрушительных воздействий. Для природных экосистем вполне естественны разнообразные проявления сезонной и многолетней динамики её составляющих: биомассы биоценоза и отдельных популяций, их продуктивности; влажности и количества доступных химических веществ, поступающей солнечной радиации и других показателей. В процессе многолетней динамики происходит **сукцессия** — последовательная смена в пределах одного биотопа экосистем (или стадий экосистемы) вместе с биоценозами. В ходе сукцессии может измениться видовой состав и ярусность биоценозов, абсолютная и относительная численность составляющих их видов, направление почвообразовательного процесса, солёность воды, состав и влажность воздуха и другие свойства экосистемы. Среди многих типов сукцессии основными считаются первичная, циклическая, восстановительная и эволюционная.

Первичная сукцессия наблюдается там, где на безжизненном субстрате впервые возникли условия для появления живых систем: на свежих

скальных обнажениях, в местах оползней, открывших лишённый жизни грунт, на подвижных каменистых осыпях в горах, остывшей вулканической лаве, железнодорожных насыпях, стенах строений и т. д. На скалах в тайге Урала новые экосистемы формируются в несколько этапов. Первыми на каменистой поверхности появляются накипные лишайники, бактерии, простейшие, коловратки, нематоды, мелкие клещи-сапрофаги, первичнобескрылые насекомые. Позднее здесь обосновываются гипновые мхи, сосудистые растения; в образующемся мелкозёме растёт доля участия дождевых червей, энхитреид (малощетинковые кольчатые черви), личинок насекомых.

Циклическая сукцессия обычна для вполне сформировавшихся экосистем. Она отличается правильной повторяемостью состояний экосистем в сезоны года, через десятки, сотни лет и через еще большие отрезки времени. В разные сезоны года могут сменяться доминирующие группы планктонных организмов, на лугах сменяются периоды цветения и плодоношения тех или иных групп сосудистых растений, среди которых по срокам цветения выделяют раннецветущие и поздние; мигрирующие животные перемещаются в удалённые экосистемы и даже биомы. В зимнее время замедляются потоки вещества и энергии экосистем. Многие циклы обусловлены **экзогенными** (внешними) факторами. Солнце проявляет множественную цикличность, которая находит отражение в повторяемости (примерно через 11, 33 и 110 лет) относительно влажных периодов с более сухими. Это отражается в состоянии экосистем, биоценозов, доминирующих популяций организмов, урожайности сельскохозяйственных культур. Известны и более длительные циклы активности Солнца и состояния экосистем.

Циклические сукцессии могут быть детерминированы **эндогенными** (внутренними) факторами. В буковых лесах совершаются циклы примерно двухсотлетней периодичности. Крупные буки в ненарушенных лесах затевают молодые деревья, замедляя их рост. После выпадения из древостоя отдельных крупных деревьев в этом месте ускоряется рост молодых деревьев, занимающих освободившееся пространство и повышающих интенсивность потребления вещества и энергии.

Экосистемы могут быть разрушены катастрофическими факторами. Таковыми могут служить стихийные явления природы большой силы — волны цунами, землетрясения, извержения вулканов, катастрофические наводнения, большие пожары и т. д. Экологические катастрофы в наше время случаются также как результат деятельности человека: это техногенные аварии, интенсивные промышленные загрязнения (выбросы), пожары, сведение лесов, военные действия, крушения танкеров и т. д. Через некоторое время начинается **восстановительная сукцессия**, в результате

чего более или менее полно воссоздаётся экосистема, в которой вполне реальны новообразования.

Образовавшиеся на месте сгоревших или вырубленных человеком темнохвойных южнотаёжных лесов вырубки и гари зарастают травами (доминируют иван-чай, злаки), малиной, красной бузиной, рябиной, ивами. В последующие годы здесь формируются густые вторичные леса из липы, берёзы, осины, редееет травостой и кустарники, под пологом леса возобновляются ель и пихта. Через несколько десятков лет нарастает молодой темнохвойный лес, однако полное восстановление былой экосистемы происходит через 150–200 лет.

Восстановительная сукцессия обеспечивается почвой с *банком семян*, обилием корневищ и корневых систем, почвенной фауной. Велика роль окружающих экосистем, откуда мигрируют животные и разносятся семена растений, споры грибов и другие зачатки организмов. Примеры восстановительной сукцессии — актуальные в наше время в средней полосе России процессы залужения и закустаривания, наступление лесов на заброшенные поля и пастбища.

Восстановительная сукцессия обычно завершается формированием *климаксных сообществ*, которые в естественной обстановке проявляют высокую степень устойчивости, эффективного относительного гомеостаза. Такими сообществами являются еловый лес на глинистых почвах, сосновый лес на песчаных и каменистых почвах, верховое сфагновое болото на плоских водораздельных пространствах Западно-Сибирской равнины. В ландшафтах, испытывающих сильное антропогенное воздействие, более устойчивыми могут проявить себя вторичные леса и другие сообщества, которые в естественных ландшафтах не были климаксными.

Эволюционные сукцессии могут охватывать значительные отрезки времени — многие тысячи и десятки тысяч лет. Считается, например, что возраст таёжных экосистем Европы, занявших место отступившего ледника, приближается к 10 тыс. лет. Значительно древнее экосистемы тропических лесов. В карбоновом периоде значительные площади континентов занимали заболоченные леса из древовидных споровых растений (папоротников, хвощей, плаунов) с очень высокой продуктивностью биомассы, но впоследствии не сохранившиеся. Их следы обнаруживаются в залежах каменного угля. Для третичного периода кайнозойской эры характерно возникновение травянистых цветковых растений, преимущественно из которых формировались новые экосистемы: степи, прерии, саванны, луга.

Человек создаёт городские и сельскохозяйственные экосистемы, которые характеризуются обеднённым видовым составом, малой структурной сложностью и неспособностью к гомеостазу. Для их поддержания необходимо постоянное вмешательство человека (борьба с сорняками, орошение, удобрение и т. д.).

8.6. Биосферный уровень организации

8.6.1. Понятие о биосфере

Слово *биосфера* предложено австрийским учёным Э. Зюссом (1875). Современное понятие о биосфере как особой оболочке Земли разработано В. И. Вернадским (1926). *Под биосферой понимается совокупность земных сфер населённая жизнью, представляющая особую глобальную сферу, в которой ведущую роль играют живые системы.* Биосфера — это глобальная экосистема Земли.

Биосфера включает приземную часть атмосферы, всю гидросферу, почвы и верхние горизонты литосферы, которые объединяются в целостную систему круговоротом вещества, потоками энергии и информации. Объём биосферы менее 1% от объёма Земли. Биомасса биосферы составляет (оценки 1980-х гг.) $2,423 \times 10^{12}$ т сухого вещества, что примерно в 600 тыс. раз меньше массы гидросферы и составляет 0,00001 % массы земной коры (2×10^{19} т).

Наиболее широко в биосфере распространены прокариоты, споры которых найдены в атмосфере до высоты 80 км, в толще льда Антарктиды — на всех исследованных глубинах. В литосфере они обнаруживаются, по некоторым данным, на глубине до 6,82 км. В океане живые организмы обитают на любых глубинах, включая дно глубоководных впадин до 11,5 км. Однако подавляющее большинство организмов живёт в приземном слое атмосферы, на небольших глубинах океана (куда проникает солнечный свет), на дне океана, в местах выхода из литосферы флюидов, в почве и на её поверхности.

В биосфере, подобно экосистемам, функционируют потоки энергии (8.6.2) и информации, действует круговорот вещества (8.6.3), которые и объединяют все подсистемы биосферы в сложнейшую, целостную, способную к саморегуляции систему.

8.6.2. Энергетика биосферы

Энергетическая функция биосферы — утилизация и накопление энергии Солнца, формирование потоков энергии. Из 100% энергии Солнца, поступающей на поверхность Земли, отражается 30%, рассеивается в качестве тепловой — 46%; на испарение и осадки тратится 23%, на ветер, волны и течения — 0,2%, на фотосинтез тратится 0,8% (по другим оценкам — несколько меньше).

Энергия годового потока солнечного излучения, поступающего на 1 м^2 поверхности планеты, в тропических широтах составляет 1 млн. ккал, в умеренных широтах — 400 тыс. ккал. До растений доходит примерно 20–

30% всей энергии, усваивается же ими 0,2–1%, т. е. не более 4 тыс. ккал на 1 м². Свыше 99% энергии Солнца рассеивается в земных сферах, обеспечивая значительную часть теплового режима биосферы и физико-химические процессы в ней, включая перемещения воздушных масс и осадки, морские течения, эрозию и осадконакопление, суточные и сезонные явления. Мощность глобального процесса фотосинтеза составляет в среднем примерно 40×10^{12} Вт — это более чем в три раза превышает мощность всей техники человечества на 1985 год.

Как и в локальных экосистемах, в биосфере действует *закон экологических пирамид*, согласно которому при переходе с одного трофического уровня на следующий уровень большая часть энергии теряется. В таком же соотношении находятся биомассы: биомасса потребителя в десятки раз меньше, чем биомасса потребляемого уровня. Пример энергетической пирамиды даётся в табл. 3. Очевидны выгоды от использования человеком энергии (и биомассы), в основном, на первичном трофическом уровне.

Таблица 3. Энергетическая пирамида (Из: Одум, 1975)

Энергетический уровень	Количество энергии, кал
Прирост тканей человека	$8,3 \times 10^3$
Продуцировано телятины	$1,19 \times 10^6$
Продуцировано люцерны	$1,49 \times 10^7$
Получено солнечного света на 4 га	$6,3 \times 10^{10}$

8.6.3. Глобальные функции биосферы

Биосфера выполняет ряд глобальных функций, в числе которых энергетическая, геосферная, гомеостатическая, информационная. Энергетическая функция показана выше (8.6.2), информационная складывается из информационных процессов экосистем (8.3). Здесь будут охарактеризованы геосферная и гомеостатическая функции.

Геосферная функция живой материи — это деятельность живых систем, которые участвуют в круговороте вещества биосферы, в формировании атмосферы, озонового экрана, физико-химических свойств Мирового океана, почв; в протекании геологических процессов, включая биологическое выветривание горных пород, перераспределение концентраций химических элементов биосферы, образование биогенных минералов, осадочных толщ (углей, торфов, известняков, нефтеносных отложений и т. д.).

Предполагается, что современный газовый состав атмосферы и, прежде всего, высокая концентрация кислорода (21%), есть следствие фотосинтетической деятельности растений и фототрофных микроорганизмов. Полная смена O₂ атмосферы происходит каждые 2000 лет. CO₂ обновляется каждые 6,3 года, с чем связана его существенная роль как «парникового» газа.

В круговорот вещества вовлечены, в основном, значительные количества химических элементов — биогенов, в меньшей мере — микроэлементов. Ежегодно растения выделяют 248 млрд. т. кислорода; в круговороте участвует углерода 217 млрд. т, азота — примерно 1 млрд. т, фосфора — 260 млн. т, серы — 200 млн. т. Ежегодная ЧПП биосферы составляет около 10 % от всей биомассы (см. ниже). Примерно 2–4 % вновь образованной биомассы каждый год пополняют литосферу и атмосферу. Из этого следует, что круговорот вещества биосферы частично разомкнут.

Современная масса обезвоженного живого вещества биосферы оценивается в $2,423 \times 10^{12}$ т. Если считать, что такой она была в среднем и в прежние геологические эры, то за последний миллиард лет живыми системами было вовлечено в круговорот вещество биосферы массой 2×10^{20} т, что превышает массу земной коры на порядок (2×10^{19} т). Такое сравнение позволяет понять, почему В.И. Вернадский считал живую материю ведущей геологической силой Земли.

Гомеостатическая функция биосферы подобна таковой экосистем, но осуществляется на глобальном уровне. В биосфере поддерживается относительное постоянство физико-химических условий (климатических, радиационных, геохимических, гидрохимических и т. д.), пригодных для существования в ней живых систем. Предполагается, что свыше 3,8 млрд. лет жизнь на нашей планете не прерывается. Уже примерно 3 млрд. лет на большей части поверхности Земли поддерживается температура в пределах 0–60 °С.

Гомеостатическая функция биосферы осуществляется всеми её сферами и их взаимодействием, в котором особое значение принадлежит живым системам. Озоновый экран ограничивает проникновение на поверхность планеты губительного ультрафиолетового излучения; значительная теплоёмкость воды придаёт гидросфере свойство термостабилизатора, кроме того, вода обеспечивает распределение химических веществ и перенос тепла; из глубин литосферы поступают свежие порции вещества, вовлекаемого в круговорот. Населённые живыми системами сферы Земли являются средой их обитания и предоставляют разнообразные условия для жизнедеятельности. Живые системы преобразуют среду обитания, делая её пригодной для других живых форм.

В соответствии с термодинамическим принципом А. Ле-Шателье–К. Брауна биосфера способна восстанавливать равновесие, нарушенное воздействием внешних причин. В геологической истории биосферы были разномасштабные катастрофы, в том числе несколько грандиозных глобальных катаклизмов, погубивших значительную часть биосферы. Один из них — мел-палеогеновый, широко известный в связи с вымиранием динозавров, аммонитов и ряда других групп организмов. Однако со временем

биосфера восстанавливала свою целостность, частично при этом обновляясь. Катастрофы и последующее восстановление биосферы представляли важную часть процесса эволюции живой природы и биосферы.

Содержание углекислого газа в атмосфере (и в биосфере в целом) в геологической истории не было постоянным — происходили многократно повторявшиеся циклические изменения. Предполагается, что повышение концентрации CO_2 вызывало глобальное потепление, что способствовало усилению роста фотосинтетиков и ускоренному связыванию CO_2 . Последующее снижение концентрации CO_2 приводило к некоторому похолоданию и сокращению фотосинтеза в глобальных масштабах. Подобным образом биосфера регулировала и другие внутренние условия.

8.6.4. Биосфера и человечество

Все позвоночные животные с человеком вместе в ненарушенной биосфере потребляли не более 1% ЧПП. Человек при своей современной численности, которая достигла на 2011 г. 7 млрд. и продолжает нарастать, является пример беспрецедентно многочисленного крупного млекопитающего с огромной биомассой, составляющей примерно 2×10^8 т (1998 г.) и растущими потребностями. В последние десятилетия человечество, нанеся значительный ущерб биосфере, забирает из неё примерно 25% биологической продукции (включая и косвенные потери из-за пожаров, опустынивания, потери урожая и т. д.); изъятие биомассы из наземных экосистем составляет около 40 %.

На рубеже XX-го и XXI-го вв. суммарное потребление человечеством энергии превысило 120 млрд. МВт·час в год и продолжает увеличиваться на 3 % в год. При таких темпах роста по этому показателю человечество сравняется с биосферой ещё через 20–30 лет. Рост энерговооружённости человечества делает его всё более опасным для биосферы.

Количество живого вещества биосферы снижено человечеством примерно на 30 %. За последние 50 лет (к 1997 г.) площадь пашни, приходящейся на 1 человека, сократилась с 0,25 до 0,1 га (орошаемой — с 0,05 до 0,03). Сокращается площадь живого покрова планеты, на грани исчезновения некоторые экосистемы (степи), снижается продуктивность экосистем и биосферы в целом. Нарастает загрязнение окружающей среды, следы которого заметны всюду, включая поверхность ледников Гренландии и Антарктиды, пластовые воды верхних слоев литосферы, лишайники тундры от Скандинавии до Чукотки и грудное молоко женщин Европы и Северной Америки. Особенно заметны изменения к худшему в состоянии экосистем суши Северного полушария, где наиболее значительна антропогенная нагрузка. Предполагается, что столь большие изменения в состоянии биосферы влияют на осуществление ей глобальных функций и уже породили

проблемы, которые обычно называют экологическими, но по существу изменений, во многом необратимых, они являются *глобальными эволюционно-экологическими проблемами*.

Таких проблем может быть назван целый ряд: продовольственная, охраны природы, природных ресурсов, энергетическая, здоровья человечества, демографическая и т. д. Однако все они являются частными проявлениями одной глобальной эволюционно-экологической проблемы — *проблемы нарастающего противоречия между увеличивающимся и всё более разрушительным воздействием человечества и устойчивостью биосферы*. До сих пор все необходимые ресурсы (за очень небольшими исключениями) человечество получало из биосферы. Изъятие этих ресурсов имеет свои пределы, выход за которые приводит к разрушительным изменениям в подсистемах биосферы. Человечество уже во многом превысило разумные возможности использовать ресурсы биосферы. По современным оценкам средний житель Бурунди для удовлетворения своих потребностей использует ресурсы 1,5 га поверхности планеты, европеец — 6,3, средний житель США, соответственно, — 12, 2 га.

Проблемы «озоновых дыр», парникового эффекта, возрастающего разрушительного эффекта стихийных бедствий (ураганов, смерчей, наводнений и др.), физико-химического загрязнения среды можно рассматривать как сигналы о снижении эффективности выполнения биосферой гомеостатической функции. Продолжая продвижение по пути «выхода за пределы» гомеостатических возможностей биосферы, человечество как будто обрекает биосферу на полное разрушение. Однако крупные отечественные учёные (Н.В. Тимофеев-Ресовский, С.С. Шварц) выразили уверенность, что при такой губительной «стратегии» у человечества большие шансы исчезнуть с лица планеты значительно раньше биосферы. При таком развитии событий биосфера сможет восстановиться, но уже в отсутствие человека.

История человечества содержит много примеров цивилизаций, которые достигали значительного расцвета, но со временем приходили в упадок по причинам, среди которых были не только социальные, но и экологические. Таковы ранние цивилизации (нередко — могущественные империи) Двуречья, Центральной и Южной Америки (майя, ацтеки), Южной и Юго-Восточной Азии, Северной Африки, о. Пасхи. Рост населения и потребления им ресурсов, разрушительное воздействие на экосистемы, внезапные экологические катастрофы (вроде извержения вулкана Санторин в Восточном Средиземноморье за 1400 лет до н.э.) явились причинной первоосновой для разрушения этих цивилизаций, упадка процветавших государств. Значение экологических (наряду с социальными) причин в истории народов и государств долгое время недооценивалось. Можно предпо-

ложить, что часть гомеостатической функции биосферы — подавление цивилизаций, оказывающих разрушительные воздействия — уже в некоторой степени давно реализуется. Однако самые действенные механизмы биосферы (подобные тем, что включались после глобальных катаклизмов геологического прошлого Земли) ещё не начали работать.

Как средство выхода из тяжёлой экологической ситуации на Земле учёными мира и практиками разрабатывается и частично уже претворяется в жизнь *стратегия устойчивого развития* социальных и естественных систем.

8.7. Цена живой природы

У человечества нередко не хватает знаний, чтобы понять ценность биологического объекта. Гинкго двулопастный (голосеменные) — единственный сохранившийся вид из класса Гинкговые, имеющий типично *реликтовый* естественный ареал (небольшой остаток от бывшей богатой флоры с обширными видовыми ареалами) в Восточном Китае. Возможно, в природе гинкго уже и не встречается. Этот вид давно известен и разводится в Китае, Корее и Японии как замечательное растение со многими очень полезными свойствами. Гинкго хорошо переносит промышленное загрязнение атмосферы, устойчив к грибковым и вирусным заболеваниям, редко поражается насекомыми. Препараты из этого растения обладают ценными лечебными свойствами. Теперь гинкго усиленно расселяется человеком в субтропиках и тёплой части умеренной зоны Евразии и Северной Америки, закладываются всё новые промышленные плантации. Этот пример показывает, что некоторые виды из числа редких, а иногда вероятных кандидатов на вымирание, могут быть потенциально очень ценными для человека и затраты на восстановление их численности многократно окупаются.

Вирус ящура, который разносится даже по воздуху, — это пример антитресурса. Эпизоотия ящура в январе-марте 2001 г. уже принесла ущерб экономике Великобритании в несколько миллиардов фунтов стерлингов. Значительны потери не только животноводства и генетического банка страны, но и местной природы от сжигания погибших животных.

Экономисты начинают сознавать, что живая природа в целом и все её составные части должны иметь денежное выражение. Из чего складывается цена, к примеру, зверя? Шкура добытого тигра может стоить 1 тыс. долларов. Китаец пустит в продажу практически все части тигриной туши (толчёные кости пойдут на лекарства, не пропадут ни вибриссы, ни когти и, тем более, внутренние органы и кровь) и выручит более крупные деньги. Однако животное может стоить значительно больше и приносить доход, оставаясь живым. Если продавать львиную шкуру, можно выручить (Ке-

ния, 1980-е гг.) 1,15 тыс. долларов; в охотничьем хозяйстве продажа права охотнику самому добыть льва принесёт предпринимателю 8,5 тыс. долларов. Живой лев при зрелищном использовании даст выручку 515 тыс. долларов! Дрессированная косатка стоит около 1,5 млн. долларов.

В практике природоохранной работы в России используется список гражданских исков, которые предъявляются лицам (и организациям) за ущерб живой природе. За незаконную добычу (умерщвление) следовало уплатить (1999 г.): за лося и бурого медведя — 50 минимальных окладов, бобра — 10, сову — 10, глухаря — 3, гадюку — 5, стерлядь — 3, щуку — 0,5 и т. д. За животных из Красной книги России такса взыскания многократно больше: выхухоль обойдётся в 15 минимальных окладов, беркут — 50, скопа — 25; за одно «краснокнижное» хвойное дерево (диаметром до 20 см) — 50, кустарник — 10. Согласно приказу Минприроды России от 08.12.2011 № 948 с изменениями от 22.07.2013 № 252 суммы исков за незаконную добычу существенно возросли.

При определении денежного эквивалента природных популяций или видов возникают значительные трудности. Очевидно, что цена биологического вида в природе значительно больше той суммы, что может быть выручена от продажи всех его особей. Ведь каждый вид имеет некоторое экосистемное значение, точно рассчитывать которое люди ещё не научились. Однако в практике природопользования уже используются определённые показатели, полученные разными путями. Например, в Швеции цена каждого вида (в среднем) определена как часть от валового дохода государства. Рассчитано, что каждый вид живой природы для этой страны стоит около 0,5 млн. долларов. Если удаётся определить цену вида более точно (например, для промыслового вида рыб или зверей), то принимается именно эта величина. Оценка стоимости биологического вида в мировых масштабах составляет около 20 млн. долларов.

Пока ещё цены популяций и видов очень неполно отражают их действительное значение для человечества, уточнение цен — одна из насущных проблем природоохранной и экономической экологии, экономики природопользования. Другие подходы к решению этой проблемы таковы: оценка затрат по сохранению и реинтродукции вида в экосистемы; если известна цена экосистемы (см. ниже) и её видовое богатство, то было бы несложно определить среднюю цену популяций. В последнем случае трудности две: иметь точную цифру видового богатства и определить цену экосистемы.

Живое вещество обеспечивает относительно стабильное существование всей биосферы, утилизацию солнечной энергии, геохимические процессы в биосфере и многое другое. Поэтому вполне оправданны подходы к экономической оценке живого вещества Земли с позиций глобальных и прежде всего — энергетических. Наш соотечественник А. С. Мартынов

(1995) рассчитал, что в один год один гектар тундровой экосистемы даёт количество живого вещества, энергетические затраты на производство которого оцениваются в 18 тыс. долларов, а один га тропического леса даст в год до 156 тыс. долларов. Энергетическую продукцию биосферы за год Мартынов оценивает в 750 трлн. долларов.

Каждая наземная экосистема содержит живое вещество, которое по количеству во много раз превосходит значение годовой продукции. Например, в южнотаёжном сосняке при фитомассе около 2800 ц/га первичная продуктивность составляет от 30 до 50 ц/га в год. Даже и с такой поправкой мы не получим точную цифру стоимости живого вещества экосистемы и биосферы, которые представляют собой высокоорганизованные системы очень большой сложности. Разница между годовым энергетическим результатом деятельности биосферы и её действительной ценой состоит примерно в том же, в чём разница между львиной шкурой и живым львом (см. выше). Поэтому Мартынов считает, что один га тундровой экосистемы стоит не 18, а 800 тыс. долларов. Стоимость же всех экосистем биосферы, согласно расчётам Мартынова, составляет 2×10^{24} долларов.

Американские учёные насчитали значительно меньшую сумму (каким был их подход — неизвестно); согласно их оценкам, ежегодная выгода от всех земных экосистем составляет 33 трлн. долларов. Для сравнения: суммарный валовой продукт всей мировой экономики не превышал (1990-е гг.) 18 трлн. долларов в год.

Существующие методики определения стоимости живых объектов пока не учитывают всех их функций в биосфере или в частных экосистемах. Поэтому денежная стоимость объектов живой природы покрывает лишь некоторую часть их действительной ценности. Эту часть составляют привычные, легко выражаемые в деньгах объекты. Таковы мясо, пушнина, дрова и проч. Цены на гены, клетки и органы сравнительно быстро обретают реальное выражение в связи с достижениями молекулярной биологии, цитологии и медицины (пересадка органов) и ростом спроса на соответствующие живые объекты. Один из показателей ценности живых объектов в глазах наших современников — быстрый рост числа краж животных из зоопарков мира (2006) и соответствующее ужесточение мер по пресечению незаконного оборота животных и их частей.

Значение живых систем складывается из многих функций, которые они выполняют в естественной (биосфера) и искусственной (техносфера и ноосфера) среде. Функциям соответствуют типы ресурсов, которые можно различить в живой природе. Основные функции живой природы следующие: *вещественно-энергетическая* (участие в потоках вещества и энергии), *информационная* (участие в информационных процессах биосферы), *гомеостатическая* (в том числе *климатообразующая*), *средооб-*

разующая (в том числе *геологическая*), *пищевая, сырьевая, оздоровительная, образовательная* (познавательная), *воспитательная, эстетическая, генетическая, биотехнологическая, производственная, научная, интродукционная, биоиндикационная, негативная*.

Краткий обзор живых систем как ресурсов для природопользования человека даётся выше (гл. 1). Под оздоровительной функцией понимаются все стороны медицинского и рекреационного, частично — туристического значения живых объектов. Производственной функции соответствует утилизация солнечной энергии и вещества, продукция биомассы и энергии, заключённой в ней. Биоиндикаторы (клетки, организмы, популяции, сообщества) служат в системе *мониторинга* для оценки состояния окружающей среды и её динамики. Биологический *антиресурс* имеет существенное негативное значение и требует затрат на ограничительные меры.

Достаточно точное знание стоимости биосистем любого уровня (от гена, органа, индивидуума и т. д. до биосферы в целом) — необходимое условие эффективной, экономически состоятельной стратегии охраны живой природы и рационального природопользования. Любое изъятие человеком из экосистемы должно иметь свою цену и должно предполагать равноценную восстановительную деятельность, полностью компенсирующую нанесённый природе ущерб. Более того, с учётом уже имеющегося, пока не восполненного ущерба живой природе, который накапливался столетиями, человечеству придётся пойти на превышение затрат, направленных на восстановление живой природы, в сравнении с затратами на современное природопользование. Нельзя бесконечно брать у живой природы в долг.

Пока же научная основа (биологическая, геоэкологическая, экономическая и юридическая), которая позволила бы эффективно оценивать живые системы, в России (да и во всем мире) ещё только создается, и в этом — одна из больших проблем, требующих решения. Отсутствие достаточно развитой правовой основы для создания рынка земельных угодий нашей страны также не способствует развитию ценового механизма в отношении биологических и прочих природных ресурсов. Это, в свою очередь, является одной из причин продолжающегося нерационального использования и прямого расхищения элементов биоразнообразия. Человечество продолжает жить в долг у биосферы.

8.8. Управление экосистемами и биосферой

Управление биосферой включает в себя комплекс управляющих воздействий на всех уровнях ее организации — от популяционно-видового и биоценотического (5.2.9; 7.8) до собственно биосферного. Объектами управляющих воздействий могут быть популяции и виды, биоценозы и их подсистемы (трофические уровни и цепи, видовое богатство, хищники, па-

разиты и т. д.), экосистемы, биомы, биосфера в целом, среда обитания со всеми её подразделениями — воздушной средой, почвой, литосферой и гидросферой.

Не менее важное значение имеет управление всеми сферами деятельности человека, включая энергетику, градостроение, добычу полезных ископаемых, сельское и лесное хозяйство, новые технологии (в том числе — ресурсосберегающие), космические исследования и т. д. Экологическая инженерия — новая отрасль деятельности человека, направленная непосредственно на улучшение среды обитания, воссоздание экосистем прошлого, оптимизацию ландшафтов и ликвидацию последствий экологических катастроф. Человек создаёт на Земле совокупность систем, которая обычно определяется как *техносфера*. В последней можно видеть нарождающуюся *ноосферу*, или сферу разума по В. И. Вернадскому. Вероятно, будет продолжаться постепенная эволюция биосферы, в которой будет расти доля антропогенного регулирования и управления, а техносфера станет всё менее противоречивой по отношению к естественной природе. Этот процесс приведёт к постепенному превращению биосферы в её новую фазу — ноосферу.

Разрабатывается и частично реализуется *стратегия устойчивого развития* социальных и природных систем, предполагающая коэволюционный путь развития биосферы и техносферы, экологизацию всех сфер деятельности человечества, в том числе воспитания, образования, экономики, политики, права и науки. Особую роль приобретает *биосферная этика*, согласно которой человек есть часть биосферы, и благополучие человечества, его выживание и процветание в будущем целиком зависят от её (биосферы) целостности. Воздействие человека на экосистемы и биосферу во многом разрушительно для биосферы и опасно для самого человека. Оно же порождает надежду на то, что человек, вооружённый таким могуществом, направляемым стратегией устойчивого развития, выработанной на основе передовых научных знаний и биосферной этики, окажется способным решить глобальные эволюционно-экологические проблемы.

Проблема глобального потепления (парникового эффекта) привлекла внимание учёных и позволила многое понять в механизмах регуляции земного климата, оценить роль парниковых газов и причин (естественных и антропогенных), влияющих на их содержание в атмосфере. Очевидно, что человечество обладает возможностями оказывать климатообразующие воздействия на подсистемы биосферы не только попутно с производственными процессами или по неведению, но уже целенаправленно, в соответствии с хорошо продуманными программами развития. Разрабатываются различные технологии, предназначенные для управления круговоротом углекислого газа и корректировки глобальных климатических тенденций.

В частности, испытывается способ удобрения микроэлементами вод океана для усиления роста фитопланктона и связывания им углекислого газа.

Леса имеют важное значение для водного режима и климатических показателей регионов и континентов. Лесные экосистемы, в частности, выделяют кислород и связывают углекислый газ. Площадь лесов в США, Канаде, Швеции, Финляндии постепенно растёт, что является результатом реализации государственных программ развития управления средой. Во Франции воссоздаются дубовые и сосновые леса, в России успешно произведена оптимизация ландшафтов Каменной Степи.

Улучшение природоохранной работы в регионах привело к тому, что в рр. Темза и Сена восстановилось видовое разнообразие и количество рыбы; значительно улучшилось состояние экосистем Великих озёр Северной Америки. Запланировано к 2015 г. вернуть экосистемы Эверглейдса (Флорида) в первоначальное состояние, которое имелось до мелиорации 30-х гг. XX-го века. На одном из небольших островов близ Новой Зеландии завезённая сюда серая крыса за 150 лет сильно обеднила местную экосистему. В 1988 г. удалось полностью истребить здесь крыс. Стали появляться признаки улучшения состояния местной экосистемы.

Природоохранные мероприятия оказываются успешными только при активном участии всех ветвей власти, предпринимателей, учёных, политических сил, системы образования, средств массовой информации и общественных организаций. Развивается природоохранное законодательство, система особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Количество заповедников Российской Федерации превысило 100.

Разрабатываются основы *биоремедиации* — обезвреживания среды от физико-химических загрязнений с помощью биосистем: популяций (микроорганизмов, зоопланктона, травянистых растений) и сообществ. В этом направлении перспективно изучение ресурсов бактериальной флоры, ведь только в кишечной флоре гладких китов найдено около 1000 видов бактерий. Выявлены бактерии, разрушающие нафталин и антрацен (вещества с мутагенными свойствами). Подбираются высшие растения, способные к накоплению и очищению почв от токсикантов и избытка солей. Разрабатываются технологии по безопасному использованию земель с высоким уровнем радиоактивного загрязнения. Продолжается работа по выявлению и классификации астероидов Солнечной системы для слежения и предотвращения опасности их падения на Землю. Развивается мониторинг за другими явлениями, могущими быть причиной экологических катастроф.

Вмешательство в процессы естественной динамики биосферы и экосистем должно иметь очень надёжную научную основу. В противном случае возможны казусы вроде планировавшихся в прошлом столетии мер по решению проблемы Каспия. Предлагавшиеся меры не учитывали вполне естественную цикличность динамики уровня воды этого моря.

Современное человечество располагает могуществом, которое может быть разрушительным для цивилизации и биосферы; это же могущество позволяет человечеству уверенно строить своё будущее в заботливо сохраняемой биосфере, которая эволюционно перерастёт в ноосферу. *Сделать выбор в пользу ноосферного будущего человечество сможет на основе научного прогресса, облагороженного биосферной этикой.*

Вопросы

1. Что такое экосистема и в чём её отличия от биоценоза?
2. Экологическая ниша — понятие и примеры.
3. Объясните, как вид способен создавать собственную экологическую нишу.
4. Возможен ли круговорот энергии в экосистемах, подобный круговороту вещества?
5. Биологическая продуктивность экосистем и её факторы.
6. Основные типы сукцессии экосистем. Примеры.
7. Назовите основные функции биосферы.
8. Назовите основные методы управления экосистемами и биосферой.

Глава 9

ЭЛЕМЕНТЫ АНТРОПОЛОГИИ

9.1. Биология человека

9.1.1. Особенности анатомии и физиологии человека

Человек разумный (*Homo sapiens* L.) относится к царству Животные (Animalia), типу Хордовые (Chordata), классу Млекопитающие (Mammalia), отряду Приматы (Primates), надсемейству Человекообразные обезьяны (Hominoidea), семейству Гоминиды (Hominidae), роду Люди (Homo). Он обладает признаками биологической организации, которые свойственны всем названным таксонам, а также эукариотным многоклеточным животным, имеет высокий уровень дифференцированности тела на ткани и органы, диплоидный набор хромосом в соматических клетках, постоянную температуру тела. Индивидуальное развитие человека в принципиальных чертах соответствует онтогенезу млекопитающих. Человек — типичный всеядный гетеротроф, способный выполнять в биоценозах роль консументов разных порядков.

По размерам и массе тела он является сравнительно крупным млекопитающим с достаточно выраженными половыми различиями. По ряду признаков (крупные размеры, значительная продолжительность жизни и детства, позднее созревание, малая разовая плодовитость, динамика численности популяций без резких подъёмов и депрессий) человек отнесён к типичным *K-стратегам*. Для *r-стратегии* обычны противоположные признаки и относительно невысокая ценность для популяции единичных особей. Мыши и полёвки, представляющие вполне типичных *r-стратегов*, недолговечны, имеют значительную смертность, высокую плодовитость и выживают, в основном, за счёт способности быстро восстанавливать численность. Высокая индивидуальная ценность каждого человека, таким образом, имеет биологическую обусловленность, которая дополняется социальной значимостью личности.

Системы органов дыхания и выделения человека типичны для наземных животных и хорошо адаптированы к обитанию на суше. Система желез внутренней секреции типична для млекопитающих. Сердце четырёхкамерное, в организме соблюдается разделённость артериального и веноз-

ного кровотоков, вследствие чего венозная и артериальная кровь не смешиваются — в отличие от земноводных и пресмыкающихся. Этому способствует наличие только одной (левой) дуги аорты. Оплодотворение внутреннее, внутриутробное развитие длится обычно 9 месяцев. Как правило, рождается один ребёнок, полное развитие которого завершается примерно в 18–20 лет.

Из современных животных человек ближе всех по своей биологии к крупным человекообразным обезьянам. Эксперименты по сплавлению (гибридизации) ДНК показали, что её состав наиболее близок у человека и шимпанзе, у которых он сходен на 96% (от всей ДНК хромосом) и даже на 99% (от ДНК генов). Кроме уже названного свойства, человек сходен с высшими приматами по ряду следующих признаков: одна пара грудных млечных желёз; ногти и дерматоглифические узоры пальцев и ладоней; конечности хватательного типа с противопоставлением первого (большого) пальца; наличие в крови антигенов системы АВО, различия которой незначительны; наличие у человека 23 пар хромосом, а у человекообразных обезьян — 24 пар; большое сходство в чувствительности к возбудителям заболеваний вирусной и бактериальной природы; высокая степень сходства по строению многих белков. Зато по составу инсулина (гормон поджелудочной железы) человек ближе всех к свинье.

Наиболее яркие отличия человека от других млекопитающих, в том числе приматов, следующие: высочайшее развитие интеллекта и речи, руки, способные к разнообразной деятельности (манипулированию), прямохождение, ведущая роль зрения среди органов чувств. По уровню развития головного мозга человек не имеет себе равных на Земле. Это проявляется и в относительной массе мозга, который считается органом интеллекта. Масса головного мозга мужчин составляет в среднем 1400 г, женщин — 1270. Индекс массы головного мозга человека равен 2,22 %, шимпанзе — 1,64, гориллы — 0,45.

Высокому уровню интеллекта человека соответствуют: мощность коры больших полушарий, состоящей из шести (некоторые авторы выделяют семь) слоёв нервных клеток и волокон; сложность борозд и извилин (их общая поверхность составляет в среднем 2200 см²); наличие в коре примерно 86 млрд. нервных клеток (оценка на 2012 г.); наличие клеток глии (имеют вспомогательное значение), которых, вероятно, значительно больше. Велика способность головного мозга человека к образованию многочисленных межнейронных связей: при наличии примерно 3 млн. нервных волокон, соединяющих нейроны, количество межнейронных связей составит 2^{3 млн.}. По приблизительным оценкам, за всю жизнь мозг человека усваивает в среднем 1250 гигабайт информации.

Важнейшая структурная единица головного мозга — *нейрон*. Это крупная нервная клетка, имеющая тело (размером от 5 до 100 мкм), один

или несколько ветвящихся отростков — дендритов и один неветвящийся отросток длиной до 1 м и более — аксон (нейрит). Нейрон через его отростки соединяется с множеством (сотни и даже тысячи) других клеток нервной ткани посредством *синапсов*. В наше время головной мозг нередко сравнивают с мощным компьютером. По мнению нейрофизиологов, сложность организации и деятельности нейрона такова, что с персональным компьютером правильней сравнивать только единственный нейрон.

Каждые сутки отмирают от 50 тыс. до 100 тыс. нейронов коры больших полушарий. Процесс отмирания нейронов ускоряют гипоксия, алкоголизм, наркомания, прионные инфекции (3.6), например, губкообразная энцефалопатия. Смерть человека начинается с гибели головного мозга. Примерно в 40% случаев мышцы тела умершего способны сокращаться и расслабляться при участии нейронов спинного мозга. Способность к отдельным движениям конечностей может сохраняться до трёх суток.

Человеческой речи соответствуют свои анатомические и физиологические особенности (гортань, голосовые связки, язык, мягкое нёбо и др.), однако она развивается в очень тесной обоюдной связи с интеллектом и с речевыми центрами головного мозга.

Общий план и многие частные детали строения человеческих рук близки таковым человекообразных обезьян. У последних строение передних конечностей (как и задних) соответствует, в основном, древесному образу жизни. Способность обезьян крепко обхватывать древесную ветвь, срывать плод или швырять во врага камень была унаследована человеком и значительно усовершенствовалась. Рука человека есть орган труда, прекрасно приспособленный к очень сильным, ловким, иногда изощрённо точным и тонким, сложно скоординированным движениям её самой, ладони, пальцев.

Переход к прямохождению круто изменил биологию человека в сравнении с приматами. Высоко поднятая голова повысила эффективность зрения в обнаружении пищевых объектов или врагов в траве и кустах, улучшила возможности коммуникаций среди членов группы, возможно, уменьшила вероятность теплового удара: ведь днём приземный слой воздуха в безлесном ландшафте имеет очень высокую температуру, получая тепло, в основном, от поверхности почвы. Выпрямленное положение тела освободило руки для манипулирования (оружием, пищевыми объектами) и обмена жестами. Кроме того, прямохождение привело к перераспределению нагрузки на позвоночник и мускулатуру торса, увеличению относительной мощности нижних конечностей, объёма и силы ягодичных мышц. Человек унаследовал от обезьян также прекрасное зрение: цветное, трёхмерное (бинокулярное), способное различать объекты вблизи и вдали, функционировать (не столь эффективно) при неполном освещении. Отно-

сительная роль зрения в получении информации о состоянии внешних объектов у человека даже возросла.

Биология человека на разных уровнях организации (клеточном, организменном, популяционно-видовом) вполне соответствует известным закономерностям, характеризующим биосистемы этих уровней. Подобно им, человеку свойственны примерно те же патологии, инфекционные болезни, близкие формы экологической уязвимости. Поэтому столь велико значение для познания биологии человека и управления ею (включая разработку методов лечения, новые лекарственные средства, экологическую безопасность) знаний о живых системах, в том числе о лабораторных животных, источниках биологически активных веществ, биоиндикаторах состояния среды обитания.

Кожа и её производные человека во многом подобны таковым млекопитающих, однако человека отличает далеко зашедшая (но не абсолютно полная) редукция волосяного покрова. Площадь поверхности кожи взрослого человека составляет $1,8 \text{ м}^2$. Утрату шерстного покрова, свойственного обезьянам, человек должен компенсировать с помощью одежды, которая защищает организм от переохлаждения, перегрева, осадков, механических и химических воздействий. Зато у человека эффективно действуют потовые железы, оберегая тело от перегрева и дополняя выделительную функцию. Пот содержит свыше 300 летучих соединений, которые в сумме образуют индивидуальный запах каждого человека. Впрочем, на коже обитают сотни видов бактерий, продукты жизнедеятельности которых также вносят свой вклад в индивидуальный запах человека. Интенсивно пигментированная кожа коренных жителей экваториального пояса защищает от избытка ультрафиолетовых лучей. Бледная кожа северян (европеоиды) не препятствует действию этих же лучей при низком уровне облучения в высоких широтах: ультрафиолетовые лучи нужны для синтеза витамина D.

Опорно-двигательный аппарат человека сложился в наземных условиях и хорошо к ним адаптирован. В сравнении с длительной историей эволюционного приспособления приматов к древесному образу жизни (десятки миллионов лет), переход к прямохождению произошел сравнительно недавно — 3 млн. лет назад или несколько раньше. Предполагается, что именно по этой причине эволюция позвоночного столба человека и его сложной мускулатуры во многом не завершена и столь часто у современных людей обнаруживаются патологии этой части опорно-двигательного аппарата. Древесное прошлое наших предков оставило свой след в противопоставлении большого пальца конечностей, бинокулярности зрения, малой разовой плодовитости.

Строение и функции дыхательной, гормональной, кровеносной и выделительной систем человека соответствуют наземному, достаточно энергичному и подвижному образу жизни и принадлежности к приматам.

По строению, физиологии и набору ферментов, составу микрофлоры (по разным оценкам в ней многие сотни и даже тысячи видов микроорганизмов) пищеварительная система человека соответствует всеядности. С достаточной полнотой люди способны усваивать вещества из очень разнообразного набора пищевых объектов: зелени, корнеплодов, фруктов, ягод, водорослей, мяса, молока и молочных продуктов, рыбы, морских и речных беспозвоночных, растительных и животных жиров, мёда и сахара, продуктов брожения, сквашивания и т. д. Однако способность с пользой (или во вред) есть те или иные пищевые объекты во многом зависит ещё и от особенностей человека: расовых, этнических, возрастных, индивидуальных. Своё значение имеют национальные и религиозные традиции, запреты и привычки. Всеядности соответствует активный поиск пищи, что налагает отпечаток на функции всех систем организма человека.

Высокий уровень организации центральной нервной системы, в том числе развития и сложности головного мозга, высшей нервной деятельности и интеллекта, всей сферы психической и духовной жизни выделяет человека среди других организмов. Однако в этом же — основа многообразных нервно-психических заболеваний, причины которых могут быть разнообразными: дефектные гены, вирусы, бактерии, анатомические травмы, психические потрясения.

Основную часть информации из внешней среды человек получает с помощью зрения (80–90%), однако важную роль играют слух (5–10 %), остальное приходится на обоняние, вкус, осязание. Изучение способностей животных воспринимать сигналы из внешней среды (4.2.3) показывает, что возможности человека в этой сфере ограничены. Нормальный человек не способен к эхолокации, восприятию сигналов через посредство инфразвука, ультрафиолетовых лучей, поляризованного света, электромагнитных полей; наше зрение намного хуже, чем у птиц, а обоняние и слух — чем у большинства млекопитающих.

Тем не менее, вооружённость человека органами восприятия внешних сигналов не так уж и плоха, что вполне доказано историей существования и биологического прогресса человека, его жизнеспособностью в наше время. При этом человек расширял свой ареал, множилось число объектов, на которые обращено его внимание, росли и продолжают расти запросы к полноте познания окружающего мира и самого себя. Сравнение с организмами других таксонов, познание очень значительной изменчивости людей по остроте органов чувств, необычные проявления чувствительности отдельных личностей позволяют более чётко очертить реальность сферы ещё недостаточно познанного. Например, инфразвук недоступен нашему слуху, но ему сопутствуют вполне реальные явления, могущие быть опасными для человека. Когда не хватает биологических возможностей, появ-

ляется необходимость обратиться к достижениям науки (микроскопы, телескопы, радары, приборы ночного видения, тепловизоры, сенсорные системы и проч.). И возможности человека в этом направлении огромны — именно они обеспечивают современный успех человека в познании микромира, глубин океана и литосферы, в изучении разнообразных излучений, в достижениях космонавтики, астрофизики и астрономии.

9.1.2. Происхождение человека

Приматы — один из самых универсальных по своей биологии отрядов млекопитающих (6.6.5): это обитатели тропиков (есть редкие исключения) с высоким уровнем рассудочной деятельности и хорошо развитой социальностью, способные к орудийной деятельности, быстрым адаптивным новообразованиям поведения и питания. Полностью или частично древесный дневной образ жизни, всеядное питание и групповой образ жизни приматов способствовали развитию сложных форм поведения.

Филогенез человека и его предков есть часть филогенеза приматов; в его понимании учёными всё больше определённости, растущей на основе достижений науки. В основном это данные палеонтологии, палеоэкологии, геологии, геохронологии, молекулярной биологии, которые дополняются данными многих других наук. Возраст отряда приматов не менее 65 млн. лет. Во второй половине олигоцена (около 30 млн. лет назад) в Африке появилось надсемейство Гоминоидов, в которое включают крупных современных человекообразных обезьян, австралопитеков и людей. Некоторые систематики понижают ранг гоминоидов до семейства.

Одним из вероятных ранних предков человека был *проконсул* — человекообразная обезьяна нижнего миоцена. Проконсул жил в лесах Африки примерно 21–17 млн. лет назад, имел вес тела 10–40 кг, объём черепа в среднем составлял 167 см³. Около 12 млн. лет назад на африканском континенте несколько сократились площади тропических лесов, но прогрессировали саванны и другие открытые ландшафты. Часть приматов освоила безлесные ландшафты, переходя от древесного к частично наземному образу жизни. Видимо, этому способствовало обилие конкурентов среди обезьян тропических лесов.

Примерно 7–1 млн. лет назад в Африке обитали, судя по многочисленным костным материалам, *австралопитеки* — человекообразные обезьяны нескольких видов, видимо, заселивших всю Африку, но не вышедших за её пределы. По мнению учёных, австралопитеки явились непосредственными предшественниками рода Номо. По оценкам молекулярных биологов, австралопитеки филогенетически разошлись с обезьянами — предками современных шимпанзе, примерно 6 млн. лет назад. Австралопитеки имели вес тела 30–60 кг, объём черепной коробки составлял

у них примерно 350–550 см³. Это приблизительно на 20–30 % больше, чем у шимпанзе при той же массе тела.

У австралопитеков были сравнительно слабые клыки. Для их биологии доказано прямохождение, наличие хорошо развитых ягодичных и икроножных мышц. Среди современных обезьян африканские бонобо (карликовые шимпанзе) больше других способны к длительному хождению в выпрямленном положении. Своим обликом австралопитеки, вероятно, напоминали современных шимпанзе, но найдены также кости австралопитеков более грубого, массивного сложения. Имели слабо выраженный (в сравнении с шимпанзе и гориллой) половой диморфизм.

Австралопитеки успешно освоили саванны как среду обитания, им был свойствен групповой образ жизни. Использовали орудия: палки, камни, кости, дубинки, которые имеют следы грубой обработки. Австралопитеки были всеядны, питались растительной пищей (в том числе зёрнами злаков) и мелкими животными, добывали павианов и других обезьян, вероятно, пользуясь для этого дубинками. Возможно, питались также термитами. Наличие речи и использование огня не доказаны.

Обособление от австралопитеков рода Номо произошло примерно 3 млн. лет назад (существует гипотеза, что даже несколько раньше), как предполагается, в экваториальном поясе Восточной Африки. Однако древнейшие стоянки человека возрастом 2 и 2,47 млн. лет найдены в Северном Пакистане. Ранний Номо из Африки (*человек умелый*), живший, согласно данным палеонтологии, около 2–1,5 млн. лет назад, имел объём черепной коробки 650–800 см³. Половой диморфизм был значительным. Человек умелый заселил Африку, вышел далеко за её пределы и даже достиг Горного Алтая и Якутии, но данные по биогеографии этого вида пока отрывочны и их понимание спорно. Предполагается, что человек умелый охотился на австралопитеков, с которыми сосуществовал. Наиболее ранние каменные орудия (слабо обработанные гальки) найдены в Эфиопии, их возраст — 2,5 млн. лет. Речь, по-видимому, возникла 1,9 млн. лет назад.

Человек прямоходящий, останки которого обнаружены в Африке, Средиземноморье, Европе, в Восточной и Южной Азии (находки возрастом 1,9–0,36 млн. лет), был представлен несколькими подвидами. Питекантроп обитал на о. Ява, синантроп на территории современного Китая, гейдельбергский человек — в Средней Европе, атлантроп — в Северной Африке, телантроп — в Южной Африке. Расцвет существования подвидов человека прямоходящего пришёлся на период 600–400 тыс. лет назад, после чего они сошли с арены жизни. Новые, хотя и отрывочные, данные говорят об обитании человека прямоходящего на Алтае 48–30 тыс. лет назад.

Судя по ископаемым следам ног (материалы возрастом 1,5 млн. лет, полученные в Кении в 2009 г.), человек прямоходящий имел походку,

сходную с походкой современного человека. Объём его черепной коробки составлял 900–1100 см³. Предполагается, что он обладал речью, за это косвенно свидетельствуют данные о развитии височных долей головного мозга; использовал огонь, занимал пещеры, дупла крупных деревьев и делал сооружения из камней, которые, вероятно, служили основанием жилищ. В пещере под Пекином, где жили синантропы, за тысячи лет мощность слоя золы и углей достигла 27 метров. Возраст наиболее ранних находок следов от костров человека приблизительно 800 тыс. лет (Израиль, 2004).

Человек прямоходящий применял обработанные каменные рубила и другие орудия из камня, кости и дерева. Каменные орудия отличает несколько большее совершенство в сравнении с таковыми человека умелого. В группах человека прямоходящего было от 3 до 6 взрослых мужчин, 6–10 женщин и 15–20 детей различного возраста. Охотились на орангутанов, слонов, носорогов и других млекопитающих, для чего необходимыми были умения планировать охоту, координировать действия в группе людей. Считается вероятным также распределение обязанностей между членами группы — теми, кто охотился и теми, кто оставался с детьми на стоянке. На многих черепках найдены следы заживших травм: охота была рискованным занятием. Человек прямоходящий использовал в пищу разнообразные растительные объекты, а также был каннибалом.

Предполагается, что человек прямоходящий сложился в Азии; из Азии он распространился в Европу и Африку. По другой версии, этот вид возник в Африке и уже потом распространился в Европу и Азию. Полной определённости в этом вопросе пока не достигнуто.

Человек разумный появился, как предполагается, более полумиллиона лет назад, наиболее ранние его останки найдены в Африке. Получивший широкую известность и сравнительно хорошо изученный *неандерталец* жил примерно между 0,30–0,03 млн. лет тому назад, что установлено по ископаемым остаткам неандертальцев и предметов культуры. По данным молекулярной генетики дивергенция между неандертальцем и человеком современного типа произошла примерно 0,68–0,55 млн. лет назад. Неандерталец населял Европу, Среднюю и Юго-Западную Азию, Б. Зондские о-ва. Относительно его обитания к югу от Средиземного моря точных данных пока нет, а имеющиеся (из Марокко, Ливии, Израиля) спорны. Ареал неандертальца далеко выходил за пределы тропиков. Неандертальцу пришлось существовать в периоды наступления ледников и в межледниковья. Он отличался коренастым, массивным (в сравнении с современным человеком) сложением, толстыми стенками черепной коробки, крупным головным мозгом (1500 см³), объём которого в среднем несколько превосходил объём мозга современного человека. Неандерталец занимался собирательством растительной и животной пищи, охотой на средних и крупных зве-

рей (мамонтов, бизонов и других парнокопытных, шерстистых носорогов, пещерных медведей), был каннибалом. Предполагается, что мясная пища в диете неандертальца доминировала. Он занимал пещеры, использовал огонь, разнообразные орудия, которые хранят следы искусной обработки, одежду из шкур зверей. У неандертальцев существовали погребальные обряды.

Некоторые учёные предположили, что строение гортани неандертальца не могло способствовать возникновению у него членораздельной речи. Поскольку интеллект, видимо, развивается в тесной взаимной связи с речью, можно предполагать также, что интеллект неандертальца прогрессировал не столь быстро, как у кроманьонца. Однако факты, полученные другими учёными (2007 г.), дают основания предполагать, что неандерталец мог говорить.

Наиболее вероятно, что неандерталец сложился в Европе на основе популяций человека прямоходящего. Неандерталец просуществовал не более 0,3 млн. лет, но проявил довольно богатую географическую изменчивость и различия между ранней и поздней формами. Предположения о скрещивании неандертальцев с кроманьонцами и генетическом вкладе неандертальца в генофонд современного человека нашли основательное фактическое подтверждение в результате полной расшифровки ядерного генома неандертальца немецкими учёными (2010 г.). Вероятных причин вымирания неандертальца названо две: вытеснение человеком современного типа и резкое похолодание на юге Европы и в Западной Азии, спровоцированное мощными вулканическими извержениями (с выбросом пепла) примерно 40 тыс. лет назад. Новые вопросы возникают в связи с находкой останков *денисовского человека* (Алтай, 2008 г.), который был современником неандертальца. По изученным фрагментам ДНК денисовский человек ближе к неандертальцу, чем кроманьонцу.

Человек современного типа — *кроманьонец*, как предполагается, появился примерно 0,2 млн. лет назад. Филогенетические отношения с неандертальцем нуждаются в уточнении. Находки костей человека современного типа в Эфиопии (2005 г.) датируются 0,196 млн. лет. Наиболее вероятная родина кроманьонца — Африка, откуда он широко расселился в Средиземноморье и далее практически по всему Старому и Новому Свету. За африканское происхождение свидетельствуют данные молекулярной биологии. Данные палеонтологии противоречивы и дают основания также для версии о происхождении кроманьонца в Восточном Средиземноморье и в Передней Азии.

Кроманьонец, вероятно, вытеснил, частично — ассимилировал популяции неандертальца. Геномы исследованных популяций современных людей (кроме коренных жителей Африки) включают от 1 до 4 % генов,

общих с неандертальцами. Предполагается также вероятность скрещивания кроманьонца с денисовским человеком. Кроманьонец занимался собирательством, оставил множество следов успешной охоты на стадных растительноядных млекопитающих средних и крупных размеров, пещерных медведей. Добывал и использовал в пищу птиц, рыбу, морских моллюсков, растительные объекты. Считается очень вероятным, что кроманьонец явился одной из причин массовых вымираний многих млекопитающих примерно 60–30 тыс. лет назад и в более позднее время. Видимо, массовые успешные охоты повлекли за собой вымирание мамонтов, мегатериев, гигантских ленивцев, многих видов парнокопытных, пещерных медведей и других зверей.

Кроманьонец, видимо, стал пользоваться одеждой из шкур животных примерно 70 тыс. лет назад. Единичные находки кусков красной охры с рисунками и бусины из раковин моллюсков (Южная Африка) имеют возраст около 77 тыс. лет. В пещерах Европы кроманьонцем созданы образцы замечательной наскальной живописи, наиболее древние из которых имеют возраст 31 тыс. лет; известны характерные захоронения, остатки жилищ, в которых могло разместиться несколько семей. Найдено множество тщательно обработанных орудий труда и оружия, статуэток из кости и камня, флейты из костей мамонта и лебедя, множество украшений, других предметов быта и признаков нарождающейся духовной культуры. Уже более 30–25 тыс. лет назад началось использование лука в качестве орудия охоты на птиц и зверей.

Черепки от керамического сосуда возрастом около 20 тыс. лет найдены в пещере китайской провинции Цзянси (2009). Примерно 11–10 тыс. лет назад человек стал осваивать земледелие в долинах и дельтах крупных рек, располагающихся в широтах с достаточно тёплым климатом. Тогда же зарождается скотоводство, появились первые города. Возраст наиболее древней находки (руины города под водой у западных берегов Индии) — 9,5 тыс. лет. Численность человечества на то время оценивается в 10 млн. Около 7 тыс. лет назад зародилась металлургия, таков же возраст древнейшей обсерватории (Германия); самые давние изображения колеса из Месопотамии датируются 6 тыс. лет. Письменность появилась 5200 лет назад в Месопотамии. В Китае разведением тутового шелкопряда для выработки шёлка занимаются уже 5 тыс. лет. Ископаемые следы воздействия перевыпаса домашних животных на степные экосистемы Зауралья имеют возраст 3,5–3 тыс. лет. К 500 г. до н. э. население Земли превысило 100 млн. человек.

Новые исследования дают основания для более ранней датировки некоторых событий истории человечества. В Южной Корее найдены зёрна риса, который был выращен 15 тыс. лет назад. Банан также культивируется

уже около 15 тыс. лет. Недавно обнаружены плоды инжира, которые были выращены в долине Иордана 11 400 лет назад (в раннем неолите). На севере Перу (Анды, 2007 г.) найдены семена тыквы, хлопка и земляных орехов, возраст которых составляет соответственно 9200, 5500 и 7600 лет. Семена имеют признаки длительного культивирования. Возможно, что письменность появилась в Китае уже 8 тыс. лет назад.

9.1.3. Факторы эволюции человека

Предполагается, что эволюция приматов, непосредственных предков рода Номо и человека разумного, направлялась действием факторов, которые свойственны биологической эволюции в целом. Кроме того, своё все возрастающее влияние оказывали факторы социальной природы.

Палеонтологические доказательства действия факторов эволюции пока не известны. Наука накапливает полученные факты: кости людей, их жертв, «кухонные» остатки, орудия труда, следы кострищ, остатки жилищ и т. д. По строению человеческих костей и их фрагментов, выявляемым изменениям в историческом плане высказываются гипотезы о вероятном действии факторов эволюции. Предполагается, что в популяциях наших предков существовала генотипическая изменчивость, вероятно, действовали естественный отбор и механизмы наследственности, своё влияние могли оказывать гибридизация, изоляция, волны жизни и случайные события.

Естественный отбор мог идти по самым разным, но значимым для выживания особей и популяций признакам: морфологическим, физиологическим, поведенческим и интеллектуальным, включая хорошую память, способности к творчеству и накоплению опыта, обобщениям, проявлениям взаимопомощи и альтруизма. Материал для отбора могла предоставить генетически обусловленная изменчивость по всем этим признакам, которая свойственна популяциям современного человека (9.1.4; 9.2.3) и приматов и вероятна в популяциях наших предков. Единицами отбора в эволюции человека могли быть гаметы, зиготы, эмбрионы, особи, семьи, популяции и совместно обитающие виды.

Причинами отбора могли быть климатические и прочие абиотические факторы, которые создавали угрозу перегрева или переохлаждения, недостатка воды, биогенов, микроэлементов и т. д. Реальными конкурентами из-за мясной пищи были падалеядные животные и хищники: звери, рептилии, птицы. Человеку реально угрожали многие хищные животные (звери и рептилии), среди которых леопард и в наше время — один из наиболее успешных потребителей приматов. Австралопитеки и люди не только охотились на других приматов (включая людей других видов), но проявили себя также каннибалами. Весьма вероятной была конкуренция между людьми за пещеры, пищевые уголья, места, удобные для охоты и рыбной

ловли. В группах людей была вероятной репродуктивная конкуренция. Инфантицид (убийство самцом детёнышей, чаще тех, которые имели другого отца) известен в прайдах львов, популяциях павианов, группах горилл и шимпанзе, в истории многих народов разных континентов. Вероятен инфантицид и в популяциях наших предков. Предполагается, что такое поведение обеспечивает избирательное воспроизводство генов определённого самца (мужчины).

В той или иной форме конкуренция, видимо, всегда сопутствовала эволюции человека. Межвидовая конкуренция предполагается среди приматов миоцена, между разными видами австралопитеков, австралопитеками и ранними людьми, неандертальцем и кроманьонцем; реальными конкурентами за пищу могли быть разнообразные другие животные — хищные и падальядные. Внутривидовые конкурентные отношения могли возникать между группами или внутри семейной группы на репродуктивной и пищевой основе, в борьбе за лидерство в группе.

Больше оснований для учёных увидеть эволюционный результат (палеонтологические данные и антропология современных популяций) и на этой основе предполагать вероятное действие факторов филогенеза (12.3). Выше (9.1.1) уже отмечались признаки бывшего древесного образа жизни далёких предков человека, отпечаток которого несёт биология современного человека.

Выход австралопитеков в безлесные ландшафты экваториальной Восточной Африки имел важные последствия, достаточно хорошо объясняемые с точки зрения экологии, морфологии, физиологии и этологии. Вдали от деревьев наши предки подвергались многим дополнительным опасностям, одна из которых — хищные звери. При такой угрозе более полезной была дневная активность. Прямохождение также давало определённые преимущества (9.1.1), вероятно, оно возникло относительно рано и прошло быстро в сравнении, например, с увеличением головного мозга. Угроза перегрева при дневном образе жизни повлекла утрату густого меха, что, в сочетании с потоотделением, способствовало отдаче излишков тепла. Редукция волосяного покрова не была полной: сохранение волосяной «шапки» при обитании под африканским солнцем уберегало от перегрева головной мозг.

За тропическое происхождение человека «говорит» и явная теплолюбивость современных людей. Впоследствии популяции Ното расселились по всем зонам суши, выжить в которых им помогли морфологические, физиологические, поведенческие и социальные адаптации, что также нашло отражение в признаках разных рас и народов, в особенностях культуры, быта, диеты и природопользования. Например, эскимосы наиболее стойки к действию низких температур, шерпы и андские индейцы — к условиям

высокогорья. Богатая жирами высококалорийная пища эскимосов соответствует суровому климату и значительной теплоотдаче.

Увеличение головного мозга и мозговой коробки было благоприятным для интеллектуального прогресса, однако имело свои ограничения. Рождение крупноголового младенца потребовало расширения родовых путей, но возможности для изменений в этом направлении невелики. Рождение незрелого, беспомощного младенца с незаросшими швами между костями черепа частично решало проблему. По этой причине возросло время, необходимое для последующего роста и развития ребёнка, для заботы о нём матери и других взрослых.

Долго не зарастающие швы черепа есть часть явлений *фетализации*, отмеченной у человека Л. Больком (1926). Фетализация свойственна многим млекопитающим и представляет собой эволюционное изменение онтогенеза, суть которого — замедленное общее развитие организма в сочетании с относительно ранним половым созреванием и началом размножения. Действительно, взрослый, половозрелый человек по многим признакам напоминает не столько взрослую обезьяну, сколько только что родившегося детёныша или даже плод гориллы или шимпанзе. Эти признаки: почти безволосое тело, шапка густых волос на голове, относительно большой размер черепа и гладкая поверхность его мозгового отдела, относительно мелкие черты лица и т. д.

Групповой образ жизни обычен для современных обезьян, предполагается он также для австралопитеков и всех форм рода Номо. Его преимущества очевидны и многогранны: успешное противостояние хищным зверям и конкурентам, эффективная забота о потомстве и ослабленных особях, коллективные охоты на стадных млекопитающих, возможность *социального наследования* — передачи коллективного и индивидуального опыта и знаний, разделение обязанностей и т. д. В популяциях человека, видимо, стала повышаться роль старых особей, обладающих богатым жизненным опытом и множеством полезных для группы знаний. Сравнительно недавно исследованиями в Кении показана роль старых слонов (возрастом 50 лет и старше) в успешном выживании слонов, для чего полезно сохранение достаточно крупной группы особей. Такие слоники являются лидерами групп и от их опыта во многом зависит благополучие слонов при использовании среды обитания и встрече с другими группами слонов, нередко настроенными агрессивно.

При групповом образе жизни необходима способность делиться с соплеменниками пищей. Такому поведению способствует именно плотоядное питание: охота на диких животных требует совместных усилий, кроме того, ценность мясной пищи значительно выше. Мясная пища, в частности, обеспечивала людей незаменимыми аминокислотами. Именно в плотояд-

ном питании возможны истоки *альтруизма*, который имел, как предполагается, большое значение во всей истории сообществ человека. Альтруизм означал заботу о детях при возрастающей длительности детского периода, способствовал продлению жизни особей. Индивидуальный и групповой опыт, знания способов охоты, местности, обычаев племени также более успешно сохранялись при длительной индивидуальной жизни. Такие семьи и племена могли получать определённое преимущество в конкуренции с другими группами.

В качестве иллюстрации действенности своего рода отбора в современных популяциях называют относительно высокую частоту альбиносов среди индейских племён Центральной Америки и юго-запада США. Например, в некоторых племенах Панама их частота составляет 1/200. Жизнеспособность альбиносов заметно понижена, и среди других народов их доля обычно незначительна (в европейских странах 1/10000–1/20000). Среди названных индейских племён существует обычай оставлять альбиносов на время полевых работ в селении. При существующей свободе половых связей альбиносы в этих племенах имеют повышенные шансы на оставление потомства. Другая возможная причина относительно большой частоты альбиносов — немногочисленность популяции в сочетании с её изолированностью от других популяций.

При групповом образе жизни возникает необходимость координировать свои действия, совершенствовать механизмы взаимодействия, узнавания соплеменников, родичей, распознавания индивидуальных признаков. Этому способствовали внешние признаки вида, возраста, пола, а также мимика, жесты, звуки и речь, возможно — запах. Вероятно, в сферу действия естественного отбора попадали различия между индивидуумами и их группами по всем названным выше признакам, а также по признакам интеллекта и социальности, поскольку от них зависело благополучие и выживание отдельных особей, племён и, вероятно, разных подвидов и даже видов людей.

В эволюции могла иметь значение определённая зависимость популяций человека от разнообразных других видов: хищников, паразитов, конкурентов. Противодействию хищникам способствовали групповой образ жизни, интеллект и сложные формы поведения, способность изобретать и умело применять разнообразные орудия. Зависимость от вирусов и бактерий поддерживала эффективные механизмы иммунитета. Изучение фонограмм певчих птиц и человека показало (Ильичев и соавторы, 2000), что древние люди заимствовали основные принципы своей акустической сигнализации у птиц. Этим можно объяснить относительную лёгкость имитации птицами, в свою очередь, звуков речи современного человека.

История народов и рас, современные тенденции в этносах нередко обнаруживали большую роль метизации. Смешение представителей разных

народов и рас в бóльшей или меньшей мере свойственно современному человечеству. Можно предполагать, что подобные процессы происходили в эволюции предков современного человека. Этому могло способствовать одновременное и, возможно, частично совместное или контактное существование разных видов, подвидов и локальных популяций австралопитеков и разных форм рода *Homo*. Вероятное значение гибридизации в происхождении человека разумного ещё предстоит доказать и количественно определить.

9.1.4. Генетика человека

Генетика человека вполне соответствует общим закономерностям, которые были выявлены в генетике других организмов. Главная методологическая сложность генетики именно человека — невозможность ставить эксперименты по скрещиванию и применять некоторые другие методы на людях по причинам этического и юридического свойства. В генетике человека используют как основные следующие методы: **генеалогический метод** — изучение родословных и наследования признаков; **цитологический метод** — исследование на клеточном уровне кариотипа, изучение нарушений хромосомного аппарата и фенотипических проявлений этих нарушений. **Популяционный метод** предполагает изучение генетического состава популяций, частоты генов, признаков и их динамики в популяциях человека. **Близнецовый метод** заключается в изучении родных братьев и сестёр (сибсов) сравнительно с разнойцевыми близнецами и однойцевыми близнецами. Однойцевые близнецы имеют одинаковый генотип, у сибсов генетические различия наибольшие. **Перенос генов и гибридизация клеток** — это работа с отдельными клетками или культурами тканей в искусственных условиях, направленная на выявление функции отдельных генов. **Молекулярно-генетические методы** включают выделение ДНК, картирование отдельных генов, клонирование фрагментов ДНК, секвенирование (определение нуклеотидных последовательностей) отдельных генов. **Моделирование** наследственных болезней человека производят на клетках, организмах и популяциях лабораторных животных.

Наследственность человека имеет корпускулярную природу, триплетное кодирование наследственной информации в ДНК и РНК. Генам человеческого генома свойствен аллелизм с явлениями доминантности и рецессивности, плейотропия (проявление гена в нескольких или многих признаках), взаимодействие генов, сцепленное наследование и т. д. В диплоидном наборе человека 46 хромосом, из которых XX (у женщин) и XY (у мужчин) половые.

Факторы — мутагены, вызывающие генотипическую изменчивость, являются общими для человека и других организмов (3.11.2). По оценкам

специалистов ВОЗ, среди потомства японцев, облучённых в результате атомной бомбардировки городов Хиросима и Нагасаки, патологические последствия вероятны до 16-го поколения.

В геноме человека 23 хромосомы ($2n = 46$); по недавним оценкам (2007 г.) в них около 22 тыс. генов. ДНК генома человека включает 3,2 млрд. нуклеотидов. 3 % ДНК кодируют белки, ещё для 20–30 % предполагается участие в регуляции действия генов. Остальное наследственное вещество представлено избыточной ДНК, роль которой пока, в основном, неясна, однако изучается в последние годы очень интенсивно. В геноме человека выявлено свыше 200 генов, которые эволюционно были заимствованы у прокариотов. Основным источником этих генов, вероятно, симбиотические бактерии, обитающие в пищеварительном тракте. Обнаружена также часть генома человека, видимо, происходящая от генов вирусов, которые заражали клетки наших предков за многие тысячи и миллионы лет истории. Эти гены «молчат», но предполагается, что в определённых условиях они могут заработать.

Известно около 5 тыс. заболеваний разной степени тяжести, которые имеют наследственную природу (например, дальтонизм, серповидноклеточная анемия, фенилкетонурия, синдром Дауна). Из них около тысячи обусловлены нарушением работы какого-либо одного гена (моногенные болезни). Около 5% новорожденных поражены такими болезнями. Некоторые заболевания не являются однозначно наследственными (туберкулёз, тропическая малярия, алкогольный психоз, диабет, СПИД), но обладатели определённых генотипов имеют больше шансов заболеть ими. Эти болезни составляют группу мультифакторных: они зависят от нескольких (или даже многих) генов и факторов среды.

Внутривидовая изменчивость современного человека значительна и вполне сопоставима с изменчивостью видов млекопитающих, сходных по размеру и обширности ареала; она включает все основные формы изменчивости: генотипическую, модификационную, коррелятивную, географическую, половую и т. д. Более того, популяции человека, как правило, отличаются повышенной степенью гетерозиготности.

Генотипическая изменчивость человека обусловлена различиями в генотипе, которым могут соответствовать особенности любых признаков фенотипа — от морфологических и биохимических до различий интеллекта и психики. Закономерности наследования этой категории признаков, причины и механизм мутационных изменений в общем таковы же, как и для других организмов.

Примеры доминантных генетически обусловленных признаков человека: карие глаза, монголоидный разрез глаз, веснушки, крупный нос, куриная слепота, катаракта, карликовость, симфалангия, анонихия (недораз-

витие ногтей), рыжий цвет волос. По рецессивному типу наследуются: голубой цвет глаз, европеоидный разрез глаз, короткие уши, леворукость, гемофилия, альбинизм, глухонмота, серповидноклеточная анемия, светлорусые волосы. Множество признаков человеческого фенотипа обусловлены полигенно. Например, пигментированность кожи детерминируется 4–6 парами генов. У человека около 500 генов, которые могут влиять на обоняние, но из них работает только $\frac{1}{4}$, и очень велики индивидуальные различия в распознавании запахов.

Серповидноклеточная анемия выявляется по характерной форме эритроцитов у гетерозигот (Ss), способность к переносу эритроцитами кислорода которых понижена, а у человека отмечается слабая форма анемии. Гомозиготы по гену s гибнут в младенчестве. Зато гетерозиготы имеют повышенную стойкость к воздействию возбудителя малярии (см. ниже). Количество выявляемых лиц с признаками наследственных болезней очень сильно зависит от методики получения данных. В Канаде учитывали признаки, проявившиеся до 21 года, среди них доля лиц с наследственными отклонениями составила 10,6%. В Венгрии учитывали болезни, проявившиеся до 70-летнего возраста, насчитали 67% наследственно больных! Например, болезнь Альцгеймера (старческое слабоумие) проявляется обычно в преклонном возрасте.

Модификационная изменчивость человека дополняет генотипические особенности прижизненными изменениями фенотипа, зависящими от условий развития и последующего обитания. Её факторы составляют негенетические программы индивидуального развития (4.4.3). Изменения могут быть обратимыми или необратимыми. Грубые нарушения индивидуального развития, результатом которых являются патологические изменения фенотипа, могут провоцироваться природными или антропогенными факторами, в том числе радиоактивными и другими излучениями, химически активными веществами, радоном, органическими растворителями и многими другими физико-химическими факторами. Число и интенсивность таких факторов растут по мере загрязнения человеком среды обитания, таковы, например, диоксин, хлорорганические соединения, ЛСД, электромагнитные излучения. Различается **травматическая изменчивость** людей. Травмы могут быть родовыми, детского периода, производственными, психическими и др.

Разнообразна **коррелятивная** изменчивость человека. Серповидноклеточная анемия коррелирована (связана) с повышенной стойкостью к тропической малярии. Рыжеволосые женщины оказались более чувствительными к боли. Во многих случаях генетики выявили генетические механизмы, объясняющие наличие корреляций. Болезнь Дауна обусловлена наличием лишней хромосомы-21, имеет множественное проявление в фе-

нотипе, в том числе задержку роста, аномалии зубов, лишние петли папиллярных узоров на кончиках пальцев. С признаками мужского пола сцеплены гемофилия, дальтонизм, многочисленные другие патологии зрения. При синдроме Коллмана у мужчин сочетаются аносмия (отсутствие обоняния) и недоразвитие семенников.

Многообразная *географическая* изменчивость человека обнаруживается в наличии расовых и национальных различий, которые сложились в некотором соответствии со своеобразием местных условий. Тёмная кожа и курчавые волосы полезны в экваториальных широтах, где мощная инсоляция. Серповидноклеточная анемия (20–30 % населения Западной Африки), с одной стороны, ослабляет организм, с другой — повышает стойкость людей в очагах тропической малярии. Малорослые народы тропических лесов Старого Света (например, пигмеи р. Итури в Африке) сложились в условиях белковой недостаточности. В сравнении с относительно малорослыми индейцами американских тропиков, крупным сложением отличаются индейцы, населяющие высокие широты Северной и Южной Америки, т. е. районы с более холодными условиями.

Бушмены пустыни Калахари (и мужчины, и женщины) в благоприятное время быстро накапливают запас жира, который расходуется в сезон, хуже обеспеченный пищей. Они превосходно умеют находить источники воды в природе, использовать воду из растений и долго сохранять её свежей, пригодной для питья. Эскимосов Гренландии отличает обострённое внимание, благодаря чему они различают сотни оттенков снега, льда и неба, распознавая место ненадёжного льда или отдалённые разводья среди морского льда. Достижения цивилизации заметно ослабили непосредственную зависимость людей от условий среды, но значение последних велико и поныне.

Хорошо изучена *межпопуляционная* изменчивость людей, дополняющая географическую. Разные популяции, даже соседние, принадлежащие одной национальности, нередко отличаются по статистическим показателям изменчивости: средним значениям роста и веса тела, пигментированности кожи, частоте отдельных дискретных признаков (например, элементов дерматоглифических (папиллярных) узоров ладони, «зубов мудрости», атавизмов) или их групп. Нередки различия по встречаемости альбиносов или индивидуумов с рыжим цветом волос, определённых генов или их аллелей, отдельных белков, показателям заболеваемости, упитанности, содержанию микроэлементов, смертности, рождаемости и т. д. Мутация гена CCR-5 обеспечивает стойкость клеток к проникновению в них ВИЧ (вируса, вызывающего СПИД человека). Носителей этой мутации среди русских и татар 25 %, среди узбеков — до 15 %; среди грузин эта мутация очень редка.

Индейцы племён Южной Америки почти на 100% имеют группу крови 0 (1-я). Эта же группа крови у коренных народов Восточной Европы и Западной Азии составляет 40–50%. Предполагается, что причина столь значительных различий состоит в эпидемиях чумы, холеры и других опасных болезней, которые в средние века избирательно уносили миллионы жизней в Старом Свете. Чума особенно губительна для людей с нулевой группой крови, оспа наиболее опасна для группы А (2-я).

Для взрослых людей питание молоком биологически неестественно, тем не менее частично или преимущественно молочная диета свойственна многим современным народам. Дети в норме имеют высокую активность фермента лактазы, который обеспечивает возможность переваривания молочного сахара; по мере взросления часть людей утрачивает такую способность, для них молоко — причина кишечной колики и поноса. Среди взрослых европейцев и некоторых других народов относительно высока доля людей, способных усваивать цельное коровье молоко. На юге Скандинавии их 70–75 %, среди пигмеев Африки — 95, среди многих других народов Земли взрослых обладателей достаточно активной лактазы обычно намного меньше.

Люди достаточно чётко различаются по способности чувствовать (или не чувствовать) горький вкус фенилкарбамида. На северо-западе Европы нечувствительные составляют 35–40 % населения. Среди африканцев, японцев, китайцев, североамериканских индейцев, народов Средиземноморья доля таких лиц заметно ниже. Различия индивидуумов по этому признаку сами по себе несущественны и вряд ли связаны с действием в прошлом естественного отбора. Подобным образом, горький запах синильной кислоты ощущается многими людьми, но не всеми. Для последних осторожность в обращении с цианидами должна быть повышенной.

Причины межпопуляционных различий могут быть самые разные: история популяций, их возрастной, половой и национальный состав, миграции и метизация населения, геохимические особенности и уровень загрязнённости среды, уровень благосостояния, социального и медицинского обслуживания и т. д.

Популяционная изменчивость включает в себя полиморфизм и индивидуальные различия особей, принадлежащих к одной популяции (5.2.7). Индивидуальная изменчивость имеет в своей основе генетические различия: из 3,2 млрд. нуклеотидных последовательностей генома каждого человека 99,9 % являются общими для всех, и только 0,1 % «генетического текста» строго индивидуальна. Это составляет около 3 млн. нуклеотидов. Известна белковая неповторимость каждого человека (некоторое исключение представляют однояйцевые близнецы), которая дополняется разнообразными другими фенотипическими признаками, включая индивидуаль-

ность дерматоглифического рисунка кожи, цвета и формы волос, цвета глаз, развития усов и бороды у мужчин, особенностей голоса. Индивидуальная изменчивость проявляется в любых свойствах личности, в том числе в признаках интеллекта, характера, поведения, темперамента, способностей. Очень редки недавно выявленные примеры отсутствия дерматоглифических узоров на коже пальцев — отпечатки пальцев этих уникальных людей мало что скажут криминалистам. В одной семье (Пакистан) выявлена индивидуальная мутация, которой обусловлена полная нечувствительность к боли.

В изменчивости даёт себя знать уникальность взаимодействия генотипа личности с условиями существования: протекания беременности матери, процесса рождения (нередко проходящего с осложнениями), детства, перенесённых болезней, отношений в семье и в школе, полученного образования, бизнеса, стрессовых ситуаций, личных интересов и т. д.

В популяциях человека (как и многих других млекопитающих) обнаруживаются 14–20 % устойчивых к проникающей радиации и 7–10 % сверхрадиочувствительных особей. В среднем в популяциях человека около 4 % составляют умственно отсталые дети, однако в разных популяциях их доля может заметно различаться. Повышение доли *инбридинга* (близкородственного скрещивания) способствует увеличению частоты носителей рецессивных признаков. Среди последних много вредных. Видимо, по этой причине уже среди первобытных народов существовали меры ограничения инбридинга (экзогамный брак, убийство детей от кровнородственных родителей). В истории народов известны и исключения из этого правила.

Некоторые семьи оставили след в истории многими одарёнными представителями. В роду Толстых нередко рождались выдающиеся личности, но не были редкими также слабоумные и безумцы. В начале XX в. Ч. Дэвенпорт (США) выявил 2 тыс. членов одной семьи. Среди них оказалось 600 слабоумных и эпилептиков. Интеллект личности примерно на 80% определяется наследственностью, остальные 20% зависят от социальной среды, образования и воспитания. Эти цифры определены для людей, живущих в обычной социальной среде; при её полном отсутствии ребёнок не может стать человеком, личностью. Дефектность социальной среды неизбежно проявляется в дефектности личности (9.1.5; 9.2).

Половая изменчивость людей довольно значительна и первично определяет особенности разделения функций в размножении. Мужчины и женщины различаются набором хромосом, генеративными органами, количественным соотношением половых гормонов: при том же их качественном составе, у женщин преобладают эстрогены, у мужчин — андрогены. В сравнении с большинством приматов, вторичные половые признаки

у человека не столь заметны. Тем не менее они достаточно выражены и проявляются в морфологии, физиологии, биохимии, некотором своеобразии интеллекта, эмоциональной сферы и поведения. В современном обществе разделение социальных ролей мужчин и женщин существенно и многопланово.

Девочки заметно опережают в развитии мальчиков. Женщины обладают заметно бóльшей жизнеспособностью: более выносливы к голоду, переохлаждению, потерям крови; в конечном счёте живут они в современном обществе дольше мужчин примерно на 6–10 лет. Эволюционно это можно объяснить потенциалом жизненных сил для очень значительных физиологических нагрузок при беременности и выкармливании ребёнка. Активное общение с ребёнком объясняет коммуникабельность женщин в обществе, их лучшие способности к лингвистике, к выполнению работы, требующей внимания, хорошо скоординированных, точных движений. По этой же причине (ответственность за ребёнка) женщины в среднем более осмотрительны, осторожны и домовиты. Женщины примерно вдвое более многословны, чем мужчины.

Мужчины менее загружены в связи с размножением, но в большей мере выполняли в первобытных семьях роль добытчиков пищи, защитников от хищников или враждебных групп людей, роль разведчиков благоприятных для охоты и поселения мест. Они сильнее, но жировых запасов у них (при активной деятельности) меньше, жизнеспособность относительно ниже. Мужчины более подвижны, активны и агрессивны, более склонны к авантюрам, чаще гибнут в рискованных ситуациях. У них обычно больше способностей к математике и творчеству. Исследования корейских учёных (2012 г.) показали, что тестостерон отрицательно влияет на продолжительность жизни мужчин.

9.1.5. Роль среды и наследственности в фенотипе человека

На формирование фенотипических признаков человека влияют те же четыре программы, что были названы для индивидуального развития животных (4.4.3). Роль факторов каждой из этих программ ещё предстоит количественно оценить. В истории антропологии и генетики человека традиционно принято сводить эту проблему к относительной роли наследственности и среды обитания в развитии признаков фенотипа. Теперь мы знаем, что обе группы факторов имеют определённое значение, но для разных признаков их относительная роль неодинакова.

Многие признаки формируются полностью или практически полностью под действием наследственности. Таковы группы крови человека, цвет глаз, дерматоглифические узоры на коже пальцев и ладони. Такие признаки называют качественными.

Количественные признаки формируются в ходе онтогенеза под большим влиянием факторов внешней среды. Так, длительность жизни и рост человека, развитие скелета (кривизна берцовых костей, сутулость, развитие отростков костей в местах прикрепления сухожилий), объём грудной клетки, масса сердца зависят не только от наследственности (сходство с родителями), но также от условий питания, обеспеченности солями кальция и витамином D, от тренированности, высоты над уровнем моря. Недостатки в развитии скелета во взрослом состоянии неисправимы или мало подвержены коррекции. Антропометрические показатели человека (длина тела и прочие) примерно на 80–85 % определяются генотипом и на 20–15 % — факторами среды.

Уже в раннем детском возрасте необходимо разнообразное питание. Например, вегетарианское питание детей сказывается впоследствии в отставании их умственного и физического развития. Одна из причин — отсутствие в растительной пище витамина B₁₂. Полноценное питание в подростковом возрасте не способно полностью исправить недостатки развития, возникшие в более раннем возрасте. Подобным образом результат нехватки благоприятных для развития подростка условий (полноценного питания, здорового образа жизни, занятий физической культурой и т. д.) во взрослом состоянии удаётся восполнить лишь частично. Сказанное имеет отношение к признакам морфологии, физиологии, психики и интеллекта, способности к общению.

Многие из количественных признаков заметно варьируются и у вполне взрослых индивидуумов. Упитанность человека, мышечный тонус, осанка, пигментированность кожи, содержание гемоглобина и многие другие признаки обратимо (но не на 100 %!) зависят от условий существования. Заболевание инфекционными болезнями зависит, конечно, от наличия в среде обитания соответствующих возбудителей или иных болезнетворных факторов; однако известно также, что заболеваемости способствует наследственная предрасположенность. Такова природа гипертонии, шизофрении, дерматитов, атеросклероза, астмы и других, для которых выявлена наследственная предрасположенность, но многое зависит также от условий существования конкретного человека, мер профилактики и образа жизни.

Риск злокачественных образований снижается под действием *мелатонина* — гормона, выделяемого гипофизом. Сон при свете (включена лампа) в ночное время снижает секрецию мелатонина и повышает риск развития рака. Многолетняя работа в ночную смену является важным фактором образования злокачественных опухолей, особенно молочной железы женщин.

В решении отдельных вопросов названной проблемы значительная роль принадлежит количественным оценкам. В генетике животных и рас-

тений применяется коэффициент наследуемости — статистически определяемая доля влияния наследственности на фенотипические признаки в группе потомков в сравнении с их родителями. В применении к человеку о наследуемости судят, например, с помощью близнецового метода, который при решении такой задачи также сочетается с методами статистики.

Эта проблема (врожденные свойства личности и роль воспитания) всегда имела значительную остроту в понимании развития личности, поведения человека, его психики, интеллекта, творческих успехов. В названной сфере природы и жизни человека взаимодействуют факторы наследственности и воспитание. Накапливается всё больше данных, из которых, например, следует, что склонность к алкоголизму, наркомании, вероятность злокачественных образований зависят от определённых генов. Факторы, действующие на организм матери в период беременности (токсоплазмоз (6.5), никотин, опий, алкоголь, ЛСД) могут вызвать патологии, следствием которых оказываются снижение интеллекта и психическая недостаточность потомства. Наиболее тяжёлые нарушения индивидуального развития возникают под действием названных факторов на ранних стадиях беременности, до восьми недель после оплодотворения. Статистические данные, полученные во Франции, России и других странах показывают, что в семьях алкоголиков повышена доля потомков со сниженной жизнеспособностью, склонностью к алкоголизму, туберкулёзу и разнообразным психическим заболеваниям, неадекватности поведения.

В последние десятилетия учёным удалось доказать, что факторы жизни беременной женщины (например, перенесённый грипп, наркотики) могут так повлиять на её организм, что это скажется на развитии эмбриона и (если пол эмбриона — женский) на уже развивающихся в нём яйцеклетки. Это означает, что условия жизни бабушки, вероятно, могут сказаться на качестве внуков. Генетические векторы (3.12) из окружающей среды способны внедрить в клетки человека чужеродную наследственную информацию.

Многие вещества, которыми человек насыщает среду обитания, обладают опасными для человека свойствами, являясь мутагенами, тератогенами и канцерогенами (3.11.2). В числе таковых — ароматические углеводороды, образующиеся при горении угля, нефти и нефтепродуктов, нитрозоамины, соединения мышьяка и бериллия, минеральные масла, иприт, асбест и многие другие. Для здоровья маленьких детей опасна борная кислота. Курение опасно вдыханием продуктов неполного сгорания табака и других вредных веществ, концентрация которых в дыме часто очень велика. Многие производственные процессы в химической, металлургической, горнодобывающей и деревообрабатывающей промышленности связаны с высокими концентрациями опасных веществ на рабочем месте и высокими рисками профессиональных заболеваний.

Так же, как и люди, генотип которых предрасполагает к заболеванию туберкулёзом, носители некоторых генов представляют группу риска, в которой вероятность наркотической зависимости повышена. Память, внимание, быстрота реакции, способности к абстрактному мышлению и решению разнообразных задач обнаруживают наследственную природу, но также способны к развитию (роль воспитания и тренировки) и являются по сути количественными признаками. На основании многолетних исследований *коэффициента интеллектуальности* (IQ — intellectual quotient) учёные сделали вывод, что интеллект на 80% зависит от наследственности и на 20% — от социальной среды. Нет оснований ожидать, что будет найден ген интеллектуальности — интеллект, скорее всего, складывается из совместного влияния множества генов. Например, около 60 наследственных заболеваний человека сопровождаются умственной недостаточностью.

Методы количественной оценки интеллекта на основе тестирования применяются психологами с 1905 г. и за прошедшее время были заметно усовершенствованы. Тем не менее, они и сейчас оценивают лишь некоторую часть (точно не определённую) интеллектуальных способностей личности. Видимо, правильнее считать их методами оценки пригодности личности для выполнения конкретных мыслительных операций. О полной оценке интеллектуальных возможностей личности говорить в данном случае нет оснований.

9.1.6. Биogeография человека

Проконсул (9.1.2) обитал в тропических лесах Африки, на том же континенте зародились австралопитеки и род Номо. Судя по данным последних лет, выход человека умелого из Африки и его проникновение в Средиземноморье, Южную и Юго-Восточную Азию произошли почти 2,5 млн. лет назад. Древнейшим орудиям труда, найденным на Алтае (Денисова пещера) — 500 тыс. лет.

Неандерталец был широко распространён в Старом Свете от тропической зоны до тундростепей, населённых мамонтовой фауной. Предполагается, что родиной кроманьонца была Восточная Африка. Свыше 40 тыс. лет назад (возможно, 50 или даже 100 тыс. лет) кроманьонец вышел в Средиземноморье и широко распространился в Старом Свете, около 40 тыс. лет назад он проник в Австралию и постепенно заселил её. По последним сведениям (2012 г.) Новый Свет был заселён людьми 15–14 тыс. лет назад. Наиболее вероятный путь заселения — из Северо-Восточной Азии, через Берингию и Аляску и далее на юг, через Северную и Центральную Америку. Ко времени 10 тыс. лет назад человек заселил все материки (кроме ледяной Антарктиды), все ландшафтно-географические зоны, кроме арктических побережий и высокогорий, множество островов.

В наше время человек имеет глобальный ареал, в котором много регионов с малоблагоприятными для существования условиями. Помимо суши, деятельность человека осуществляется в водах Мирового океана: это судоходство, рыболовство, охота, добыча нефти, научные исследования и т. д. Средой активной жизни человека становится почти вся поверхность Земли.

Видимо, наиболее ранняя форма воздействия популяций человека на экосистемы Земли — это «*огненная революция*», следы которой обнаружены в отложениях Африки, Европы, Южной Азии, обеих Америк, Австралии, Филиппин. Возраст пожаров 50–35 тыс. лет или меньше, примерно этому же времени соответствует и значительное обновление фауны млекопитающих. Человек позднего плейстоцена настолько успешно освоил охоту на массовые виды зверей крупных и средних размеров, что численность сократилась, добывать их стало трудней. В весеннее время люди приспособились выжигать сухую траву. Через некоторое время появлялась свежая зелёная трава, которая привлекала копытных зверей и облегчала охоту. Так объясняют учёные появление следов огненной революции. Однако человек не был единственной причиной массовых вымираний.

9.1.7. Экология человека

Человеку свойственны уже отмеченные экологические особенности: использование в пищу очень широкого набора разнообразнейших биологических объектов; активный образ жизни при значительной подвижности в течение дневного времени суток, всех сезонов года и всей жизни; дыхание атмосферным воздухом; разнообразные биоценотические связи с другими организмами (пищевыми объектами, конкурентами, паразитами, комменсалами, симбионтами). По наблюдениям учёных, народам разных континентов свойственна *геофагия* (поедание глин, почвы, илов), использование минерализованных вод, мумиё. Всё это является основой для широчайшей зависимости человека от разнообразных факторов и в целом от среды обитания. В этом же причина многостороннего воздействия популяций человека на экосистемы. К экологическому взаимодействию со средой обитания человека (подобного взаимодействию популяций других видов со средой) добавляется деятельность технически вооружённого человека, существенно расширяющая фронт связей со средой через использование всё более разнообразных её ресурсов. Природа ресурсов разнообразна: животные, растения и прочие организмы и сообщества, полезные ископаемые, почва, воды, атмосфера, энергия, информационные ресурсы.

Как и другие организмы, человек выделяет в окружающую среду продукты жизнедеятельности, среди которых велика доля воды, минеральных солей, углекислого газа. Всего же в выделениях человека около 400 хими-

ческих соединений (в том числе выделяемых через кожу и лёгкие). Как правило, эти вещества способны оказывать вредное воздействие и на самого человека. В ограниченном пространстве или при высокой плотности населения появляется угроза порчи среды обитания, которая становится непригодной или даже опасной для человека.

Кровеносная, выделительная и дыхательная системы человека вполне типичны для активного наземно-воздушного образа жизни. В среднем один человек потребляет в год 350–400 кг кислорода. Один га наших лесов обеспечивает кислородом 10–12 человек. Дыхание кислородом воздуха ставит людей в зависимость от состояния атмосферы. Газообразные и расплывчатые вещества, загрязняющие атмосферу, через лёгкие, внутренняя поверхность которых составляет около 90 м² (при поверхности тела площадью 1,8 м²), попадают в организм человека.

По мере расширения ареала, вторжения в новые зоны и биотопы, по мере использования всё новых ресурсов человек стихийно умножал в среде обитания число вредных для него же видов: это сорняки, некоторые хищники, конкуренты, паразиты, вредители лесного и сельского хозяйства, возбудители заболеваний человека, животных и культурных растений и т. д. Человек разводил одомашненные формы и охранял полезные с его точки зрения виды. Возникла и прогрессирует в наше время группа синантропных видов, которые успешно уживаются в среде, изменённой воздействием человека. Одомашнивая животных, человек увеличивал фактор риска своему здоровью: 9/10 паразитов — общие для человека и домашних животных. Например, возбудители бруцеллёза, энцефалитов, бешенства, сибирской язвы способны поражать и животных, и человека.

Постоянное обитание многих поколений в условиях высокогорья вызывает в организме людей-горцев разнообразные адаптивные изменения: увеличивается объём лёгких и индекс сердца, возрастает содержание эритроцитов и гемоглобина в крови, несколько увеличивается эмбриональная и младенческая смертность и снижается средний вес новорожденных. У жителей равнин при подъёме в горы снижается работоспособность, ухудшается физическое состояние. На значительных высотах (4 тыс. метров и выше) даёт себя знать гипоксия, организм быстро теряет воду, возникает угроза отёка лёгких, переохлаждения и сердечной недостаточности. Долгое пребывание на высоте 7 тыс. метров является причиной ускоренного отмирания клеток головного мозга.

Растущее население планеты и рост освоения труднодоступных районов и сфер приводят к тому, что популяции или отдельные люди всё чаще оказываются в зонах повышенного риска, где действие экстремальных факторов может оказаться губительным, а защита от них слишком дорога и неэффективна. Таковы высокогорье, высокие широты, зоны сейсмиче-

ской опасности, подножия действующих вулканов, низовья крупных рек, места схода селей и действия волн цунами, шахты, подводный флот и т. д. В 1996 г. от стихийных бедствий погибло 22 тыс. человек, материальный ущерб составил около 500 млн. долларов. Землетрясение в Западной Индии (январь 2001 г.) стоило жизни примерно 15 тыс. людей, ущерб оценивался (в первые месяцы после катастрофы) в 4,5 млрд. долларов. Пребывание человека в космических аппаратах и в открытом космосе обходится дорого: наносится большой вред физиологическим функциям космонавта (например, репродуктивной функции), а защита и лечение требуют огромных денежных и материальных затрат.

Другое своеобразие экологии человека — быстрое и интенсивное изменение среды обитания по множеству характеристик, причём темпы изменения возрастают по мере демографического роста, нарастания технической мощи человечества и увеличения мощности регулируемых человеком потоков энергии, вещества и информации. По отношению к биосфере эта деятельность человека оказывается всё более разрушительной, а среда обитания испытывает ещё и все формы загрязнения: физического, химического, биотического, информационного.

Например, человек насыщает среду (включая рабочие места, жилые помещения, городскую среду) электромагнитными полями, которые могут оказывать на организм человека многостороннее воздействие: влиять на состояние цитоплазмы клеток; активировать онкогены в хромосомах и увеличивать риск злокачественных новообразований в тканях организма; угнетать иммунную систему и нарушать гипоталамо-гипофизарную и репродуктивную системы; ускорять половое созревание, старение генеративной системы и организма человека в целом. В США в 1990-е гг. ежегодно регистрировались многие тысячи случаев снижения умственного развития детей, имеющие предположительной причиной вредное действие свинца; в Пекине в тот же период каждый пятый ребёнок страдал от свинцового отравления, источник которого — белила с оконных рам. Реальным стало загрязнение ближнего космоса. В бывшем СССР каждые 22 месяца появлялся новый вредный вид насекомых, завезённый из других стран. С ростом международных связей этот процесс ускоряется.

Человек нередко существенно изменяет среду обитания: вырубает леса, место которых занимают зарастающие вырубki, способствует заболачиванию ландшафта, изменяет состав растительности и животного мира, образует свалки отходов и мусора и т. д. В результате становятся более напряжёнными природные очаги заболеваний человека и животных или появляются новые; повышается заболеваемость малярией, водяной слепотой, трихинеллёзом, клещевым энцефалитом, сальмонеллёзом, гельминтозами и другими болезнями.

Даже отдалённость многих регионов не спасает от загрязнения среды, опасного для людей. Радиоактивный цезий после испытаний советского ядерного оружия на Новой Земле широко рассеялся в атмосфере Арктики и попал в почвы и воды тундр. Через пищевые цепи (ягель → северный олень → человек) названный радионуклид оказывается в плаценте и в женском молоке современных ненцев п-ва Ямал (Западная Сибирь) и саами Скандинавии.

Проконсул (предполагаемый отдалённый предок человека) занимал 18 млн. лет назад экологическую нишу в тропических лесах Африки. С тех пор экологическая ниша потомков проконсула очень существенно разрослась. Этому соответствовали расширение ареала человека, умножение количества связей с экосистемами Земли и биосферой в целом, всё растущее влияние на потоки энергии и информации, круговорот вещества в биосфере. Экологическая ниша современного человека не знает себе равных и достигла биосферного масштаба. В частности, человек в различных формах (включая и проявления бесхозяйственности) использует до 40 % годового прироста растительной биомассы наземных экосистем. Человек превращается в ведущий геологический, экологический и эволюционный фактор планеты.

9.1.8. Адаптивное и неадаптивное в биологии человека

В целом биология современного человека адаптивна, примеры чего названы выше. Вполне адаптивны биосистемы клеточного уровня, можно привести множество примеров адаптаций индивидуального уровня (целесообразность организации и функционирования тканей, органов, организма человека в целом). Воздействие ультрафиолетовых лучей вызывает усиление пигментации кожи, что является защитной реакцией организма. Известно значение упражнений и тренировки для функций и развития опорно-двигательного аппарата и сердечно-сосудистой системы, а на этой основе — спортивных достижений спортсменов. У таксистов Лондона, проработавших более двух лет, обнаружено функциональное увеличение *гиппокампа* (фрагмент головного мозга, расположенный под корой в височной области), который заведует навигационными способностями человека.

В достаточной степени адаптивны свойства надорганизменных биосистем человека: это популяционный полиморфизм, значительно выраженная генотипическая изменчивость в популяциях, социальная иерархия, средства биологической коммуникации и т. д. Биологическая организация индивидуумов и популяций человека в общем удовлетворительно приспособлена к существованию в сообществах и в абиотической среде, в биосфере в целом.

Адаптивность живых систем любого уровня относительна, что проявляется, в частности, в значительной индивидуальной изменчивости биосистем и наличии среди них более и менее жизнеспособных. По этой же причине в популяциях человека не прекращается естественный отбор и продолжается микроэволюция. Однако интенсивность естественного отбора в популяциях современного человека снижена. Поэтому можно ожидать, что неадаптивные биологические признаки в популяциях человека будут встречаться всё чаще. Среди современных детей до 15 % имеют генетические отклонения от нормы. Шизофреники в населении планеты составляют около 1%. В населении России до 10% людей страдают от нарушений психики, которые частично имеют наследственную основу, частично — обусловлены стрессорирующими воздействиями социальной среды или травмами. Родовые травмы, видимо, не проходят бесследно для личности. Есть предположение, что одно из вероятных следствий родовой травмы головного мозга, при которой повреждается миндалина, — появление в обществе маньяков-убийц; травма гиппокампа может привести к эпилепсии.

Переход к прямохождению, по мнению некоторых учёных, явился причиной многих своеобразных патологий опорно-двигательного аппарата и других систем органов человека. Таковы смещение позвонков и межпозвоночных хрящевых дисков, ущемление спинномозговых нервов, болезни суставов, плоскостопие, грыжа кишечника, варикозное расширение вен и другие.

Снижение интенсивности естественного отбора очевидно и следует, например, из фактов роста средней продолжительности жизни человека: в каменном веке она составляла 19 лет, в античный период — 20–30 лет, в 1900 г. — 41 год, в 2000 г. — 66 лет. В популяциях современного человека относительно часты атавизмы; растёт доля лиц с генетическими аномалиями, носители которых выживают благодаря высокому уровню медицинской помощи; эти аномалии проявляются в наличии генных и хромосомных мутаций, нарушениях обмена веществ, в изменениях тканей и органов, в патологиях интеллекта, психики и поведения. Повышается доля людей, у которых не может быть детей или для их рождения необходимы особые медицинские меры. Явления акцелерации (9.1.9) биологически и социально нецелесообразны.

Многие неадаптивные проявления природы современных людей имеют биосоциальную природу, где сплавлены не всегда различимые, но вероятные последствия биологических и социальных причин. Пристрастия к алкоголю и наркотикам разрушительны для общества и губительны для личности. Не менее опасны для общества некоторые религиозные секты, которые строятся на изуверской идеологической основе. Часть людей

обоого пола не проявляет родительских инстинктов к собственным детям. Общественно опасны высокая агрессивность, захват в заложники невинных людей, другие проявления терроризма. Для части людей и некоторых идеологий человеческая жизнь (чужая или даже своя) не представляет существенной ценности.

Предположение о возможности размножения нервных клеток взрослого человека высказано, и получены факты в его пользу. Однако до практической реализации такой возможности в медицине ещё не дошло. Биологические особенности человека (вида в целом) и отдельных личностей всё ещё во многом загадочны. Сообщения о поразительных случаях «кожного видения» и других формах необычной чувствительности с оправданной осторожностью (достоверны ли такие факты!) встречаются научной общественностью и действительно нуждаются в обстоятельном изучении. К сожалению, история познания знает немало примеров фальсификации фактического материала, например, костных фрагментов в области палеоантропологии.

Нарастающее противоречие человечества биосфере порождает пессимистические оценки природы человека. А. А. Нейфах (1996) написал, что интеллект человечества — такое же неудачное «изобретение» человечества, как и гигантские рога ископаемого ирландского оленя, из-за которых, как предполагается, этот вид оленей вымер. «Гибель же человечества повлечёт за собой исчезновение всего живого на Земле». Это высказывание можно понимать как риторическое (8.6.4). Рассуждая на уровне словесного моделирования, можно определённо сказать, что исчезновение человечества никоим образом не повлечёт за собой «исчезновение всего живого на Земле». Более того, у человечества есть шанс выжить и сохранить при этом жизнеспособность биосферы именно на основе реализации возможностей разума.

Человеческая природа избыточна по своей природе: в ней причудливо сочетаются биологическое и социальное (9.2), полезное и вредное, гуманное и бесчеловечное, благородное и низменное, жизнеутверждающее и разрушительное, хорошо понятое и пока необъяснимое.

9.1.9. Современная биологическая эволюция человека

Биологическая природа современного человека не остаётся абсолютно неизменной. В XX веке во многих государствах и регионах отмечалось ускорение на 2–3 года полового созревания подростков (*акцелерация*), заметное увеличение среднего роста молодых поколений (*эпохальный рост*). Предполагается, что прошлой истории человека свойственна волнообразная динамика этих признаков. Вероятные причины названных изменений в XX в. — совместное действие множества факторов быстро ме-

няющейся современной жизни: среди них интенсивная гибридизация представителей разных народов и рас, разнообразная по своему составу диета, современная городская среда, обилие применяемых лекарственных средств, множество прививок, потоки информации из СМИ и т. д. Установлено, что нарушение естественного чередования светлого времени и ночи (искусственное освещение), шумовой стресс снижают активность эпифиза, количество выделяемого им мелатонина снижается, что, в свою очередь, косвенно способствует ускоренному половому созреванию, ослаблению иммунитета и другим отклонениям в развитии подростков.

Отмечено некоторое (очень незначительное) утяжеление головного мозга, что пока не имеет объяснения. Во многих популяциях (США, Англия) становится больше левшей. Предполагается, что их и раньше рождалось примерно столько же, но в процессе обучения и воспитания, где всё (от входных дверей до оружия и инструментов) было рассчитано на правшей, левши становились переученными правшами. Теперь же методы обучения становятся менее жёсткими и способствуют более полному проявлению своеобразия личности.

Увеличение продолжительности жизни людей сопряжено со снижением рождаемости и постарением популяций, что особенно заметно в государствах с высоким уровнем благосостояния. Во многих странах отмечается рост коэффициента интеллектуальности детей; видимо, такой рост объясняется не улучшением природного ума детей, а улучшением условий развития интеллекта детей в небольших современных семьях, ранним приобщением к компьютерной технике, интеллектуальным играм, СМИ. Иначе говоря, социальная среда современного среднего ребёнка развивает его интеллект в бóльшем соответствии современным тестам интеллектуальности, чем социальная среда среднего ребёнка недавнего прошлого.

Человеку свойственна минимальная разовая плодовитость — обычно рождается лишь один ребёнок. Близнецы (обычно двойни) рождаются в среднем один раз на 90 рождений. Время от времени появляются сообщения (СМИ) о рождении до 5 близнецов. В этом тоже можно видеть результат снижения интенсивности естественного отбора.

Действие факторов биологической эволюции в современных популяциях человека также кое-чем отличается от прошлого. Растёт численность человечества и его генетическое разнообразие, увеличивается численность популяций. Наследственность действует, как и прежде, воспроизводя ДНК, гаметы и клетки, индивидуумы и популяции. Генотипическая изменчивость продолжает работать, как и в природных популяциях организмов (не человека) или в прошлом, в популяциях ископаемого человека. В наше время возникает множество межнациональных и межрасовых браков, дающих потомство со смешанными признаками. Некоторые обстоятельст-

ва могут повышать частоту мутационных изменений в ДНК: это разные формы загрязнения пищи и ландшафтов, включая радиоактивные осадки, техногенные аварии с выбросами мутагенов, факторы профессионального риска (для ликвидаторов, космонавтов, шахтёров).

Наиболее заметное отличие факторов генетической динамики современных популяций человека — существенное снижение интенсивности естественного отбора. Однако совсем он не прекратился, предполагается, что сохранился стабилизирующий эффект отбора, который элиминирует биосистемы с летальными признаками и с пониженной жизнеспособностью. Например, в сперматозоидах человека частота хромосомных аномалий составляет в среднем 9 %, а у новорожденных только 2 %. Из зарегистрированных беременностей 15 % заканчиваются самопроизвольными абортами и выкидышами, около половины которых имеют генетические причины (данные по России на 2000 г.).

Факторы среды обитания (физико-химические, биотические, антропогенные) продолжают действовать на людей, более того, они обогащаются новыми: иногда это очень большие физиологические и психологические нагрузки в процессе трудовой деятельности, нередкие специфические профессиональные факторы (для учителей, космонавтов, подводников, полярников, шахтёров, спортсменов), стрессовые ситуации, частые в нашем обществе. Однако эволюционного отбора с элиминацией (12.3.4) при этом обычно не происходит. Возможен отбор без элиминации (и без последствий для биологической эволюции) лиц по профессиональной пригодности. В остальном люди приспособляются к особым условиям с применением достижений цивилизации: защищённых от вредных факторов помещений, кабин, роботов, манипуляторов, спецодежды, других средств индивидуальной защиты, психотропных веществ, антидепрессантов, особой диеты и т. д.

Направленного эволюционного отбора (естественного или искусственного) в популяциях человека не происходит. По этой причине значительных изменений в биологической организации современного человека нет, не приходится их ожидать и в будущем. Дальнейший прогресс человечества будет обеспечиваться не за счёт биологической эволюции (как в прошлой истории рода *Homo*), а на основе научно-технических достижений: всё лучшего познания биологической природы человека (прежде всего на молекулярном уровне), разработки и применения всё более эффективных методов управления природой человека; открытий и разработок генетики и медицины, информатизации, новых технологий, международной интеграции; экологизации всех сфер деятельности, эффективного экологического мониторинга всех уровней, совершенствования образования и воспитания на основе биосферной этики; превращения биосферы и тех-

носферы в подлинную сферу разума — ноосферу, использования ресурсов Солнечной системы и т. д. Нужно добиваться всё большей гуманитарной направленности общественных, государственных и межгосударственных достижений.

9.2. Биосоциальная природа человека

Кроме чисто биологических особенностей, человека от других высокоорганизованных видов отличает его ярко выраженная биосоциальная природа. Социальность и её производные зародились в животном мире и известны среди ряда современных групп организмов: общественных насекомых, головоногих моллюсков, птиц и млекопитающих. У человека черты социальности достигли небывалого уровня развития, стали ведущими в эволюции вида, процветании общества, в жизненном успехе и достижениях личности. Согласно Дж. Хаксли, человек — это эволюция, осознавшая саму себя.

Индивидуальность человека складывается из неповторимости его генотипа (9.1.4) и своеобразия условий существования и развития личности. На индивидуальности генотипа основано ДНК-тестирование, для которого достаточно частиц кожи, клеток крови (имеющих ДНК), отдельных волосков с волосяной луковицей. ДНК-тест позволяет удостовериться факт принадлежности конкретному человеку его производных: следов на месте преступления, ребёнка при сомнительном отцовстве, останков пассажира на месте авиакатастрофы или солдата во временном захоронении и т. д. Для общественно-государственных целей ДНК-тестирование является благом; с точки зрения отдельного человека оно же может пониматься как посягательство на свободу личности. В истории человечества множество раз возникали противоречия между интересами личностей и общества, которым со временем обычно находилось решение. И в данном случае придётся найти приемлемый компромиссный вариант решения проблемы.

Индивидуальные врождённые особенности личности могут многое значить для общества, и чем выше общественное положение личности, тем эта значимость может быть существенней. По описанию А. Шпренгера, Мухаммед (основатель ислама) страдал от приступов мускульной истерии. Во время приступа происходят недостаточно скоординированные сокращения и расслабления мышц, из-за чего трясутся губы, язык, голова, человек может упасть. Приступы обычно не представляют опасности для здоровья личности и окружающих. У таких людей повышенное воображение, они чувственны и большие энтузиасты секса: у Мухаммеда было 11 жён.

Жанна д'Арк (1412–1431), сыгравшая столь значительную роль в истории средневековой Франции, была генетически своеобразной, как предполагают современные генетики, по причине очень редкого *синдрома*

Морриса. При мужском генотипе у такого человека ткани тела не активируются мужским половым гормоном. Располагая внешностью рослой, красивой женщины иметь детей Орлеанская дева не могла. Однако яркая внешность, а также необычное поведение, энергия, ум и уверенность в своей избранности позволили ей повести за собой людей.

Английский король Георг III (время правления 1760–1820 гг.) страдал **порфирией**, которой свойственны (кроме ряда болезненных симптомов) припадки временного безумия, что имело определённое значение для многих государственных решений и повлияло на историю отношений Англии и США. Для блага общества человечество должно обезопасить себя от безумных руководителей и их безумных деяний; с другой стороны, выявление талантов и создание благоприятных условий для развития и реализации их способностей (именно полезных для личности и общества, а не социально опасных) также должны быть заботой разумно устроенного общества.

Установлено, что шансы левши дожить до преклонного возраста значительно ниже, чем шансы правши. Левши примерно на 50 % чаще подвержены несчастным случаям. Среди 20-летних они составляют в России 13 %, среди 80-летних — менее 1 %. Предполагается, что тому причиной, в основном, «праворукость» социальной среды. Инструменты, станки, оружие, двери помещений рассчитаны на правшей. Возможно, что приведённые выше результаты объясняются не только большей смертностью левшей, но и «поправением» левшей с годами.

Подобно популяциям обезьян и других млекопитающих, в популяциях человека есть «жаворонки» и «совы». Первые рано и легко просыпаются по утрам, активны днём и склонны крепко спать по ночам. Совы активны вечером и долго не спят ночью, зато на другой день поднимаются очень поздно. В естественных условиях для популяций такое различие было полезным: всегда кто-то был на страже. В социальных условиях есть основания считать с такими различиями при необходимости работать в ночное время.

В популяциях человека страстных охотников немного (единицы процентов). В современном обществе существуют охотники-спортсмены, промысловики, браконьеры. Однако охота давно утратила своё стратегическое значение, которое она имела для первобытного общества. В России наших дней многие люди имеют свои садовые или огородные участки, дачи или работают в качестве фермеров. Столь массовый труд людей в растениеводстве объясняется сложной экономической ситуацией в стране. Только 4–5 % людей в среднем предрасположены к работе на земле и с удовольствием занимаются выращиванием картофеля, овощей и фруктов. По мере улучшения экономики России многие люди предпочитают

заниматься чем-нибудь другим: доля огородников и садоводов в населении будет и далее снижаться, а садовые участки уже в массе продаются или забрасываются.

Установлено, что среди лиц с выдающимися творческими дарованиями в 5–10 раз чаще встречается *подагра*. Болезнь обычно проявляется в зрелом возрасте почти исключительно у мужчин, обнаруживает себя приступами боли в поражённых суставах. У подагриков повышено содержание в крови мочевой кислоты; это вещество мало растворимо в воде и откладывается в суставах, но к тому же, подобно кофеину, обладает свойствами (пример корреляции) стимуляции активности головного мозга. Подагриками были Мильтон, Гарвей, Ньютон, Дарвин, Линней, Гёте, Микеланджело и многие другие гениально одаренные люди. Их отличала целеустремленность, высокая трудоспособность, мужество. Всем им пришлось страдать, по меньшей мере, от этой болезни. Для изучения влияния мочевой кислоты удобным объектом оказалась далматская собака, которая отличается от других пород повышенным содержанием в крови этого вещества.

Для развития личности большое значение имеет общество, в котором она живёт, т. е. социальная среда. Подсистемы этой среды — семья (в минимальном случае это мать и дитя), коллективы, формируемые в детском саду, школе, вузе, на работе. В современном обществе снижается рождаемость, детей в семье бывает немного; в Китае, например, городские семьи могут иметь лишь одного ребенка. Но в таких семьях чаще обычного вырастают эгоистичные личности с целым рядом вытекающих из этого обстоятельства негативных последствий для эгоиста и окружающих его людей.

Для общества характерны объединения людей по разным признакам: национальности, вере, убеждениям, возрасту, полу, разнообразным интересам и устремлениям. Это политические партии, клубы, общества, кружки, землячества, секты и т. д. Человеческой природе свойственно стремление к интеграции в группы. Неформальные группировки подростков, уйдя из-под общественного контроля, могут приобрести очень нежелательные черты (с проявлениями насилия, жестокости, круговой поруки) и пополнять криминальные группировки. Детские впечатления о пережитых стрессовых ситуациях могут сохраняться долгие годы и стать зародышами диких маний.

Согласно оценкам учёных, в Европе с XIV-го по XVII-й вв. было сожжено до 9 млн. «ведьм». Российский генетик Н.К. Кольцов предполагал, что войны и революции могут иметь селективное значение. В ходе длительных войн в популяциях снижается доля физически здоровых людей, их вклад в следующие поколения также снижается, поскольку они гибнут в молодом возрасте, часто не успев оставить потомков. Предполагается,

что такой результат для Франции имели наполеоновские войны. Подобным образом, в ходе социальных революций элиминируется интеллектуальная элита, разрушается культура. В сталинских лагерях вырывались из нормальной социальной среды и гибли представители интеллигенции, люди дворянского происхождения, лучшие сельские хозяева — «кулаки». В Советском Союзе целенаправленно уничтожались талантливые селекционеры, генетики (в числе многих — академик Н.И. Вавилов), лучшие агрономы и животноводы, учёные других специальностей. Разорённое сельское хозяйство обрекалось на многие десятилетия прогрессирующего разложения.

В XX–XXI веках себя проявляет многоэтапная «утечка мозгов» в экономически благополучные страны, что способствует ускорению их развития. Такие проявления социального отбора и миграции не могут существенно повлиять на биологическую эволюцию (например, заметно изменить генотип и фенотип человека, генофонд популяций), но вполне реально ослабляют общество, науку, культуру, тормозят социальное развитие государств с уже неблагоприятной экономической и идеологической ситуацией и, напротив, ускоряют его и в без того процветающих государствах.

Социальная среда — это образование, экономика, рынок, медицина, страхование, административно-правовые учреждения, право, идеология, мораль, культурная среда. Технизация среды, использование станков, инструментов, роботов, интенсивная работа с компьютером налагают свой отпечаток на личность, признаки её физиологии, анатомии и поведения. Могут развиваться специфические патологии, определённые профессиональные заболевания. Особые подразделения — информационная и виртуальная среда, общение с которыми также влияет на формирование личности. Компьютерные игры могут плохо подействовать на психику, особенно детскую. Перестали быть редкостью примеры Интернет-зависимости, подобной зависимости от наркотиков. Нервные расстройства становятся всё более частыми и, по прогнозам учёных, люди с такими заболеваниями составят в XXI веке наибольшую группу пациентов в мире.

Согласно рекомендации ООН, устойчивое развитие общества характеризуется индексом развития человеческого потенциала (ИРЧП), включающего ожидаемую продолжительность жизни, уровень грамотности взрослого населения и уровень жизни населения, оценённый через валовой национальный доход на душу населения. По этому показателю Россия заняла в мировом сообществе (2013 г.) 55-е место среди 187 стран и территорий.

В мировоззрении человечества большое место занимает утверждение своей исключительности среди других биологических видов. Вооружённый таким мировоззрением человек потребительски относится к живой природе, становится фактором её разрушения, вымирания многих видов. Приобщение к биологическим знаниям показывает, как много общего

с человеком обнаруживается не только среди приматов, но также в организации других млекопитающих, прочих представителей царства животных. Животные способны чувствовать, страдать, проявлять сообразительность, верность и многие другие качества, ценимые человеком. Биологические знания помогают человеку не только признать определённые права за животными и другими биологическими видами, но также лучше познать свою собственную природу, её сходство и родство с другими организмами.

9.3. Управление природой человека

В принципе управляющие воздействия на природу человека могут осуществляться теми же способами, которые применяются в отношении природных биосистем. Например, в лаборатории возможно получение гибридной ДНК или гибридных клеток человека и животных (мыши, обезьяны, комара и т. д.), клонирование человеческих клеток и тканей. Однако в этой проблеме есть глубокое своеобразие, обусловленное биосоциальной природой человека, высокой ценностью каждой человеческой жизни, уважением прав личности, юридическими и этическими нормами. Общество выработало и продолжает совершенствовать систему правил и ограничений, законодательную и этическую основу для возможных воздействий на биологическую природу человека.

Ф. Гальтон ввёл в 1883 г. понятие *евгеника* — учение о наследственном здоровье человека и путях его улучшения. Евгеника явилась ареной идеологической борьбы, широко использовалась в политических целях, в связи с чем учение было дискредитировано. Это обстоятельство было использовано при подавлении генетики в СССР, что нанесло большой вред развитию и применению знаний генетики и биологии человека в теории и практике медицины.

Интересно, что возникновение экзогамного брака теряется в далёком прошлом человечества, когда вряд ли люди могли иметь возможность получать и сравнивать статистически достоверные выборки генетических данных. Однако такой социальный институт возник и, возможно, сыграл определённую роль в эволюции популяций человека. Сейчас, например, мы знаем, что смертность детей в браках двоюродных братьев и сестёр на 4,4 % выше, чем в неродственных браках. На ногах мумии мужчины (Этци), пролежавшей во льдах Альпийских гор 5200 лет, обнаружены следы акупунктуры; предполагается, что человек в возрасте около 40 лет страдал артритом и лечился иглоукалыванием. У древних китайцев этот способ лечения появился на два тысячелетия позже.

В предупреждении и лечении наследственных заболеваний есть некоторые достижения, но пока они относительно невелики. Профилактический подход реализуется в генетическом консультировании, генетическом

мониторинге населения в целом (методами генетики популяций) и окружающей среды. Развиваются методы ранней диагностики ряда заболеваний во время беременности (14–16-я недели), методы тестирования генов и прогнозирования болезней. В некоторых клиниках США проводится отбор эмбрионов, не содержащих дефектные гены (имеющиеся у родителей), ещё до имплантации. Идёт поиск подходов к решению проблем генной терапии, практикуется введение клеток с нормальным геном в костный мозг больного человека, лечение ферментной недостаточности.

Есть основания полагать, что в ближайшие десятилетия возможности медицинской генетики существенно возрастут. Важную роль должен сыграть недавно завершённый (2003) международный генетический проект «Геном человека», направленный на расшифровку наследственности человека. Ожидается прорыв в молекулярной биологии человека и бурный рост практической медицины на этой основе. Однако решение определённой задачи влечёт за собой новые, нередко — ещё более сложные проблемы. Механизмы фенотипической реализации информации, заключённой в генах, ещё предстоит раскрыть.

Возможно, в недалёком будущем для каждого человека будут разработаны «геномные паспорта», что сможет повысить эффективность профилактики и лечения заболеваний. Современная медицина достигла немалых успехов в пересадке органов, чем достигается спасение и продление жизни тысяч людей. Материал для пересадки может быть получен от доноров (животных и людей), включать синтетические фрагменты. Разрабатываются технологии выращивания тканей и органов из клеток самого пациента. В этой области уже есть обнадеживающие успехи — выращивание мочевого пузыря, который потом пересаживается человеку (2006 г.). Каждый год в мире делаются 1,5 млн. операций по замене больных суставов искусственными — из сплавов титана и высокомолекулярного полиэтилена. Недавно разработана технология получения и вживления сердечного клапана детям. Клапан способен к росту вместе с сердцем. Имплантация мозговых стимуляторов уже помогла десяткам тысяч людей в преодолении недостатков слуха, памяти и других дефектов (на 2005 г.).

Полное прочтение генетической информации индивидуального генома человека требует затрат нескольких тысяч долларов (первоначально — сотни миллионов долларов!), видимо, будет продолжаться удешевление этой процедуры и расти её скорость. Описано 25 тыс. геномов людей (2013 г.), в ближайшие годы будут описаны новые сотни тысяч геномов. Уровень познания генетики популяций человека и личности будет быстро расти. Однако нередко достижения в этой области означают возникновение новых этических и правовых проблем, а операции по пересадке донорских органов подчас бывают сопряжены с преступными действиями. Из-

вестен скандал в Великобритании (январь 2001 г.), где в нескольких больницах негласно изымались и хранились органы умерших детей.

Нехватка йода во многих горных и водораздельных ландшафтах компенсируется использованием йодированной соли. В Финляндии успешно продлена жизнь мужчин ликвидацией дефицита селена (через введение селена в рацион домашних животных), нехватка которого снижала жизнеспособность и длительность жизни мужчин с сердечно-сосудистой недостаточностью.

Статистические данные показывают, что долголетию и продолжительности активной жизни, устойчивости людей к стрессам способствуют высшее образование, активная творческая деятельность, высокий уровень интеллекта, вера, наличие благополучной семьи, достаточно высокий уровень материального благосостояния и высокий социальный статус.

Многие биологические виды обладают внутрипопуляционными механизмами регуляции, которые ограничивают последующий рост численности при повышенной плотности: таковы лесные деревья (например бук, сосна), общественные насекомые, мышевидные грызуны, хищные звери. В популяциях человека такие механизмы не действуют: высокая плотность в бедных районах крупнейших городов, в регионах с низким уровнем жизни (некоторые страны Южной Азии, Африки, Центральной Америки) не снижает интенсивности размножения. Численность популяций человека — охотника и собирателя, ограничивалась пищевыми ресурсами, болезнями, хищниками, климатическими и другими физико-химическими факторами (нередко очень суровыми), вероятно, социальным инфантицидом, внутривидовыми конфликтами и войнами. В современном обществе на фоне глобального демографического «взрыва» прирост населения заметно замедляется (до отрицательного) в государствах с высоким уровнем жизни и образования населения, процветающей экономикой, демократическими свободами и другими социальными достижениями.

В мировом масштабе человечество недавно (2011 г.) достигло численности 7 млрд. и продолжает расти. В России особая демографическая проблема — сокращение темпов воспроизведения и угроза снижения численности россиян. Считается, что для простого воспроизводства населения (при стабильном уровне численности) в стране на одну женщину должно быть в среднем 2,15 рождений. В России в 90-е гг. XX в. было 1,3 рождений. Смертность детей первого года жизни в нашей стране в 2–4 раза выше, чем в экономически развитых странах. Среди факторов смертности россиян на второе место (после сердечно-сосудистых заболеваний) вышел травматизм, который совместно с алкоголизмом составляет 40% причин смертности. Эти нерадостные показатели российской демографии отражают прежде всего последствия экономического неблагополучия, которое оказывает негативное воздействие на популяции россиян.

Многие внешние факторы влияют на физиологическое и психическое состояние человека. При квалифицированном подборе они формируют ощущение хорошего самочувствия, комфортности и уверенности в себе, обеспечивая высокий уровень производительности труда и творческого процесса. Таковы оптимальная температура среды, благоприятный звуковой фон, запахи, цвет окружающих стен и предметов; благожелательные, психологически хорошо совместимые коллеги по работе и т. д. «Экологическая ароматизация», применяемая в Японии и других странах, снимает стресс, улучшает производственные показатели и покупаемость товаров. Эффективно воздействие умело подобранной музыки. Известны результаты научных исследований, согласно которым классическая музыка благотворно действует на состояние людей с психической недостаточностью. Очень велико значение социальных факторов, среди которых — жизненный уровень, обеспеченность работой, национальная идея, идеология и т. д.

С другой стороны, в печати появились сведения о создании американскими военными особой бомбы, запаха которой способны вызвать не только отвращение, но и чувство страха, обращают в бегство и даже валят людей с ног (2001).

Вопросы

1. Обоснованно определите таксономическое положение современного человека.
2. Охарактеризуйте важнейшие отличия современного человека от животных.
3. Насколько убедительны, по Вашему мнению, научные объяснения происхождения человека разумного?
4. Можно ли видеть истоки современных экологических проблем человечества в биологической истории человека и его предков?
5. Приведите примеры адаптивных и неадаптивных свойств человека и человечества.
6. Можно ли управлять биосоциальной природой человека на уровне личности и общества?
7. Продолжается ли биологическая эволюция современного человека? Каковы факты и факторы этого процесса?

ГЛАВА 10

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИВОЙ МАТЕРИИ

10.1. Доказательства биологической эволюции

Под *биологической эволюцией* обычно понимается процесс исторических изменений живых систем. В науке сложились варианты более строгого понимания биологической эволюции, которые будут названы ниже (11.9). Доказательствами биологической эволюции являются научные факты, которые получают, накапливают, дают им объяснения учёные, представляющие многие биологические науки. Достоверные факты — обязательная основа научного вывода, объяснения, гипотезы. Чем большему количеству фактов не противоречит научная гипотеза, тем более убедительной она оказывается для учёных. Учёным трудно рассчитывать на получение *прямых доказательств* естественной биологической эволюции, т. е. быть наблюдателями эволюционных событий. Обычно эволюционисты используют *косвенные доказательства* биологической эволюции.

Велико значение *палеонтологических доказательств* (10.3). Наличие *азоя* (времени без следов жизни) можно объяснить отсутствием жизни на Земле, полным разрушением следов жизни или несовершенством методов обнаружения этих следов. Учёные доказали наличие в истории Земли прокариотной биосферы, установили появление эукариотных одноклеточных организмов, многоклеточных, выход растений и животных на сушу и многие другие факты распространения и смены форм жизни. Эти факты позволяют сделать определённые эволюционные выводы. Биосистемы распространялись всё шире, росло их разнообразие; со временем появлялись новые формы с чертами более высокой организации (например, голосеменные, цветковые растения). Параллельно не столь широко распространёнными и менее разнообразными сохранялись ранее возникшие споровые растения. Вся история динозавров (мезозой) длилась 160–165 млн. лет, процветали они примерно 150 млн. лет. В кайнозое ведущее положение в экосистемах планеты заняли млекопитающие. В четвертичном периоде кайнозоя доминирование перешло к единственному виду — человеку.

Палеонтологический материал с применением методов сравнительной морфологии позволил учёным построить *ряды форм*, которые достаточно

полно характеризуют эволюцию лошадей, хоботных, некоторых моллюсков, человекообразных обезьян и других таксонов. Удаётся воссоздать динамику климата, ландшафта, сформировать представление об экосистемах, в которых обитали изучаемые организмы (палеоэкология). Большое значение имеют методы геохронологии (радиоизотопный; анализ фтора, который последовательно накапливается в захоронениях; аминокислотной рацемизации в тканях захоронённых организмов — постепенного перехода части левых аминокислот в правые; руководящих форм; спорово-пыльцевой анализ), которые позволяют с достаточной точностью распределять найденные останки в геологическом времени.

Иногда палеонтологические материалы оказываются удивительно хорошо сохранившимися. В останках рыбы, найденных в Бразилии и жившей 100 млн. лет назад, в кристаллах фосфата кальция найдены окаменевшие кровеносные сосуды и клетки крови. Бактерии мастодонта, пролежавшего в торфянике 11 тыс. лет, оказались жизнеспособными. По ряду данных, прокариоты (их споры) способны сохранять жизнеспособность в ископаемом состоянии многие миллионы лет. Однако при этом очень часто не бывает абсолютной уверенности в полном соответствии возраста ископаемых прокариотов и вмещающих пород.

Развивается *молекулярная палеонтология*, в которой сочетается изучение ископаемых объектов методами молекулярной биологии, химии и физики. Считается, что через 50 тыс. лет ДНК разлагается полностью, однако и по образцам такого возраста (или старше) химические методы анализа продуктов разложения способны дать ценную информацию о некоторых свойствах вымерших форм. Недавно учёным США удалось выделить и проанализировать фрагменты митохондриальной ДНК из костей динозавра — трицератопса, жившего 65 млн. лет назад. Было показано её сходство с ДНК современных птиц. Устойчивы к разложению молекулы некоторых белков.

Биогеографические доказательства (в том числе данные исторической биогеографии) также разнообразны и значительны. Биологи XIX в., заложившие основы эволюционной теории, много путешествовали по морям и континентам Земли, собирая биогеографические факты. Ч. Дарвин в течение 5 лет совершал знаменитое кругосветное путешествие на судне «Бигль»; А. Уоллес многие годы изучал животный мир Южной Америки и о-вов Малайского архипелага; Э. Геккель знакомился с природой многих морей, островов и материков — от Канарских о-вов до Суматры и Явы. Биогеографические знания не утратили своего значения и в наши дни.

Установлено, что сумчатые млекопитающие возникли в Северной Америке, откуда распространились в Европу (возможно, в Азию и Африку), Южную Америку, Антарктиду и Австралию. В Европе их вытеснили

плацентарные млекопитающие, Антарктида покрылась ледником. В Австралии сумчатые всё ещё процветают, видимо, из-за раннего обособления этого континента (не менее 120 млн. лет назад), вследствие чего наземные плацентарные проникали туда лишь ограниченно (рукокрылые, грызуны).

Очень своеобразна фауна Южной Америки, где в наше время обитают представители 10 (возможно, больше) эндемичных семейств млекопитающих (в Северной Америке только 3), а число эндемичных родов достигает 80% от всех местных млекопитающих. Это обусловлено высокой степенью изолированности данного материка на протяжении десятков млн. лет. Сухопутный мост на месте Панамского перешейка за это время неоднократно возникал и вновь покрывался водой; при своей узости, он не мог обеспечить эффективного обмена представителями наземной фауны. Из сумчатых млекопитающих только обыкновенный опоссум стал в Северной Америке широко распространённым, достаточно многочисленным видом.

Реликтовые виды представляют собой своего рода остатки экосистем далёкого прошлого. Так, новозеландская гаттерия (пресмыкающееся) является остатком экосистем поздней юры и мела; латимерия — единственный сохранившийся в наше время вид из класса кистепёрых рыб, существовавших в палеозое и мезозое (6.6.2). Изучение реликтов позволяет более обоснованно реконструировать экосистемы и биоценозы прошлых геологических периодов, высказывать более обоснованные предположения о связях определённых видов со средой отдалённого прошлого, проследить направления эволюционного процесса на его определённых этапах.

Ареалы многих видов растений и животных Евразии сформировались под влиянием четвертичных оледенений. Общие для Северо-Восточной Азии и Северной Америки виды млекопитающих (некоторые суслики, благородный олень, американский лось, бурый медведь), видимо, есть результат временного существования в четвертичном периоде Берингии — сухопутного моста между континентами. Берингия перестала существовать примерно 10 тысяч лет назад, с окончанием ледникового периода.

В наше время динамика распространения видов во многом определяется человеком, который целенаправленно или непреднамеренно производит «перетасовку» видов флор и фаун континентов, морей и островов.

Сравнительная биология (морфология, физиология, эмбриология, цитология, этология) традиционно поставляет факты, подтверждающие эволюцию, в том числе общность происхождения разных таксонов. Таковы органы *гомологи*, которые могут различаться довольно сильно, но при более полном и детальном изучении обнаруживают общий план строения, сходство на ранних стадиях развития. Черты сходства можно объяснить родством, иногда очень отдалённым. Рука человека, передние конечности обезьяны, собаки, ящерицы, тритона — примеры гомологичных органов.

Эмбриональное развитие всех позвоночных при половом размножении начинается с одной клетки (зиготы), проходит через фазы образования зародыша с двумя, потом тремя зародышевыми листками. Зачатки (но не сами органы!) жаберных скелетных дуг и жаберных кровеносных сосудов образуются у эмбрионов всех позвоночных животных.

Рудиментарные органы (глаза крота, тазовые кости китов, недоразвитые ноги некоторых ящериц, прибылые пальцы собак) являются указателями направления эволюционных изменений анатомии этих форм. У человека выявлено свыше ста рудиментарных органов. Рудиментарными могут быть и другие особенности биологической организации: функции, химический состав, поведение. Выделяемые животными азотсодержащие продукты обмена — хорошо растворимая в воде мочеви́на, аммиак и трудно растворимая мочева́я кислота. Мочевая кислота обычна для выделительной системы насекомых, наземных улиток, рептилий и птиц. Мочевина характерна для хрящевых рыб, амфибий, млекопитающих и человека. Как рудимент в малых количествах мочева́я кислота обнаруживается у людей (9.2) и некоторых пород собак. Примеры рудиментарных поведенческих реакций: испуганные поросята затаиваются на совершенно голом месте; укладываясь на пол, собака вертится, «приминая траву»; некоторые трупиялы (птицы из отряда Воробьинообразные), ставшие гнездовыми паразитами, продолжают строить уже ненужные гнёзда.

Как известно, химия жизни обнаруживает общность на этом уровне организации при сравнении представителей любых царств, населяющих нашу планету (2.3). В последние десятилетия много фактов эволюционного значения обнаруживает молекулярная биология. Результаты изучения ДНК (в том числе её фрагментов в шкурах, волосах, мумиях, ископаемых объектах) и белков позволяют судить о степени родства видов и других таксонов, вероятной скорости эволюции (11.8).

Факты из области **искусственной эволюции** в своё время дали основания Ч.Дарвину создать учение об отборе — естественном и искусственном (11.2.1). Селекция XIX и XX столетий обогатилась успехами современной генетической инженерии. Выведение человеком новых пород животных, сортов растений, штаммов микроорганизмов, в том числе разнообразных трансгенных форм, показывает принципиальную возможность естественной биологической эволюции таким путем.

Накапливаются данные о **современной биологической эволюции** (12.7). Известно множество примеров популяций растений, животных, грибов, прокариотов, вирусов, которые за несколько поколений вырабатывали стойкость к пестицидам, антибиотикам, радиоактивным излучениям и другим сильнодействующим факторам, с помощью которых человек пытался бороться с этими популяциями. В XX веке зарегистрированы изме-

нения признаков особей (общие размеры, размеры черепа и его пропорции) соболя, койота, белки и других млекопитающих. Изменяется видовой состав биоценозов, облик экосистем и биомов (включая бореальные и тропические леса), очевидны изменения и в биосфере.

Наиболее убедительными оказываются эволюционные выводы, основанные на системном применении методов разных наук, использовании фактических материалов, которые предоставляют биологические и небιологические науки. Полезность обычно бывает обоюдной. Геологи уже давно с успехом используют руководящие ископаемые формы для датировки отложений. Предположения геофизиков о замедлении вращения Земли подтвердили исследования палеозоологов: изучение шлифов палеозойских кораллов показало, что в девонском году было около 400 суток, и это обстоятельство отразилось в соответствующей слоистости ископаемых остатков. По составу ископаемых фаун и флор учёные судят об уровне солёности морских вод прошлого, наличии течений, климате и других характеристиках палеосреды.

Возрастает роль *моделирования эволюции*. В науке давно предпринимаются попытки создать модели, отражающие некоторые стороны или отдельные фрагменты эволюционного процесса. В основном это модели словесные (вербальные), графические, объёмные, которые отражали уровень знаний учёных по определённым вопросам биологической эволюции. Позднее появились математические и компьютерные модели. Применение компьютерной техники существенно расширило возможности учёных в построении эволюционных моделей, включая математические, в быстром «проигрывании» определённых эволюционных ситуаций, которые в природе могли развиваться на протяжении миллионов лет.

В наше время созданию любой модели должна предшествовать разработка развитой словесной модели — *концептуальной*. Пока ещё скромные возможности компьютерного моделирования процессов эволюции ограничиваются недостаточным развитием концептуальных моделей, которые бы удовлетворительно отражали процессы биологической эволюции. Недостаточно разработанные или ошибочные эволюционные выводы, положенные в основу создаваемой компьютерной программы, создадут лишь иллюзорную убедительность окончательного результата.

Подобно тому, как в тесных взаимозависимости и взаимовлиянии шла и продолжает совершаться эволюция биосферы и всех её подсистем, разнообразные науки, составляющие биологию и естествознание в целом, формируют постоянно нарастающую систему фактов и научных обобщений, которые особенно интересны и доказательны на стыке разных наук. Методы разных наук успешно дополняют друг друга в познании колоссально сложного процесса эволюции живых систем. Возникают новые от-

расли знаний, новые методы или новые удачные сочетания разных методов. Факты и обобщения используются учёными для создания научных эволюционных концепций (гл. 11).

10.2. Проблема происхождения живой материи

10.2.1. Гипотезы о возникновении жизни на Земле

Человеку издавна свойственно желание объяснить происхождение окружающего мира и живой природы (жизни). Известны разнообразные ненаучные (религиозные, мистические, фантастические) версии, дающие объяснение происхождению жизни творчеством каких-либо реальных (но наделяемых мистическими способностями) или мифических животных, богов или Творческого Разума. Эти объяснения всегда отражали уровень знаний, мировоззрение, социальное устройство, быт и среду обитания общества, породившего конкретную версию. Для индейцев атапасков всё живое (а также небо и земля) создано вороном. Сибирские углозубы (хвостатые амфибии), по объяснению коренных жителей Сибири из окрестностей г. Верхоянска, «падают с неба».

Попытки дать научное объяснение происхождению жизни породили несколько гипотез, некоторые из них и сейчас представляют научный интерес. Идею *вечности жизни* разделял В.И. Вернадский. Он считал, что зачатки жизни всюду распространены во Вселенной, а возраст жизни таков же, как и возраст материи. Попав на планету с подходящими условиями, эти зачатки рожают жизнь, которой свойственна прогрессивная эволюция и усложнение. Названной гипотезе не противоречит идея *заноса жизни* (вирусов, прокариотных форм) на Землю из космоса либо с других планет или планетных систем. Некоторые учёные предполагают, что в наше время возможно проникновение вирусов в атмосферу Земли извне, что и вызывает пандемии. Однако доказательствами заноса жизни наука не располагает. Привлекательное предположение о *множественности обитаемых миров* во Вселенной, которое с античных времён не раз выдвигалось мыслителями, пока не имеет фактической основы.

Наиболее обоснованной и широко признанной научным сообществом является концепция (теория) о *происхождении земной жизни в результате химической эволюции*. Её основатели — А. И. Опарин (СССР), Дж. Бернал и Дж. Б. Холдейн (Великобритания). Эта гипотеза будет рассмотрена ниже. Гипотезы множественности обитаемых миров, вечности жизни и её заноса на Землю обоснованы значительно слабее, однако в принципе они не противоречат гипотезе возникновения жизни на нашей планете. Если жизнь могла возникнуть на Земле, то она могла столь же успешно образоваться и на других планетах с подходящими условиями. Причём эти ус-

ловия совсем не обязательно должны в точности соответствовать земным условиям.

Предполагается, что только в нашей галактике (Млечный путь) есть не менее 100 млн. планетных систем (со звездой в центре). За вероятность многих очагов жизни во Вселенной говорят многочисленность галактик и обнаружение в некоторых из них множества планетных систем; единство химической природы Вселенной, в которой достаточно широко представлены углерод и другие элементы — биогены; обнаружение во Вселенной, за пределами Солнечной системы, воды. Один из вероятных источников воды во Вселенной — лёд многочисленных комет. Во Вселенной найдены несложные органические соединения: альдегиды, органические кислоты (в том числе аминокислоты), спирты, мочевины, углеводороды и др.

10.2.2. Возникновение жизни на Земле в результате химической эволюции

Появление жизни есть часть эволюции Вселенной, вероятный возраст которой — свыше 13 млрд. лет. Во Вселенной рождаются галактики, число которых оценивается примерно в 100 млрд., звёзды и галактическое межзвёздное вещество. Возраст Солнца оценивается в 5 млрд. лет, предполагается, что такую же светимость, что и в наше время, оно сохранит ещё 4 млрд. лет.

Возраст Земли оценивается в 4,5 млрд. лет, её вещество по богатству тяжёлыми элементами коренным образом отличается от состава Солнца. Возраст древнейших земных минералов (результаты 1984 г.) — 4,3 млрд. лет. Наиболее древние вулканические породы (на 2003 г.) найдены в провинции Квебек (Канада), их возраст — 3,825 млрд. лет. Предполагается, что в составе других планет Земля образовалась из холодного межзвёздного вещества, захваченного тяготением Солнца. Последующий разогрев планетного вещества произошёл из-за сил гравитации и ядерных превращений. Масса планеты в первые 100 млн. лет интенсивно пополнялась за счёт поступления вещества из космоса. Предполагается, что первичная газовая сфера Земли была «сдута» солнечным ветром. Вторичная атмосфера формировалась заново за счёт процесса дегазации литосферы.

Зарождению, последующему сохранению и эволюции жизни способствовали удачное расположение Земли в солнечной системе и благоприятные свойства самой Земли. К ним относят оптимальную удалённость от Солнца, что обеспечивало достаточный приход энергии, не слишком губительный для жизни; наличие в Солнечной системе планет-гигантов (Юпитер и Сатурн), которые своим тяготением защищали (и защищают теперь) от более частого падения на Землю космических тел; высокое содержание тяжёлых химических элементов, в том числе биогенов; наличие воды, дос-

таточное для образования гидросферы; размеры Земли и сила земного тяготения, достаточные для удержания атмосферы; наклон земной оси, что обуславливает смену времён года.

В наше время вулканы исторгают из глубин литосферы от 3 до 6 млрд. т вещества в год; предполагается, что в прошлом их деятельность была значительно более интенсивной. Вулканы пополняют состав вещества (вулканогенные горные породы), из которого образуются почвы; выбрасывают в атмосферу значительное количество пепла, газа и дыма. Предполагается, что Мировой океан сформирован деятельностью вулканов, которые и сейчас выносят на поверхность Земли воду (пар, жидкость) и множество солей. Кроме того, вулканы являются генераторами сравнительно простых органических веществ, которые включаются в круговорот вещества биосферы.

Российскими учёными экспериментально доказана возможность синтеза из сравнительно простых неорганических веществ (оксид железа, вода, кальцит) метана и других углеводородов. Условия эксперимента (температура выше 1000°C и давление 50 тыс. атмосфер) близки к таковым в верхней мантии Земли. Результаты подтверждают версию неорганического происхождения нефти и природных горючих газов.

Вторичную атмосферу Земли составляли пары и газы: H_2O , NH_3 , CO_2 , N_2 , H_2 , CH_4 , HCN (цианистый водород). Присутствие в ней свободного кислорода предполагается некоторыми учёными, но другими оспаривается.

На поверхность Земли воздействовали потоки энергии планетного и космического происхождения: излучения Солнца и космоса, радиоактивный распад земного вещества, тепло Земли (в том числе вулканических извержений и горячих источников), грозовые разряды, химические превращения. В таких условиях могли происходить разнообразные химические реакции синтеза и разложения. Субстратом для химических превращений могли быть очень разные комплексы условий: воды Мирового океана; воды горячих источников, насыщенные солями и газами, в сочетании с минералами цеолитами, отличающимися наличием трёхмерной структуры; запылённая атмосфера; поверхность горных пород, в том числе остывающая лава и глины; первозданный реголит (мелко раздробленный ударами космических тел грунт); границы сред (суша — море, вода — атмосфера, суша — атмосфера). Возможно, что очагов для успешной химической эволюции органических веществ на поверхности Земли было множество. Предполагается, что именно неоднородность среды и разнообразие действующих факторов способствовали химической эволюции, приведшей к образованию простейших живых систем.

Эксперименты химиков, которые создавали разные варианты условий, моделирующих ситуации на ранней Земле, доказали принципиальную воз-

возможность реакций синтеза, производящих аминокислоты, жирные кислоты, сахара, нуклеотиды и прочие относительно простые органические соединения. Реакции синтеза сахаров с участием автокатализа перспективны для объяснения ранних этапов эволюции. Предполагается, что и сейчас происходит синтез органических веществ в зонах вулканической деятельности, в атмосфере и космическом пространстве под действием космических излучений на распылённое вещество. Ежегодно примерно 300 т органики поступает на Землю из космоса. Спутник Сатурна Титан окутан облаками из органических веществ, на поверхности имеются реки и озёра из метана и этана.

Для живых систем Земли характерна *хиральная* (киральная) *чистота*. Процессы химического синтеза аминокислот и сахаров производят примерно в равной пропорции «левые» и «правые» изомеры, которые отличаются направлением отклонения проходящего через них поляризованного света. Белковые молекулы живых систем составлены только левыми аминокислотами, а нуклеиновые кислоты — только правыми сахарами, что и понимается как хиральная чистота. Из этих фактов разные учёные делают диаметрально противоположные выводы. Одни считают, что такое свойство было случайным и уже потом из хирально чистых органических веществ зародилась жизнь. Согласно другой версии, примитивные живые системы использовали разные изомеры, но левые аминокислоты и правые сахара обеспечивали преимущества в естественном отборе макромолекул и протобионтов. Поэтому выжили только хирально чистые протобионты и их потомки. Такая версия основана на признании закономерного хода эволюционного процесса (11.6).

Следующий этап — формирование полимерных молекул. Для его объяснения М. Эйгеном (1970-е гг.) предложена концепция *самоорганизации*, которая опирается на экспериментальные данные и удовлетворительно объясняет многие явления химии органических веществ и полимеров. Однако и в наше время многие детали эволюционных химических превращений, которые в своё время привели к появлению полисахаридов, белков и нуклеиновых кислот, объясняются лишь предположительно. Высказана гипотеза об относительно раннем возникновении РНК, которая стала матричной основой для последующего возникновения белков и ДНК.

Ещё более предположительно даётся объяснение возникновению *протобионтов* — наиболее ранних форм доклеточной жизни. Согласно А. И. Опарину, протобионты зародились в океане в виде *коацерватов*. Последние представляли собой своеобразный симбиоз макромолекул, которые образовывались в воде океана, видимо, в то время насыщенной разнообразными органическими веществами. Предполагается, что уже между макромолекулами шёл *добиологический отбор*, в ходе которого опреде-

лённая часть молекул сохранялась более успешно, осуществляла обмен веществом с окружающей средой, воспроизводилась и объединялась в симбиотические комплексы. Предполагается также, что на этом этапе эволюции при участии липидов возникали первые мембранные структуры, с помощью которых протобионты могли формировать внутреннюю среду и избирательно осуществлять обмен веществом и энергией с внешней средой.

10.3. Основные события биологической эволюции

Наиболее ранние следы жизни прокариотного уровня в горных породах Земли (графитизированные сланцы из Гренландии, содержащие углерод биогенного происхождения) датируются 3,8 млрд. лет. Предполагается, что жизнь возникла несколько раньше, приблизительно 4 млрд. лет назад. Вероятно, протобионты могли быть гетеротрофами, потребляющими энергию и вещество в виде готовых органических веществ среды обитания того времени. Протобионты могли быть и хемосинтетиками, подобными современным прокариотным хемотрофам (6.2). Устойчивое, долгое обитание протобионтов было вероятным лишь при совместном существовании гетеротрофов и хемотрофов, которые сообща формировали ранние биоценозы и экосистемы с первичным круговоротом вещества и потоками энергии.

Считается, что древнейшую биосферу сформировали прокариоты. Среди современных прокариотов представлены все известные типы питания, что позволяет им полностью обеспечить в биосфере круговорот вещества и потоки энергии. Фотосинтезирующие прокариоты (цианобактерии) обеспечивали поступление кислорода в атмосферу **докембрия**. Долгое время выделяемый ими кислород связывался в виде оксидов металлов и биосфера оставалась анаэробной. Лишь примерно 2 млрд. лет назад содержание кислорода в земной атмосфере достигло 1 % от её современного состава («точка Пастера»). Наиболее ранние строматолиты — горные породы, сформировавшиеся в результате жизнедеятельности прокариотов, имеют возраст 3,45 млрд. лет. Аналоги древнейших прокариотных сообществ встречаются и в наше время: это сообщества из бактерий и цианобактерий, которые найдены у берегов Австралии и в термальных полях Камчатки. Прокариотная биосфера существовала не менее 2-х млрд. лет истории Земли. В ней накапливались отложения органических веществ, содержащих углерод, превращавшиеся со временем в горючие сланцы, нефть и газ.

Эукариотная клетка сформировалась примерно 1,5 (высказано предположение, что 1,5–2) млрд. лет назад, в **рифее**. Предполагается, что промежуточным этапом на пути к многоклеточности были колониальные одноклеточные организмы. Многоклеточные организмы появились на арене жизни примерно 1 млрд. лет назад (рифей). Возможно, что многоклеточ-

ность возникла независимо у животных, растений и грибов. Рифейские организмы были представлены морскими формами: это водоросли, губки, археоциаты, кишечнополостные. Эукариотные фотосинтетики намного эффективнее, чем прокариоты, использовали энергию Солнца. Поэтому фотобиос занял ведущую роль в биосфере Земли в целом и во многих экосистемах, осуществляя контроль основных потоков энергии и круговорота вещества. Эукариоты заметно потеснили прокариотов в биосфере Земли, однако последние вполне успешно сохранились, занимая местообитания с наиболее суровыми условиями, освоив одноклеточные и многоклеточные организмы как среду обитания, всюду сопутствуя более сложно устроенным биосистемам и (в антропогене) человеку.

Среда обитания живых систем на протяжении почти 4 млрд. лет их истории не была постоянной. Известны изменения наклона земной оси, неоднократные переполюсовки земного шара, дрейф континентов и изменения их конфигурации, вариации в соотношении уровня Мирового океана и суши, возникновение и исчезновение сухопутных мостов между континентами, горообразование, периоды активизации вулканической деятельности и другие события. Самый ранний из известных ледниковый период был 2,2 млрд. лет назад, после чего в истории Земли зафиксированы несколько периодов мощных глобальных оледенений. Наземный вулканизм повышал содержание в атмосфере углекислого газа (до трёхсоткратного от современного уровня) и порождал парниковый эффект. Это, видимо, и приводило к таянию ледников. Наиболее вероятны плутонические причины изменений на поверхности Земли, но учёными допускаются и причины космического происхождения. Менялись глобальные характеристики климата, что могло иметь существенное значение для выживания и эволюции биосистем.

Грибы появились 850–950 млн. лет назад. Возраст самых ранних многоклеточных животных — не менее 700 млн. лет. В позднем **протерозое** (**венд**=эдиакарий) существовали зелёные водоросли, простейшие, губки, кишечнополостные с мягким скелетом, черви, плеченогие, ранние членистоногие. Предполагается, что вендские многоклеточные организмы смогли потеснить в биосфере прокариотов благодаря преимущественно холодному климату этого периода. Прохладные воды способствовали, видимо, и относительно высокой продуктивности экосистем вендского океана.

Для **кембрия** палеонтологи отмечают очень высокие темпы эволюции и предполагают наивысшее видовое богатство в истории биосферы. Такое мнение спорно. Многие кембрийские организмы имели жёсткий скелет (известковый, хитиновый); отчасти по этой причине хорошо сохранились остатки кембрийских организмов и усиливается впечатление грандиозного эволюционного взрыва в сравнении с докембрием, когда животных с таки-

ми скелетами ещё не существовало. Из кембрия известны граптолиты, губки, археоциаты, кишечнополостные, иглокожие, плеченогие, брюхоногие моллюски, черви, трилобиты, погонофоры. В нижнекембрийских сланцах Китая найдены останки древнейших (530 млн. лет) хордовых.

В **ордовике** существовали головоногие моллюски, в том числе с раковиной длиной до 5 м, разнообразные трилобиты. Появились первые позвоночные — панцирнокожие бесчелюстные. Предполагается, что на суше уже обосновались водоросли, обитали членистоногие и кольчатые черви. Сформировался озоновый экран (480–450 млн. лет назад).

В **силуре** появились почвы (некоторые учёные считают, что они начали формироваться еще в протерозое); наземные условия освоили **псилофиты** — ранние сосудистые растения, скорпионы, многоножки. В морской фауне заметны ракоскорпионы, трилобиты, кораллы, плеченогие, рыбы. Появились коралловые рифы.

Девон известен как время расцвета рыб. От кистепёрых рыб в позднем девоне произошли стегоцефалы — первые амфибии. Появились насекомые, пауки. В девоне широко распространились наземные споровые растения: хвощи, плауны, папоротниковидные. У семенных папоротников появилось семя. Происхождение и последующая эволюция семени и плода означает всё лучшее приспособление растений к обитанию и размножению в наземных условиях, всё меньшую зависимость от водной среды. Растения девона имели хорошо развитую корневую систему. Поздним девоном (370 млн. лет) датируются первые лесные экосистемы.

На суше **карбона** господствовали древовидные споровые растения высотой до 40 м, формировавшие мощные заболоченные леса, которые отличала высокая продуктивность фитомассы. Значительная часть фитомассы выпадала из круговорота веществ, накапливаясь в воде, как основа будущих угольных пластов. Из карбона известны остатки голосеменных растений. Появились летающие насекомые, многочисленные амфибии. Появились котилозавры — ранние рептилии, имевшие сухие покровы и размножавшиеся яйцами, которые имели прочную скорлупу и были защищены от высыхания. Рептилии значительно лучше, чем амфибии, были адаптированы к обитанию в наземных условиях.

В **перми** очень значительные территории занимали аридные ландшафты, были развиты наземные оледенения. Широко распространились голосеменные (хвойные, цикадовые, гинкговые), зато сократились площади экосистем с доминированием споровых. Выросло разнообразие амфибий и рептилий, среди последних замечательны звероподобные. В конце перми (250 млн. лет назад) произошло одно из грандиознейших в истории биосферы вымираний: вымерли трилобиты, многие отряды других беспозвоночных (наземных и водных) и амфибий.

В **триасе** значительно возросло таксономическое разнообразие и широта распространения пресмыкающихся, в числе которых были динозавры, ящерицы, черепахи. Триасовые пресмыкающиеся включали хищные, растительноядные формы, обитателей суши и водной среды. Предполагается, что некоторые из них уже обладали живорождением и теплокровностью. Возникли млекопитающие, однако их роль в мезозойских экосистемах Земли не была столь значительной. Млекопитающие были всеядными, крысopodobными животными ночного образа жизни. В верхнем триасе появились птицы.

В **юре** и **мелу** среди позвоночных животных по многочисленности и разнообразию (таксономическому и экологическому) господствовали динозавры. Среди них были мелкие, крупные и гигантские формы, обитатели суши и моря, полуводные, крылатые, хищные, растительноядные и всеядные. Атмосфера и воды океана мелового периода были значительно теплее, чем в кайнозой, и содержание кислорода в атмосфере было заметно выше. Примерно 167 миллионов лет назад (в юре) южный материк Гондвана стал делиться на фрагменты. Известны меловые лишайники. Считалось, что 140 млн. лет назад (нижний мел) появились покрытосеменные (цветковые). Согласно молекулярным исследованиям, они образовались значительно раньше. Палеонтологические подтверждения этому предположению получены учёными Швейцарии (2013): найдена пыльца цветковых давностью 250 млн. лет (ранний триас). Тогда, видимо, начался процесс коадаптивной эволюции насекомых и цветковых растений; помимо развивающихся пищевых связей, большое значение для опыления последних могла приобрести энтомофилия. Среди меловых зверей уже были яйцекладущие, сумчатые и плацентарные. Конец мела ознаменован грандиозным вымиранием динозавров, морских ящеров, белемнитов и аммонитов, резким снижением общего биоразнообразия. Время вымирания динозавров заняло от 1 до 3,5 млн. лет.

В **кайнозое** произошло формирование суши современного облика: сложились конфигурация континентов и крупных островов, их размещение среди Мирового океана. В этой эре широко распространились, стали доминирующими и очень разнообразными цветковые растения. Большие площади заняли пышные тропические леса, широколиственные леса умеренного пояса. Появились травянистые цветковые растения, из которых в эоцене начали формироваться сообщества с доминированием травянистой растительности: луга, степи, прерии, саванны. Цветковые растения способствовали дальнейшей эволюции насекомых — как опылителей, потребителей разнообразных частей фитомассы, растительной мортмассы и как обитателей разных ярусов растительности. Травянистые растения открыли новые возможности для увеличения разнообразия травоядных млекопитающих: копытных, грызунов, зайцеобразных.

Третичный период известен как *век млекопитающих*, которые стали господствующей группой позвоночных животных в наземных экосистемах. Это также время расцвета птиц; среди беспозвоночных ведущее положение заняли насекомые. Огромное разнообразие и высокая численность насекомых дали возможность сформироваться многочисленным энтомофагам: среди них определённые группы амфибий и рептилий, множество насекомоядных птиц и млекопитающих, хищные насекомые.

Уже в **эоцене** водную среду заняли китообразные млекопитающие. В позднем **олигоцене** от хищных млекопитающих произошли ластоногие. Млекопитающие успешно освоили все основные среды жизни и географические зоны. В конце **миоцена** образовались все современные семейства млекопитающих.

В **плейстоцене** известны обширные оледенения, распространившиеся на больших площадях в Северном полушарии. Чередовались периоды оледенений (которых в северной части Европы насчитывают до пяти) и межледниковий. Материковые оледенения достигли максимальных показателей в среднем плейстоцене, около 250 тыс. лет назад. Депонирование ледниками больших масс воды было коррелировано со снижением уровня Мирового океана, увеличением площади суши за счёт обмеления континентального шельфа. С той же периодичностью возникали и исчезали сухопутные мосты, которые могли соединять Северную Америку и Евразию, превращать острова, расположенные по соседству с континентами (Северная Америка, Европа, Азия), в полуострова. Это способствовало обмену элементами флоры и фауны суши при низком стоянии уровня океана, и процессам изоляции биот — в периоды межледниковья, при повышении уровня Мирового океана.

С ледниковыми периодами были сопряжены значительные изменения климатических показателей, эволюция экосистем, периодические сокращения площадей, занимаемых теплолюбивыми флорами и фаунами, формирование более холодостойкой биоты. В течение **голоцена** (последние 10 тыс. лет) окончательно сформировалась современная биосфера с её основными биомами, экосистемами, флорой и фауной.

Уже в верхнем плейстоцене (60–30 тыс. лет назад) становится заметной всё возрастающая роль человека в экосистемах Земли. Человек выходит в число вероятных факторов вымирания многих видов млекопитающих, всё более разрушительно влияет на состояние наземных экосистем. В последние тысячелетия очевидной становится возрастающая роль человека в эволюции лика Земли, биосферы и её подсистем (8.6.4).

Согласно новым данным молекулярной палеонтологии, эукариоты обитали на Земле уже 2,7 млрд. лет назад (в архее), а многоклеточные организмы (подобные губкам) — 1,8 млрд. лет. Вероятно, желательны под-

тверждения этим данным. Однако можно ожидать, что с накоплением новых результатов, основанных на использовании всё более современных методик, геохронология эволюции живой природы и отдельных её вех будет уточнена не однажды.

Вопросы

1. Основные гипотезы о происхождении жизни и их научная основательность.
2. Основные доказательства биологической эволюции и их примеры.
3. Основные этапы истории Земли и вехи эволюции биосферы докембрия.
4. Эволюция биосферы от кембрия и до наших дней.

ГЛАВА 11

ОСНОВНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ КОНЦЕПЦИИ

11.1. Эволюционная концепция Ж. Б. Ламарка

Научные объяснения наблюдаемых явлений могут иметь разную степень обоснованности (10.1). Научное предположение принято называть *гипотезой*. Гипотеза нуждается в фактическом обосновании и развитии. Из нескольких конкурирующих гипотез со временем может превратиться в теорию и стать фундаментальным положением науки лишь наиболее состоятельная — та, на основе которой удаётся наиболее точно и полно объяснить накопленные факты, не вступая в противоречие с другими теоретическими положениями науки. Зрелая *теория* является надёжной основой для научного прогнозирования и практики.

Путь от гипотезы к теории в биологии нередко бывает очень длительным ввиду высокой сложности живых систем и трудности их познания. Развивающуюся систему теоретических знаний принято называть *концепцией*. В концепции обычно есть ряд гипотез, сочетающихся с надёжно обоснованными частными теоретическими положениями. Научная концепция открыта для новых фактов, новых гипотез и способна к развитию. Учёными предложены эволюционные концепции, способные объяснить эволюцию лишь той или иной части эволюционного процесса, охватывающего живые системы определённого уровня организации.

Создателем первой научной эволюционной концепции был французский учёный Ж. Б. Ламарк (1809). Учение Ламарка соответствовало мировоззрению своего времени и многие его положения интересны, в основном, для целей истории и логики науки. Ряд научных выводов Ламарка имеет теоретическое значение и в наши дни.

Роль Творца в концепции Ламарка сводилась к запуску механизма эволюции, которая после этого шла по естественным законам. Биологические виды, по Ламарку, непостоянны, что объясняется эволюцией, которая имеет длительную историю и продолжается в наше время. Хотя он и писал об эволюции видов, основным объектом эволюционной концепции Ламарка является особь. Ламарк выделил в процессе биологической эволюции две главные стороны: прогрессивное развитие (*градацию*), т. е. изменение организма от простого к сложному, и развитие частных приспособлений

организма к условиям среды. Ценной является идея Ламарка о том, что в эволюции взаимодействуют внутренние и внешние факторы. Факторы градации имеют внутреннюю природу; в развитии частных приспособлений ведущую роль имеют факторы среды, но с ними взаимодействуют также и внутренние факторы. В качестве критерия биологического совершенства организмов Ламарк использовал степень сходства с человеком.

Последователи Ламарка за два века высказали множество гипотез в развитие его эволюционных идей. Часть этих гипотез представляет интерес и в наше время в связи с фактами, полученными в области молекулярной биологии, генетики и других биологических наук. Совокупность гипотез, высказанных учёными, которые разделяют эволюционные идеи Ламарка, определяют как *ламаркизм*.

Биологией накоплено много новых знаний о способах прижизненных изменений индивидуальных свойств. Равноногий морской рачок (*Idotea viridis*) имеет окраску той пищи, которую ест и на фоне которой он менее заметен. На водорослях зелёного цвета рачки зелёные, на бурых — коричневые, на красных — красные. При смене пищи за 10–15 дней окраска меняется соответственно новому субстрату. Колибри и некоторые другие птицы, как показали недавние исследования, подбирают для своих гнёзд строительный материал (зелёные ветви, кусочки лишайников) с доказанными бактерицидными свойствами.

В природе возможен *клеттогенез* («воровская» эволюция). Некоторые морские турбеллярии (Ресничные черви) способны поедать гидроидных полипов (Кишечнополостные). При этом стрекательные капсулы полипов перемещаются в эпителий нового хозяина и играют защитную роль. Ядовитость древесных лягушек из Южной и Центральной Америки зависит от собственных токсинов, выделяемых железами кожи. К этому добавляются также яды поедаемых жертв: жуков, муравьёв, многоножек. Всего в коже этих лягушек оказывается до 21 алкалоида.

Прижизненные фенотипические изменения организмов, не основанные на новообразованиях в генотипе, при размножении не наследуются. Однако они могут повысить жизнеспособность организмов и обеспечить их успех в естественном отборе. Сама же готовность таких организмов к онтогенетическим приспособлениям, видимо, возникает и совершенствуется в процессе биологической эволюции и наследуется.

Тезис ламаркизма о возможности наследования прижизненных изменений организма не находил надежных фактических подтверждений в течение почти двух столетий. В последние десятилетия у бактерий, дрожжей и растений обнаружен механизм изменений в генотипе и фенотипе, которые направляются внешними факторами. Так происходит широкое распространение стойкости этих организмов к антибиотикам и ядохимикатам,

температурному шоку. По мнению некоторых учёных, факты современной генетики свидетельствуют, что у микроорганизмов и растений возможна эволюция на основе адаптивных мутаций. В объяснении этих фактов учёными нет единодушия, но нет и прежней нетерпимости. Это означает, что идеи Ж.Б. Ламарка, не находя своего полного подтверждения, всё ещё стимулируют научный поиск, способствуя всё большей объективности выводов и точности оценок.

11.2. Эволюционная концепция Ч. Дарвина

11.2.1. Происхождение домашних организмов и искусственный отбор

Ч. Дарвин широко известен как автор учения о естественном отборе (1859). Эволюционная концепция Дарвина представляет собой результат синтеза многочисленных собственных наблюдений и экспериментов, их скрупулёзного анализа и обобщения, использования колоссальных знаний из биологии, географии, палеонтологии, геологии, метеорологии, океанологии и других наук, из практики сельского хозяйства.

Изучение пород голубей, кур, собак, овец, лошадей и других домашних животных и культивируемых растений дало Дарвину основания предположить, что одомашнивание единичных видов, взятых из природы, позволило людям получить множество пород и сортов. Канарейка (одомашненная форма канареечного вьюрка с Канарских о-вов) стала известной европейцам с XV века. Во времена Дарвина существовало около 100 пород; в наше время известны многие сотни пород канареек трёх направлений: певчих, цветных и декоративных. Все домашние куры происходят, вероятно, от кустарниковой (банкивской) курицы, одного из четырёх видов, всё ещё распространённых в Индии, Юго-Восточной Азии и о-вах Малайского архипелага. Родоначальником множества домашних пород и одичавших голубей является сизый голубь, распространённый от Средиземноморья до Японии.

Происхождение домашних собак и сейчас не может считаться окончательно установленным. По данным молекулярной биологии, в том числе строению митохондриальной ДНК, собака произошла в ходе естественной эволюции примерно 135 тыс. лет назад. Совместные находки костей собаки и человека датируются, самое большее (на 1997 г.), 14 тыс. лет. Вероятно, большинство пород собак происходит от одного вида, который в природе не сохранился. Но гибридизация с серым волком и другими видами рода *Canis* могла оказывать некоторое влияние на эволюцию домашней собаки и отдельных пород.

Дарвин показал, что домашние организмы даже одной породы (или сорта) проявляют изменчивость по разным признакам: морфологии, физиологии, поведения, продуктивности и т. д. Обычно наиболее изменчивы

хозяйственно значимые свойства или другие признаки, ценные для человека. **Определённая** (групповая) **изменчивость** проявляется сходно у разных особей и имеет причиной действие внешних факторов. Результат действия этих факторов обычно определённый и потому предсказуем. Так действуют тепло и холод, вода и минеральные питательные вещества на растения, на животных — количество и качество пищи, витамины в умеренных количествах и др. Добавление с пищей каротиноидов благоприятствует яркой окраске (красной гаммы) птиц. Растения стрелолиста в достаточно глубоком месте образуют ремневидные листья; при обмелении водоёма образуются жёсткие стреловидные листья.

Неопределённая (индивидуальная) **изменчивость** выражается в индивидуальных отличиях каждого организма. Степень индивидуальных отличий выражена по-разному, но явной связи с действием каких-либо внешних причин обычно не прослеживается. Зато такие признаки часто стойко наследуются в потомстве. Таков цвет луковиц репчатого лука, который может быть жёлтым, фиолетовым и белым; таковы отдельные характерные пятна у лошадей (звёздочка на лбу, белые отметины на морде и ногах), размер куриных яиц, число рёбер у домашних млекопитающих или количество перьев хвоста у голубей, наличие или отсутствие дополнительных пальцев на лапах у домашних собак и проч.

Некоторые разные признаки организмов проявляют стойкое совместное наследование из поколения в поколение. Такую форму изменчивости Дарвин назвал **коррелятивной** (согласованной). Белые домашние млекопитающие (свиньи, овцы) обладают меньшей стойкостью к ядовитым растениям. Белые кошки с голубыми глазами обычно глухи. Черепаховую (трёхцветную) окраску имеют только кошки (но не коты).

Все формы изменчивости имеют некоторое биологическое значение и должны учитываться в практике. Однако для выведения новых пород и сортов первостепенное значение имеет именно индивидуальная изменчивость, признаки которой стойко наследуются в следующих поколениях. В отдельных случаях на основе индивидуальных особенностей удаётся быстро (за немногие поколения) получить новую породу. Например, анконская овца берёт начало от одного коротконового барана — производителя. Подобна история возникновения коротконогих пород собак — такс, бассета. В наше время (1990-е гг.) фермер из Англии получил от одной кошки потомство с курчавой шерстью. Теперь это новая порода, ценное свойство которой — безопасность для аллергиков. Однако только наличия индивидуальной изменчивости для формирования породного и сортового многообразия недостаточно.

Изучив опыт животноводов и растениеводов, которые добились заметных успехов в выведении новых домашних форм, Дарвин пришёл

к выводу: ведущую роль для формирования пород животных и сортов растений имеет *искусственный отбор* особей с наиболее ценными индивидуальными признаками. Индивидуальные признаки могут незначительно отличать особей, но последовательно производимый специалистами многократный отбор за много поколений часто даёт прекрасные результаты. Отбор производится по свойствам, интересующим селекционера, в результате чего обычно прогрессируют именно эти свойства. Однако попутно меняются признаки, по которым отбор не вёлся — проявляет себя коррелятивная изменчивость. Так, нередко домашние млекопитающие разных видов имеют висячие уши, нетипичную (для предков) форму хвоста, пегость окраски, меньший индекс головного мозга.

Искусственный отбор возможен в двух формах. *Бессознательный* (стихийный) искусственный отбор возможен без всякой целенаправленной деятельности, на любой стадии одомашнивания организмов. Если у крестьянина есть три молочные коровы, а до весны возможно прокормить только двух, одну корову он пустит на продажу. Для разведения хозяин оставит лучших особей — здоровых, наиболее продуктивных, спокойного поведения. Бессознательный отбор приводит к формированию местных пород и сортов, иногда — с очень ценными свойствами.

Методический (сознательный) искусственный отбор проводят на основе глубоких знаний, с заранее поставленной целью. Эффективность такой формы отбора значительно выше, её вклад в образование новых пород и сортов домашних животных и растений огромен.

11.2.2. Борьба за существование и естественный отбор

Особи каждого биологического вида в естественных условиях проявляют те же формы изменчивости, что и домашние организмы. Определённое отличие внутривидовой изменчивости состоит в том, что в естественных популяциях редко встречаются особи со столь же резкими индивидуальными отличиями общих размеров, окраски, упитанности, длины конечностей, формы хвостов и ушей животных; формы, окраски и размеров листьев, цветков и плодов растений и т. д. Мало шансов выжить в природе у очень жирной свиньи, коротконогой овцы или собаки, белой кошки с ослабленным слухом. Тем не менее, в естественных популяциях животных, растений и других организмов достаточно хорошо представлены выделяемые Дарвином формы внутривидовой изменчивости: индивидуальная, определённая и коррелятивная.

Количественные показатели размножения у организмов разных таксонов очень различны. Даже при низких темпах размножения далеко не все родившиеся животные выживут и не все семена и плоды растений дадут новые организмы. Как правило, при размножении организмов образуется

определённый избыток особей, из которых не всем хватило бы места под солнцем (что особенно важно для растений), корма, добычи, мест для устройства гнёзд и убежищ и т. д. Наличие растительноядных и хищных животных делает неизбежным поедание ими части растений и животных — взрослых и молодых особей, икринок и яиц, семян и плодов. Такова же роль паразитов и болезней. Для организмов реален риск гибели от нехватки пищи и воды, от избытка или недостатка воды, от холода, солнечных лучей, сильного ветра, снежных бурь, града и других стихийных явлений.

Дарвин считал, что в природе все организмы постоянно находятся в состоянии *борьбы за существование в зависимости от особей своего вида, других видов и от физико-химических условий среды обитания*. В понятии «борьба за существование» (БЗС) Дарвин видел предпосылку для естественного отбора: зависимость от условий выражается в последующем выживании или невыживании. БЗС в природе (т. е. активность организма) может пониматься как определённый аналог активной роли человека в отношении домашних животных и растений, среди которых человек производит искусственный отбор.

Понятие о БЗС подчас толковалось последователями Дарвина очень своеобразно, даже вольно, нередко это приводило к искажению смысла, который вкладывал в понятие сам Дарвин. Возникло (и всё ещё сохраняется) много недоразумений и малополезных споров, разночтений в научной и учебной литературе. Во избежание новых трудностей нежелательно отходить от названного выше определения БЗС и использовать иные словосочетания для толкования понятия (например, «борьба за пищу», «борьба против засухи», «борьба с ветром»). Можно ли бороться с дождём, ветром, силой земного тяготения? Бороться нельзя, но зависимость от этих факторов очевидна. К этим факторам можно приспособиться и выжить, именно на это направлена активность организмов и их групп). *Организм борется за существование в зависимости от конкурентов, пищи, засухи, ветра и других организмов и факторов*. Конкуренция, схватка хищника и жертвы, взаимопомощь, забота о потомстве и иные формы кооперации, антагонизма и альтруизма в природе — тоже есть частные случаи борьбы за существование.

Различают три типа БЗС. *Внутривидовая борьба* за существование есть зависимость от особей своего вида, разновидности, стаи и семьи. Птенцы в гнезде орла — беркута конкурируют за пищу, которую приносят родители. Обычно из двух птенцов выживает только один. Выживание детёнышей львицы зависит от родительского инстинкта самки, наличия и количества у неё молока. В молодом густом сосняке деревца конкурируют из-за света. Во всех этих случаях выживание организмов зависит от внутривидовых отношений.

Межвидовая борьба за существование означает зависимость выживания организмов от других видов, причём зависимость может быть положительной и отрицательной. Таковыми могут быть виды-конкуренты, хищники, паразиты, опылители, распространители семян и т. д. Распространение сибирского кедра во многом зависит от кедровки, которая съедает множество орешков из своих запасов, но часть заготовленных орешков ею не используется. Мышевидные грызуны имеют много врагов (совы, соколообразные птицы, мелкие куньи, змеи и другие хищники), их выживание обеспечивается, в основном, способностью быстро размножаться. Человек нередко становится конкурентом животных, собирая в лесах орехи, ягоды, грибы, добывая охотничьих птиц и зверей. Для многих видов названные объекты — важные пищевые ресурсы, поэтому численность их потребителей (всеядные и семеноядные млекопитающие, куриные птицы, ястребы, соколы) снижается по вине человека.

Под **конституциональной борьбой** за существование понимается зависимость выживания организмов от факторов неорганической природы. Губительной для организмов может оказаться нехватка воды или, напротив, её избыток во время наводнения. Ветер часто повреждает деревья или валит их, но он необходим для распространения пыльцы, семян или плодов. Ультрафиолетовые лучи в малых количествах необходимы животным для синтеза витамина D, но их избыток оказывает вредные воздействия (физиологические патологии, мутации в ДНК) на организмы и клетки.

Число родившихся особей в поколении обычно избыточно, поэтому возникает внутривидовая конкуренция, которая дополняется другими формами борьбы за существование. Выживает лишь часть особей каждого поколения. В силу индивидуальной изменчивости шансы на выживание у разных особей неравны. Предполагается, что выживают наиболее приспособленные. В этом Дарвин, по аналогии с искусственным отбором, видел естественный отбор.

Естественный отбор — постоянно идущий в природе процесс выживания из многих родившихся особей лишь наиболее приспособленных. Выживание означает не только достаточную продолжительность жизни конкретной особи, но и оставление ею потомства. Естественный отбор идёт среди самых разных биологических единиц: спор, семян, плодов, яиц, икринок, личинок, молоди, взрослых особей разного возраста, семей, колоний, стай, разновидностей и видов, сообществ. Одно из следствий естественного отбора — вымирание разновидностей и видов.

Успех особи в естественном отборе может быть основан на незначительном преимуществе (в окраске, скорости бега, крепости челюстей, плодовитости и проч.), но отбор в течение многих поколений, видимо, способен значительно изменить свойства особей разновидности. Дарвин пола-

гал, что предки жирафа имели пропорции тела, типичные для многих других растительноядных парнокопытных. Однако необходимость выжить (предположительно, вследствие конкуренции с другими растительноядными видами) за счёт питания листвой деревьев определила новое направление отбора. В каждом поколении рождались особи, у которых во взрослом состоянии длина ног, шеи и языка была неодинаковой. Звери с более длинными органами несколько лучше питались и, вероятно, лучше выживали и успешнее размножались. Отбор в течение многих поколений (сотни или даже тысячи) мог привести к формированию современного жирафа.

Дарвин обсудил много примеров приспособительной организации диких животных и растений и дал логичные и достаточно убедительные объяснения того, как могли возникнуть эти виды и их биологические особенности в процессе эволюции при участии естественного отбора. Например, для фаун островов, находящихся в открытом океане, Дарвин отмечал характерное свойство населяющих их насекомых из отрядов Двукрылые, Прямокрылые, Жёсткокрылые. На таких островах обитает очень много, в сравнении с материковыми фаунами, бескрылых или нелетающих (иногда даже при наличии крыльев) видов; напротив, большинство летающих видов являются именно превосходными летунами. Дарвин объяснял эти факты значением ветра, который в островных условиях имел жизненно важное значение, осуществляя отбор: выживали либо вообще нелетающие, либо способные противостоять местным ветрам особи. Не было шансов на выживание у насекомых со средними способностями к полёту.

Доказательствами действительной эволюционной роли естественного отбора, наблюдаемой (а не предполагаемой) в процессе биологической эволюции естественных популяций или в экспериментальных условиях, во времена Дарвина наука не располагала.

11.2.3. Происхождение видов по Ч.Дарвину

Выводы о предполагаемой эволюционной роли борьбы за существование и естественного отбора Дарвин использовал для объяснения того, как возникают новые виды. В своей концепции он называет *в числе эволюционных факторов индивидуальную изменчивость, наследственность, изоляцию, борьбу за существование и естественный отбор*. Двум последним факторам Дарвин уделил больше внимания в силу новизны этих понятий.

Процветающие виды часто имеют обширные ареалы и множество разновидностей (подвидов), в чём проявляется географическая изменчивость. Таковы современные серый волк, обыкновенная лисица, бурый медведь, обыкновенная белка, колорадский жук, представленные многими

подвидами. Разновидность может стать со временем новым видом. Каждый современный самостоятельный вид, вероятно, когда-то представлял собой разновидность вида-предка.

Образование разновидности возможно при совместном участии всех ранее названных факторов. Размножение особей порождает внутривидовую конкуренцию; разновидность вступает в конкурентные отношения с другими разновидностями того же вида, с другими видами и проявляет зависимость от физико-химических условий, что в совокупности Дарвин определял как борьбу за существование. Индивидуальная изменчивость даёт материал для естественного отбора. Своеобразие местных географических условий (климат, рельеф, почвы, растительность и т. д.) определяет особую направленность естественного отбора. Выжившие особи передают свои ценные признаки (роль наследственности) потомству. Изоляция от скрещивания с особями других разновидностей способствует поддержанию своеобразия признаков, отличающих данную разновидность. Так совместное действие всех названных факторов формирует и поддерживает приспособленность особей данной разновидности к местным условиям, её отличие от родственных разновидностей.

Не каждая разновидность станет новым видом. Но в условиях достаточно полной изоляции её шансы стать особым видом возрастают. Так появились разные виды вьюрков на Галапагосских о-вах. Бурый и белый медведи имеют общее происхождение, предполагается, что их дивергенция произошла 2–3 млн. лет назад. Своеобразие среды обитания белого медведя при участии естественного отбора и других факторов (включая изоляцию) привело к столь же значительному своеобразию приспособлений вида: это питание тюленями и рыбой, белая окраска меха, способность подолгу плавать в ледяной воде и даже хорошо нырять. По Дарвину, эволюция видов в целом *дивергентна*, т. е. от одного вида может произойти новый вид или несколько родственных видов.

Под действием естественного отбора и других эволюционных факторов эволюция нового признака, первоначально возникшего как индивидуальная особенность, движется в направлении: особь → разновидность → подвид → вид → род. Есть вероятность, что новый признак может стать общим и для таксонов более высокого ранга.

Видообразование пополняет видовое богатство сообщества. Видовое разнообразие повышено при общем богатстве и разнообразии условий: в тропических лесах и саваннах, в экосистемах коралловых рифов и прибрежных водах океана, в умеренно-холодных водах Мирового океана. Однако процесс умножения числа видов не беспределен, ибо условия среды ограничивают сумму жизни. При большом видовом разнообразии бабочек в тропиках численность особей каждого вида оказывается относительно не-

большой. Снижение численности особей вида в результате видообразования не может быть беспредельным, ибо малочисленный вид рискует вымереть.

Концепция Дарвина имела много сторонников и оппонентов и очень сильно повлияла на мировоззрение биологов и других учёных. Совокупность концепций эволюционистов, которые продолжали развитие эволюционных идей Дарвина, принято называть дарвинизмом. Заметное место среди них занимает СТЭ (неодарвинизм).

Полтора столетия католическая церковь находилась в оппозиции учению Дарвина о происхождении видов. В 90-е гг. XX в. папа римский Иоанн Павел II разъяснил единоверцам, что учение Дарвина не противоречит христианскому мировоззрению.

11.3. Синтетическая теория эволюции (СТЭ)

11.3.1. Основные положения СТЭ

Синтетическая концепция (теория) эволюции (СТЭ) сложилась, в основном, в 30-е — 40-е гг. XX столетия трудами Ф.Р. Добржанского, С. Райта, Н.В. Тимофеева-Ресовского, Ю.А. Филипченко, Р.А. Фишера и многих других учёных. В ней непротиворечиво совместились достижения генетики того времени, учение о популяциях, учение о естественном отборе Ч. Дарвина, знания из палеонтологии, эволюционной морфологии и других направлений биологии. Достоинство СТЭ состоит в опоре на экспериментальное изучение популяций, использование методов математической статистики и математического моделирования. Под единицей эволюции в СТЭ понимается популяция.

Ю. А. Филипченко (1927 г.) выделил в процессе познания эволюции два уровня — микроэволюционный и макроэволюционный. Неверно пытаться видеть микроэволюцию и макроэволюцию как два независимых процесса эволюции. В общем процессе биологической эволюции учёный искусственно вычленяет два уровня эволюции, чтобы облегчить решение посильных исследовательских задач. В СТЭ более полно используется понятие микроэволюции.

Микроэволюция в рамках СТЭ ограничена познанием популяционно-видового уровня организации. На этом уровне учёный имеет некоторые возможности изучать и иногда даже наблюдать действие факторов эволюции, его результаты. Достоинство микроэволюционного рассмотрения эволюции — возможность относительной полноты и детальности изучения эволюционного процесса в современных популяциях (естественных или экспериментальных) и на их моделях. Применение компьютерной техники открыло новые возможности для моделирования микроэволюционных процессов.

Макроэволюция (филогенез) представляет собой научную модель эволюции, в которой прослеживаются образование видов и более крупных таксонов, значительные изменения биологической организации. На этом уровне изучения учёный обычно лишён возможности судить о работе эволюционного механизма и его факторов. Зато выявляются общая направленность эволюционных изменений, явления дивергенции и умножения числа видов, становления таксонов более высоких рангов. Нередко удаётся проследить или предполагать в филогенезе адаптивное соответствие организации видов меняющимся условиям обитания. Достоинство такой модели — её дальное действие, т. е. отражение моделью эволюции за большие отрезки времени.

Фактором эволюции в СТЭ считается любая причина, которая вызывает динамику генетических показателей популяций. Признаётся эволюционная роль следующих факторов: это естественный отбор, генотипическая изменчивость, популяционные волны, дрейф генов, изоляция, приток генов. Генотипическая изменчивость и приток генов генерируют и поддерживают генетическое разнообразие популяций. Естественный отбор, изоляция и дрейф генов являются элиминирующими факторами, которые в каждом поколении снижают генетическое разнообразие.

В СТЭ удовлетворительно описывается механизм и процесс эволюции амфимиктических популяций, на этой основе она удачно объясняет многие примеры современной эволюции популяций (12.7). Однако её возможности ограничены. В СТЭ не разработаны представления об эволюции других уровней биологической организации, спорны представления о соотношении микроэволюции и макроэволюции, не решена проблема закономерностей и направленности филогенеза. По этой причине СТЭ имеет сравнительно небольшие потенции для эволюционного прогнозирования.

11.3.2. Закон Харди-Вайнберга

Основные свойства естественных популяций обрисованы выше (5.2). В генетике популяций используется понятие **менделевские популяции**, которые должны обладать определёнными характеристиками: достаточно высокой численностью, осуществлением панмиксии, отсутствием воздействия эволюционных факторов, одинаковой жизнеспособностью и плодовитостью всех особей. Под **панмиксией** понимается равная вероятность всех размножающихся особей, членов популяции, быть друг для друга половыми партнёрами при размножении.

На деле естественные (и даже экспериментальные) популяции в полной мере, как правило, не бывают менделевскими. Многочисленные факты свидетельствуют, что полной равновероятности скрещивания членов популяции при размножении (панмиксии) практически не бывает. Жизнеспособ-

способность, длительность жизни, плодовитость, успех в выживании и размножении особей обычно бывают неодинаковыми. Численность, возрастная, половая и генетический состав популяций также могут изменяться, иногда — очень заметно. Менделевские популяции — это такая же полезная условность, как, например, абсолютный нуль, который, как известно, недостижим, или идеальный газ в физике.

Для менделевских популяций Г. Харди и В. Вайнбергом в 1908 г. была предложена формула, которой соответствует определённая генетическая закономерность: *первоначальные частоты* (выражаемые в процентах или долях единицы) *двух аллелей гена* (доминантного «А» и рецессивного «а»), *а также соотношение генотипов в потомстве из поколения в поколение сохраняются в менделевской популяции неизменными*. Считается, что названная закономерность отражает закон, который был назван по именам его открывателей. Этой закономерности соответствует уравнение, удобное для определения частот генов и генотипов популяции:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1 \text{ (100\%)},$$

где p — частота гена А; q — частота гена а.

Таблица 4. Комбинации гамет, частоты гамет и генотипов

	Гаметы мужские	
Гаметы женские	0,5 А	0,5 а
0,5 А	0,25 АА	0,25 Аа
0,5 а	0,25 Аа	0,25 аа

Закономерное соотношение в соответствии с формулой получается из решетки Р. Пеннета (табл. 4), которая используется в генетике для выявления в потомстве ожидаемых сочетаний аллелей в генотипах и расчёта их частот. При равном соотношении гамет с доминантными и рецессивными аллелями в потомстве получается половина гетерозигот и по одной четверти доминантных и рецессивных гомозигот. Обычно фенотипический признак гетерозигот и доминантных гомозигот неразличим, что осложняет генетический анализ. Если популяция является менделевской, то равное соотношение гамет при размножении и частоты генотипов будут сохраняться неопределённо долго из поколения в поколение.

Закон Харди-Вайнберга справедлив для менделевских (т. е. идеальных) популяций. Экспериментальные и естественные популяции лишь отчасти соответствуют этому закону. Именно малосущественные для выживания особей признаки в популяциях могут демонстрировать соответствие названному закону. Например, в популяциях человека частота гомозигот tt , для которых раствор фенилкарбамида безвкусен (для имеющих ген T раствор горький), мало изменяется из поколения в поколение. При достаточ-

ной полноте изучения популяции выявление частоты рецессивных гомозигот с помощью формулы Харди-Вайнберга позволяет рассчитывать частоты рецессивного и доминантного генов одной аллельной пары.

Наличие существенных отклонений от закономерности Харди-Вайнберга даёт основания для того, чтобы искать причину таких отклонений в виде тех или иных эволюционных факторов из числа названных выше (11.3.1).

11.3.3. Изменчивость и эволюция популяций

В СТЭ первостепенное значение придаётся генотипической (мутационной и комбинативной) изменчивости, хотя определённая роль отводится и другим формам изменчивости (3.11; 4.5). Мутации возникают со средней частотой от 1×10^{-4} до 1×10^{-6} . Это значит, что из 10 тыс. — 1 млн. гамет одна гамета несёт вновь состоявшуюся мутацию определённого гена. Либо в геноме одной клетки на такое же количество генов образуется одна мутация. Выявлены случаи и значительно бóльших частот образования мутаций определённого гена, в других примерах, напротив, частота мутаций значительно ниже средних показателей. Возможны также прямые и обратные мутации.

Многие проявления генетического разнообразия популяций очевидны. Это генетический полиморфизм (наличие меланистов и альбиносов в популяциях разных классов позвоночных животных, особей с разными группами крови у человека и обезьян и другие примеры), разнообразные индивидуальные особенности организмов, которые наследуются потомками.

С. С. Четвериков (1926) установил, что природные популяции обладают огромным запасом скрытой генетической изменчивости, которая накопилась за историю существования популяций. Эта изменчивость, например, в форме рецессивных генов, обнаруживается с помощью генетических методов. Исследования, проводившиеся С.М. Гершензоном (1985) в популяциях дрозофилы (перевод рецессивных генов в гомозиготное состояние с помощью инбридинга), показали, что 51 % этих генов был летальным; 27 % — приводили к бесплодию; 12 % — резко снижали жизнеспособность или плодовитость; 4 % — не приводили к заметному снижению жизнеспособности.

Для понимания эволюции количественных признаков (4.5) очень важны знания об их наследуемости, которая может существенно различаться. Эффективность отбора выше для тех признаков, у которых показатели наследуемости значительны. О наследуемости в природных популяциях точных знаний немного, поэтому часто используются аналогии с популяциями домашних или лабораторных организмов.

Генетические перекомбинации могут иметь такое же значение для формирования фенотипических признаков, фенотипов и их эволюции (4.5),

как и мутации. Подсчитано, что при наличии пяти генов, каждый из которых представлен двумя аллелями, вероятно 243 генотипа с неповторяющимися комбинациями только этих генов. Пять генов с пятью аллелями каждого из них дадут уже 759375 генотипов (Грант, 1980).

Сделанные оценки (3.11.2; 4.5) позволяют считать, что благодаря комбинативной изменчивости популяции перекрёстно размножающихся видов имеют огромные, практически неисчерпаемые эволюционные возможности. Генотипическая изменчивость в целом предоставляет богатейший, постоянно обновляемый материал для элиминирующих факторов эволюции.

11.3.4. Естественный отбор и эволюция популяций

Под естественным отбором в СТЭ понимается избирательное воспроизведение генотипов. В этой концепции среди всех факторов эволюции именно естественному отбору придаётся особое значение; считается, что ему принадлежит творческая роль, то есть создание новых качеств популяций и других эволюционирующих биосистем. Для многих эволюционистов такое понимание эволюционной роли естественного отбора является преувеличенным (12.3.8). Значительно меньше возражений встречает мнение об адаптирующей роли естественного отбора.

О приспособленности (селективной ценности) определённого генотипа принято судить на основе количественного сравнения. Например, приспособленность (W) генотипов с доминантным аллелем A (генотипы AA и Aa) может быть одинаковой и приравнивается к единице. Если при рождении частота генотипа aa была такой же, но за одно поколение снизилась до 0,99, эту величину принимают за приспособленность рецессивного генотипа. Тогда коэффициент отбора S вычисляется в виде разности:

$$S = W_{AA} - W_{aa} = 1 - 0,99 = 0,01.$$

Коэффициент отбора (S) есть величина, противоположная селективной ценности ($1 - W$) изучаемой формы, в приведённом выше примере — селективной ценности гомозигот по рецессивному гену. Очевидно, что чем существенней различия по жизнеспособности особей с разным генотипом, тем выше значение коэффициента отбора. При отсутствии таких различий (для нейтральных признаков) коэффициент отбора приближается к нулю.

Отбор более эффективен в отношении признаков, контролируемых доминантными генами (табл. 5). Устранение из популяции особей с рецессивными признаками, существенными для выживания, тоже происходит без особых помех. Однако в отношении рецессивных генов отбор способен лишь ограничивать их частоту, в то время как полная их элиминация затруднена или невозможна. В составе гетерозиготных генотипов (Aa) эти

аллели неуязвимы для отбора, поскольку в фенотипе гетерозигот они себя не проявляют. Расчёты, компьютерное моделирование и экспериментальные данные показывают, что эффективность отбора относительно мала при очень низкой или очень высокой концентрации (частоте) генов в популяции. Наиболее эффективен естественный отбор при средних значениях концентрации гена.

Таблица 5. Темпы возрастания частоты доминантного аллеля А в популяции, испытывающей слабое действие отбора (особи с генотипом АА и Аа имеют 1 %-ное селективное преимущество по сравнению с генотипом аа, Воронцов, 1999)

Возрастание частоты аллеля А	Число необходимых для этого поколений
от 0,001 до 0,010	232
от 0,010 до 0,500	559
от 0,500 до 0,980	5189
от 0,980 до 0,990	5070
от 0,990 до 0,999	90231

Нейтральные признаки, коррелированные с селективно важными признаками, могут сохраняться в популяции неопределённо долго; по этой же причине результат естественного отбора и селекции, проводимой человеком, как правило, избыточен (12.3.2).

Действие и эффективность естественного отбора в популяциях, естественных и экспериментальных, доказаны на множестве объектов, представляющих разные царства, типы и классы. Не представляет исключения и человек. Частота хромосомных аномалий в обычных условиях составляет в гаметах человека 9 %. У новорождённых она снижается до 2 % за счёт элиминации зигот и эмбрионов. Высокая встречаемость людей с серповидноклеточной анемией (до 20–30 %) в очагах тропической малярии объясняется взаимодействием двух векторов отбора: против индивидуумов с анемией, но в пользу людей (очень часто тех же) с повышенной стойкостью к малярии.

В экспериментальных популяциях дрозофилы встречаются мутанты *vestigial*, имеющие зачаточные крылья. В естественных условиях такие мутанты практически нежизнеспособны. Генетик Ж. Тесье разводил дрозофил на открытых террасах (подверженных действию ветра) рядом с морем. Через два месяца частота мух *vestigial* поднялась с 2,5 до 67 %. Этот эксперимент подтвердил правоту Ч. Дарвина, объяснившего наличие бескрылых (и нелетающих) островных популяций и видов насекомых, которые на материках бывают обычно крылатыми, действием естественного отбора. Селекция осуществлялась ветром (11.2.2).

В СТЭ говорится об отборе генов и генотипов, однако такой отбор происходит лишь опосредованно, поскольку самостоятельно ни гены, ни

генотипы в природе не существуют. Реальными единицами отбора могут быть гаметы, зиготы, особи, семьи, популяции и виды, а вместе с ними — гены, хромосомы и геномы. Естественный отбор происходит по тем или иным признакам фенотипа, существенным для выживания особей (11.2.2), т. е. отбор «различает» единицы отбора по существенным признакам фенотипа. Особь-альбинос будет скорее обнаружена хищником, её шансы на выживание незначительны. У хищника нет возможности различить генетические особенности альбиноса, но, обнаружив в природе и съев такую особь, он осуществит элиминацию рецессивного генотипа.

Различают отбор внутривидовой (конкурирующие единицы отбора — особи и группы особей из одной популяции), межвидовой (единицы отбора — популяции) и межвидовой (единицы отбора — виды). Выделение этих типов отбора вполне обоснованно. Кроме того, в теории эволюции предложено множество других типов (форм) отбора, счёт им идёт уже на десятки; среди них наиболее популярны ведущий отбор, стабилизирующий, дизруптивный (разрывающий). Анализ эволюционных ситуаций не подтверждает необходимости выделения этих и множества других форм отбора. Во всех примерах эволюции популяций или видообразования, где говорится об участии разных форм отбора, объяснение может быть дано с использованием эволюционной концепции, согласно которой отбор определённого направления взаимодействует с другими векторами отбора и другими факторами эволюции (12.3.8). При таком понимании нет необходимости выделять какие-либо формы отбора, кроме тех типов, что названы по единицам отбора (см. выше). Читатель может удовлетворить свой интерес к формам отбора из прилагаемого списка литературы или Интернета.

11.3.5. Прочие факторы эволюции популяций

Изоляция способствует накоплению генетического своеобразия популяции, т. е. формированию её оригинального генофонда. Можно выделить изоляцию между видами, нарушение которой вполне вероятно (5.1.2) и тоже может иметь эволюционное значение; но в СТЭ обычно рассматривают изоляцию между популяциями или внутривидовыми группами особей. Различают несколько основных типов изоляции: пространственную, фенологическую, биологическую, этологическую, преграды.

Чем значительней удалены друг от друга популяции (пространственная изоляция), тем меньше вероятность обмена особями и генами. При фенологической изоляции не совпадает время размножения популяций (например, цветения растений, обитающих на более тёплом южном и холодном северном склонах); этологическая изоляция означает наличие поведенческих препятствий для скрещивания, биологическая — генетических,

морфологических, физиологических и биохимических препятствий. Крупные реки, горные хребты, морские проливы и другие физические преграды также затрудняют генетический обмен.

Изоляция считается необходимым фактором для возникновения новых видов. При полной изоляции популяций в течение десятков тысяч лет вполне могут сформироваться различия видового уровня.

Прямо противоположной является эволюционная роль миграции особей, за счёт чего происходит *приток генов* из других популяций. Например, в популяции ужей, обитающих на островах оз. Эри, действует отбор (хищническая роль крупных чаек), направленный преимущественно против особей тёмной (с полосками) окраски. Такие особи более заметны для хищников на фоне белых известковых скал, где ужи подолгу греются на солнце. Однако миграция ужей с материка постоянно восстанавливает долю тёмноокрашенных особей, нейтрализуя эволюционный эффект естественного отбора.

Динамика численности популяций трактуется в СТЭ как *популяционные волны* (Четвериков, 1905), которые способны повлиять на соотношение генотипов в популяции. Динамика численности и ряда других существенных характеристик (генетический состав, соотношение полов и возрастов) довольно обычна для естественных популяций (5.2.8). При этом может заметно меняться ареал популяции, возможны нарушения изоляции от соседних популяций и случайные изменения генофонда. Популяции могут слиться в единую популяцию, либо, наоборот, крупная популяция поделится на две меньшие. При высокой численности вероятно массовое выселение мигрирующих особей, что явится своего рода выплеском части генофонда популяции. Судьба мигрантов неопределённа, но обычно смертность среди них повышена. Предполагается, что волны жизни могут изменить условия протекания естественного отбора и других факторов эволюции и этим косвенно повлиять на эволюционный результат.

Под *дрейфом генов* понимается эволюционная роль случайных событий, которые наиболее вероятны при низкой численности популяций. В сфере действия этого фактора находятся различия, не влияющие на жизнеспособность особей и потому безразличные для отбора (11.8). Эволюционная роль дрейфа генов дискуссионна и вряд ли она столь же существенна, как роль естественного отбора, изменчивости и изоляции.

11.4. Сальтационизм

В концепции Ч. Дарвина ведущее место отводится эволюционной роли незначительных наследуемых индивидуальных изменений, которые под действием естественного отбора за много поколений постепенно накапливаются, что приводит к существенным сдвигам биологической организа-

ции. В этом принято видеть *градуализм* учения Дарвина. Как противопоставление градуализму (т. е. идее постепенности эволюции) возникли концепции с общим названием *сальтационизм*, в которых важная эволюционная роль придаётся скачкообразным изменениям в признаках организмов. Сальтационизм опирается на определённую фактическую основу. В генетике это макромутации, в биологии индивидуального развития и морфологии — сальтации, в палеонтологии — периодичность, неравномерность скорости видообразования.

Сальтациями называют скачкообразные изменения в строении и функциях организма. Невозможно объяснить происхождение путём постепенных превращений четырёхчленного цветка (лапчатка прямостоячая) из пятичленного (все остальные лапчатки) или травянистых цветковых растений от древовидных предков. Среди домашних животных встречаются отдельные особи с мутантными признаками, которые дали возможность селекционерам вывести новые породы собак с укороченными конечностями и челюстями, гигантов и карликов собачьего мира, бесшёрстных собак и кошек. Л.С. Берг (1922) приводил примеры отдельных особей рыб с аномально (для этих видов) крупными парными плавниками; признаки строения этих особей напоминают виды летучих рыб, для которых подобные огромные парные плавники являются нормой.

Учёные считают, что *макромутации* (мутации со значительным фенотипическим проявлением), подобные современным, появлялись и среди млекопитающих третичного периода. Макромутанты среди хищных млекопитающих с укороченными, ластовидными конечностями могли стать родоначальниками тюленей. Утрата шёрстного покрова свойственна дельфинам, морскому слону, голому землекопу (вид африканских грызунов), бесшёрстной летучей мыши, человеку. Среди дрозофил встречаются мухи — мутанты, у которых вместо жужжалец образуется вторая пара крыльев. Вероятно, это пример мутации, обратной той, на основе которой от насекомых с двумя парами крыльев произошли двукрылые насекомые в ходе филогенеза.

Концепция *пунктуализма* (прерывистого равновесия) преимущественно основана на анализе массовых палеонтологических данных, проведённом С. Гульдом, С. Стэнли, Н. Элдриджем (1977). Из этого анализа следует, что в геологической истории чередуются короткие этапы быстрого образования многих видов, которые сменяются более длительными этапами относительной стабильности живых систем, когда скорость образования новых видов заметно снижена. Удовлетворительного объяснения причин ускоренного видообразования пока не выработано.

Предполагается, что дивергенция с образованием двух новых видов из одного предка нередко может происходить быстрее, чем это представлял

Ч. Дарвин. Пунктуалисты считают, что таким «скоростным» способом возникло до 95% видового разнообразия. Возможно, эта оценка преувеличивает вклад быстрого видообразования в эволюцию.

Данные палеонтологии и исторической биогеографии подтверждают убедительность объяснения видообразования на основе идей как градуализма, так и пунктуализма. Их относительный количественный вклад в понимание процесса эволюции предстоит уточнить.

11.5. Синтезогенетизм

Под *синтезогенезом* Н.Н. Воронцов (1987) понимает эволюцию на основе объединения (синтеза) различной биологической организации. Степень различий бывает неодинаковой. Это может быть гибридизация особей из разных популяций, гибридизация видов разной степени генетической близости, перенос единичных генов между организмами разных таксонов надвидовых уровней, объединение в единую живую систему прежде самостоятельных биосистем (симбиогенез).

В качестве *сетевидной эволюции* Т. Добржанский (1970) понимал генетическое взаимодействие между многочисленными популяциями одного вида с достаточно обширным ареалом. Вследствие динамики численности и ареалов популяций обмен генами между ними то прерывается (изоляция), то восстанавливается (гибридизация). Предполагается, что этот процесс накладывает определённый отпечаток на эволюцию популяций и вида в целом.

Среди биологов долгое время была обычна уверенность в надёжной репродуктивной изоляции между видами и очень малой вероятности возникновения межвидовых гибридов. Однако со времён К. Линнея, который допускал, как редкость, возникновение гибридных видов, накопилось много новых данных в пользу *гибридогенного* происхождения видов. Гибридные особи в природе (и в неволе), нередко вполне плодовитые, возможны между серым волком, собакой, койотом и рыжим волком в любых сочетаниях, между европейской норкой и лесным хорьком, озёрной и прудовой лягушками. Гибридные особи вероятны между разными (обычно близкими) видами млекопитающих, птиц, рептилий и амфибий, нередко они между видами и родами сосудистых растений. Встречи особей гибридного происхождения ещё не означают происхождения нового вида путём гибридогенеза. Тем не менее доказана гибридная природа видов некоторых растений, амфибий, ящериц (12.5.4).

Концепция *симбиогенеза* предложена А.С. Фаминцыным (1860-е гг.) для того, чтобы объяснить происхождение лишайников как результат симбиоза грибов и водорослей; происхождение эукариотной клетки объясняется К. С. Мережковским (1905; 1909) через симбиоз с участием прокари-

отных клеток, которые со временем стали органеллами эукариотной клетки (3.8). Предполагается, что через промежуточную стадию колониальности одноклеточных проходило становление и последующая эволюция многоклеточных организмов.

Концепция *горизонтального* (латерального) *переноса* основана на теперь уже многочисленных фактах экспериментального транспорта единичных генов между видами, представляющими разные таксоны, включая типы и царства. В качестве векторов (носителей генов) могут быть использованы плазмиды, вирусы и транспозоны. На их применении базируются впечатляющие достижения генной инженерии (гл. 3). Быстро растёт количество фактов, подтверждающих участие горизонтального переноса в естественной эволюции (Дулитл, 1998).

Считается, что плазмиды осуществляют обмен генами между микроорганизмами, обитающими в почвах, водоёмах, илах. Такой перенос является мощным источником изменчивости геномов. Найдены сходные гены у симбионтов (бактерии) и их хозяев (бобовые растения, рыбы). Подобные факты известны для многих других симбионтов, паразитов и хозяев. Горизонтальный перенос между геномами симбионтов очень вероятен, как дополнение симбиогенеза эукариотной клетки. Видимо, так формировались мозаичные геномы клетки и органелл.

Многие нуклеотидные последовательности в ДНК растений, животных и человека подобны таковым в генах бактерий и вирусов. В геноме домового мыши (*Mus musculus*) примерно 1000 таких фрагментов. Современный вирус гриппа несёт в своей РНК гены птиц (утки) и человека. Предполагается, что горизонтальный перенос имел определённое значение в прошлой эволюции и сохраняет свою роль в современной эволюции живых систем.

11.6. Концепции направленной эволюции

Концепции направленной эволюции основаны на данных из палеонтологии, сравнительной морфологии, биогеографии, теории систем и синтезе знаний из этих и многих других наук. *Финалистами* высказано мнение, что биологическая эволюция на Земле пришла к своему финалу по вине человека. Согласно трудам П. Тейяра де Шардена (1965), эволюция направлена к конечному (финальному) состоянию, в котором появление человека было закономерным и неизбежным. В концепции *ортогенетизма* внимание акцентируется на направленности филогенеза внешними и внутренними факторами. Л.С. Берг (1922) представил хорошо обоснованную множеством примеров оригинальную концепцию (*номогенетизм*), согласно которой филогенез есть закономерный процесс (номогенез), обусловленный направляющими воздействиями внешних и внутренних фак-

торов. Обобщением названных эволюционных идей является концепция *программного филогенеза*, в соответствии с которой факторы внешней среды и особенности организации самой эволюционирующей системы (внутренние факторы) программируют филогенез, задавая ему определённое направление (Пучковский, 1994; 2013). Концепцию программного филогенеза отличает от ранее названных концепций отсутствие в ней противоречий идее естественного отбора и других факторов, составляющих механизм эволюции.

Внешние факторы, программирующие закономерный ход филогенеза, многообразны. Внутриклеточные паразиты имеют много преимуществ, которые обеспечивают их жизнеспособность и широкое распространение в живой природе паразитизма. Однако их обязательная особенность — мелкие размеры, позволяющие вирусам, прокариотам и простейшим использовать в качестве среды обитания клетку. Широко распространены в природе примеры *конвергенции* — сходства в биологической организации, возникшего у неродственных видов при сходном образе жизни. Обтекаемые, гидродинамически совершенные формы свойственны быстро плавающим хищникам: акулам, тунцам, дельфинам, вымершим ихтиозаврам. Косатка способна плыть со скоростью до 65 км/час, меч-рыба — 130. Саблезубые формы хищников независимо возникли среди третичных сумчатых Южной Америки и Австралии, вымерших крупных кошек (например, махайроды) миоцена и плиоцена Восточного и Западного полушарий. Электрические органы независимо образовались из мускулатуры электрических угря и ската; у электрического сома электрический орган является производным кожи. Гнездовой паразитизм независимо развился у представителей четырех отрядов птиц: Кукушкообразные (кукушки), Дятлообразные (медуказчики), Воробьинообразные (вдовушки, воловьи птицы), Гусеобразные (американская черноголовая утка).

Внутренние факторы столь же важны для детерминации закономерной направленности филогенеза. Будучи консументами, большинство животных обречено на активный образ жизни в поисках готового органического вещества. Вследствие этого они имеют опорно-двигательный аппарат, органы чувств, передний и задний отделы тела, пищеварительный тракт и другие системы органов. Фототрофный тип питания зелёных растений столь же закономерно «позволяет» растениям вести прикрепленный образ жизни, иметь многолучевую симметрию, мощный фотосинтезирующий аппарат, дыхание и испарение воды большой поверхностью листьев. Обычно растениям не нужно подразделение тела на передний и задний отделы. Зато верх и низ есть и у растений, и у животных, поскольку такое свойство диктуется действием силы земного тяготения. Ядовитые животные самых разных таксонов (насекомые, моллюски, рыбы, амфибии, змеи)

имеют яркую предостерегающую окраску, предупреждающе шипят или гремят. Для выживания полезней предупредить потенциального врага, чем расходовать на него яд и рисковать жизнью.

Функция дыхания у разных видов рыб может выполняться органами разного происхождения: кожей (угри, вьюны), выстилкой ротовой полости (электрический угорь), внутренними жабрами (большинство рыб), лабиринтом (наджаберный орган подотряда Лабиринтовые), парным плавающим пузырьём и легкими (Двоякодышащие и вымершие Кистепёрые), кишечником (вьюны, пескари), слепым мешковидным отростком желудка (панцирные сомы).

Некоторые особенности внутренней организации играют роль *эволюционных запретов*, затрудняя или делая маловероятными определённые эволюционные направления. Так, змеи необратимо утратили парные конечности. Челюстной аппарат змей очень растяжим, что позволяет им проглатывать целиком довольно крупную добычу. Но для откусывания и пережёвывания пищи такие челюсти непригодны, среди змей неизвестны растительоядные формы. Амфибии с их проницаемой, всегда влажной кожей не способны обитать в солёной воде (известны единичные исключения) и самостоятельно расселяться на морские острова. Подобным образом, в силу особенностей водно-солевого обмена, акулы не могут обитать в пресной воде (известны лишь два исключения). Полёт — способ передвижения, требующий больших затрат энергии. Современные летающие птицы массой свыше 16 кг (по другим данным — 22 кг) неизвестны.

Современная палеонтология даёт новые подтверждения концепции программного филогенеза. Такие биологические свойства, как теплокровность, живорождение, забота о потомстве, волосяной покров, относительно крупный головной мозг, дифференцированная зубная система и другие, известные учёным в полном наборе у современных млекопитающих, появлялись неоднократно и независимо в разных таксонах мезозойских млекопитающих и динозавров. Подобным образом, эволюция неоднократно приводила к формированию птицеподобных рептилий с оперением. Китайские палеонтологи описали (2003 г.) нижнемелового динозавра длиной в 77 см, у которого оперёнными были две пары конечностей. Предполагается, что он был способен к планирующему полёту.

11.7. Неокатастрофизм

Французский палеонтолог Ж. Кювье (1812 г.) высказал идею катастроф, которые, по его мнению, случались не однажды в геологической истории Земли и уничтожали флоры и фауны значительных территорий. Со временем в эти места вселялись животные и растения из других террито-

рий. Такое объяснение Кювье предложил, чтобы объяснить разрывы в геологической (и палеонтологической) летописи. Данные, собранные палеонтологами и геологами в 70–80-е гг. XX века, позволили вернуться к идее катастрофизма, которая в новой редакции определяется как *неокатастрофизм*. На границе мел — палеоген (65 млн. лет назад), которой свойственна быстрая (для геологических масштабов времени) смена мезозойской фауны на кайнозойскую, был найден иридий в количествах, заметно превосходящих обычное содержание этого редкого элемента в земной коре. Иридиевый слой того же возраста был выявлен в Италии, Испании, Новой Зеландии и других местах. Высказана гипотеза о внеземном происхождении иридия.

Кратер Чиксулуб, имеющий ударное происхождение, располагается частично на п-ове Юкатан, частично — в Мексиканском заливе. Диаметр внешнего вала — около 250 км (по другим оценкам — около 280), внутреннего — 177; время образования — 65 млн. лет назад. Предполагается, что данный кратер представляет собой след падения астероида (или метеорита) диаметром 10–15 км. Результатом явилось развитие глобальной экологической катастрофы, которая повлекла массовые вымирания меловых видов (10.3).

Космическими причинами земных катастроф могли быть также столкновение с кометой (или кометами), взрыв сверхновой звезды, падение одного крупного метеорита или многих более мелких. Ударный кратер Сэдбери (Канада) имеет сходные размеры с кратером Чиксулуб, но возраст первого — 1.8 млрд. лет. Причиной канадского кратера считается падение кометы.

Экологические катастрофы могут вызываться и земными причинами достаточной силы. Мощные извержения одного или нескольких вулканов не только способны погубить экосистемы в локальных масштабах, но и вызвать загрязнение атмосферы над очень обширной поверхностью земного шара, что может обусловить последующее похолодание, изменение режима осадков, выпадение кислых дождей, снижение интенсивности фотосинтеза и продуктивности экосистем с дальнейшими разнообразными последствиями. В качестве вероятных причин катастроф предполагаются редко происходящие особо сильные приливы, изменения угла наклона земной оси. «Медленные» катастрофы возможны из-за циклических глобальных оледенений, горообразовательных процессов, дрейфа континентов, возникновения и исчезновения сухопутных мостов между континентами и т. д. Разрушительные последствия воздействия современного человека на биосферу на наших глазах приобретают размах и силу глобальной экологической катастрофы.

Любые мощные явления космической или планетарной природы (включая антропогенные) могут пониматься как факторы особой катего-

рии — *катастрофогены*. Важна их способность разрушительно действовать на биосферу и её подсистемы. Любой катастрофоген порождает целый комплекс (каскад) следствий, которые, в свою очередь, могут разрушительно действовать на экосистемы, виды и популяции.

Предполагается, что астероид, упавший 65 млн. лет назад на п-ов Юкатан (частично — в Мексиканский залив) породил в атмосфере Земли яркую вспышку, вызвавшую пожар в лесах. Следы пожара сохранились в осадочных породах. Падение вызвало волны цунами, которые частично погасили пожар, но тоже оставили свой след. Удар астероида о поверхность Земли вызвал мощный взрыв и выбросил в атмосферу раздробленное вещество массой, многократно превышающей массу самого астероида. Иридий космического происхождения распространился по поверхности планеты; сера земного происхождения широко рассеялась в атмосфере, вызвав кислотные дожди. Запылённая атмосфера препятствовала поступлению солнечных лучей на поверхность планеты, что вызвало прогрессирующее похолодание — «космическую зиму». Это привело к вымиранию фитопланктона и снижению фотосинтеза другими продуцентами. Позднее накопление углекислого газа в атмосфере запустило развитие парникового эффекта.

Катастрофические события на поверхности планеты губили организмы всех царств, разных типов питания и разных уровней организации. В результате мел-палеогеновой катастрофы было погублено примерно 75 % биоразнообразия. Однако во многом вымирание, выживание и последующее восстановление численности популяций и целостности сообществ было неравноценным. Массовая гибель фитопланктона повлекла за собой столь же массовую гибель зоопланктона. Далее гибель или даже вымирание следовали по пищевым цепям. Массовая гибель растительноядных животных обрекала на голодную смерть хищников, зато какое-то время благоденствовали падальщики, позвоночные, членистоногие мертвееды, другие сапротрофы. Глобальная экологическая катастрофа, вызванная падением на рубеже мел — палеоген астероида, была для биосферы критическим периодом.

По прошествии времени вредные физико-химические эффекты от катастрофы стали постепенно слабеть, атмосфера стала очищаться от пыли. Частично выжившие популяции получили некоторую возможность для восстановления, что усугубило явления внутривидовой и межвидовой конкуренции. В этой обстановке определённые преимущества в сравнении с динозаврами имели млекопитающие. Последним и раньше (при доминировании в биосфере динозавров) были свойственны мелкие размеры, всеядность, теплокровность, забота о потомстве, относительно крупный головной мозг, способность выживать в суровых условиях. В обстановке ка-

тастрофических разрушений биосферы, вероятно, благодаря этим адаптациям млекопитающие более успешно переживали изменившиеся условия, наращивали численность, занимали и формировали новые экологические ниши, увеличивали видовое разнообразие.

На протяжении фанерозоя известны 4–5 подобных по масштабу глобальных катастроф, которые вызывали не только массовую гибель организмов, но и массовые вымирания биосистем, разрушение экосистем и даже биосферы. Вслед за вымираниями отмечается значительное ускорение биологической эволюции, выход на арену жизни новых таксонов с преобразённой биологической организацией, перестройка экосистем и биосферы. Много большее количество экологических катастроф имело для разрушения экосистем и последующего обновления биоразнообразия более узкое значение: континентальное, региональное или локальное.

Экологические катастрофы свойственны и нашему времени. Ураган Митч, случившийся в ноябре 1998 г., погубил 11 тыс. жителей Центральной Америки, причинил убытков на 5 млрд. долл. Ураган сопровождался обильными осадками и наводнениями, которые вызвали вспышки холеры, малярии и лихорадки Денге (всего свыше 70 тыс. заболевших).

Экологические катастрофы могут пониматься как важная составная часть механизма биологической эволюции на Земле. Подобно мутациям (на уровне клетки) экологические катастрофы сами по себе не создают новых качеств, но их разрушительные эффекты запускают (или оживляют) другие эволюционные факторы (12.3.8), совместным действием обеспечивающие воссоздание живых систем. Их биологическая организация обладает новыми качествами.

11.8. Нейтрализм

Концепция нейтральной эволюции (*нейтрализм*) сформировалась как результат достижений молекулярной биологии (Кимура, 1985). Изучение макромолекул показало, что в основе их эволюции находятся изменения сочетаний подсистем: нуклеотидов (в нуклеиновых кислотах) и аминокислот (в белках). Эти изменения (замены, перестановки, потери или удвоения подсистем) сравнительно редко бывают существенными для функций клетки и организма. Сравнительно небольшая часть новообразований может изменить наследственную информацию в ДНК, свойства белков, что в конечном счёте повлияет на жизнеспособность особей. Новообразования данного типа контролируются естественным отбором.

Однако много чаще происходящие нуклеотидные и даже аминокислотные замены безразличны для функций белка и не влияют на жизнеспособность особей, т. е. большинство мутаций такого ранга нейтрально.

В геномах обычно бывает избыточная ДНК, роль которой пока не выявлена. Известны явно «бесмысленные» триплеты. Выявлено около 500 видов животных (и много видов растений), имеющих *добавочные хромосомы*. Число последних очень непостоянно, а биологическое значение не доказано. За счёт избыточной ДНК и бессмысленных триплетов вероятность нейтральных мутаций также возрастает.

Исследования молекулярных биологов показали, что мутации на уровне нуклеотидных замен происходят с некоторой частотой во всех поколениях всех видов. Скорость молекулярной эволюции для разных молекул оказалась различной, но в среднем её значения для определённой формы белка (гемоглобина, трансферринов и проч.) или ДНК достаточно постоянны. Например, эволюция глобинов позвоночных животных шла со скоростью 10^{-9} на одну пару нуклеотидов в год. В связи с этими фактами возникло понятие *молекулярных часов* эволюции. Когда достаточно хорошо изучена скорость эволюции определённого белка (или ДНК) и есть возможность опереться также на палеонтологические факты, можно уточнить время возникновения вида — обладателя этой макромолекулы, время дивергенции двух популяций или родственных видов.

Чем больше несходство в нуклеотидных последовательностях макромолекул двух сравниваемых видов, тем отдалённое их родство. Собака и серый волк различаются в 0,2 % нуклеотидных последовательностей. Койот и серый волк имеют различия в 4 %, т. е. степень нуклеотидных различий ДНК между ними в 20 раз больше.

Скорость молекулярной эволюции представителей разных таксонов нередко оказывалась существенно различной. Так, темпы преобразования макромолекул высших растений заметно выше, чем у животных. Поэтому молекулярные различия между классами многоклеточных животных примерно равны молекулярным различиям между растениями разных семейств. Среди разных таксонов растений скорость молекулярных преобразований также неравноценна: она выше (примерно в 10 раз) у цветковых в сравнении с голосеменными. Предполагается также, что в процессе филогенеза скорость молекулярной эволюции не оставалась неизменной. Поэтому выводы о скорости эволюции и времени возникновения определённых таксонов по результатам молекулярной биологии нуждаются в подтверждении данными других наук.

Концепция нейтрализма сложилась на основе исследований в молекулярной биологии. Но на всех уровнях эволюционного процесса, где доказана или предполагается роль естественного отбора, можно допустить существование нейтральных различий между живыми системами и влияние случайных событий на эволюционный процесс. Предполагаемое действие дрейфа генов (СТЭ) в эволюции популяций хорошо согласуется с нейтра-

лизмом. Расположение глаз во взрослом состоянии у камбал семейства Ромбовые бывает обычно на левой стороне, у семейства Камбаловых — чаще на правой. Однако в обоих семействах есть исключения из названных правил. Возможно, сам «выбор» левой или правой стороны в ходе эволюции происходил случайно.

Токовая песня обыкновенного глухаря содержит называемое охотниками «точение», во время которого глухарь теряет способность слышать. Этот краткий момент, видимо, в естественной обстановке был мало значим, но приобрел существенное негативное значение для популяций глухаря с появлением весенней охоты человека, который использует «ахиллесову пятау» самцов этого вида.

11.9 Концепция самоорганизации природных систем

Концепция самоорганизации природных систем сложилась в 70-е годы XX века трудами Г. Хакена, И. Пригожина и других учёных и оформилась как особая наука *синергетика*. Оказалось, что сходные идеи высказывались представителями самых разных наук, включая астрономию, планетологию, учение о биосфере, многие ветви биологии. Элементы самоорганизации обнаруживаются при рассмотрении происхождения и эволюции систем различной природы: абиотической, живой и социальной.

В соответствии с концепцией Большого взрыва Вселенная начала своё существование 13–14 млрд. лет назад. Образовались элементарные частицы, атомы химических элементов, более или менее сложные химические соединения. Большой взрыв породил неостановимый поток самоорганизации вещества, энергии и упорядоченности (структурной информации). В этом потоке каждое новообразование открывало новые эволюционные возможности. Образовались галактики, звёзды разных типов, облака космической пыли, квазары и чёрные дыры, прочие объекты. Сформировались звёздные и планетные системы вроде Солнечной — с планетами и спутниками, астероидами, кометами. Как естественное продолжение этого процесса самоорганизации в подходящих условиях зарождались очаги живой материи. Так предполагает английский космолог С. Хокинг; его построения вполне логичны, хотя во многом спорны и, конечно, нуждаются в фактическом подтверждении.

На основе самоорганизации сформировалась Земля (с её сложным ядром, мантией, земной корой, магнитным полем и другими сферами и их особыми свойствами) и другие планеты Солнечной системы. Элементы самоорганизации многочисленны, наглядны и нередко экспериментально проверяемы на разнообразных объектах неживой природы. Таковы форма снежинок, кристаллы минералов и горных пород, закономерно образующиеся элементы речного русла, полигональные тундры, сталактиты, бар-

ханы, рельеф песчаного дна в речках и проч. Самосборка свойственна макромолекулам (ДНК, РНК и белки) и вирусам.

Под углом зрения самоорганизации можно рассматривать индивидуальное развитие многоклеточного организма и филогенез, результатом которого сформировались индивидуумы (различных видов животных, растений и т. д.) и свойственные им онтогенезы. Таковы адаптации живых систем любого уровня организации (12.4.1), круговорот вещества экосистем и биосферы в целом, трофические уровни сообществ и т. д. Плодовые тела шляпочных грибов образуют «ведьмины круги», что является следствием снижения содержания питательных для грибницы веществ в точке первичного обитания. Грибница вынуждена нарастать по периферии, где пищи больше. Естественная фрагментация лесных фитоценозов свойственна лесостепи (зона) и субальпике (пояс). Закономерности, прослеживаемые в эволюции и обозначенные как номогенез (11.6), также можно расценивать как результат самоорганизации живых систем.

Любопытно, что системы очень разного уровня организации могут обладать сходными признаками. Уже давно замечено, что спиралевидную форму имеют некоторые галактики, атмосферные вихри (вид со спутников), раковины вымерших головоногих моллюсков аммонитов, рога горных баранов.

С учётом того, что мы знаем о развитии систем различной природы — космических, планетарных, живых и даже социальных, самоорганизация в абсолютно чистом виде в природе вряд ли возможна. В большей или меньшей мере ей всегда сопутствуют внешние для конкретной системы воздействия. Так, многочисленные примеры конвергентного сходства быстроплавающих крупных животоядных форм (акула, ихтиозавр, дельфин и проч.) возникли как следствие необходимости преодолевать сопротивление плотной среды (воды). Ядовитые выделения, шипы, колючки и иглы, снижающие уязвимость организма растительной или животной природы, развивались как ответ на воздействия опасных животных: хищных, травоядных, всеядных, просто крупных.

11.10. Понятие биологической эволюции

Краткое рассмотрение основных эволюционных концепций даёт возможность убедиться, что эволюционные явления обнаруживаются на всех достаточно хорошо изученных организационных уровнях. Высказано мнение, что происхождение и эволюция жизни есть закономерный результат химической эволюции, более того — результат более масштабной эволюции планетных и иных космических систем. Во Вселенной выявлены материя, энергия и информация, важнейший атрибут известной нам Вселен-

ной — её постоянное движение, скорости которого очень неодинаковы. Формы движения различны, одна из них — эволюция.

Эволюция живой материи продолжается, пока воспроизводятся поколения (предков — потомков) в виде непрерывного потока живых систем любого уровня организации. **Биологическая эволюция есть потоки жизни в эволюционном пространстве-времени.** Это очень сложный процесс, в котором участвуют макромолекулы, гаметы, клетки, организмы, популяции, виды, сообщества, биосфера и все другие живые и биокосные (сочетающие живое и неорганическое) системы. Эволюция включает в себя онтогенезы особей (со всеми их общими и частными изменениями), адаптации, видообразование, вымирание биосистем, новообразования любого уровня организации. В ней могут сочетаться прогрессивные и регрессивные явления, чередоваться этапы стабильности и революционных преобразований биологической организации.

Эволюция разных уровней организации вполне реальна, но на каждом уровне она не является полностью автономной. Изменения последовательностей нуклеотидов могут оказаться селективно значимыми и отразиться на жизнеспособности клеток и многоклеточных особей. Эволюция многоклеточного организма означает и вероятную эволюцию своеобразного сообщества, хозяином которого является данный организм. Эволюция популяций может означать эволюционные последствия для популяционно — видового уровня (образование нового вида), новообразования на уровне особей и онтогенезов этого вида и изменения в генотипах; вероятны также изменения в конкурентоспособности нового вида с последствиями для местных сообществ. Яркой иллюстрацией к высказанной мысли является эволюция человека разумного: единственный вид расширил свою экологическую нишу до биосферного масштаба и стал ведущим фактором современной эволюции биосферы и её подсистем. Биологическая эволюция популяций человека многое дала для формирования человека, но уже тысячи лет ведущую роль в эволюции человечества выполняют факторы социальной природы.

Вопросы

1. Назовите достоинства эволюционной концепции Ж.Б.Ламарка.
2. Назовите факторы происхождения видов согласно концепции Ч.Дарвина.
3. Дайте объяснение вероятному происхождению лошади Пржевальского (или другого вида) с использованием (по возможности) концепций Ламарка и Дарвина.
4. На подходящем примере объясните действие факторов эволюции согласно СТЭ.

5. Какова роль гибридизации, переноса генов и других примеров синтезогенеза в эволюционном процессе?
6. Объясните вероятную роль катастрофических событий в эволюции живых систем.
7. Объясните роль закономерностей и факторы направленности в биологической эволюции. Приведите примеры.
8. Объясните существование концепции самоорганизации природных систем.

ГЛАВА 12

МЕХАНИЗМ И РЕЗУЛЬТАТЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

12.1. Методы искусственной эволюции

Искусственная эволюция — это прежде всего селекция, т. е. формирование пород, сортов и штаммов одомашненных и культивируемых организмов, что соответствует популяционно-видовому уровню биологической организации. Со временем объектами искусственной эволюции стали гены и клетки (генная и клеточная инженерия), биоценозы и экосистемы (экологическая инженерия).

Искусственная эволюция — это эволюция живых систем, осуществляемая человеком и направляемая в соответствии с его замыслом. На каждом уровне биологической организации она имеет свои особенности, её методы названы выше (3.12; 4.8; 5.2.9; 7.8; 8.8; 9.3; 11.2.1). Методы управления живыми системами можно разделить на две главные группы — эволюционные и онтогенетические. *Эволюционные методы* направлены на изменение биологической организации живой системы. В результате формируются новые штаммы, сорта, породы, виды, экосистемы. Возникшие изменения наследуются при воспроизведении всей биосистемы. *Онтогенетические методы* направлены на реализацию имеющихся возможностей биологической организации без её изменения. Это использование условий содержания, модификационной изменчивости, упражнений, вегетативного размножения. Деление на две группы методов затруднено для биосистем надвидовых уровней: биоценозов, экосистем и биосферы.

Эволюционные методы управления имеют в своей основе факторы естественной (12.3) и искусственной эволюции. В искусственной эволюции используются следующие основные факторы: перенос генов, наследственность, генотипическая изменчивость, искусственный отбор, системы скрещивания, интродукция и реинтродукция. *Системы скрещивания* включают изоляцию, отдалённое скрещивание и инбридинг, которые сочетают и дозируют.

Искусственная эволюция, как и естественная, порождает избыточные (незапланированные) эффекты, их главная причина — скоррелированность многих признаков фенотипа. Например, уже через 70 лет разведения

в вольерных условиях лисицы (серебристо-чёрные, платиновые и т. д.) стали достоверно отличаться от диких лисиц худшими способностями к высшей нервной деятельности (Крушинский, 1993). У домашних свиней головной мозг на 33% легче, чем у дикого кабана. Наряду с развитием ценных для человека свойств и потерей страха к человеку, одомашненные млекопитающие много потеряли в способности самостоятельно добывать пищу в природе и защищаться от хищников, в стойкости к болезням и абиотическим факторам среды.

12.2. Единицы эволюции

Единицами эволюции могут рассматриваться любые относительно автономно функционирующие живые системы: ген, макромолекула, гамета, клетка, спора, зигота, организм, онтогенез, единица бесполого размножения, популяция, вид, биоценоз, экосистема, биосфера. С общесистемных позиций *эволюция любой из названных биосистем означает изменение количества и качества составляющих её подсистем, утрату старых и образование новых связей между подсистемами.*

Единица отбора (12.3.4) в каждом конкретном случае эволюции представляет собой часть (подсистему) от эволюционирующей биосистемы. Однако эта целостная биосистема может, в свою очередь, оказаться единицей отбора в эволюции биосистемы более высокого ранга. Эволюция популяций основана на отборе составляющих её особей. Но и сама популяция может явиться единицей отбора в эволюции вида или биоценоза.

12.3. Факторы биологической эволюции

12.3.1. Наследственность

Наследственность биосистемы понимается как её способность к воспроизведению или как механизм воспроизведения. Понятие наследственности появилось для обозначения свойств организмов (включая человека). Его современное применение значительно расширилось и включает любые живые и биокосные системы. Эволюционная роль наследственности — консервативная. За свою очень длительную историю живые системы накопили много ценных свойств, которые и воспроизводятся механизмом наследственности. В каждом поколении биосистемы, прошедшие контроль естественного отбора, воспроизводят свои качества, которые, вероятно, будут полезны и для потомков. Несомненная полезность наследственности доказывается древностью и универсальностью её клеточных механизмов, например, генетического кода.

На клеточном, индивидуальном и популяционно-видовом уровнях эволюцией созданы особые наследственные подсистемы: ген, геном, гено-

тип, генофонд. На надвидовых уровнях организации подобных образований нет. На этих уровнях функцию воспроизведения выполняют сами биосистемы и их подсистемы. Например, в воспроизведении экосистем особое значение имеет почва с банком семян, спор, подземных зачатков растений, почвенными животными и бактериями. Для воспроизводства разрушенной экосистемы велика роль соседних экосистем, иногда такие экосистемы могут быть весьма удалёнными. Способные к активной или пассивной (с ветром, течениями, другими организмами) миграции разнообразные формы жизни уже через немногие часы, дни и месяцы начинают вновь заселять территории, лишённые жизни или обеднённые ею.

12.3.2. Избыточность

Избыточность обнаружена в живых системах любого уровня организации и проявляет себя многообразно. Основные формы избыточности: количественная, качественная, функциональная, конкурентная. Живые системы избыточны, например, в том смысле, что под действием неблагоприятных факторов они очень часто проявляют скрытые запасные потенции, позволяющие им пережить воздействие этих факторов и выработать приспособления к ним. Таковы примеры формирования популяций, стойких к сильнейшим ядам, в том числе таким, которых в природе не было — они были синтезированы человеком. Во многих природных популяциях выявлены особи, стойкие к высоким уровням радиации (5.2.7), популяции микроорганизмов способны быстро вырабатывать стойкость к антибиотикам.

В геномах клеток имеется избыточная ДНК, многократные повторы (копии) определённых генов. Под действием некоторых факторов клетки многоклеточных организмов способны к избыточному делению и патологическому разрастанию тканей — образуются опухоли. Как результат роста численности популяции возможна гибель от разных причин или миграционный выплеск избыточно размножившихся особей. В биоценозах нередко конкурирующие популяции разных видов, между которыми возможен отбор.

Количественная избыточность проявляет себя в потенциях (иногда очень значительных) к размножению. Самка гигантского кальмара производит миллионы яиц, после чего погибает. Берёза каждый год даёт многие миллионы семян. Однако лишь ничтожно малая часть этих яиц и семян даст начало особям, которые завершат свой жизненный путь в зрелом возрасте. Остальные рано или поздно будут использованы разнообразными потребителями, не реализовав своей наследственной роли. Примеры крайней количественной избыточности — нашествие саранчи, «мышьяная пасть», цветение водоёмов. Количественная избыточность делает возмож-

ной элиминацию (12.3.4) части подсистем биосистемы без утраты жизнеспособности последней.

Функциональная избыточность проявляется в полифункциональности органов, тканей и других биосистем. Ласты дельфина способствуют маневренности движения и участвуют в регуляции теплоотдачи. Передние конечности наземных млекопитающих способны выполнять разнообразные функции (движение, защита и нападение, уход за кожей), ещё больше их разнообразие среди обезьян. Печень млекопитающих выделяет желчь, накапливает гликоген (животный крахмал), витамин А, обеспечивает барьерную функцию и множество других функций. В ходе эволюции одни функции органов могут утрачиваться, но возникают другие. Помимо зрительной функции, глаза птиц и млекопитающих имеют сигнальное значение при внутривидовых и межвидовых контактах. Аппендикс человека функционирует как лимфоидный орган в составе иммунной системы организма.

Качественная избыточность в сочетании с конкурентной избыточностью проявляется в виде генотипической изменчивости. Особи одной популяции, генетически несколько разные, конкурируют между собой, в чём можно видеть пример внутривидовой борьбы за существование. Поскольку конкуренты несколько разные, шансы на выживание у таких особей тоже разные. Конкурентная избыточность необходима для отбора — естественного и искусственного, т. е. является фактором микроэволюции. В рамках СТЭ избыточности соответствует генотипическая изменчивость особей.

Для борьбы с щитовкой (насекомое, вредящее цитрусовым плантациям) во Флориде применяли цианистый водород. Начало было обнадеживающим, но уже к 1914 г. в ряде мест популяции щитовки проявили устойчивость к этому яду. Более широкие исследования показали, что в тех популяциях, которые не испытывали действие цианидов, уже прежде встречались особи, стойкие к этим веществам.

Функциональная избыточность характеризуется появлением новых качеств и служит в качестве фактора филогенеза. Колония из многих одноклеточных особей обретает новые качества и возможности, которых не было у отдельных клеток: лучшая защищённость от внешних воздействий, разделение функций между членами колонии и т. д. Первоначально волоски на теле мезозойских млекопитающих, видимо, выполняли чувствительную функцию. Как избыточное свойство возникла способность ограничивать потерю организмом тепла, со временем эта функция стала главной. Недавние находки китайских и американских палеонтологов в провинции Ляонинь показали, что оперение некоторых юрских динозавров появилось значительно раньше, чем сформировалась способность к полёту. Предполагается, что первоначальная функция оперения одного из видов (дромео-

завра) — защита от холода. Лишь впоследствии перьевого покрова стал частью новой адаптации некоторых древних ящеров к планированию и полёту на пути превращения в птиц.

12.3.3. Катастрофогены

Катастрофогены — факторы, повреждающие биосистемы (11.7). Природа катастрофогенов различна: они могут быть абиотическими (космическими и планетарными), биотическими и антропогенными. Их качественная особенность состоит в значительной мощности, вследствие чего они разрушительно действуют на биосистемы.

Частный случай катастрофогенов — мутагены, т. е. факторы, вызывающие мутации наследственного аппарата клетки или гамет (3.11.2). Более мощные катастрофогены могут разрушительно подействовать на популяции, виды, сообщества, экосистемы и биосферу. Пример катастрофогена, вызывающего глобальную экологическую катастрофу с массовым вымиранием организмов, — крупное космическое тело, упавшее на Землю (10.3; 11.7). Количество, например, астероидов в поясе между орбитами Марса и Юпитера приближается к 40 тыс. Астероиды диаметром в 50 м падают на Землю в среднем раз в столетие. Вероятность столкновения с астероидом в 1 км — раз в 250 тыс. лет.

Катастрофогены действуют на живые системы с разрушительной мощностью лишь изредка (периодически или эпизодически), поэтому даже после серьёзных разрушений популяции и сообщества имеют время и условия для восстановления. Под действием катастрофогенов часть биосистем вымирает; в выживших биосистемах эти факторы вызывают поломки, частичное разрушение биологической организации, умножая изменчивость биосистем. Направленность таких изменений в живой системе хаотична.

Среди биосистем, переживших удар катастрофогена и изменённых его разрушительным воздействием, может эффективно работать естественный отбор. Катастрофы в экосистемах и биосфере ускоряют эволюционные процессы, которые не только восстанавливают целостность нарушенных биосистем, но и способны существенно обновить их организацию (11.7). Катастрофогены и обусловленная ими изменчивость биосистем — неотъемлемая часть механизма биологической эволюции.

12.3.4. Естественный отбор

Понимание естественного отбора как выживания наиболее приспособленных тавтологично, ибо наиболее приспособленные — это те, которые выжили. Вот пример более строго и универсально сформулированного определения: *элементарный* (предельно простой) *акт отбора это адап-*

тивное упрощение биосистемы за счёт элиминации одной подсистемы и выживания другой из двух конкурирующих подсистем.

Эволюционная роль естественного отбора только одна — адаптирующая. Если среда или отдельный существенный её фактор направленно меняются (иссушение климата, глобальное потепление, увеличение солёности воды и проч.), то отбор будет вести популяцию к направленному приспособительному изменению соответствующих признаков и свойств популяции и её членов. Если среда относительно стабильна на протяжении значительного периода времени, отбор будет способствовать поддержанию прежнего, уже достигнутого уровня соответствия условиям среды. В этом случае проявится эффект устойчивого состояния популяции (или другой биосистемы), обеспечиваемый естественным отбором, который задаётся стабильным состоянием среды.

Даже в предельно постоянных условиях и при морфологической стабильности особей популяций на протяжении многих поколений (по данным палеонтологии) естественный отбор, видимо, не прекращается. Причина в том, что генетические механизмы в каждом поколении поддерживают и обновляют генотипическую изменчивость, поставляя в популяции особей разной жизнеспособности.

Природа естественного отбора двоична: в объекте отбора всегда выявляется выживающая подсистема (подсистемы) и элиминируемая подсистема (подсистемы). Под *элиминацией* понимается устранение. Элиминируемые формы могут быстро погибнуть, быть отстранёнными от участия в размножении, или давать мало потомства и со временем (через несколько или даже много поколений) исчезнуть из популяции. Элиминация — обязательная составная часть естественного отбора. Приведённое выше определение отбора и понимание его эволюционной роли удобны для целей моделирования эволюционного механизма и конкретных эволюционных ситуаций.

Единицы отбора — всегда подсистемы эволюционирующей биосистемы. Они примерно в такой же степени многообразны, как и единицы эволюции (12.2). Возможен отбор генов, гамет, клеток, зигот, организмов, семей, стай, колоний, популяций, видов, биоценозов, экосистем.

В ряде экспериментов было доказано предпочтение самками при спаривании самцов редких фенотипов в популяциях дрозофил, рыб, птиц, лабораторных мышей. Избирательно спаривались жеребцы лошади и кулана. Избирательно происходит опыление у цветковых растений, на рыльце пестика цветков которых очень часто попадает пыльца не только своего вида, но и многих других видов растений.

После засухи и бескормицы на Галапагосских о-вах (1970-е гг.) погибло 85 % дарвиновых вьюрков разных видов. Доступная пища, в основ-

ном, была представлена семенами с твёрдыми покровами. Гибли вьюрки со слабым клювом, мелкие и молодые особи. Из летописи известно, что после ужасного мора от чумы в Смоленске (1388 г.) выжили только 10 жителей. Предполагается, что выжившие были невосприимчивы к чуме. Это — примеры массовой элиминации. Роль отбора доказана в эволюции популяций разных видов, которые повышали стойкость к действию пестицидов и других губительных факторов (12.8).

Весной 1911 г. на одну из колоний пингвина Адели в Антарктиде (во время насиживания кладок) обрушилась смесь из подпруженной воды и снега, рухнула скала. Колония из многих сотен пингвинов была уничтожена. На оз. Магади в Кении (1962 г.) из яиц фламинго вылупились 800 тыс. птенцов. Из-за высокой солёности воды (и обрастания оперения кристалликами соли) всё потомство было обречено на гибель. Вмешательство людей позволило спасти половину птенцов. При таких масштабах элиминации выживают виды с обширным ареалом и множеством колоний и популяций.

Отбор подсистем происходит по определённому признаку (или признакам) — это *адаптивная точка отбора* (АТО). Если среда меняется направленно, то соответствующее изменившимся условиям среды приспособительное изменение поддерживается отбором. Таким образом в течение ряда лет может возрасти количество меланистов в популяциях бабочек и божьих коровок в условиях прогрессирующего промышленного загрязнения. В данном случае АТО — окраска насекомых.

Работы новосибирских учёных по селекции среди клеточных лисиц и песцов, направленные на выведение животных доверчивого, спокойного типа поведения, с которыми удобно работать селекционерам, дали положительный результат. Однако одновременно возникли признаки (явление корреляции), которые не планировались учёными. Появились особи с пегой окраской, висячими ушами, саблевидными и крючковидными хвостами. Течка у самок клеточных лисиц и песцов начиналась в разные сезоны года (в природе — только в конце зимы), как у домашних собак. Из этих данных следует, что отбор особей по определённым свойствам бывает избыточным по своим результатам: прогресс признаков, которые жёстко контролируются отбором, влечёт коррелятивные изменения.

Дефектность флоры и фауны (12.3.7) обычно не свойственна наземным экосистемам континентов, потому что хищники, их жертвы, другие члены биоценозов там бывают в избытке и конкурируют друг с другом. Континентальные биоценозы обычно формируются на основе межвидового отбора. Иноземные виды — вселенцы далеко не всегда оказываются способными внедриться в такие биоценозы, ибо им приходится вступать в конкуренцию с местными видами.

12.3.5. Селектогены

Адаптивную направленность процессу эволюции задаёт естественный отбор. Однако направлений отбора может быть множество. Направленность естественному отбору, в свою очередь, задают особые факторы — *селектогены*. В концепции Ч. Дарвина селектогенам соответствуют факторы борьбы за существование. Селектогены могут иметь внутреннюю природу, т. е. это особенности организации эволюционирующей биосистемы, которые способны задать отбору особей определённую направленность. Внешние селектогены — это факторы внутривидовой природы, воздействия со стороны других видов и факторы абиотической природы. В искусственной эволюции селектогенам соответствует замысел селекционера.

Эволюционная роль селектогенов в сочетании с действием соответствующих векторов (направлений) отбора прослежена во многих экспериментах и естественных эволюционных ситуациях. Палеонтологические материалы не дают оснований проследить работу естественного отбора, но роль селектогенов нередко может предполагаться достаточно уверенно.

Эволюция многих цветковых растений шла в тесном взаимодействии с насекомыми, выступавшими в роли эффективных опылителей. Цветы энтомофильных растений (источник нектара, пыльцы) были и остаются селектогенами для своих опылителей. В свою очередь насекомые — важные селектогены для многих цветковых растений. Результаты этого взаимодействия — выработка и поддержание взаимных адаптаций, обеспечивающих опыление цветков, питание насекомых и совместное существование из поколения в поколение.

В раннем голоцене в Северной Евразии отмечен климатический оптимум, сопровождавшийся некоторым увеличением высоты снежного покрова. Длина костей конечностей северного оленя увеличилась на 16–26 %. Удлинение ног, полезное в изменившихся условиях, отмечено также для волка и песца.

В наше время абиотические селектогены часто имеют антропогенное происхождение. В общеизвестном случае индустриального меланизма (берёзовая пяденица окрестностей Манчестера) новым фактором — селектогеном оказалось промышленное загрязнение атмосферы, повлекшее за собой гибель лишайников. Как показали исследования учёных многих стран, под действием пестицидов сотни видов животных, растений, грибов, микроорганизмов приобрели стойкость хотя бы к одному пестициду. Сопротивляемость к десяткам сильно ядовитых веществ, играющих роль селектогенов, выработали популяции комнатной мухи, таёжного клеща, некоторых видов комаров, серой крысы, домовый мыши. Более пятидесяти видов

комаров безболезненно для себя переносят контакт с ДДТ, линданом и дилдрином.

12.3.6. Изоляция и приток подсистем

Изоляция ограничивает обмен особями (и другими подсистемами) между популяциями и другими биосистемами. Эволюционное следствие изоляции — увеличение биологического своеобразия биосистемы или его поддержание. В эволюции популяций изоляция способствует видообразованию и препятствует межвидовым скрещиваниям. В филогенезе изоляция отражается в дивергенции (ветвлении) филогенетического древа.

Называют разные формы репродуктивной изоляции (11.3.5), среди которых основные — пространственная изоляция, наличие преград, несовпадение времени размножения, экологические, физиологические, морфологические, этологические и генетические препятствия для скрещивания. Степень изоляции может быть различной. Например, суслики малый и крапчатый в Нижнем Поволжье часто скрещиваются и, видимо, местные популяции этих видов нередко подпитываются генами близкого вида. Серая и чёрная вороны в узкой полосе контакта их ареалов (нижнее и среднее течение р. Енисей) скрещиваются, но жизнеспособность гибридов понижена, гибридных популяций не зарегистрировано. Гибриды лесной куницы и соболя (кидусы) известны для тайги бассейна Печоры и Северного Зауралья, но размножаться, видимо, они не в состоянии.

Приток подсистем может оказывать эффект, прямо противоположный изоляции: происходит обмен подсистемами и некоторое уменьшение биологических различий между биосистемами. За счёт миграций с последующим скрещиванием происходит обмен генами, особями популяций и видов (11.3.5).

Биоценозы могут обмениваться популяциями и видами. Считается, что тропические экосистемы, биоразнообразие которых обычно во много раз превосходит таковое умеренных широт, являются мощными генераторами новых видов. Отсюда вновь возникшие виды постепенно распространяются в умеренные и бореальные широты, обогащая их сообщества. Через Берингию десятки тыс. лет назад происходил взаимный обмен видами животных и растений Евразии и Северной Америки, которые пополняли местные биоценозы.

Изоляция и приток подсистем есть пара противоположно действующих факторов эволюции. Обычно между популяциями (или другими биосистемами) реализуется некоторая степень изоляции в сочетании с некоторым уровнем притока особей (и их генов) из соседних популяций. Биоты разных континентов (или океанов, морей, островов) могут обмениваться видами. В наше время обмен видами усилен деятельностью человека (интродукция).

12.3.7. Дрейф подсистем

Под *дрейфом подсистем* понимается изменение соотношения в биосистеме составляющих её подсистем по случайным причинам. Вероятные в этом случае различия признаков несущественны для выживания и не контролируются отбором. Такие безразличные для выживания признаки находятся в сфере действия предполагаемого дрейфа подсистем. В эволюционных ситуациях, где выбор невозможен (и отбор, как эволюционный фактор, не работает), случайность может иметь значение и для важных признаков. В таких случаях дрейф имеет своим результатом обеднение биосистемы за счёт утраты генов, генотипов, других подсистем.

Идея дрейфа нейтральных различий хорошо согласуется с представлениями о нейтральной эволюции макромолекул (11.8), с положениями об эволюции популяций согласно СТЭ (11.3). Считается, что эффект дрейфа наиболее вероятен при малом количестве подсистем. Эффект дрейфа генов достаточно вероятен и более понятен в отношении эволюции митохондриальной ДНК (мтДНК), которая наследуется только по женской линии (3.7). Мужская мтДНК полностью утрачивается из родословной, а вместе с ней — мтДНК, полученная сыном от матери. Так объясняется пониженное разнообразие митохондриальной ДНК.

Существенными для местных экосистем могут оказаться случайные события в процессе заселения островов (или островных ландшафтов), что изучается биогеографией. На океанических островах часто не бывает местных наземных хищников (*дефектность* фауны) либо есть только один вид в роли хищника (например, вид змей), и межвидовой отбор хищников был невозможен. Появление на таких островах завезённых человеком кошек, мангустов, собак, свиней, змей и других хищных или всеядных животных часто становится катастрофическим (т. е. неадаптивным) для местных наземных (или наземно гнездящихся) животных.

Кроме названных ситуаций, безразличные признаки могут сохраняться в живых системах неопределённо долгое время в силу корреляций (12.3.4) как побочный (избыточный) эффект естественного отбора.

12.3.8. Взаимодействие факторов эволюции

Кроме уже названных факторов эволюции, *давление жизни* (по Вернадскому) придаёт потокам жизни движение в пространстве (распространение в новые условия, биотопы, среды жизни) и времени — продолжение жизни в новых поколениях. *Сопротивление среды* оказывает противодействие потокам жизни, ограничивая распространение живых систем. Ограничивающее значение могут иметь недостаток пищи, неблагоприятные абиотические факторы, конкуренты и враги, человек. Ни один из эволюци-

онных факторов не имеет исключительной творческой роли. ***Новые эволюционные качества возникают как результат взаимодействия всех (или нескольких) эволюционных факторов.***

В ситуации с популяциями берёзовых пядениц, обитающих в окрестностях Манчестера (Англия) и ведущих ночной образ жизни, можно назвать ряд взаимодействующих эволюционных факторов. Популяции этих бабочек и раньше обладали высоким репродуктивным потенциалом и генетическим разнообразием, т. е. количественной и качественной избыточностью. Тёмноокрашенные бабочки были относительно редкими, поскольку чаще элиминировались насекомоядными птицами, чем светлые особи, которые были менее заметны на фоне светлых лишайников, которыми обрастали стволы деревьев. Тёмные бабочки не исчезали полностью из популяций, скорее всего, по причине повторных мутаций.

Промышленные дымы всё сильнее загрязняли среду обитания бабочек, включая воздух, лишайники, поверхность деревьев и ткани растений и животных. Лишайников становилось меньше, проницаемость задымлённого воздуха для солнечных лучей снизилась. Изменилось направление естественного отбора, но причины этого во всей полноте пока не выяснены. Известно, что бабочки, имеющие ночной образ активности, выбирают подходящий (маскирующий) фон места для днёвки. Среди жертв насекомоядных птиц (установлено фактически по остающимся крыльям) сохранялась сравнительно высокая доля светлых бабочек. В популяциях, напротив, стала расти доля выживающих тёмных бабочек, причём известно не менее двух мутаций (неаллельных друг другу), которым в фенотипе соответствует тёмная окраска. Если в 1848 г. в местных популяциях тёмные бабочки встречались единично, то в 1895 г. они составили 98%.

Итак, местные популяции берёзовой пяденицы были вполне адаптивны по отношению к среде обитания до индустриального загрязнения. Но популяции были генетически избыточны (встречались тёмные мутанты). Загрязнение среды изменило направление естественного отбора бабочек по окраске. Наследственность воспроизводила признаки выживающих особей. Новым условиям лучше соответствовали популяции с преобладанием тёмных бабочек. В XX в. меры охраны природы в Англии способствовали снижению уровня загрязнения среды. Вслед за этим стала снижаться доля тёмных бабочек в популяциях берёзовой пяденицы. И в этом случае динамика генетического состава популяций оказалась адаптивной. Сходные меланистические изменения были отмечены среди 70 видов европейских бабочек, а также в популяциях двухточечных божьих коровок.

Эволюционные новообразования, возникшие при участии отбора, обычно бывают избыточными по причине сцепленности многих признаков и коррелятивной изменчивости (11.2.1). Канарейка легко скрещивается

с огненным чижом, что позволило получить красных канареек. Однако красная окраска генетически сцеплена с неблагоприятными (с точки зрения ценителей пения птиц) изменениями в пении.

12.4. Эволюционные адаптации

12.4.1. Основные типы адаптаций

Результатом естественного отбора и приспособительных прижизненных изменений является приспособленность живых систем, обеспечивающая их нормальное функционирование, дальнейшее выживание и успешное размножение. Селектогены оставляют след в организации биосистемы, который может быть «прочтён» в результате современного исследования. Например, рудименты глаз кротов и слепых рыб, обитающих в некоторых пещерах, свидетельствуют о прежде нормально функционирующем зрении предковых форм. Косточки среднего уха наземных позвоночных происходят из жаберного скелета рыбообразных предков.

Не все фрагменты и признаки биологической организации строго адаптивны. Часть из них неадаптивна (11.8; 12.3.7). Функционирование таких факторов, как катастрофогены, избыточность, дрейф подсистем, с одной стороны, постоянно воспроизводит нейтральные и даже вредные элементы биологической организации (например, летальные мутации), с другой — делает необходимой работу естественного отбора.

Тем не менее, в основном биологическая организация адаптивна. Биологическая эволюция обычно также имеет адаптивную направленность. Среди адаптаций выделяют ряд типов. *Онтогенетические* адаптации реализуются в ходе индивидуального развития, таковы примеры модификационной изменчивости, поведенческие реакции. Благодаря онтогенетическим адаптациям живые системы более гибко отвечают на воздействия среды обитания. *Эволюционные* адаптации формируются при участии селектогенов и естественного отбора за ряд поколений. *Коадаптации* — обоюдные адаптации двух эволюционно взаимодействующих биосистем, например, насекомого — опылителя и цветкового растения.

Биосистемные адаптации всегда взаимны (т. е. это коадаптации), среди них можно различить клеточные, индивидуальные, популяционно-видовые, биоценотические. Биосистемные адаптации обеспечивают функционирование соответствующей биосистемы.

Органеллы необходимы для функционирования клетки, органы и ткани — для жизнедеятельности организма. Полиморфизм особей, забота о потомстве, стадность и колониальность — примеры биосистемных популяционных адаптаций. Взаимные приспособления в паре хищник–жертва — это примеры биоценотических адаптаций. Скорость движения каша-

лота и его главной жертвы — кальмаров, примерно одинакова. С помощью инфразвука хищник оглушает кальмаров, так решается задача его питания. Для многих растений характерно накопление в своих органах веществ с вяжущими свойствами, горьких или даже ядовитых для растительноядных животных. В лиственных и смешанных лесах Западной Сибири в годы высокой численности гусениц непарного шелкопряда в листьях накапливаются вещества, делающие их менее привлекательными для гусениц. **Мимикрия** (подражательное сходство) неядовитого вида с ядовитым (или опасным по другой причине) видом повышает шансы на выживание вида — модели при наличии в сообществе ядовитого оригинала.

Экоадаптации — это приспособления биосистем к абиотическим факторам среды обитания. Среди них есть клеточные, индивидуальные, популяционно-видовые и биоценотические. **Репарации** — клеточные экоадаптации, это система самоизлечения повреждений в цепи ДНК. Способность к фотосинтезу за счёт красных лучей отличает зелёные растения от некоторых прокариотов, фотосинтезирующих за счёт энергии ультрафиолетовых лучей. Термостойкость бактерий из горячих источников или холодостойкость некоторых водорослей (красный снег), нейтральная плавучесть планктонных организмов — примеры индивидуальных экоадаптаций. Теплокровные животные способны активно жить в широком диапазоне температурных изменений. Организмы и их группы имеют предпочитаемые биотопы и меняют их в разное время года (копытные и хищные млекопитающие в горах). Экоадаптация тундровых биоценозов — высокая доля перелётных птиц и кочующих млекопитающих. Ярусное распределение организмов в экосистеме способствует большей эффективности в использовании потоков солнечной энергии и вещества (в том числе воды).

Миксадаптации — системы изменений, производимых организмами в окружающей среде; эти изменения облегчают функционирование биосистем. Выделяются индивидуальные и популяционные миксадаптации. Это укрытия, норы, гнёзда насекомых, птиц и других животных, нередко очень сложные и трудоёмкие. Коммуникативные системы животных (5.2.4) облегчают взаимодействие членов популяций. Яркий пример таких адаптаций — элементы нашей цивилизации (жильё, поселения, дороги, системы связи и т. д.).

Биосферные адаптации обеспечивают целостное функционирование биосферы. Таковы зональность биосферы, наличие в ней фотобиоса и хемобиоса (адаптации к использованию энергии Солнца и химических превращений), способность биосферы к относительному гомеостазу, биосферный круговорот вещества и потоки энергии, высокое содержание кислорода в атмосфере и защитный озоновый экран.

Под *преадаптациями* понимаются приспособления, которые сложились в определённых условиях, но с переходом в новые условия (даже в новую среду) оказались достаточно полезными или даже более перспективными, чем ранее. Конечности кистепёрых рыб девонского периода (6.6.2.1) представляли собой особого строения плавники рычажного типа, скелет и мускулатура которых обеспечивали им достаточную подвижность. С помощью таких конечностей кистепёрые могли «ходить» в воде неглубоких водоёмов. Со временем кистепёрые породили стегоцефалов — ранних амфибий, которые использовали конечности такого типа в полуводных условиях. Передние конечности хватательного типа обезьян, вполне полезные при древесном образе жизни, были унаследованы человеком и стали руками, которые доказали свою функциональную универсальность и эффективность как органы труда.

12.4.2. Адаптивное и неадаптивное в биологической организации

Полезность адаптаций проверялась многочисленными экспериментами и наблюдениями. В одной серии наблюдений (Флорида) исследователи отслеживали эффективность охоты цапли за рыбой. Из 2592 рыб, не имевших защитных приспособлений, сбежали только 13 (0,5%). Из 239 сомиков (*Amiurus*), имеющих колючие плавники, спаслись 20 (8,4%).

Все адаптации относительны. Кошачьи — весьма хорошо вооружённые хищники. В африканских саваннах у гепарда оказалось 80 % успешных охот, у прайда львов в том же месте только 10–20 %. Но львы и гиены нередко отнимают у гепардов их добычу. Под *относительностью адаптаций* понимается их ограниченная полезность, не гарантирующая стоцентное выживание биосистем. Адаптации полезны лишь в определённых условиях, которые со временем могут измениться да и не везде имеются. Особи в популяции проявляют генотипическую изменчивость и уже поэтому имеют разную жизнеспособность. О наличии неадаптивных признаков было сказано выше (11.8; 12.3.7).

Различение эволюционных и онтогенетических адаптаций довольно условно. Готовность к приспособительным модификациям, разнообразным поведенческим реакциям, повышающим жизнеспособность особей, также является результатом эволюции соответствующих биосистем. Вообще, приспособительная активность особей, которая не рассматривается в СТЭ, но которой ещё Ламарк уделял большое внимание, имеет существенное значение для выживания и последующей эволюции биосистем. Индивидуум может приспособливаться в течение своей жизни на основе изменений морфологии, физиологии и поведения. Кроме того, за время жизни особи в её клетки могут внедриться вирусы, чужие плазмиды и другие мобиль-

ные генетические фрагменты. Обусловленные ими новые признаки могут наследоваться последующими поколениями.

Условия обитания разнообразны в пространстве и переменчивы во времени. Поэтому в столь динамичной биосфере вполне совершенные, абсолютно приспособленные биосистемы нереальны. Многообразие полезных адаптаций разного уровня и готовность к онтогенетическим и эволюционным приспособительным изменениям, как правило, обеспечивают достаточную жизнеспособность живых систем. ***Выживаемость — главная интегральная адаптация любой биосистемы.***

12.5. Видообразование

12.5.1. Основные теоретические положения

Учение Ч. Дарвина о происхождении видов может быть определено как градуализм (11.4). В основе градуализма — уверенность в медленном, постепенном накоплении мелких различий между двумя популяциями, которые со временем достигают уровня подвидовых, а через достаточно большое время подвиды могут стать самостоятельными разными видами. Однако уже в XIX столетии А. Келликер, В. Вааген и другие учёные допускали внезапное возникновение новых видов, всего лишь за немногие поколения. В наше время это направление эволюционной мысли выразилось в концепциях сальтационизма (11.4). Обе точки зрения (градуализм и сальтационизм) имеют теоретическое обоснование и фактическое подтверждение.

Один вид со временем может превратиться в новый вид без умножения количества видов и без дивергенции. Новый вид может возникнуть из подвида или локальной популяции при участии дивергенции, т. е. процесса разделения одного вида на два. Основой для образования нового вида может стать небольшая группа особей или даже единичные особи. Беременная самка способна основать новую популяцию, из которой может сформироваться новый вид. За счёт бесполого размножения возможно появление нового вида и от единственной особи. В последних случаях шансы на выживание потомства особи — основательницы невелики, но всё же реальны.

Время, достаточное для образования нового вида (видов), может быть различным: от десятков тысяч лет до сотен лет и, быть может, до времени, за которое сменяются одно — два поколения.

Процесс видообразования детерминируется совместным действием всех или многих из факторов эволюции (11.3; 12.3). Однако особое значение для видообразования имеет репродуктивная изоляция, те или иные формы которой обязательны для формирования новых видов и сохранения их самостоятельности. Значение изоляции хорошо иллюстрируется примерами из селекции, где такую же роль играет изоляция при создании новых

пород и сортов и последующем их сохранении. Достаточно собаководам снять репродуктивные ограничения между разными породами собак, чтобы через несколько поколений полностью утратить породы и получить популяцию из фенотипически очень разнообразных помесных собак. Утрата породных свойств известна из многих примеров одичания домашних животных: собак, крупного рогатого скота, свиней, лошадей (знаменитые мустанги), ослов, верблюдов.

Отличие естественных видов от пород животных состоит в том, что для первых действительны естественные механизмы репродуктивной изоляции от других видов. Основные формы изоляции были названы выше (11.3.5). Различают несколько типов видообразования, которые выделяют по ведущим типам изоляции и некоторым другим особенностям.

12.5.2. Географическое видообразование

Географическое (аллопатрическое) видообразование происходит с участием пространственной изоляции, включая географические или экологические преграды, высотную и глубинную поясность или ярусность. Этот тип видообразования имеет наиболее хорошо разработанную теоретическую часть (Майр, 1942), органично сочетающуюся с учением о микроэволюции, и очень значительную фактическую основу. При наличии достаточно протяжённого ареала вид образует некоторое количество популяций, часто сравнительно хорошо изолированных друг от друга географической удалённостью, которая может усугубляться наличием преград: крупных рек, морских заливов, горных хребтов, несвойственных для вида биотопов, преград антропогенного происхождения. Видообразованию способствует изоляция популяций, заселяющих отдельные озёра или океанические острова.

Установлено, что континентальные оледенения Европы четвертичного периода заметно сократили ареалы многих когда-то широко распространённых видов Евразии. Сохранившиеся к западу, югу и востоку от занятых ледниками территорий популяции в условиях возросшей изоляции сохранились после отступления ледников до нашего времени как своеобразные виды. Так складывалось разнообразие видов и их видовые ареалы: серой и чёрной вороны, голубой сороки, ландыша майского с подвидами — европейским, закавказским и дальневосточным. В 1418 г. на о. Порто-Санто (близ о. Мадейра) была выпущена с корабля крольчиха с потомством. В отсутствие хищников кролики успешно размножились и на конец XIX столетия сформировалась популяция (кролик Гексли) с особями своеобразной окраски и размеров. Подобных островных популяций домашнего кролика на островах Мирового океана множество. Их видовой статус, видимо, будет уточняться.

Фауна Северной Америки и Евразии имеет много общих элементов в виде родственных видов или разных подвидов одних и тех же видов (бурый медведь, серый волк, благородный олень, лоси, некоторые суслики и т. д.). С учётом эпизодически возникавшего (на время) в четвертичном периоде сухопутного межконтинентального моста (Берингия) эти факты достаточно хорошо объясняются в соответствии с теорией географического видообразования. Подобным образом объясняются многочисленные примеры видов — эндемиков в хорошо изолированной фауне оз. Байкал (нерпа, голомянка, бычки) и оз. Танганьика.

Виды, возникшие путём географического видообразования, могут впоследствии обитать совместно (симпатрически) без межвидового скрещивания, при условии выработки у них других форм изоляции. Симпатрия таких видов вторична.

12.5.3. Симпатрическое видообразование

При *симпатрическом* видообразовании пространственная изоляция отсутствует, новый вид возникает из популяции, симпатрия которой с родительской популяцией была первичной.

Предполагается, что в одной и той же популяции появляются единичные особи, не способные скрещиваться с остальными членами популяции. Если эти нетипичные особи (особь) не утратили способности к размножению, то есть вероятность формирования новой популяции, которая может дать начало новому виду. Предполагается, что такие формы изоляции, как фенологическая, генетическая, физиологическая, этологическая могут послужить условием симпатрического видообразования.

Хорошей моделью возможного пути видообразования на основе фенологической изоляции служат результаты исследований, проведённых Н. В. Цингером в начале XX в. Он изучал растение погремек большой на лугах и полях России. На нескосываемых лугах растения этого вида цветут в течение большей части лета. При однократном (за лето) сенокосении в течение многих лет на лугу формируются две расы погремка большого — ранняя и поздняя: одна из них успевает отцвести и дать семена до покоса; поздняя раса вегетирует, цветёт и успешно даёт семена после покоса.

Известны две расы горбуши, которые, видимо, не скрещиваются (Кирпичников, 1990). Одна из рас нерестится в чётные годы, в её популяциях преобладают особи с 52 хромосомами. Другая раса нерестится в нечётные годы, в ней преобладают особи с 53 и 54 хромосомами.

Полиплоидизация (3.11.1) существенно снижает плодовитость организмов, зато полиплоидные особи обычно надёжно изолированы генетически от родительской популяции. Полиплоидные особи всё же способны к размножению, если не половым, то бесполом путём, и полиплоидизация

представляет собой вполне реальный способ видообразования. Полиплоидные виды составляют среди папоротников 95 %, а среди покрытосеменных — 47 %. Есть они среди водорослей, грибов и простейших. Нередки полиплоиды в разных классах червей, известны они среди рыб и других животных. Под Москвой среди рыб щиповок (Карпообразные) выявлены два диплоидных, один триплоидный и два тетраплоидных вида (Васильева и др., 1989). Возможно, что на основе полиплоидизации видообразование происходит по типу симпатрического.

12.5.4. Гибридогенное видообразование

При *гибридогенном* видообразовании нарушается механизм изоляции, что приводит к гибридизации особей разных видов или даже разных родов. Отмечена лёгкость гибридизации и плодовитость гибридов между разными видами макаков (Приматы), накоплены данные о многих вариантах межвидовой гибридизации особей животных разных таксонов (5.1.2). В Исландии 60–70 % крупных чаек (серебристая чайка и бургомистр) имеют гибридное происхождение. Происходящее изменение генофонда популяций чаек очевидно; возможно, это часть процесса, который со временем приведёт к образованию нового вида. Следует учесть, что рождение гибридных особей может быть довольно частым явлением, но далеко не всегда это означает вероятность образования нового вида (11.5).

Эксперименты на растениях показали возможность получения вполне плодовитых гибридных форм примул, пикульников. Гибридное происхождение имеет садовая земляника. Б.Л. Астауровым (1940-е гг.) получен гибридный тетраплоидный вид шелкопряда. В природе известны виды растений гибридного происхождения: рябинокизильник (южная Якутия), малина, смородина, полынь и другие; очень часто эти гибридные виды полиплоидны. Гибридные формы известны среди рыб (виды пецилий), скальных ящериц Кавказа. Предполагается, что домашняя кошка представляет собой гибридный вид, предки которого — лесная и степная кошки (Пузаченко, 1996).

Известно также, что полиплоидизация облегчает видообразование на основе гибридогенеза (12.5.3). У скальных ящериц Кавказа известны обоеполые виды и бессамцовые виды, размножающиеся партеногенетически. Кроме того, нередко гибридные особи: диплоидные и триплоидные, из них последние обычно стерильны. Выявлены также виды гибридного происхождения.

12.6. Биологический прогресс

Поверхность Земли поначалу осваивали прокариоты, потом их дополнили и потеснили в биосфере эукариотные одноклеточные и многоклеточ-

ные организмы. Среди многоклеточных появлялись всё более сложно организованные формы. История развития жизни на Земле отражает общую тенденцию к усложнению, увеличению разнообразия и совершенства всё более новых форм жизни. Например, в теле губок известно 5 типов клеток, кораллов и медуз — 7, червей и гребневиков — 20, моллюсков и членистоногих — более 50, млекопитающих — более 200. Факты из истории биосферы нашли выражение в идее биологического прогресса, родившейся ещё в античное время и чётко сформулированной Ж. Б. Ламарком (11.1). Учение о биологическом прогрессе развили А. Н. Северцов (1925) и Дж. Хаксли (1954).

В широком смысле этого понятия под *биологическим прогрессом* понимают успешное выживание живой системы. Критерий биологического прогресса — процветание, т. е. растущая численность, расширение ареала и экологической ниши, увеличение биоразнообразия (богатства генофонда, разнообразия генотипов, видов, родов и других таксонов), устойчивость развития. Полезно использовать сравнение двух или более живых систем с применением данного критерия. Для вывода о биологической прогрессивности вида, класса или другой живой системы не имеют значения высота организации, сложность и степень совершенства, геологический возраст.

Биологически прогрессивными в начале кайнозоя показали себя в сравнении с динозаврами млекопитающие. Среди пресмыкающихся в наше время наиболее прогрессивными оказались змеи, многие из которых, кстати, успешно питаются теплокровными животными — птицами (гюрза), мелкими и средних размеров млекопитающими (гремучие змеи, удавы, питоны). В наше время процветают синантропные виды растений (крапива, лопух, горец птичий) и животных (комнатная муха, серая ворона, серая крыса, домовая мышь), кишечная палочка, вирус гриппа. В изменённой человеком биосфере климаксные сообщества перестали быть наиболее устойчивыми, напротив, так называемые временные сообщества становятся всё более распространёнными и, видимо, процветают (8.5). В ландшафтах России, испытывающих интенсивное воздействие человека, на месте таёжных хвойных лесов всё более обычны леса с доминированием берёзы, осины, ольхи, ивы.

Противоположно биологическому прогрессу понятие вымирания (12.7). Вымершим считается вид (или другой таксон), после которого не сохранилось потомков. Вымерло подавляющее большинство видов, которые появлялись на Земле за почти 4 млрд. лет истории биологической эволюции (6.7; 10.3). Вымерли аммониты, мамонты, шерстистый носорог, морская корова, эпиорнисы Мадагаскара (гигантские бескрылые птицы) и многие другие виды.

Биологическое процветание может достигаться разными путями. Различают основные пути биологического прогресса: арогенез, аллогенез,

регресс. Под *арогенезом* (ароморфозом) понимают путь усовершенствования биологической организации. Усовершенствование может проявляться в некотором снижении зависимости от условий абиотической среды, увеличении дифференцированности организма, повышении энергии жизнедеятельности, возрастании количества информации в биосистеме. Критерий арогенеза — его универсальность. Так, теплокровность птиц и млекопитающих позволяет им вести круглогодично активный образ жизни даже в высоких широтах. Широкое распространение этих двух классов позвоночных животных, обитание в очень разных местообитаниях понимается как меньшая зависимость от абиотических факторов среды обитания.

Другие примеры арогенезов: возникновение фототрофности зелёных растений, клеточного строения подавляющего большинства организмов, многоклеточности, формирование амниотических оболочек наземных позвоночных, что обеспечило последним возможность размножения вне водных условий, эволюционное образование головного мозга человека.

Даже самый высокий уровень биологической организации не означает полной независимости вида от факторов среды обитания. Современный человек получает, как и прежде, вещество и энергию из окружающей среды. Очевиден рост мощности потоков вещества и энергии, контролируемых человеком, расширение экологической ниши (8.6.4).

Аллогенез (идиоадаптация) есть частное эволюционное приспособление к определённым условиям среды (12.4); таковы многие адаптации и, в том числе, явления конвергенции (11.6). В этой категории прогресса повышение уровня организации не является обязательным. Зато нередки примеры высокой эффективности функционирования биосистем, имеющих определённые частные приспособления: таковы предельно высокая скорость полёта стрижа (до 150 км/час) или плавания меч-рыбы, выдающаяся термостойкость и холодостойкость бактерий и т. д. Организация корневой системы, ствола, кроны, листьев, цветов и плодов, тканей, клеток и клеточных органелл растительного организма соответствует выполняемой ими функции и условиям среды. Клыки и в целом зубная система, конечности, когти, органы чувств, сложные формы поведения, которые свойственны хищным птицам и млекопитающим, обеспечивают им успех в питании чуткими, осторожными, достаточно подвижными, нередко крупными и хорошо защищёнными растительноядными животными.

Всякий эволюционный прогресс в свойствах живых систем относительно прогрессивным изменениям с обязательностью сопутствуют регрессивные. *Регресс* биологической организации означает упрощение или обратное развитие (*редукцию*). Переход к эндопаразитизму круглых и плоских червей провоцировал развитие ряда аллогенезов: обоеполости, наличия органов прикрепления (присоски, крючья), питания всей поверхностью

тела, значительной плодовитости и проч. У эндопаразитов частично или полностью утрачиваются органы чувств, пищеварения, ограничиваются возможности подвижности. Млекопитающие, обретя в ходе эволюции теплокровность, в значительной мере потеряли способность переносить глубокое охлаждение. Мощное развитие третьего пальца у лошадей сопряжено с редукцией остальных пальцев. Китообразные совершенствовали свои гидродинамические свойства одновременно с редукцией конечностей.

Из других форм биологического прогресса отметим *биотехнический прогресс*, под которым понимают достижения эволюции в решении определённых биотехнических проблем. Эта сторона биологии используется наукой бионикой и быстро развивающейся биотехнологией. Высокая скорость движения животных на суше (гепард, вилорог), в воздухе (стриж, сапсан), в воде (меч-рыба, дельфины) сочетается с относительно небольшими затратами энергии. Для торпед и подводных лодок удалось подобрать эластичное покрытие, которое моделирует покровные ткани дельфинов и обеспечивает высокую скорость движения без увеличения мощности двигателей. Организмам, органам и клеткам свойственна высокая эффективность функционирования при миниатюрности систем, которые совершают определённый биотехнический процесс. Это может быть выделение тепловой энергии или совершение работы, синтез гормонов, других белков, органических кислот, ядов и прочих веществ, распознавание веществ, рассеянных в среде в ничтожно малых концентрациях (органами химического чувства), обезвреживание ядовитых веществ и способность обитать при повышенной солёности среды и вообще в экстремальных условиях. Последние из названных свойств обычны для прокариотов, среди которых есть археобактерии, обитающие в подводных океанических «оазисах» при температуре воды до +110° С.

12.7. Проблема вымирания

Биологические виды не существуют вечно. Со времён Ж. Кювье палеонтологи установили многочисленные факты обновления земных фаун и флор: с течением времени часть таксонов вымирала, на их месте в древних экосистемах появлялись другие группы организмов. Происходил своего рода исторический оборот биоты, скорость которого в отдельные моменты геологической истории оказывалась повышенной. Этим моментам соответствовали эпохи массовых вымираний, за которыми всегда следовали эпохи сравнительно быстрого (в масштабах геологического времени) восстановления биоразнообразия. В палеонтологии введено понятие «фонового» вымирания, которое рассчитывают как среднее значение показателей вымирания за геологически значимые отрезки времени. Сравнение с фоно-

вым вымиранием позволяет учёным выделить моменты повышенной интенсивности вымирания. Принята фоновая оценка скорости современного вымирания — 1 вымирающий вид на миллион существующих видов в год.

Вымирание 50–90 % таксонов, составляющих биоту определённого масштаба в течение геологического периода (яруса), при той же скорости возникновения новых таксонов принято считать средним (фоновым) показателем скорости обновления биоты. Наиболее разрушительным для глобального биоразнообразия было великое вымирание в конце пермского периода (230 млн. лет назад), в ходе которого из палеонтологической летописи исчезли 52 % семейств и 90 % родов за время около 15 млн. лет. Великих массовых вымираний в истории фанерозоя (последние 570 млн. лет) насчитывают всего 4–5; заметных эпизодов ускоренного вымирания (в сравнении с фоновым вымиранием) за это же время насчитывается около 30 (Соколов, Барсков, 1988).

Накоплено много данных о длительности существования вымерших и *рецентных* (современных) видов, принадлежащих различным классам и типам. Среди млекопитающих виды существуют обычно от 600 тыс. до 5 млн. лет, а в среднем 2–3 млн. лет. Таксоны более высокого уровня, включающие в себя, как правило, множество видов, оказываются в среднем значительно более долговечными, чем отдельные виды. Длительность существования родов млекопитающих составляет в среднем около 8 млн. лет, семейств — около 30, отрядов — 73 млн. лет. Из таксономических типов вымерли лишь единичные. Пока нет данных о вымирании царств.

Виды вымирают и в наши дни, в частности, это виды, которые ещё не описаны систематиками, из числа тех многих миллионов, населяющих, как предполагается, нашу Землю. Наиболее вероятны такие вымирания в дождевых тропических лесах — особенно богатых биомах биосферы. К началу третьего тысячелетия в экваториальных лесах Африки (горы Вирунга) сохранилось всего около 350 особей горной гориллы: уникальный подвид (согласно другой точке зрения — вид) находится в критическом состоянии.

Согласно исследованиям, проведённым учёными мира по линии Международного союза охраны природы (МСОП, на 1996 г.), из 4630 видов млекопитающих планеты в критическом состоянии (1-я категория) находятся 169 видов, в опасном состоянии (2-я категория) — 315, в уязвимом (3-я категория) — 612. К первой категории отнесены виды, численность которых за последние 10 лет снизилась на 80 %.

Считается, что темп вымирания видов быстро нарастает и в последние десятилетия приближается к скорости, с которой происходило вымирание на границе мел — палеоген. Предполагается, что исчезновение животных происходит со скоростью 1 вид в час! В основном это животные тропических лесов. Согласно оценкам учёных, за последние 10 тыс. лет средняя

скорость вымирания млекопитающих и птиц возросла в 1000 раз. За последние 100 лет с лица Земли исчезли (или близки к тому) более 1 тыс. видов позвоночных животных. Только за 10 лет (с 1975 по 1985 гг.) скорость вымирания видов возросла в 10 раз! Согласно расчётам П.Эрлиха, при фоновой скорости вымирания 1 вид на миллион видов в год, за период с 1986 по 1990 гг. на Земле вымерли 15 видов млекопитающих и птиц, что даёт значение скорости вымирания в 250 видов на миллион видов в год.

Скорость исчезновения растений нарастает столь же заметно. За последние 100 лет с лица Земли исчезли (или близки к тому) около 25 тыс. видов высших растений. Примерно 10 % видов растений мира находится под угрозой вымирания.

Надежды на то, что вымирание будет уравниваться столь же быстрым видообразованием, пока не имеют достаточных подтверждений; естественное видообразование, как правило, занимает время от сотен лет до десятков тыс. лет и даже больше (12.5). Над биосферой и человечеством нависла угроза снижения видового богатства до того опасного уровня, при котором будут разрушаться экосистемы, снижаться их продуктивность и способность экосистем и биосферы к самовосстановлению.

Для выживания природных популяций неблагоприятна утрата генетического разнообразия. Этому могут способствовать снижение численности, увеличение частоты близкородственных скрещиваний и возрастание степени гомозиготности. Генетическому «здоровью» популяций, напротив, способствует генетическая разнокачественность популяций одного вида и некоторые возможности по обмену особями между популяциями. Известно, что среди современных представителей семейства кошачьих гепард — один из наиболее вероятных кандидатов на вымирание. На территории бывшего Советского Союза гепардов больше нет, другие популяции азиатского гепарда находятся под угрозой исчезновения. Несколько лучше состояние африканских популяций гепарда, хотя и там ареал вида значительно сократился. Учёные предполагают, что жизнеспособность популяций гепарда ослаблена из-за присущей популяциям этого вида пониженной степени генетической изменчивости. Однако ещё более очевидна связь вымирания гепардов с недостаточной обеспеченностью пищей из-за снижения численности антилоп некрупных видов (результат действия антропогенных факторов) и конкуренции с другими хищниками.

Естественно, что вымирание популяций, включая подвидовые, происходит значительно чаще, чем вымирание целых видов. Более того, множество организмов (растений, беспозвоночных и мелких позвоночных животных, грибов и микроорганизмов) могут вымирать целыми популяциями и видами, и это далеко не всегда будет замечено людьми, ибо осуществить достаточно эффективный и полный мониторинг состояния глобального биоразнообразия человечество ещё не в силах.

Сохранение породного и сортового многообразия приобрело характер проблемы по мере интенсификации сельского хозяйства и всё более широкого распространения в мировых масштабах домашних животных и культурных растений лишь немногих пород и сортов из числа наиболее продуктивных. Это повлекло за собой утрату интереса к сохранению многих местных сортов и пород, которые при меньшей продуктивности имеют множество ценных свойств и прежде всего — лучшее соответствие местным условиям.

Человечеством создано около 1500 пород домашних кур, свыше 1000 пород крупного рогатого скота, тысячи других пород животных и сортов растений. Теперь же, по данным ФАО, каждую неделю исчезает одна порода домашних животных. За последние 100 лет в мире исчезло более 450 пород крупного рогатого скота. В России и других странах, входивших в бывший СССР, на грани вымирания находятся ныне десятки местных пород лошадей, коров, овец, коз, свиней. Очень быстро утрачивается разнообразие одомашненных растений, которые возделывались коренными народами Северной Америки и других регионов мира. Такое обеднение генетического банка культурных организмов снижает возможности селекции и генетической инженерии ближайшего и отдалённого будущего.

Всё большее количество фактов, полученных наукой, свидетельствует о том, что по вине человека исчезали не только отдельные виды и популяции, но и сообщества видов. Если вымирание специфического для мамонта вида овода (Двукрылые) вряд ли способно огорчить современное человечество (в отличие от вымирания хозяина этого паразита — мамонта), то вымирание мамонтовой фауны (куда входили также шерстистый носорог, лошадь, сайгак, овцебык) как единого целого весьма значительный факт.

Считается обоснованным предположение о том, что в силу биоценологических связей вымирание одного вида цветковых растений влечёт за собой вымирание до 30 других видов растений и животных. Очевидно, что безвозвратно вымерли разнообразные биоценозы и экосистемы прошлых геологических периодов, в том числе — каменноугольные леса с доминированием споровых растений, меловые экосистемы суши с доминированием динозавров. Предполагается, что полностью исчезли плейстоценовые тундростепи, для которых и была свойственна мамонтовая фауна. В наше время наиболее похожи на тундростепи некоторые экосистемы северной части Якутии.

Распаханы или освоены человеком другим способом и, как правило, изменены безвозвратно степи и прерии, лишь в немногих местах земного шара остались охраняемые участки этих биомов. В лесных ландшафтах коренные сообщества в основном давно замещены вторичными сообществами, которые имеют значительные отличия в видовом составе, их числен-

ности, в почвообразовательных тенденциях и во многих других показателях. За 30–40 лет (к 1990 г.) численность глухаря сократилась в Средней Сибири по меньшей мере в 10 раз. За 100–30 лет на среднем Енисее численность пролётных водоплавающих птиц сократилась в 8–10 раз. Численность многих перелётных птиц, прежде относящихся к массовым, снижается не только на территориях гнездования, но и на путях пролёта, а также на территориях зимовки. Главный фактор этой неблагоприятной тенденции — антропогенный.

Особенно заметные изменения происходят в островных экосистемах: по данным Одюбоновского общества, на Гавайских о-вах из 150 местных естественных сообществ 85 находятся в критическом состоянии. Одна из главных причин вымирания гавайских животных и разрушения местных экосистем — интродукция иноземных видов.

Причины вымирания живых систем прошлого обычно называются лишь предположительно. Вымирание современных популяций и видов имеет свои причины (или комплекс из многих причин), которые иногда удаётся установить. Однако и в наше время вымиранию живых систем в конкретных случаях далеко не всегда удаётся дать исчерпывающее объяснение.

В качестве причин вымирания могут оказаться факторы любой природы: абиотические (земные и космические), биотические и антропогенные. Вероятными причинами массовых вымираний являются факторы — катастрофогены (11.7; 12.3.3), хотя обычно можно предполагать также совместное и длительное взаимодействие не очень мощных факторов. Медленные, но устойчивые и существенные изменения в среде обитания могли приводить к вымираниям не столь быстрым и массовым, но заметным в геологических масштабах времени. Такими были геологические факторы (включая орогенез и дрейф континентов), глобальные изменения климата, оледенения, опустынивание. Изменения растительности могли приводить к смене фаун; конкуренция также могла явиться причиной вымирания определённых видов с последующим биологическим прогрессом других видов.

Начало вымиранию динозавров в конце мела было положено катастрофой, вызванной падением крупного космического тела. Впоследствии основную роль сыграла конкуренция с млекопитающими (возможно, также и с другими таксонами пресмыкающихся). Млекопитающие успешнее восстанавливали численность в суровых условиях катастрофически разрушенной биосферы.

Вымирание пещерного медведя определялось, в основном, истреблением человеком, который предпочитал охотиться на молодых зверей и самок. Поэтому непосредственно перед полным вымиранием в популяциях пещерного медведя явно преобладали крупные, старые самцы с множест-

вом травм, следов болезненных изменений скелета и других старческих признаков. Действие этого фактора усугубили вероятная конкуренция с человеком за пещеры (убежища), а также конкуренция пещерного медведя с бурым медведем. Возможно, условия послеледникового потепления и последующая динамика экосистем также ослабили позиции пещерного медведя в экосистемах.

Вымирание — неотъемлемая часть биологической эволюции биосферы и её подсистем. В наше время главной причиной всё ускоряющегося вымирания видов (а также популяций, пород, сортов, сообществ) стал человек.

12.8. Современный этап биологической эволюции

Биологическая эволюция продолжается. Обитательница Старого Света дрозофила *Drosophila subobscura* во второй половине XX в. самостоятельно заселила Южную и Северную Америки, став там доминирующим видом. Под действием гербицида 2,4-дихлорфенола калифорнийский кузнечик *Romalia microptera* эволюционно изменился: в его организме гербицид преобразовался в 2,5-дихлорфенол, ещё более ядовитый. Кузнечик не просто выжил, но стал почти неуязвим для птиц и хищных насекомых. Обретение стойкости к пестицидам и антибиотикам обнаружено в популяциях всех царств и широко отражено в литературе. Подобная эволюция популяций под действием вредных химических факторов, ядовитых организмов (цианобактерий, грибов, растений, животных) или выделяемых ими ядовитых веществ, видимо, была обычной в истории жизни на Земле. Популяции дафний, например, вырабатывают генетически обусловленную стойкость к ядам цианобактерий за 10 лет.

Широчайший размах в наше время приобрели интродукция и реинтродукция видов, осуществляемые человеком — целенаправленно, стихийно или косвенно. В Западной Европе проводится работа по восстановлению ареалов рыси и волка. В Саксонии найдена семья волков (2001 г.) — впервые за полтора века. Ротан-головёшка (подотряд Бычководные) из бассейна Амура в последние десятилетия распространился по России: в оз. Байкал, в водоёмах Ленинградской и Московской обл., Прикамья. Появился он и в некоторых европейских странах, его ареал расширяется. Потомки одной пары желтоголового амазона (попугай из Мексики) числом более 40 особей обитают уже свыше 30 лет на воле в Штутгарте (Германия). Попугаи нескольких других видов (обычно некрупных) значительно более многочисленны в ряде стран Европы.

Записи голосов калифорнийских белоголовых овсянок показали, что их пение несколько изменилось с 1979 по 2003 годы. Песни самцов этого вида, записанные в 1979 году, менее привлекательны для самок 21-го столетия.

С XV века в Северную Америку намеренно или случайно завезено более 6 тыс. видов животных и растений. Огненного муравья из Южной Америки завезли на юг США (1930-е гг.), где он широко расселился и стал не только вредить сельскому хозяйству, но способен больно кусаться и вызывать у людей аллергию. В США насчитали (конец XX в.) 1,5 тыс. видов заносных насекомых-вредителей. На Гавайях их около 200. В штате Флорида одной из проблем стали интродуцированные и быстро умножающиеся в числе удавы нескольких видов.

Галапагосские о-ва были открыты европейцами в 1535 г., в то время в их флоре было около 500 видов растений. С тех пор появилось примерно 600 чужеземных видов, из которых 45 % вполне прижились. 7 % завезённых видов агрессивны (способны вытеснить местные виды), а 20 % — потенциально опасны. Водяной гиацинт был завезён в Индию (и другие страны) из Южной Америки как декоративное растение, однако далее он самостоятельно расселился в пресных водоёмах и стал проблемой местных экосистем, которую удалось со временем решить. Европейцами завезены на Новую Зеландию (на 1990 г.) 34 вида млекопитающих, 38 — птиц, 3 — амфибий, 20 — рыб, множество беспозвоночных. Камчатку самостоятельно заселили в 1920-е гг. белка, в конце 30-х — рысь. С 1930-х гг. в бывшем СССР проводились работы по вселению ондатры, которые в основном оказались удачными. Одно из следствий завоза — формирование очага омской геморрагической лихорадки. Предполагается (Цилинский, Львов, 1977), что местный вирус клещевого энцефалита, циркулируя в популяциях ондатры (лесостепь Западной Сибири), приобрёл черты новой патогенности для человека.

Продолжающаяся эволюция популяций, видимо, дополняется образованием новых видов, что очень трудно выявить без постоянного эволюционного мониторинга. На юге США в XX в. появились огненные муравьи происхождением из Аргентины (см. выше). Описан пример образования генетически изолированных симпатричных популяций, которые, вероятно, правильнее считать разными видами. Первоначально в колониях муравьев было по одной царице; в новой популяции каждая колония имеет многих цариц.

Популяции многих видов стали проявлять прежде несвойственное (или мало свойственное) им хищничество или нахлебничество. Таковы чайки, попугай кеа (Австралия), серая ворона, большой пёстрый дятел, серая крыса, домовая мышь (разоряет гнёзда сизых голубей). Грачи из популяций южных районов европейской части России становятся основными врагами дрофы и других птиц, гнездящихся на земле.

Организмы издавна наносили заметный вред сооружениям человека, вызывали порчу продуктов, изделий из кожи, дерева и многих других ма-

териалов животного и растительного происхождения. В наше время есть заметные сдвиги: грызуны повреждают кабели, термиты успешно разрушают дерево в жилье человека, моли едят изделия из натурального и искусственного меха. Сообщества из хемосинтезирующих бактерий разрушают стальные нефтепроводы, ускоряя их износ и способствуя повышению аварийности. Американские микробиологи столкнулись с бактериями, которые разрушают казавшееся сверхстойким металлическое покрытие ядерных боеголовок.

Фитофтора (водоросль: 5.1.3) известна очень большим вредом, наносимым картофельным плантациям и запасам картофеля. Теперь этот вид приспособился к обитанию на томатах. Фитофтора успешно противостоит различным мерам борьбы с ней, постоянно совершенствуемому человеком, быстро вырабатывает генетически обусловленную стойкость к новым химическим препаратам и способность поражать генетически изменённые сорта картофеля.

В 2002 г. стало известно, что обнаружены популяции дрозофилы, стойкие к ДДТ. Выявлен ген, кодирующий синтез фермента, расщепляющего этот пестицид. ДДТ применяли против других насекомых, вследствие чего возникли незапланированные эффекты (стойкость популяций к ДДТ). Специально против дрозофилы пестицид не применялся, но эволюционное изменение в её популяциях произошло по той причине, что популяции этих мух сталкивались с ДДТ.

Продолжается вымирание популяций и видов, что нередко оказывается более наглядным, чем образование новых видов, однако обе эти стороны эволюции выявляются лишь частично. В современных экосистемах наиболее заметны изменения, вносимые человеком: катастрофическое сокращение степей, усиление мозаичности и фрагментарности лесных экосистем, широкое распространение вторичных лесных экосистем и омоложение лесных древостоев, рост площадей, занятых плантациями, засоление почв и увеличение площади бедлендов — земель, непригодных для хозяйственного использования.

Сравнительно быстро формируются экосистемы городских территорий, которые отличает обилие заносных видов, заметное непостоянство видового состава, обилие популяций, стойких к действию экстремальных условий. Городские ландшафты отличаются высокой концентрацией людей, обилием домашних и бродячих животных, высоким уровнем видового богатства, представленного растениями, животными, микроорганизмами. Местным экосистемам также свойственны мощные потоки энергии, вещества и информации, своеобразный климат и биотопы, разнообразные физико-химические загрязнения, иногда в очень высоких концентрациях.

Городские экосистемы превращаются человеком (который такой цели перед собой, конечно, не ставил) в мощные генераторы эволюции. Здесь

возникают новые формы вирусов и бактерий, меняются свойства популяций насекомых, рыб, амфибий (например, зелёных лягушек, обитающих в тёплой воде близ ТЭЦ) и других позвоночных. В ряде городов США растёт численность опасно ядовитого паука чёрная вдова, который появился здесь вслед за своими жертвами — насекомыми.

В городах поселяются и нередко процветают теплолюбивые организмы южного происхождения: это рыжий таракан, серая крыса и другие синантропные виды. В природе нам хорошо известен северный подвид комара *Culex pipiens pipiens*. Южная форма этого вида *C. p. molestus*, описанная в XVIII в. в Египте, в XX в. широко расселилась в городах Европы, включая российские. Эти комары бывают относительно немногочисленными, успешно размножаются в подвалах и других помещениях — достаточно тёплых и с лужицами воды, легко переносят содержание в среде обитания тяжёлых металлов, многократно превышающее ПДК. Они сосут кровь людей в жилых помещениях, куда проникают по вентиляционным ходам.

В связи с обсуждением перспектив глобального парникового эффекта прогнозируется естественное распространение в умеренные широты очагов заболеваний, опасных для человека и домашних животных, прежде свойственных субтропикам и тропикам: малярии, жёлтой лихорадки, шистосомоза (болезни, вызываемой плоскими червями), сонной болезни и т. д. Этому может способствовать развитие стойкости природных популяций разных классов и царств к пестицидам и лекарственным средствам. В 1991 г. отмечено сильное цветение воды у берегов Перу, в составе планктона был выделен вибрион холеры. В том же году в Перу отмечалась эпидемия холеры.

По происхождению вирус гриппа человека оказался тесно связанным с вирусами уток, для биологии которых характерны перелёты на сотни и тысячи километров. Многие виды уток не проявляют гнездового консерватизма, т. е. после зимовки могут оказаться в сезон размножения далеко от мест рождения. Вероятно, что две формы ВИЧ происходят от аналогичных вирусов обезьян — шимпанзе и чёрного мангабея (высказаны и другие предположения). Для ВИЧ-инфицированных людей банальный вирус герпеса, который наиболее эффективно распространяется при поцелуе, становится очень опасным. В мире наметилась тенденция к появлению новых и обновлению прежних вирусных инфекций, росту числа заболеваний. В первой половине 2003 года мир был встревожен появлением атипичной пневмонии, возбудителем которой оказался новый вирус.

Установлено, что вирусные эпидемии в природе резко повышают хромосомную изменчивость популяций. Предполагается, например, что эволюция бактерий туберкулёза ускоряется вторжением в её геном вирусов. В США появился необычно агрессивный штамм возбудителя тубер-

кулёза, смертность от которого много выше прежней. Губкообразная энцефалопатия крупного рогатого скота (3.6) оказалась патогенной для людей. Новым для человека паразитом стала водоросль *Prothesa wickerhamii*.

Высказано предположение (Вагнер и соавт., 1992), что появление новых заболеваний и рост заболеваемости «старыми» имеют экологические и эволюционные причины. Среди них важное место занимает подавление естественной симбиотической микрофлоры человеческого организма антибиотиками. Подавление полезных стрептококков (выделявших благотворные ферменты) освободило место, которое заняли микроорганизмы, устойчивые к антибиотикам: стафилококк, синегнойная палочка и прочие. Эти микроорганизмы не имеют полезных для человеческого организма свойств, но вызывают тяжёлые болезненные состояния.

Часть современной эволюции, направляемой человеком, — это экологическая инженерия (оптимизация ландшафтов), селекция, генетическая инженерия (5.2.9; 7.8; 8.8).

Вопросы

1. Искусственная эволюция, её основные методы и достижения.
2. Что может являться единицами эволюции живой природы?
3. Объясните эволюционную роль наследственности и факторов её непостоянства.
4. Эволюционная роль естественного отбора и факторы, обеспечивающие его реальность и действенность.
5. Объясните взаимодействие двух (и более) факторов биологической эволюции. Приведите примеры.
6. На примерах докажите реальность адаптивной и неадаптивной биологической организации.
7. Назовите основные типы видообразования.
8. Биологический прогресс и регресс. Проблема вымирания биологических форм.
9. Приведите аргументы в пользу тезиса о продолжении биологической эволюции в наши дни.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современная ситуация в биологической науке России не вполне соответствует тому, что было написано выше (введение) о выдающихся достижениях современной биологии, её прекрасных перспективах, о наступлении века биологии. В эпоху культа личности в бывшем Советском Союзе была разгромлена генетика, что теперь стало частью истории. Не так широко известно, что разгрому были подвергнуты этология, многие направления и отечественные школы учёных в зоологии, экологии, охране природы и заповедном деле. Фактически разорению и обескровливанию подверглось сельское хозяйство. Экологические просчёты, пренебрежение к мнению биологов и других учёных обнаружены в кампаниях по распашке целинно-залежных земель и всеобщей мелиорации и химизации; дали о себе знать проблемы Каспийского и Аральского морей, деградации растительного покрова на пастбищах Калмыкии и многие другие.

Россия заметно отстаёт в исследованиях по генетике человека, в лечении и профилактике наследственных болезней, в биотехнологии. Доля России в мировом биотехнологическом производстве на 2010 г. — менее 0,3 %. Выращивание трансгенных растений у нас в стране запрещено, хотя научных и экономических оснований для этого не существует. В области фундаментальных биологических исследований вклад американских учёных составляет около 80 % от мировых достижений. В этом — естественное продолжение той работы, в ходе которой биологи передовых стран изучали биосистемы земного шара, накапливая знания, ценность которых теперь становится очевидной в решении проблем экологического прогноза, глобального и континентального мониторинга, мировой продовольственной проблемы. Отставание России в изучении биосистем мира из-за недостатка средств умножается как раз в начале XXI века, когда для науки, экономики и природопользования актуальна глобализация знаний и природоохранной стратегии, очаги природных заболеваний из тропиков и субтропиков проявляют тенденцию распространения к северу, а региональные эволюционно-экологические проблемы очень динамично разрастаются до глобальных масштабов. Естественно, что глобальные проблемы не обходят и Россию.

Тем не менее потенциал российской науки огромен. Это уже накопленные знания по биологии живых систем России, квалифицированные

специалисты во многих отраслях биологии, охраны и использования биологических ресурсов. В России невелика плотность населения, значительны биологические ресурсы, которые важны не только для России и её регионов. Например, экосистемы России существенно влияют на другие регионы земного шара через атмосферный перенос, моря Мирового океана, мигрирующих животных и т. д. Впрочем, такого рода трансграничные обмены обоюдны, а результаты оказываются как положительными, так и отрицательными. Биомы и экосистемы России, их видовое богатство, генетические банки, породы животных и сорта растений, генофонд популяций человека составляют достояние народов России. Они должны рассматриваться как предметы гордости россиян, объекты сохранения и приумножения, бережного и целесообразного использования. Никакие другие государства и народы не могут быть так заинтересованы в изучении российских живых систем, как Российская Федерация и сами россияне. Кроме того, биосистемы России имеют определённое значение для сохранения целостности биосферы и решения проблем устойчивого развития систем земной природы и человечества. Идеи биологической безопасности государства и всего мира должны быть положены в основу стратегии развития России.

Биологическая составляющая мира, в котором мы живём, постоянно меняется и обновляется. Можно видеть три основные аспекта такой динамики. Прежде всего, это разрушительные изменения в биосистемах, которые оказываются для человечества всё более негативными: вымирание популяций, видов и сообществ, ухудшение гомеостатических возможностей и снижение продуктивности биосферы. В биосфере также не прекращаются эволюционные новообразования, в значительной мере провоцируемые деятельностью человека. Результат такого рода биологической эволюции частично прогнозируем, частично — является неожиданным и далеко не всегда благоприятным для человека. Третья составляющая — нарождающийся *ноогенез*, результат которого будет представлен ноосферой или сферой господства разума. Направляемая человечеством биологическая эволюция ещё долго (или даже всегда) не будет стопроцентной реализацией перспективных планов, эволюционных проектов и программ, ибо в природе живых систем коренится способность к собственной эволюции (2.2). В управлении эволюцией всегда следует быть готовым к неожиданным эффектам, включая и очень неблагоприятные для человечества.

Таким образом, все три аспекта современных изменений в живой природе Земли могут иметь избыточные, неожиданные и нередко — негативные для человечества стороны. Человечество, в свою очередь, должно обладать не менее значительными возможностями, которые во взаимодействии с эволюцией живой природы обеспечат устойчивое, согласованное развитие естественных и социальных систем.

Человечеству придётся залечивать раны, нанесённые живой природе, углублять биологические знания о системах всех уровней, проводить достаточно разветвлённый, детальный и действенный мониторинг состояния биосферы и её подсистем, управлять эволюцией живой природы и неразрушительно, оптимально использовать ресурсы биосферы и обеспечивать биологическую безопасность — свою собственную и в единстве с биосферой. Для этого нужны фундаментальные и прикладные биологические исследования, экологически состоятельные биологические технологии, дальнейшее совершенствование методов охраны и управления живыми системами. Человеку придётся заниматься ещё больше, чем он это делает сейчас, улучшением собственной биологической природы. Для этого также нужны значительно более глубокие знания о самом себе, и перспективы их получения вполне реальны. В соответствии с этими важнейшими задачами, биологи продолжают развивать и совершенствовать систему знаний о живой природе и самом человеке.

Список литературы

- Агаджанян Н. А., Торшин В. И.* Экология человека. Избранные лекции. М.: Крук, 1994. 256 с.
- Айала Ф. Дж., Кайгер Дж.* Современная генетика: В 3 т. М.: Мир, 1987, 1988. 295,368,335 с.
- Александров В. Я.* Трудные годы советской биологии. Записки современника. СПб.: Наука, 1992. 262 с.
- Альбертс Б., Брей Д., Льюис Дж. и др.* Молекулярная биология клетки: В 3 т. 2-е изд. М.: Мир, 1994. 1560 с.
- Андреев В. П., Марков А. Г., Дубенская Г. И. и др.* Биология. Толковый словарь (с англ. эквивалентами). СПб: Лань, 1999. 448 с.
- Андреева И. И., Родман Л. С.* Ботаника. Учебник. 2-е изд. М.: Колос С, 2002. 488 с.
- Антропологический словарь. Отв. ред. Л.Г.Яблонский. М.: Классик Стиль, 2005. 328 с.
- Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д.* Беспозвоночные: Новый обобщенный подход. М.: Мир, 1992. 583 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология: Особи, популяции и сообщества: В 2 т. М.: Мир, 1989. 1144 с.
- Биологический энциклопедический словарь / Под ред. М.С.Гилярова. 3-е изд. М.: Сов. энциклопедия, 1999. 863 с.
- Ботаника: Морфология и анатомия растений. Учеб. пособие / Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г. и др. 2-е изд. М.: Просвещение, 1988. 478 с.
- Вернадский В. И.* Биосфера. М.: Мысль, 1967. 376 с.
- Вернадский В. И.* Начало и вечность жизни. М.: Советская Россия, 1989. 704 с.
- Войткевич Г. В., Вронский В. А.* Основы учения о биосфере: Учебное пособие для студентов вузов. Ростов н/Д: Феникс, 1996. 480 с.
- Воронцов Н. Н.* Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс-Традиция, 1999. 640 с.
- Глазко В. И., Глазко Г. В.* Толковый словарь терминов по общей и молекулярной биологии, общей и прикладной генетике, селекции, ДНК-

- технологии и биоинформатике. В 2-х томах. М.: ИКЦ «Академкнига», Изд-во «Медкнига», 2008. 1201 с.
- Глик Б., Пастернак Дж.* Молекулярная биотехнология. Принципы и применение. М.: Мир, 2002. 589 с.
- Грант В.* Эволюционный процесс: Критический обзор эволюционной теории. М.: Мир, 1991. 488 с.
- Грин Н., Стаут У., Тейлор Д.* Биология: В 3 т. М.: Мир, 1990. 1069 с.
- Данилова Е. И.* Эволюция руки. Киев: Вища шк., 1979. 367 с.
- Докинз Р.* Эгоистичный ген. М.: Мир, 1993. 318 с.
- Докинз Р.* Расширенный фенотип: длинная рука гена / Р. Докинз; пер с англ. А. Гопко. М.: Астрель; CORPUS, 2010. 512 с.
- Дольник В. Р.* Непослушное дитя биосферы: Беседы о человеке в компании птиц и зверей. М.: Педагогика-Пресс, 1994. 208 с.
- Диксон Дж., Скура Л., Карпенгер Р., Шерман П.* Экономический анализ воздействий на окружающую среду. М.: Вита-Пресс, 2000. 272 с.
- Елинек Я.* Большой иллюстрированный атлас первобытного человека. Прага: Артия, 1982. 560 с.
- Жизнь животных: В 7 т. / Гл. ред. В.Е.Соколов. 2-е изд. М.: Просвещение, 1983–1988.
- Жизнь растений. В 6 т. / Гл. ред. А.А.Федоров. М.: Просвещение, 1976–1982.
- Иллюстрированная энциклопедия животных / Пер. с англ. М.: ТЕРРА — Книжн. клуб, 1999. 616 с.
- Инге-Вечтомов С. Г.* Генетика с основами селекции: Учеб. для вузов. 2-е изд., перераб. и доп. СПб.: Изд-во Н-Л, 2010. 720 с.
- Иорданский Н. Н.* Эволюция жизни: Учеб. пособие. М.: Изд. центр «Академия», 2001. 432 с.
- История биологии с древнейших времён до начала XX века / Под ред. С. Р. Микулинского. М.: Наука, 1972. 563 с.
- История биологии с начала XX века до наших дней / Под ред. Л.Я. Бляхера. М.: Наука, 1975. 660 с.
- Ичас М. О.* О природе живого: механизмы и смысл. М.: Мир, 1994. 496 с.
- Квеситадзе Г. И., Безбородов А. М.* Введение в биотехнологию. М.: Наука, 2002. 284 с.
- Козлова М. С.* Эволюция человека: прошлое, настоящее, будущее. М.: Наука, 2005.
- Константинов В. М., Наумов С. П.* Зоология позвоночных: Учебник для ВУЗов. М.: «Академия», 2011. 448 с.

- Красная книга Российской федерации (животные). М.: Изд-во Астрель, 2002. 862 с.
- Крик Ф. Жизнь как она есть: её зарождение и сущность. Москва: Институт компьютерных исследований, 2002. 160 с.
- Курепина М. М., Ожигова А. П., Никитина А. А. Анатомия человека. Учебник для вузов. М.: Владос, 2010. 384 с.
- Ламберт Д. Доисторический человек. Кембриджский путеводитель. Л.: Недра, 1991. 256 с.
- Левонтин Р. Человеческая индивидуальность: наследственность и среда. М.: Прогресс, 1993. 208 с.
- Мамонтов С. Б., Захаров В. Б., Козлова Т. А. Биология. Учебник для вузов. М.: «Академия», 2014. 512 с.
- Медоуз Д. Х., Медоуз Д. Л., Рандерс И. За пределами роста: Учеб. пособие. М.: Прогресс, Пангея, 1994. 304 с.
- Методы оценки ущерба биоресурсам: Сб. нормативно-правовых документов и их аналитический обзор. Гос. комитет Российской Федерации по охране окружающей среды. М.: 2000. 240 с.
- Орлов Ю. А. В мире древних животных. Очерки по палеонтологии позвоночных. Изд. 3-е. М.: Наука, 1989. 163 с.
- Павлинов И. Я., Крускоп С. В., Варшавский А. А., Борисенко А. В. Наземные звери России. Справочник-определитель. М.: Изд-во КМК, 2002. 298 с.
- Палеонтология и палеоэкология: Словарь-справочник / В. П. Макридин, И. С. Барсков (ред.). М.: Недра, 1995. 494 с.
- Пехов А. П. Биология с основами экологии. СПб: Лань, 2000. 672 с.
- Пучковский С. В. Избыточность жизни / Удм. гос. ун-т. Ижевск. 1998. 376 с.
- Пучковский С. В. Эволюция и экология 2: Проблема биологического разнообразия / Удм. гос. ун-т. Ижевск. 1998. 110 с.
- Пучковский С. В. Биология: учеб. пособие, 2-е изд., доп. Ижевск. 2011. 297 с. + Электрон. ресурс. <http://elibrary.udsu.ru/xmlui/handle/123456789/6119>.
- Пучковский С. В. Эволюция биосистем. Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени. 2-е изд., перераб. И доп. Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2013. 443 с. <http://elibrary.udsu.ru/xmlui/handle/123456789/10134>
- Равич-Щербо И. В., Марютина Т. М., Григоренко Т. Л. Психогенетика: Учебник. М.: Аспект-Пресс, 1999. 447 с.
- Рич П. В., Рич Т. Х., Фентон М. А. Каменная книга. Летопись доисторической жизни. М.: МАИК Наука, 1997. 623 с.

- Савинов А. Б.* Биосистемология (системные основы теории эволюции и экологии): Учеб. пос. Н. Новгород: ННГУ, 2006. 205 с.
- Сойфер В. Н.* Власть и наука: История разгрома генетики в СССР. М.: Лазурь, 1993. 706 с.
- Степановских А. С.* Общая экология. Учебник для вузов. М.: Юнити-Дана, 2012, 687 с.
- Флиндт Р.* Биология в цифрах. Сборник таблиц, включающих более 10000 данных. М.: Мир, 1992. 304 с.
- Фёдорова А. И., Иванова Е. Ю.* Биология (теория и практика): учебное пособие для вузов. Воронеж: Изд-во Воронежск. гос. ун-та, 2008. 308 с.
- Фогель Ф., Мотульски А.* Генетика человека: В 3 т. М.: Мир, 1989, 1990. 1056с.
- Фокс Р.* Энергия и эволюция жизни на Земле. М.: Мир, 1992. 216 с.
- Фоули Р.* Еще один неповторимый вид. Экологические аспекты эволюции человека. М.: Мир, 1990. 367 с.
- Хадоры Э., Венер Р.* Общая зоология. М.: Мир, 1989. 523 с.
- Шарова И. Х.* Зоология беспозвоночных. Учебник для вузов. М.: Владос, 2002. 592 с.
- Щелкунов С. Н.* Генетическая инженерия: Учеб.-справ. пособие. 3-е изд. Новосибирск: Сиб. Унив. Изд-во, 2008. 514 с.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г.* Эволюционное учение: Учеб. для биол. спец. вузов. Изд. 6-е, испр. М.: Высш. шк., 2006. 310 с.
- Яковлев Г. П., Челомбитько В. А.* Ботаника. М.: Высш. шк., 1990. 367 с.
- Эфроимсон В. П.* Генетика гениальности. Изд. 3-е. М.: Тайдекс Ко, 2004. 376 с.
- Postlethwait J. H., Hopson J. L.* The Nature of Life. New York, St. Louis, San Francisco et al.: McGraw-Hill Publishing Co, 1989. 820 pp.

АДРЕСА ИНТЕРНЕТА

<http://ru.wikipedia.org/wiki>

<http://slovari.yandex.ru>

www.sciam.com/askexpert

http://vk.com/pages?oid=-1557310&p=Наблюдаемая_эволюция

Предметный указатель*

- К-стратегии 17
r-стратегии 171
абиотические факторы 44, 101, 181, 201, 255
абсолютная численность 96
Австралия 14, 86, 103, 193, 211, 219, 269
автогамия 55
автотрофы 22, 110, 144
агрегации 50
адаптивная точка отбора 257
адаптивное управление 6
азой 21, 210
азотистые основания 34, 37, 110
азотфиксация 47
акклиматизация 150
аксон 172
акупунктура 206
акцелерация 198
акцептор 28
алкалоиды 44, 84, 112, 149
алкоголизм 172, 192, 208
аллелопатия 146
аллель 185, 188, 234–237
аллергии 11, 122, 227
аллогамия 55
аллогенез 270, 271
альбинос 43, 78, 183, 188, 235
альпийский луг 11
альтруизм 15, 181, 183
Амазония 86, 143
амениализм 146
аминокислоты 22, 29, 31, 37, 112, 217
аммиак 23, 213
Амур 127, 276
амфибии 43, 63, 71, 96, 124
амфимиксис 71, 79, 97, 99
анабиоз 77
анаэробные 23, 108
Англия 199, 261
андрогены 190
анемогамия 55
анконская овца 227
анонихия 186
аносмия 187
Антарктида 108, 143, 159, 194, 211, 251
антибиотик 9, 111, 213, 225, 254
антимутагены 45
антиресурс 164, 167
антоцианы 40
антропогенное загрязнение 67
антропогенные факторы 44, 101, 273
антропогенный этап эволюции 19
апвеллинг 94
апомиксис 71
апоптоз 40, 42, 74
аппендикс 254

* В указателях приводится не более 5 ссылок на определённое слово. Предпочтение даётся определениям, объяснениям и первым упоминаниям.

- Аравия 13
Аральское море 281
Аргентина 277
ареал 86, 87, 91–97
аристолохиевая кислота 116
Арктика 197
арогенез 270
ароматические углеводороды 192
археобактерии 23, 27, 50, 51, 109
асбест 44, 192
аскаридоз 119
астероид 169, 245–249
атавизмы 188, 198
Атлантика 14, 100
аутокопрофагия 61
Африка 89, 179, 193
аэробные 40, 108
Б. Зондские о-ва 178
базальные тельца 40
Байкал 142, 143, 267, 276
бактериальный мат 50
бактерии 8, 11, 14, 40, 77, 107–109, 146
бактериородопсин 109
банк генов 48
банк семян 158, 253
батрахотоксин 132
бедленды 278
белки 17, 28–31, 34
бериллий 192
Берингия 193, 212, 260
бесполое размножение 69–71
бессмысленные триплеты 248
бешенство 10, 36, 105, 135, 195
библиотека генов 48
«Бигль» 211
бинокулярный 173, 174
биогены 21, 143, 161, 181, 215
биогеоценоз 152
биоинформатика 6
биокосные системы 152, 250
биокультуры 150
биологическая безопасность 13
биологическая эволюция 199, 242
биологические индикаторы 13
биологические науки 2–6
биологические циклы 18
биологические часы 18, 65
биологический вид 15, 86
биологический метод 11, 103
биологический прогресс 269–280, 175
биологическое время 18
биологическое выветривание 14
биологическое загрязнение 14
биологическое оружие 13
биологическое прогнозирование 20
биологическое сигнальное поле 16
биолюминесценция 31
биом 11, 141, 152, 223, 272
биомасса 96, 108, 121, 149, 156–160
бионика 7, 12, 123
биоупленка 14
биоразнообразии 3, 141, 167, 222, 246
биорегуляторы 9
биоремедиация 169
биоробот 12
биосистемные адаптации 263
биосоциальное существо 13
биосфера 3, 10, 152, 159
биосферная этика 15, 168, 201
биосферные адаптации 264
биота 10, 143, 260
биотерроризм 13
биотехнический прогресс 271
биотехнология 3, 10, 47, 86, 110, 271
биотические факторы 14, 46, 59, 101
биотический потенциал 97
биотоп 56, 79, 93, 141, 152
биотопическая изменчивость 79
биоценоз 20, 141–145, 147–150

- биоэтика 7, 112, 122
близнецы 185, 192
боковая линия 67, 125
болезнетворные организмы 13, 57
болезнь Альцгеймера 186
бонсай 74, 83
боррелиоз 122
борьба за существование 228
ботулизм 108
Бразилия 211
бруцеллез 195
Бурунди 163
бурый жир 77
вакуоли 27, 31, 40
вакцины 10
вегетативное размножение 52, 77, 98, 252
вегетация 72, 156
ведьмина метла 57
век млекопитающих 222
вектор 47
Великие озера 169
Великий шелковый путь 100
Великобритания 89, 106, 164
венд 210
вермикультура 120
Верхняя Кама 99
вечность жизни 215
вибрионы 107, 279
вибриссы 68, 165
видовое богатство 90, 138
виды-двойники 87
вилочковая железа 65
Вирунга 272
витамины 9, 22, 24, 46
внешняя среда 24, 74, 100
ВОЗ 9
возрастная изменчивость 79
Волго-Вятский регион 96
воск 32, 57
Восточная Африка 177, 182, 193
Вселенная 18, 215
выживаемость 99, 265
вымирание 10, 90, 148, 164, 179
выровненность 142
Гавайские о-ва 275
Галапагосские о-ва 232, 257
галлообразование 82, 122
галлы 148
гаметофит 71, 98, 114
ганглионарная нервная система 65
гаплоидный 34, 42, 70, 98
гаремные виды 97
гастролиты 60, 61
гастролиты 60, 61
гельминтозы 11, 138
гемицеллюлоза 61, 110, 112
гемоглобин 41, 63, 191, 195, 248
гемолимфа 122
геморрагические лихорадки 105, 106, 122
гемофилия 186, 187
гемоцианин 63, 121
ген 9, 34, 70, 193, 235
генетическая инженерия 10, 47, 48, 110, 213
генетические библиотеки 12
генетический банк 10, 109, 118, 164, 274
генетический код 15, 253
гениталии 63
генная инженерия 35, 47, 48, 82, 106
геном 6, 28, 34
геномный паспорт 206
генотип 42–44, 64, 77, 86, 100
генотипическая изменчивость 64, 100, 180
генофонд 91, 99, 155, 179
геобиология 6
географическая изменчивость 92, 179, 187, 225

- географическое видообразование 266
геосферы 10,160
геофагия 194
гепатит 22
Германия 180, 276
гермафродиты 64, 71, 119
герпес 279
гетерозиготность 100, 186
гетеротрофы 8, 22, 23, 109
гибридизация ДНК 88, 171
гибридогенное видообразование 268
гибридома 47
гидрогамия 55
гидростатический скелет 61, 62
гиногенез 71,100
гиподерма 59
гипоксия 172, 195
гипоталамус 65
гипофиз 65, 191
гиппокамп 197
гладкая мускулатура 62
глазные пузыри 74
гликоген 60, 110, 113
глобальная продовольственная проблема 48
глобальные эволюционно-экологические проблемы 3, 163, 168
глобальный мониторинг 7
глухонемота 186
гнездовой консерватизм 92, 279
годовые кольца 58,72,81
голоцен 223, 259
гомеорез 20
гомеостаз 10, 20, 100, 149, 157
гомозиготность 100, 273
гомология 34, 89, 212
гонады 64, 66
Гондвана 221
горизонтальный перенос генов 44, 100, 252
гормональный сдвиг 53,83
гормоны 22,31,38,52,66
Горный Алтай 177
градация 224
градуализм 240, 241, 265
Гренландия 108, 118, 163, 187
грибикорень 146
грипп 10, 13, 106, 193, 242
губкообразная энцефалопатия 36, 172, 279
давление жизни 19, 261
дальтонизм 185, 187
дарвинизм 232
ДДТ 45, 145, 259, 278
девонский период 127, 214, 220, 264
дем 93
демография 5, 97, 204
денатурация 31
дендриты 172
дендроклиматология 72
дендрохронология 72
дерма 59
дерматоглифические узоры 172, 188,189,191
детритные пищевые цепи 154
дефектность фауны 258, 260
диапауза 76
дивергенция 178, 232, 233, 241, 259
динамика численности 18, 96, 100, 171
дисбактериоз 150
дискретные признаки 78
диссипация 19
диффузная нервная система 65
дихлорфенол 276
диэдрин 259
ДНК-тест 6, 202
добавочные хромосомы 248
добиологический отбор 218
дождевые леса 156, 272

- доказательства биологической эволюции 210
докембрий 110, 219
домен 89, 140
донор 28
Древний Египет 11
дрейф генов 233, 240
дрейф континентов 219, 249, 275
дрейф подсистем 260
дрессировка 84
евгеника 206
Евразия 87, 92, 223
Европа 14, 97, 137, 178
единицы отбора 238, 257
единицы эволюции 257
Енисей 88, 259, 275
естественный отбор 44, 180, 197, 228
жаберные щели 125
жабры 63, 121, 126
железы 60, 64, 73, 82
желтая лихорадка 106, 279
желудок 60
желчь 60, 254
живые тотемы 10
жировое тело 64
жужжальца 68
закон Гаузе 148, 153
занос жизни 215
Западно-Сибирская равнина 158
Заполярье 92, 129
зародышевая почка 74
Зауралье 94, 149
«зелёные» 82
зигота 16, 44, 72, 83, 98
зимний сон 77
зоб 60
зоогамия 55
зоопланктон 169
зооспоры 69
зооценоз 141, 153
зрение 66, 131, 135
иерархичность 17, 18
избыточность 20, 254, 255
изменчивость 17, 42, 77, 186
изоляция 87, 143, 181, 231, 233
Израиль 177
имаго 122
иммунная система 12, 66, 196
иммуноглобулины 9, 31, 47
империя 89, 140
импринтинг 75
инбридинг 99, 189, 236
инвазивные методы 6
ингибиторы 77, 96
Индийский океан 119, 127
Индия 180, 196
индукторы 74
индустриальный меланизм 259
интродукция 148, 150, 252, 260
инфантицид 100, 135, 181, 208
информационное загрязнение 76, 196
информационный шум 68
инфразвук 67, 175, 263
иприт 47, 192
иридий 245
искусственная эволюция 45, 78, 213, 252
искусственный отбор 44, 213, 227, 229
Испания 245
Италия 245
Кавказ 71, 92, 268
кайнозой 19, 159, 210, 221
Калмыкия 281
камбий 57
Каменная Степь 169
Камчатка 86, 219, 277
Канарские о-ва 211, 226
каннибализм 84, 100, 135, 146
канцерогены 45, 46
карбон 127, 129, 155, 159, 221

- кариотип 35
карликовость 186
каротиноиды 39, 76, 113, 226
Каспий 169
катаракта 186
катастрофогены 246, 255, 275
каулифлория 49
кембрийский период 89, 220
Кения 165
Кизи 93
кила капусты 112
Кировская обл. 99
Китай 9, 164, 180
кишечник 32, 60
клеточный паразитизм 225
клеточный паразит 133
клетки-химеры 47
клещевой энцефалит 10, 105, 135
климаксное сообщество 158
климатрон 84
клон 69
клонирование 70, 185, 205
коадаптации 148, 263
коацерваты 218
кодон 37
кожное дыхание 63
кокки 26, 107
кокколиты 113
количественные признаки 75, 78, 191
колонии 50, 95, 101, 113
колхицин 47
комбинативная изменчивость 42, 43
комменсализм 135, 146, 148
коммуникативные системы 75, 95, 101, 264
комплементарность 17, 37
конвергенция 138, 243, 270
конкуренция 84, 95, 100, 142, 147
консорция 144
консументы 126, 145, 171
концентраторы поллютантов 13
концепция 51, 215
концепция программного филогенеза 243
концепция самоорганизации 218
конъюгация 107, 116
кооперация 101, 146
копрофаги 24, 123, 138, 145
коррелятивная изменчивость 79, 187, 227
космическая зима 246
коэффициент интеллектуальности 193, 200
коэффициент транспирации 54
Красная книга 5, 87, 120, 121
красный снег 50, 113, 263
криоконсервация 102
критерии вида 88
кровеносная система 62, 73
кроссинговер 42
круговорот вещества 19, 24, 107, 140, 157
крысиный король 101
ксилофаги 133
куриная слепота 186
куру 36
кутикула 57
кутин 57
ламаркизм 225
левши 200, 202
лёгкие 63, 129
ледниковые периоды 212, 220, 223
Ленинградская обл. 276
летальный 200, 236, 262
Ливия 178
лигнин 61
лизосомы 31, 40
линдан 259
листериоз 13
литосфера 21, 108, 159, 161, 163
литотрофы 23

- лихорадка Вади 13
лихорадка Эбола 106
личинка 61, 82, 122, 130, 145
локальная популяция 93, 94, 101
ЛСД 45
луга 11, 115, 157, 222
люциферин 31
Магади 257
Мадагаскар 270
Мадейра 267
макромолекулы 5, 16, 20, 22, 29
макромутации 240
макрофиты 113
макроэволюция 233
Малайский архипелаг 211, 226
мальпигиевы сосуды 64
малярия 117, 185–187, 196, 238
мангровые леса 52, 142
Манчестер 259, 261
марикультура 82
Марокко 178
медвежья желчь 9, 118
медленные катастрофы 245
мезодерма 73
мезозой 130, 210
мейоз 41
Мексика 276
Мексиканский залив 245, 246
меланист 78, 235, 257
мелатонин 191, 199
меловой период 221, 245
менделевские популяции 234, 235
меристема 57
мертвотелы 24, 123, 246
метаболизм 26
метаморфоз 66, 73, 96, 100, 130
метанефридии 64
метизация 184, 188
методы биологии 5
механическая ткань 58
микозы 111
микориза 52, 111, 146
микотоксины 111
микрораспространение 93
микротрубочки 27, 40
микробиота 11
микроэволюция 197, 233
микроэлементы 21, 75, 161, 169, 181
миксадаптации 263
миксоматоз 106
миксотрофы 24, 113
мимикрия 263
минеральные вещества 28, 39
минеральные масла 192
миоцен 176, 181, 222
Мировой океан
митоз 41
мицелий 110
Млечный путь 215
модификационная изменчивость 99, 112, 186
модулярный организм 50
мозаичность 278
молекулярная палеонтология 211
молекулярные часы 248
мониторинг 7, 13, 107, 167, 201
моногенные болезни 185
моноциклическое размножение 98
мортмасса 222
Московская обл. 276
мотодельтаплан 103
МСОП 5, 87, 121
мультифакторные болезни 186
мумие 194
мутагенез 44
мутагены 44–46, 114, 185, 192
мутант 78, 238, 240, 262
мутанты «самсон» 101
мутации 20, 38, 42–47, 188
мутуализм 146
мышьяк 192

- надорганизменные биосистемы 20, 197
надпочечники 66
надсистемы 18, 19, 22
наркомания 15, 172, 192
наследственная информация 19, 110, 191
наследственность биосистемы 253
наследуемость 78, 192
неинвазивные методы 6
нейрон 65, 172
нейтрализм 247, 248
нейтральные признаки 237
неокатастрофизм 245
неопределенная изменчивость 226
Непарнокопытные 138
нефропатия 116
нефть 13, 23, 110, 219
Нигерия 13
нитевидные перья 68
нитрозоамины 192
Новая Гвинея 86
Новая Зеландия 83, 139, 169
Новая Земля 143
номадный образ жизни 94
номогенетизм 243
ноогенез 282
ноосфера 166–170, 201, 282
нуклеиновые кислоты 12, 22, 105, 155
нуклеоид 27, 35
нуклеотиды 34, 185, 217
огненная революция 194
озоновые дыры 10, 163
олигархи 95
олигоцен 176, 222
омская геморрагическая лихорадка 277
Онежское оз. 93
онкогенный 105
онтогенез 16, 72, 113, 171
онтогенетические адаптации 262
онтогенетические методы 252
определенная изменчивость 226
оптимизация ландшафта 168, 169, 280
органические вещества 24, 39, 145
органы зрения 66
органы равновесия 68
органы слуха 67
органы химического чувства 67
ордовик 220
ортогенетизм 243
островные биоценозы 143
относительная численность 157
относительность адаптаций 264
отолиты 68
охрана природы 87, 150
охраняемые территории 102, 112, 150, 169
падаляды 24, 84, 103, 121
палинология 55
Панамский перешеек 212
панмиксия 234
панты 9, 118, 138
паразит–хозяин 148
паразитовидная железа 65
паренхима 57
парниковый эффект 10, 13, 161, 163
партеногенез 71, 100
парцелла 94
парша картофеля 112
патогенный 107, 146, 279
пептиды 12, 66
перекомбинации 29, 43
перелетные птицы 91, 93, 97
пермский период 272
Перу 180, 279
пестициды 20, 45, 77, 145
печень 35, 60, 119, 128
Печора 259
пионеры 110

- пищеварение 32, 51, 59, 108
пищевая сеть 145
пищевая цепь 145
пищевод 60
плавательный пузырь 63
плазмиды 27, 156, 242, 265
плазмодий 34, 41, 50
планеты-гиганты 216
планктон 13, 50, 94, 113, 129
плейстоцен 194, 222
плиоцен 243
плод 39, 56, 73
плотность 58, 75, 94, 96, 100
пневмония 108
Поволжье 259
пограничный эффект 94, 143
подагра 203
подвиды 89, 92, 136, 142, 177
поджелудочная железа 60, 66
подсистемы 13, 15, 27, 108, 154
покой растений 76
покровные ткани 52, 57
полиморфизм 99, 122
полиплоиды 35, 43, 268
полисахариды 22, 61, 107
полициклическое размножение 98
полиэмбриония 71
поллютанты 13, 32, 63, 109
половая изменчивость 79, 190
поляризованный свет 67, 175
популяционная изменчивость 79, 189
популяционные волны 233, 239
популяция 5, 16, 92, 129
порфирия 202
потовые железы 59, 174
потоки жизни 250
потоки информации 160, 197
почки (животн.) 64
почки (раст.) 47, 52
почкование 70, 107
прайд 181
преадаптации 264
предостерегающая окраска 244
прерии 159
Прикамье 276
Приморье 93
принцип Ле-Шателье–Брауна 162
прионы 16, 31, 36, 172
приток генов 233, 239
продуктивность 20, 96, 108, 114, 156
продукция 9, 55, 96, 103, 132
продуценты 112, 144, 154
производные кожи 59
проказа 108
протеасомы 31
протерозой 220
протобионты 218–219
протонефридии 63
протопласт 47
проходные рыбы 94, 127
псевдотуберкулез 13
пунктуализм 241
пушнина 8, 118, 166
пушное звероводство 12
пыльцевая трубка 72
пыльцевые зерна 55
радиоизотопы 21, 210
радионуклиды 13, 111, 132, 197
разнообразие 5, 42, 90, 123, 141
рак 45, 80, 105
рацемизация 210
регенерация 62, 70
регистрирующие структуры 72, 81
реголит 217
регресс 270
регуляция 34, 63, 149, 168
редукция 66, 71, 173, 182
редуценты 145, 154
реинтродукция 102, 165, 252
рекультивация почв 109, 150
реликтовый ареал 164

- репарации 46, 263
репликация 33
рецентный 272
рецессивный 186, 234
решётка Пеннета 235
рибосома 5, 28
рифей 219
рога 62, 81, 118
родопсин 31, 109
рождаемость 99, 103, 188, 200
Россия 205, 281
ротовой аппарат 122
рудименты 212, 262
ряды форм 210
саблезубые формы 243
саванна 11, 55, 88, 142
сальмонеллез 196
сальтационизм 240
самооплодотворение 64, 71
самоорганизация 4, 218, 249
сапротрофы 24, 112, 119, 145, 246
Сахара 52
сверхпаразиты 146
сверххищник 146, 148
Северная Америка 86, 137, 149, 223
Северная Атлантика 100
Северная Пацифика 146
Северный Пакистан 177
Северный Урал 157
сеголетки 98
сезонная изменчивость 79
селективная ценность 236
селектогены 258–263
селекция 7, 48, 68, 81, 86
семенная кожа 55, 72
семя 20, 56, 74
семяпочка 55, 72
сердечная мышца 62
сердце 62, 125, 171, 207
серпентарий 131
серповидноклеточная анемия 186, 237
сетевидная эволюция 241
сибирская язва 10, 27, 195
силур 126, 220
симбиогенез 241
симбиоз 24, 40, 111, 126, 146
симпатрические популяции 89, 267
симфалангия 186
синантропные формы 124, 132
синапсы 172
синдром Дауна 15, 185
синдром Коллмана 187
синдром Морриса 202
синтезогенез 241
система Гольджи 40
системная организованность 16
системы скрещивания 252
ситовидные клетки 58
Скандинавия 163, 188
скелет 8, 61, 116, 122, 220
скелетная мускулатура 61
скрэпи 36
слоновая болезнь 119
смертность 48, 79, 97, 106
Смоленск 257
солевые железы 64
сонная болезнь 117, 279
соотношение полов 97, 98, 101
соплодие 56
сопротивление среды 261
сорняки 13, 48, 159
социальная иерархия 15, 96, 101, 197
социальная программа 75
социальное наследование 75, 183
сперматозоид 38, 71, 200
спермий 55, 72
СПИД 10, 13, 185
спириллы 107
спорангии 69

- спорово-пыльцевой анализ 55, 69, 211
спорофит 71, 98, 114
споруляция 69
споры 13, 69
спячка 77, 81, 88, 155
сравнительная биология 212
Средиземноморье 164, 177, 179
Старый Свет 188, 193
стволовые клетки 72
степи 159, 222
стоимость биосистем 167
стратегия устойчивого развития 164, 168
стрептококки 107, 279
строматолиты 110, 219
структурно-организационные уровни 16
сукцессия 20, 157
суслики 88, 92, 136, 145
сфагновое болото 74, 141, 155
США 14, 47, 87, 102, 124
тайга 92, 115, 141, 152
таксономические категории 90
тактильная чувствительность 67
таллом 51, 77
Танганьика 267
температурный шок 31
тератогены 45
термодинамика 19, 154
термолокация 68
термошок 44, 47
территориальность 95, 101, 123
терроризм 198
тетраплоид 35
техносфера 3, 166, 168
Тибет 79, 103
типы мутаций 42
типы отбора 238
типы питания 25
токсоплазмоз 117
топические связи 147
точка Пастера 219
травматическая изменчивость 99, 187
трансгенные организмы 14, 35
транскрипция 33
трансляция 36, 38
транспозоны 36, 43
трансферрины 248
трахеиды 58
трахейное дыхание 63
третичный период 159, 222
триас 134, 221
тринитротолуол 9
триплеты 37, 248
триплоид 35, 56
трисомия 15
трихинеллез 119, 196
трофические связи 147
трофические уровни 135, 142, 144, 152
трофосома 120
туберкулез 10, 78, 108, 185
туляремия 122
Тунгусская катастрофа 81
тундра 11, 86, 114, 146, 149
тундростепи 193, 274
угли 12, 23
Удмуртская Республика 96
ультрафиолет 6, 46, 64, 67, 161
ультраэлементы 21
унитарный организм 50
управление 46, 101–103, 150, 167
фабрические связи 147
фагоцитоз 59
фанерозой 247, 272
ФАО 12, 274
фасеточные глаза 121
фауна 118, 128, 211, 223
фенилкарбамид 188, 235
фенилкетонурия 185

- фенотип 35, 43, 77, 86, 113
ферменты 9, 22, 31, 38
фетализация 182
фикоцианин 39
фикоэритрин 39
Филиппины 194
филогенез 6, 176, 181
фильтраторы 119–121
финалисты 242
Финляндия 101, 169, 207
фитомасса 23, 154, 156
фитонциды 11
фитопланктон 169
фитофаги 148
фитоценоз 116, 141, 152
Флорида 169, 255
флюиды 108, 120
фоновое вымирание 271
фонограмма 184
форические связи 147
фотобиос 23, 154
фототрофы 39, 142, 144
фрагментация 70, 250
функции биосферы 160, 164
хемобиос 23, 120, 154
хемосинтез 22, 120
хемотрофы 109, 142, 144
хиральная чистота 217
хитин 6, 59, 122
хищник–жертва 148
хищники 59, 95, 101, 120, 133
хлорофилл 22, 39, 54
холера 108, 188, 247, 279
хорда 74, 125
хроматиды 41
хромосомы 15, 34–36, 41
целесообразность 17, 123, 197
целлюлоза 27, 50, 110
централизованная нервная система 65
Центральная Азия 88
центриоли 40
цеолиты 217
цианистый водород 217, 255
циста 77, 116
цитоскелет 40
челюстной аппарат 125, 244
чередование поколений 71, 113
Чёрное море 14
четвертичный период 210, 212
ЧПП 156, 161
чума 92, 106, 135, 188
чума собачьих 106
широколиственные леса 101, 156
шистосомоз 279
Шпицберген 146
штамм 82
щитовидная железа 65
эволюционные адаптации 262
эволюционные запреты 244
эволюционные методы 252
эволюция 18, 122, 168, 174, 199
эгоистичная ДНК 34
эдиакарий 220
эдификаторы 114, 119, 147
экзогамный брак 189, 206
экзогенные циклы 157
экзоскелет 61
экоадаптации 263
экологическая ароматизация 208
экологическая инженерия 148, 168
экологическая ниша 152
экологические катастрофы 150, 153, 164, 245
экологические пирамиды 117, 135, 160
экосистема 13, 23, 114, 119, 124
экспансивность жизни 19
эктодерма 73, 118
эктопаразиты 121, 132, 145, 146, 153
электрические органы 243
электромагнитные поля 28, 175, 196

- элиминация 201, 237, 254
Эль-Ниньо 119
эмерджентные свойства 17
эндемичный вид 14, 211
эндокринная система 65
эндопаразиты 145, 271
эндосимбиотическая гипотеза 40
эндоскелет 62
эндосперм 35, 55
энтoderма 73
энтomoгамия 55
энтomoфаг 149, 222
энтропия 19
энцефалиты 10, 105, 121, 135, 195
эпигеномная программа 74
эпидермис 59
эпилептики 189
эпителий 59, 60, 73
эпифиз 65, 199
эпифиты 52, 146
эпохальный рост 199
эстрогены 190
эукариотная клетка 5, 16, 26, 33
Эфиопия 177
эфирные масла 12
эффeкт группы 75, 96, 125
эхолокация 67, 135, 175
Южная Америка 130, 149, 164, 187
Юкатан 245
юрский период 212, 255
Ява 177
Якутия 58, 80, 93, 177, 268
Ямал 149, 197
ярусность 143, 149, 266
ящур 105, 106, 164

Указатель названий организмов

- австралийские эвкалипты 56
австралопитеки 176, 181
азиатский буйвол 14, 150
азиатский гепард 118
аксолотль 82
актинии 118
акулы 68, 126, 146, 244
аллигаторы 75
амбистома 82
американская норка 150
американская семнадцатилетняя цикада 122
американская черноголовая утка 243
американский лось 88
Амфибии 43, 63, 96, 127
антилопы 97, 137
араукарии 54
Археобактерии 23, 27, 50, 109
Археоциаты 219, 220
атлантроп 177
африканский бурый медведь 118
африканский страус 12, 132
бабочка-монарх 149
Багрянки 113
Базидиомицеты 110
бактериальные маты 50
Бактерии 9, 12, 108–110, 148
бальзовое дерево 58
баобаб 53, 55
бархатное дерево 57
белая куропатка 94
белая сова 134, 149
белоголовый орлан 87
белокопытник 98
белые грибы 110
белый медведь 232
береза 55, 80, 115
березовая пяденица 99
беркут 165, 229
бесшерстная летучая мышь 240
благородный олень 137, 150, 212
блохи 146, 153
Бобовые 47, 115
божьи коровки 123, 258
большая синица 153
большой пестрый дятел 277
бонобо 176
бородач-ягнятник 103
бриофиллум 53, 69
буйвол 14, 146
Буковые 158
бурая гиена 150
бургомистр 268
бурозубки 60, 79, 87, 136
Бурые водоросли 114
бурый медведь 72, 80, 118, 137, 212
быки 8, 137
Бычководные 276
вóрон 131
вдовушки 243
верблюды 8
вереск 80
Вересковые 115
Вестиментиферы 80, 120, 139
вилорог 271
виноградная улитка 64
вирус гриппа 13, 106, 242, 269
вирусы 11, 16, 27, 105, 147

- ВИЧ 106, 188, 279
водоросли 6, 22, 24, 111
водяная полевка 92
водяной гиацинт 277
волк 60, 80, 88, 95
воловь птица 245
вольвокс 50
вороны 259
воробей домовый 80, 130
Воробьинообразные 131
восточный соловей 94
вши 146, 159
выдры 95
вьюны 244
гаги 134, 146
гадюка обыкновенная 80, 130
галлицы 148
галобактерии 109
гейдельбергский человек 177
гепард 147, 150, 264, 271
гигантские ленивцы 179
Гидроидные полипы 225
гиеновые собаки 147
гинкго двулопастный 164
глухарь 133, 165
Головоногие моллюски 61, 75, 120, 138
голомянка 267
Голосеменные 58, 114, 164
голотурии 126
голуби 35, 67
голый землекоп 96, 240
Гоминоиды 176
горбуша 129, 267
горец птичий 269
горилла 80, 118, 172, 181
Граптолиты 220
грач 277
гребневик 14
гремучие змеи 68, 130
Грызуны 14, 56, 66, 77
Губки 50, 51, 80, 117
гуппи 80
Гусеобразные 134, 243
гюрза 269
далматская собака 203
дарвиновы вьюрки 257
дафнии 71, 80, 276
Двоякодышащие 125, 244
Двукрылые 41, 94, 124
Двустворчатые моллюски 80, 92, 120
дельфины 11, 67, 97, 138, 240
денисовский человек 179
Диатомовые водоросли 113
дикая редька 56
дикий тур 118
динозавры 15, 130, 162, 210, 221
длиннохвостая синица 153
Дневные хищные птицы 136, 145
дождевые черви 10, 80, 120, 132, 147
домашние животные 8, 11, 78, 83, 103
домашние куры 226
домашние растения 11
домашняя собака 11, 226
домовая мышь 96, 269
дрожжи 9, 44, 69, 76, 110
дрозды 72, 92, 132, 147
дрозофила 15, 34, 78, 122, 236
дромеозавр 255
дрофы 134, 277
Дятлообразные 133
ель 53, 114, 142, 156
енотовидная собака 150
жвачные млекопитающие 60, 109
желтоголовый амазон 276
жемчужница 60, 82, 98, 120
женьшень 9, 47, 70
Жесткокрылые 122, 133
жираф 230
жуки-светляки 31
журавли 102, 134

- Зайцеобразные 61, 133
заяц-беляк 86, 138
зверобой продырявленный 86
Зеленые водоросли 39, 220
зеленые лягушки 130
зеленые мхи 114
землеройки 67, 77, 136
злаки 52, 56, 145
золотая рыбка 80, 128
Золотистые водоросли 113
золотой корень 9
Зонтичные 56, 115
зяблик 92, 97
ива 54, 70, 94, 115
иван-чай 158
Ивовые 115
Иглокожие 63, 117, 139
индийская кобра 9
инжир 56, 180
Инфузории 33, 116
ирландский олень 199
кабан 136, 134, 146
казарки 134
какаду 80
калифорнийский кузнечик 276
кальмары 120, 129, 254
Камбаловые 248
каменки 87
каменные окуни 64
камышевки 94
камышницы 134
канарейка 132, 226
капибара 12
каракатицы 120
карп 80, 128
Карпозубые 71
Карпообразные 128
картофель 9, 40, 47, 53
кашалот 93, 97, 119
кедровка 131, 147
кенгуру 103
кидус 259
килька 129
Кирказоновые 116
Кистепёрые рыбы 125, 127, 212, 220
Китообразные 12, 60, 68, 93, 136
киты 8, 67, 80, 138, 153
киты-полосатики 113
кишечная палочка 5, 15, 19, 35
Кишечнополостные 51, 61, 118, 219
клевер луговой 86
клесты 56, 94, 147
клещи 14, 121
клоп-черепашка 56
койот 88
колибри 55
Коловратки 71, 77, 80, 157
колорадский жук 11, 102, 123
Кольчатые черви 63, 117, 119
комары 34, 106, 118, 279
комнатная муха 19, 80, 97, 122
конопля 55, 56
копытные 61, 91, 96, 135
Коралловые полипы 69, 118, 126
коростель 134
котики 97, 137
Котилозавры 221
кошки 11, 79, 117, 135
крапива 269
крапчатый суслик 87
красная бузина 158
Крестоцветные 115
кречет 118, 133
крокодилы 60, 64, 67, 97, 129
кролик 14, 106, 138
кроманьонец 179, 193
крот 68, 80, 133, 136
Круглые черви 63, 117
Крыланы 55, 147, 153
крысы 19, 41, 101, 135
ксилопакс 139
кузнечик 71, 125

- кукуруза 9, 47, 55, 115
кукушкин лен 80
кулан 257
Курообразные 133
кустарниковая курица 226
Лабиринтовые 126, 127, 244
лайки 84
ландыш майский 53, 92, 266
ланцетник 62
лань 150
Ластоногие 12, 90, 93, 137, 222
латимерия 127, 212
лев 146, 165, 186
лемминги 97, 149
лён 56
Ленточные черви 119
леопард 12, 147
лесная кошка 268
лесная куница 137, 145, 259
лесной лемминг 97
лесные мыши 88
летучие мыши-вампиры 101
летучие рыбы 240
Лилейные 53, 115
липа 80, 158
лисица 80, 137
лиственница 57–59, 80, 115
Лишайники 6, 51, 70, 111
лопух 269
Лососеобразные 129
лось 16, 80, 90, 136
лотос жёлтый 146
лотос орехоносный 146
лошади 8, 62, 102, 138, 257
лошадиная аскарида 35, 80
лошадь Пржевальского 102
лук 115, 180
Лучеперые рыбы 64, 125, 127
Лютиковые 115
лягушка-древолаз 149
майский жук 122
мак 56
макаки 14, 268
малина 72, 158, 268
малый суслик 259
малярийный комар 34, 86
малярийный плазмодий 34, 41, 69
мамонт 8, 80, 178, 269
мангусты 261
маралий корень 9
махайроды 243
мегатерии 179
Медвежьи 67, 137
медоносная пчела 14, 34, 117, 123
медоуказчики 243
медузы 14, 30, 118
метилотрофные дрожжи 9
меченосец 76
меч-рыба 127, 243, 270
микоплазмы 26, 34, 107
миксобактерии 50
минтай 128, 146
миссисипский аллигатор 75
Млекопитающие 5, 117, 133
Многоножки 64
можжевельник 80
мокрицы 121, 146, 153
моли 277
Моллюски 59, 98, 117, 120
морж 137, 153
морская капуста 46, 113
морская корова 118
морские желуди 64
морские караси 64
морские кораллы 81
морской слон 137, 240
мукоровые грибы 110
муравьи-листорезы 111
мустанги 266
муха це-це 118
Мшанки 50
мышевидные грызуны 18, 56, 79

- мышь 34, 80
наездники 123, 146
нарвал 68
Насекомоядные 131, 135
Насекомые 12–14, 61, 88, 121
неандерталец 178, 193
нектарницы 55
Немертины 63, 70
низшие грибы 11, 69, 111
нитчатые водоросли 51, 70
новозеландская гаттерия 212
носорог 62, 118, 146
ночные бабочки 67
Оболочники 51
обыкновенная белка 92, 136, 231
обыкновенная кукушка 92, 99, 146
обыкновенная лисица 92, 137, 231
оводы 118
овцебык 274
овчарки 84
огненный муравей 276
огненный чиж 262
одуванчик 56
Окунеобразные 127
олени 9, 98, 136
ольха 115
ондатра 136, 150
опоссум 31
орангутан 75, 87, 177
орхидеи 55, 56, 115
осётр 80, 127
Осетровые 102, 127
Осетрообразные 127
осина 115, 143, 158
Осоковые 115
осы 123, 147
павианы 95, 176
панцирные сомы 244
папирус 115
Папоротниковидные 71, 114
Парнопалые 62, 137
Пасленовые 84, 115
пастушки 134
патенты природы 12
пауки 9, 31, 121
паук-крестовик 9
певчие птицы 12, 75, 93
пеночки 88
Первичнотрахейные 63
Перепончатокрылые 51, 123
песец 137, 146, 149
пескари 244
пецилии 268
пещерный медведь 178
пикульники 268
пингвин Адели 257
пираньи 84
Пирофитовые водоросли 113
питекантроп 177
питоны 269
пихта 70, 143, 158
пищуха 153
пиявки 11
Планарии 70
плаун 114, 159
плацентарные 211, 222
Плеченогие 220
Плоские черви 63, 117
Погонофоры 51, 80, 90, 119
погоньш 134
погремок большой 267
подёнки 98
подсолнечник 56, 115
Позвоночные 51, 62, 117, 124
полиплоидизация 47
полынь 268
поморник 133, 149
поползень 153
попугай кеа 147, 277
поссум 83
Пресмыкающиеся 59, 60, 129
пресноводная гидра 69

- пресноводная жемчужница 80, 98
Приматы 82, 95, 171, 180
примулы 268
пробковый дуб 57
проконсул 176, 197
просо 115
Простейшие 16, 33, 50, 69, 116
Прямокрылые 125
Псилофиты 220
Псовые 67, 135
Птицы 12, 75, 93, 130
пухляк 153
пчелы 12, 14, 67, 123
пшеница 31, 115
равноногий рачок 225
Радиолярии 62, 116
райские птицы 118, 132
Ракообразные 61, 63, 64, 113
рапс 9, 115
Ресничные черви 118
ретровирусы 105
речной бобр 136, 150
речной окунь 127, 146
речной рак 61, 68, 80, 121
Ржанкообразные 133
рис 34, 48, 180
рифтии 120
рогохвост 122
Розоцветные 115
Ромбовые 248
ротан-головешка 276
Рукокрылые 55, 67, 134
рыба-прилипало 126, 146
Рыбы 11, 74, 95, 129, 146
рыжая полевка 101
рыжий волк 88
рысь 137, 277
рябина 56, 72, 80, 143, 158
рябинокизильник 268
сайгак 137, 274
сапсан 102, 133, 271
саранча 96, 102, 12
саргассы 114
сардины 113, 129
Саркомастигофоры 117
сахарная свекла 9
северный олень 93, 101, 137
сейшельская пальма 56
Сельдеобразные 128
сельдь 80, 128
серая жаба 80
серая крыса 19, 102, 136
серебряный карась 71, 94, 126.128
серые полевки 87.94
серый волк 88, 102, 137
серый журавль 134
серый кит 93, 139
сиамская кошка 79
сибирский углозуб 129
сизый голубь 226
синантроп 124, 132
синантропные птицы 19
синегнойная палочка 280
скальные ящерицы 71
скаты 68, 126
Слизевики 50, 112
Сложноцветные 115
слоны 8, 67, 79, 80
смородина 70
снежный барс 104
соболь 137, 148
Совообразные 134
совы 67, 136
соколы 229
сомики 264
Сомообразные 128
сосальщики 118
сосна обыкновенная 54, 91, 98
сосна остистая 80
сосна сибирская 131, 147
Сосудистые растения 39, 114, 157, 220

- соя 9
Споровики 69, 116
стафилококк 280
стегоцефалы 127, 220
степная кошка 268
стерх 93, 103
стрелоллист 53, 78
стрептококки 107, 279
стрижи 67, 94
Сумчатые 211, 222
суслики 136, 212
сфагновые мхи 114
табак 45
таежный клещ 101, 118, 121
тарангул 9
телантроп 177
термиты 51, 60, 109, 125
тетерев 133, 145
Тетеревиные 94
тля 71, 122
томат 47
травяная лягушка 97
Трескообразные 128
трёхперстки 134
тридакна 80
Трилобиты 121, 220
трицератопс 211
тропические светлячки 88
турухтан 97
тюлени 11, 113, 137
тюльпаны 115
угри 244
удавы 68, 269, 277
усачи 122
утки 92, 132, 279
утконос 68
филин 80, 134
фитофтора 90, 278
фламинго 75
Фораминиферы 62, 116
Хвостатые амфибии 71, 82, 129
Хищные млекопитающие 19, 67, 129
хлопчатник 9
хлорелла 113
Хоботные 210
Хордовые 117, 124
хорек 11
Хрящевые рыбы 125
цапля 131, 146
Цветковые растения 13, 72, 114
цесарка 11
Цианобактерии 22, 27, 39, 109
Цикадовые 221
чайки 80, 131, 133
человек прямоходящий 177
человек разумный 15, 171
человек умелый 177
Человекообразные обезьяны 87, 136, 171
черепахи 64, 75, 98, 130
чёрная вдова 9
чёрная крыса 101
черника 56, 80, 115
чёрный мангабей 279
чёрный тополь 56
четырёхглазки 126
Чешуекрылые 124
Членистоногие 61–65, 117
шампиньон 110
шелкопряд 149, 268
шелкопряд непарный 102, 124, 149
шелкопряд тутовый 117, 124, 180
шерстистый носорог 178, 269
шимпанзе 15, 75, 171, 176, 181
шляпочные грибы 69, 110, 145
шпроты 113, 129
щиповки 268
щитовка 255
эбеновое дерево 58
электрический скат 68
электрический сом 128
электрический угорь 244

элеутерококк 9

элодея канадская 70

энхитреиды 70, 157

эпиорнисы 270

Яйцекладущие 222

ястребы 133, 229

ящерицы 60, 71, 129

Учебное пособие

С. В. Пучковский

БИОЛОГИЯ

*Технический редактор А. В. Бакиев
Компьютерный набор и вёрстка А. В. Моторин*

Подписано в печать 17.07.2014. Формат 60×84 ¹/₁₆.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 19,30. Уч. изд. л. 20,55.
Гарнитура Таймс. Бумага офсетная № 1. Заказ № 14-50.

АНО «Ижевский институт компьютерных исследований»
426034, г. Ижевск, ул. Кооперативная, 5.