

ЛЕКЦИЯ 12. ПРАВИЛА ЭВОЛЮЦИИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ГРУПП (ПРАВИЛА МАКРОЭВОЛЮЦИИ)

- 1 Правило необратимости эволюции
- 2 Правило прогрессирующей специализации
- 3 Правило происхождения от неспециализированных предков, другие правила

1 Правило необратимости эволюции

Эволюционный процесс осуществляется на основе действия определенных правил, закономерностей. Прежде всего следует отметить, что эволюция представляет собой необратимый процесс. Закон необратимости эволюции был сформулирован Ч. Дарвиным, но более широкую известность он получил после работ бельгийского палеонтолога Л. Долло (1893). В соответствии с этим законом, если орган подвергся редукции и исчез, то вновь он не может появиться. Закон необратимости эволюции хорошо подтверждается современными данными. Постоянно осуществляющийся в природе мутационный процесс имеет ненаправленный, случайный характер, он неизбежно изменяет генофонд популяции, повторение которого невозможно даже при полном восстановлении прежних условий. Представления о необратимости эволюции убеждают, что исторически сложившиеся структуры организмов (закрепленные наследственно), имеют огромное значение для дальнейшей эволюции. Организмы, возвращающиеся в прежнюю среду, реагируют на нее совершенно иначе, чем предки. Например, амфибии во взрослом состоянии перешли на легочное дыхание, утратив жаберное дыхание своих предков. Некоторые амфибии вернулись к постоянной жизни в воде и вновь приобрели жаберное дыхание, но эти жабры образовались на основе наружных личиночных жабр, а не были возвратом к внутренним жабрам рыб. Наземные позвоночные произошли от рыб и их пятипалая конечность есть результат преобразования парного плавника рыб. Наземные позвоночные неоднократно возвращались к жизни в воде, и пятипалая конечность при этом преобразовывалась. Однако ласт, сохраняя основные признаки пятипалой конечности, не возвратился полностью к исходному строению плавника рыб (И.И. Шмальгаузен, 1969). Факт не-обратимости эволюционного процесса доказывает значение внутренних факторов (исторически сложившейся генетической природы

организмов). С другой стороны, постоянные замены исчезающих структур новыми, иногда в какой-то степени сходными с существовавшими ранее, при восстановлении прежних условий среды, доказывают значение этих условий, как фактора, определяющего направление эволюционного процесса.

Следует иметь в виду, что правильное понимание необратимости эволюции ставит этому закону вполне определенные границы. Его недопустимо расширять за пределы применимости. Так, вторичный переход некоторых наземных позвоночных в водную среду, например, ластоногих, приводился в качестве примера обратимости эволюции. Но этот переход сопровождался лишь конвергентным изменением конечностей, а не принципиальной их перестройкой по возвратному пути к рыбам. Внутреннее строение ласт у тюленя или моржа сохраняет основные признаки пятипалой конечности, характерные для млекопитающих. Вместе с тем, может иметь место близкий к прежнему состоянию возврат в развитии некоторых органов и признаков. А.Н. Северцов приводил случаи восстановления редуцированных глаз у пещерных животных, а также примеры замещения костного скелета хрящевым у некоторых глубоководных рыб. В данных случаях наблюдается лишь общая обратимость, в деталях же имеются различия. Явления атавизмов и неотении нельзя рассматривать как свидетельства обратимости эволюции. Если какая-то группа организмов в процессе эволюции вновь «возвращается» в адаптивную зону существования ее предков, то приспособление к этой зоне у «вернувшейся» группы будет неизбежно иным. Так, если в эволюции наземных позвоночных на каком-то этапе от примитивных амфибий возникли рептилии, то рептилии, как бы ни шла дальше эволюция, не могут вновь дать начало амфибиям.

Правило необратимости эволюции в настоящее время получило важное уточнение. Успехи генетики позволяют сделать вывод о возможности повторного возникновения признаков на основе обратных мутаций. Но признание обратимости отдельных признаков в филогенезе не означает признания обратимости эволюционного процесса в целом. Статистически вероятно повторное возникновение мутаций, но статистически невероятно повторное возникновение генных комплексов и целых фенотипов (Н.Н. Воронцов, 1984).

В общем, полной повторяемости прошлых событий эволюции никогда не происходит. Закон необратимости эволюции отражает это поло-

жение. Характерной чертой эволюционного процесса является не повторение старого, а образование нового качества.

2 Правило прогрессирующей специализации

Согласно правилу прогрессирующей специализации, группа, вступившая на путь специализации, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации. Например, в процессе эволюции одна из групп позвоночных, ветвь рептилий, приобрела адаптации к полету, это направление на последующем этапе эволюции сохраняется и усиливается, поскольку организм определенного строения не может жить в любой среде, в выборе адаптивной зоны или ее части группа ограничена особенностями строения.

3 Правило происхождения от неспециализированных предков, другие правила

Правило происхождения от неспециализированных предков заключается в том, что обычно новые крупные группы берут начало не от специализированных представителей предковой группы, а от сравнительно неспециализированных. Так, млекопитающие произошли не от крупных специализированных динозавров, а от группы сравнительно мелких неспециализированных рептилий.

Имеются другие правила. Эволюция представляет непрерывный процесс возникновения и развития новых адаптаций – адаптиогенез. Одни из вновь возникающих адаптаций оказываются очень частными, и их значение не выходит за пределы узких условий. Другие дают возможность выхода группы в новую адаптивную зону и непременно ведут к быстрому эволюционному развитию группы в новом направлении. Обычно одна из таких групп оказывается основой для следующего быстрого периода филогенетических новообразований. На основании таких явлений И.И. Шмальгаузен (1939) сформулировал правило чередования фаз адаптациоморфоза, согласно которому «арогенная эволюция чередуется с периодами аллогенной эволюции во всех группах». Смена фаз адаптиогенеза вполне закономерна. Еще Э. Коп отмечал, что все новые филогенетические ветви начинаются от неспециализированных форм. Если в процессе эволюции неспециализированной формы в числе новых признаков приспособления окажется такое приобретение, которое может иметь положительное значение и за пределами той среды, в которой оно развилось, то эволюция организма может пойти по

совершенно новому пути. Такое приобретение может дать этой форме очень большие преимущества в борьбе за существование в разных условиях среды. Приобретением адаптаций широкого значения характеризуется путь ароморфоза. Повышение организации приводит к дальнейшему снижению истребляемости. Прогрессирующая форма увеличивает свою численность и расселяется все шире. Широкое расселение ставит организм в различные местные условия борьбы за существование, и это обуславливает быстрое расхождение признаков и дифференциацию на отдельные формы. Местные условия определяют появление частных приспособлений к этим условиям (алломорфоз) для форм, приобретающих известную оседлость. Таким образом, ароморфоз процветающей формы вполне закономерно завершается алломорфозом. Новый ароморфоз возникает на основе алломорфной организации исходного таксона. Последний также закономерно переходит в специализацию, связанную с утерей пластичности и постепенным затуханием эволюции. Специализация может дать начало новому ароморфозу (А.Н. Северцов, 1939; И.И. Шмальгаузен, 1969).

В общем, смена фаз закономерно обусловлена уровнями эволюционной пластичности видов и групп в целом и изменениями внешней среды.

Кроме отмеченных, имеется ряд других правил, закономерностей:

- Эволюция органического мира, в целом, имеет прогрессивный характер: она неуклонно ведет к созданию все более высоких форм жизни, к усложнению организации. Критерием сложности организации (как предполагали К. Бэр, А. Мильн-Эдвардс, Ч. Дарвин, позднее – И.И. Шмальгаузен и другие исследователи) можно принимать степень дифференциации организма, то есть сложность его строения.

- Эволюция сопровождается не только появлением новых и усовершенствованных форм, но и вымиранием старых. К вымиранию ведет определенное расхождение между темпами эволюции и скоростью изменения среды.

- Эволюция организмов всегда сопровождается дифференцировкой частей и органов, которая приводит не только к усложнению организации, но и к подчинению частей целому, к интеграции. Организмы представляют собой единое целое, в котором все части и органы взаимосвязаны. Когда в процессе эволюции изменяется строение и функции одного органа, то это влечет коррелятивные изменения в других орга-

нах, связанных с первыми физиологически, морфологически, через наследственность.

- Закон корреляции, или соотносительного развития органов, как было отмечено, открыт Ж. Кювье (1812). Пользуясь этим законом, удастся реконструировать целый ископаемый организм по частям, например, по частям скелета. Примером коррелятивной зависимости являются прогрессивные изменения в процессе эволюции членистоногих при появлении у них мощного наружного кутикулярного скелета. Это неизбежно отражается на других органах: сплошной кожно-мышечный мешок не мог функционировать при жестком наружном панцире и распался на отдельные мышечные пучки; вторичная полость тела утратила свое опорное значение, и ее сменила имеющая иное происхождение смешанная полость тела (миксоцель), выполняющая в основном трофическую функцию; рост тела принял периодический характер и стал сопровождаться линьками. У насекомых отчетливо выступает корреляция между органами дыхания и кровеносной системы. При сильном развитии трахей, доставляющих кислород непосредственно к месту его потребления, кровеносные сосуды становятся излишними и исчезают. Не менее ясная корреляция наблюдается и у ракообразных, где положение сердца и кровеносных сосудов связано с локализацией жабр.

- Эволюция в основе является процессом монофилетическим, то есть развитие происходит от одного общего предка.

- Эволюция носит поступательный характер и представляет autoreгулируемый процесс непрерывной адаптации.

- Эволюция происходит с разной скоростью в разные периоды. В настоящее время она протекает быстро, что выражается в появлении многих новых форм и вымирании многих старых.

- Эволюция организмов различных типов происходит с разной скоростью. Так, некоторые виды из типа Плеченогие не изменились за, по крайней мере, последние 500 млн. лет – раковины ископаемых плеченогих идентичны современным. С другой стороны – за последние всего несколько сот тысяч лет появилось несколько видов гоминид.

- Правило адаптивной радиации: эволюционное развитие происходит в разных направлениях, способствуя заселению разных сред обитания.

Эволюция затрагивает популяции и происходит в результате процессов мутирования, рекомбинации, изоляции, дрейфа генов, борьбы за

существование, других факторов. Основным, движущим и направляющим, фактором эволюции является естественный отбор, как избирательное воспроизведение генотипов.