

РИЧАРД
ДОКИНЗ

РАССКАЗ
ПРЕДКА

ПАЛОМНИЧЕСТВО
К ИСТОКАМ ЖИЗНИ

DAWN OF EVOL

A PRIGRIMAR

THE ANCESTR

DAWN

RISEN



Династия

Известный ученый-натуралист и популяризатор науки приглашает в грандиозное путешествие длиной в четыре миллиарда лет – к истокам жизни на Земле. По мере погружения в прошлое к нам, людям, присоединятся другие “пилигримы”, ищущие собственных прародителей. И тогда выяснится, что у нас общая история – и предки – не только с “сестрой цикадой” и “братом фазаном”, но и с растениями, грибами и бактериями, – со всеми организмами на планете.

- [Ричард Докинз](#)
 - [Введение](#)
 - [Общий пролог](#)
 - [Окаменелости](#)
 - [Письменные источники](#)
 - [Триангуляция](#)
 - [Паломничество начинается](#)
 - [Рассказ Земледельца](#)
 - [Рассказ Кроманьонца](#)
 - [Рандеву № 0](#)
 - [Рассказ Тасманийца\[2\]](#)
 - [Рассказ Митохондриальной Евы\[3\]](#)
 - [Архаичный Homo sapiens](#)
 - [Рассказ Неандертальца\[5\]](#)
 - [Человек работающий](#)
 - [Рассказ Человека работающего](#)
 - [Человек умелый](#)
 - [Рассказ Человека умелого](#)
 - [Обезьяночеловек](#)
 - [Рассказ Stw 573](#)
 - [Эпилог к рассказу Stw 573](#)
 - [Рандеву № 1](#)
 - [Рассказ Бонобо](#)
 - [Рандеву № 2](#)
 - [Рассказ Гориллы](#)

- [Рандеву № 3](#)
 -
 - [Рассказ Орангутана](#)
- [Рандеву № 4](#)
 -
 - [Рассказ Гиббона\[12\]](#)
- [Рандеву № 5](#)
- [Рандеву № 6](#)
 -
 - [Рассказ Ревуна\[18\]](#)
- [Рандеву № 7](#)
- [Рандеву № 8](#)
 -
 - [Рассказ Айе-айе](#)
- [Великая меловая катастрофа](#)
- [Рандеву № 9](#)
 -
 - [Рассказ Шерстокрыла](#)
- [Рандеву № 10](#)
 -
 - [Рассказ Мыши](#)
 - [Рассказ Бобра](#)
- [Рандеву № 11](#)
 -
 - [Рассказ Гиппопотама](#)
 - [Эпилог к рассказу Гиппопотама](#)
 - [Рассказ Тюленя](#)
- [Рандеву № 12](#)
 -
 - [Рассказ Броненосца](#)
- [Рандеву № 13](#)
- [Рандеву № 14](#)
 -
 - [Рассказ Сумчатого крота](#)
- [Рандеву № 15](#)
 -
 - [Рассказ Утконоса](#)
 - [Что сказал Звездонос Утконосу](#)
- [Звероящеры](#)
- [Рандеву № 16](#)
 -
 - [Пролог к рассказу Галапагосского вьюрка](#)
 - [Рассказ Галапагосского вьюрка](#)
 - [Рассказ Павлина](#)
 - [Рассказ Дронта](#)

- [Рассказ Эпиорниса](#)
- [Эпилог к рассказу Эпиорниса](#)
- [Рандеву № 17](#)
 -
 - [Рассказ Саламандры](#)
 - [Рассказ Узкорота](#)
 - [Рассказ Аксолотля](#)
- [Рандеву № 18](#)
 -
 - [Рассказ Двоякодышащей рыбы\[80\]](#)
- [Рандеву № 19](#)
- [Рандеву № 20](#)
 -
 - [Рассказ Тряпичника](#)
 - [Рассказ Щуки](#)
 - [Рассказ Илистого прыгуна](#)
 - [Рассказ Цихлиды](#)
 - [Рассказ Слепой пещерной рыбы](#)
 - [Рассказ Камбалы](#)
- [Рандеву № 21](#)
- [Рандеву № 22](#)
 -
 - [Рассказ Миноги](#)
- [Рандеву № 23](#)
 -
 - [Рассказ Ланцетника](#)
- [Рандеву № 24](#)
- [Рандеву № 25](#)
- [Рандеву № 26](#)
 -
 - [Рассказ Нереиса](#)
 - [Рассказ Артемии](#)
 - [Рассказ Листореза](#)
 - [Рассказ Кобылки](#)
 - [Рассказ Дрозофилы](#)
 - [Рассказ Коловратки](#)
 - [Рассказ Усоногого рака](#)
 - [Рассказ Онихофоры](#)
 - [Эпилог к рассказу Онихофоры](#)
- [Рандеву № 27](#)
- [Рандеву № 28](#)
 -
 - [Рассказ Медузы](#)
 - [Рассказ Полипа](#)
- [Рандеву № 29](#)

- [Рандеву № 30](#)
- [Рандеву № 31](#)
 -
 - [Рассказ Губки](#)
- [Рандеву № 32](#)
 -
 - [Рассказ Хоанофлагеллата](#)
- [Рандеву № 33](#)
- [Рандеву № 34](#)
- [Рандеву № 35](#)
- [Рандеву № 36](#)
 -
 - [Рассказ Цветной капусты\[96\]](#)
 - [Рассказ Секвойи](#)
- [Рандеву № 37](#)
 -
 - [Рассказ Миксотрихи](#)
- [Великое историческое рандеву](#)
- [Рандеву № 38](#)
- [Рандеву № 39](#)
 -
 - [Рассказ Ризобии](#)
 - [Рассказ Таq](#)
- [Кентербери](#)
- [Возвращение Хозяина](#)
 -
 - [Перезапуск эволюции](#)
 - [Ценностно-нейтральный и ценностно-нагруженный подход к прогрессу](#)
 - [Способность эволюционировать](#)
 - [Прощание Хозяина](#)
- [Благодарности](#)
- [Список рекомендованной литературы](#)
- [Замечания к филогенетическим схемам и реконструкциям](#)
 - [Филогенетические схемы](#)
 - [Реконструкции сопредков](#)
- [Библиография](#)
- [Об иллюстрациях](#)
- [Иллюстрации](#)
- [notes](#)
 - [1](#)
 - [2](#)
 - [3](#)
 - [4](#)
 - [5](#)
 - [6](#)

- [7](#)
- [8](#)
- [9](#)
- [10](#)
- [11](#)
- [12](#)
- [13](#)
- [14](#)
- [15](#)
- [16](#)
- [17](#)
- [18](#)
- [19](#)
- [20](#)
- [21](#)
- [22](#)
- [23](#)
- [24](#)
- [25](#)
- [26](#)
- [27](#)
- [28](#)
- [29](#)
- [30](#)
- [31](#)
- [32](#)
- [33](#)
- [34](#)
- [35](#)
- [36](#)
- [37](#)
- [38](#)
- [39](#)
- [40](#)
- [41](#)
- [42](#)
- [43](#)
- [44](#)
- [45](#)
- [46](#)
- [47](#)
- [48](#)
- [49](#)
- [50](#)
- [51](#)

- [52](#)
- [53](#)
- [54](#)
- [55](#)
- [56](#)
- [57](#)
- [58](#)
- [59](#)
- [60](#)
- [61](#)
- [62](#)
- [63](#)
- [64](#)
- [65](#)
- [66](#)
- [67](#)
- [68](#)
- [69](#)
- [70](#)
- [71](#)
- [72](#)
- [73](#)
- [74](#)
- [75](#)
- [76](#)
- [77](#)
- [78](#)
- [79](#)
- [80](#)
- [81](#)
- [82](#)
- [83](#)
- [84](#)
- [85](#)
- [86](#)
- [87](#)
- [88](#)
- [89](#)
- [90](#)
- [91](#)
- [92](#)
- [93](#)
- [94](#)
- [95](#)
- [96](#)

- [97](#)
 - [98](#)
 - [99](#)
-

Ричард Докинз

Рассказ предка. Паломничество к истокам жизни

Памяти Джона Мейнарда Смита (1920–2004)

RICHARD DAWKINS

THE ANCESTOR'S TALE: A PILGRIMAGE TO THE DAWN OF EVOLUTION

First published by Weidenfeld & Nicolson Illustrated Ltd, London

Фонд некоммерческих программ “Династия” основан в 2002 году Дмитрием Борисовичем Зиминим, почетным президентом компании “Вымпелком”.

Приоритетные направления деятельности Фонда – развитие фундаментальной науки и образования в России, популяризация науки и просвещение.

В рамках программы по популяризации науки Фондом запущено несколько проектов.

В их числе – сайт elementy.ru, ставший одним из ведущих в русскоязычном Интернете тематических ресурсов, а также проект “Библиотека ‘Династии’” – издание современных научно-популярных книг, тщательно отобранных экспертами-учеными.

Книга, которую вы держите в руках, выпущена в рамках этого проекта.

Введение

Высокомерие ретроспективы

История не повторяется – она рифмуется.

Марк Твен

История повторяется, и это один из ее недостатков.

Кларенс Дарроу

Историю можно представить так: череда неприятностей. Это замечание [Арнольда Тойнби] можно считать предостережением от двух соблазнов, однако я, должным образом предупрежденный, все же поддаюсь обоим. Во-первых, историк всегда испытывает соблазн искать в прошлом повторяющиеся сценарии или, по крайней мере, вслед за Марком Твеном пробует отыскать для всего причину и рифму. Однако эта склонность не по душе тем, кто, согласно другому высказыванию Марка Твена, считает, что “история – дело случайное и беспорядочное”, что у нее нет ни законов, ни цели. Второй соблазн – высокомерие ретроспективы: соблазн усматривать в прошлом лишь пролог к настоящему (будто в жизни героев этого спектакля не нашлось дела важнее, чем быть нашими предшественниками).

Живущие под именами, о которых нам нет нужды задумываться, эти герои – реальные персонажи истории человечества, и в масштабе эволюции они появляются перед нами в борьбе, а не в согласии. Эволюционную историю можно представить как “череду проклятых видов”. Однако многие биологи согласятся со мной в том, что это представление изжило себя. Глядя на эволюцию в этом свете, можно упустить немало важного. Эволюция рифмуется, сценарии повторяются. И это не случайность. На то есть причины, хорошо нам известные: о них говорил еще Дарвин. Эти причины имеют биологический характер, и, в отличие от истории человечества или даже физики, они уже объединены в общую теорию, которую признают все образованные специалисты, пусть в различных интерпретациях. Описывая эволюционную историю, я не уклоняюсь от поиска единых сценариев и принципов, однако пытаюсь делать это как можно осторожнее.

А как же высокомерие ретроспективы? Стивен Джей Гулд однажды заметил, что главным символом эволюции в поп-культуре является карикатура, почти такая же вездесущая, как миф о леммингах, прыгающих со скалы: вереница неуклюжих обезьяноподобных предков, которые постепенно разгибаются, следуя за *Homo sapiens sapiens*. Человек здесь – венец эволюции (причем всегда мужчина, а не женщина).

Существует также физическая версия подобной точки зрения. Она не так очевидно высокомерна. Это антропный принцип, предполагающий, что законы физики нацелены на создание человечества. Этот взгляд не обязательно подразумевает высокомерие. Он не предполагает, что Вселенная создана для нас. Он означает лишь, что мы существуем в данной Вселенной и не смогли бы существовать в другой, которая была бы неспособна нас произвести. Физики указывают, что нет случайности в том, что мы видим звезды на небе, потому что звезды – это необходимая часть любой Вселенной, способной нас произвести. Опять-таки, это не означает, что звезды существуют затем, чтобы существовали мы. Дело

просто в том, что без звезд в периодической таблице не было бы атомов тяжелее лития, а трех элементов слишком мало для жизни. Зрение может существовать лишь в такой Вселенной, где можно видеть звезды.

Здесь нужно кое-что прибавить. Принимая во внимание тот факт, что наше существование требует наличия физических законов, позволяющих нас создать, следует понимать, что существование таких могущественных правил может оказаться в высшей степени невероятным. В зависимости от принятых допущений физики могут решить, что множество Вселенных численно превосходит то подмножество, законы которого позволяют физике развиваться – от звезд к химии, от планет к биологии. Кое-кто может понять это так, что законы должны быть предусмотрены с самого начала (хотя мне непонятно, что это объясняет: ведь тут же возникает более сложная проблема: проблема существования столь же точного и невероятного Проектировщика).

Другие физики менее уверены, что законы могут меняться. В детстве мне не было очевидно, почему результат умножения пяти на восемь таков же, как и восьми – на пять. Я принял это как данность, потому что так говорили взрослые. И только потом понял (возможно, на примере с прямоугольниками), почему такие пары умножения не могут меняться независимо. Мы понимаем, что длина и диаметр окружности не могут быть независимыми, иначе у нас возник бы соблазн заявить о существовании множества Вселенных с различными значениями числа π . Некоторые физики (например лауреат Нобелевской премии Стивен Вайнберг) утверждают, что фундаментальные константы Вселенной, которые мы считаем независимыми, в некоем Великом объединении будут иметь меньше степеней свободы, чем нам представляется сейчас. Возможно, есть лишь один способ существования Вселенной. Это разрушило бы иллюзию антропной гипотезы.

Другие физики (в том числе сэр Мартин Рис, астроном и нынешний президент Королевского общества) признают, что стечение обстоятельств несомненно и требует объяснения. Они объясняют его, принимая за аксиому параллельное существование множества Вселенных, изолированных друг от друга, с различными законами и константами. Следовательно, мы во Вселенной, законы и константы которой допускают нашу эволюцию.

Физик-теоретик Ли Смолин предложил остроумную гипотезу в дарвинистском духе, которая объясняет очевидное неправдоподобие нашего существования с точки зрения статистики. В модели Смолина Вселенные порождают дочерние Вселенные с различными законами и константами. Дочерние Вселенные формируются в черных дырах, которые образует родительская Вселенная, и наследуют ее законы и константы. Однако при этом с некоей вероятностью происходят незначительные случайные изменения – “мутации”. В свою очередь, дочерние Вселенные, обладающие необходимыми для воспроизводства признаками (например, они должны достаточно долго существовать, чтобы успеть образовать черные дыры), передают законы и константы своим “дочкам”. Из звезд образуются черные дыры, а в них, по Смолину, зарождаются новые звезды. Таким образом, космологический естественный отбор благоприятствует Вселенным, обладающим необходимыми для рождения новых звезд признаками. Свойства Вселенной, которые будут передаваться следующим поколениям, попутно обеспечивают образование крупных атомов, включая необходимые для жизни атомы углерода. То есть мы не просто живем во Вселенной, способной породить жизнь. Вселенные эволюционируют, попутно оказываясь все лучше приспособленными к жизни.

Логика Смолина понятна не только дарвинисту, но и любому человеку с воображением. Но что физики думают по этому поводу, я сказать не могу. Вряд ли найдется физик, который счел бы эту теорию заведомо ошибочной. Скорее всего, ее назовут избыточной. Некоторые ученые, как мы видели, мечтают о “теории всего”, в свете которой предполагаемая точная настройка Вселенной так или иначе окажется заблуждением. Ничто из известного нам не исключает теорию Смолина. Сам Смолин считает ее достоинством верифицируемого – а это ученые ценят выше, чем многие непрофессионалы. Я рекомендую прочитать книгу Смолина “Жизнь космоса”.

“Высокомерие ретроспективы” применительно к биологии легче стало побороть благодаря Дарвину. У биологической эволюции нет привилегированной линии или цели. Эволюция достигала миллионов промежуточных целей (число их равняется числу выживших видов за время, доступное нашему наблюдению), и высокомерие (человеческое высокомерие) – вот единственная причина считать некоторые из этих целей преимущественными или “конечными”.

Это не означает, что эволюционная история лишена причин или “рифм”. Я верю, что сценарии повторяются. Также я верю (хотя сегодня этот вопрос является более спорным, чем когда-либо), что в некоторых отношениях она является направленной, прогрессивной и даже предсказуемой. Но прогресс вовсе не подразумевает движение к человеку, и нам приходится довольствоваться совсем слабым чувством предсказуемости. Ученые должны остерегаться видения истории, сфокусированного на человеке.

В качестве примера упомяну книгу (в целом хорошую, поэтому я не буду называть заглавие), в которой *Homo habilis* (вид человека, который предположительно является предковым по отношению к нам) сравнивается с предшественниками-австралопитеками. В книге сказано, что *H. habilis* “значительно более развит, чем австралопитеки”. То есть эволюция движется в некоем заданном направлении? Книга однозначно указывает на то, каково это предполагаемое направление. “Ясно видны первые признаки подбородка”. Наличие “первых” признаков заставляет нас ожидать вторых, третьих и так далее – вплоть до “настоящего” человеческого подбородка. “Зубы начинают напоминать наши...” Можно подумать, эти зубы были такими не потому, что соответствовали рациону *H. habilis*, а потому, что стремились стать похожими на наши! Отрывок заканчивается характерным замечанием о жившем позднее *H. erectus*:

Хотя лица их все еще отличаются от наших, взгляд их гораздо более человеческий. Они выглядят как незаконченные скульптуры.

Незаконченные? Такое можно сказать, лишь имея очень наивный взгляд на прошлое. В оправдание книги замечу, что если бы мы встретились с представителями *H. erectus* лицом к лицу, они бы, скорее всего, действительно показались нам незавершенными скульптурами – но лишь потому, что мы смотрим на них с человеческой точки зрения. Живые существа заняты выживанием. Они не бывают *завершенными* – и в то же время всегда “завершены”. Все это, похоже, относится и к нам.

“Высокомерие ретроспективы” искушает нас. С человеческой точки зрения, выход наших предков на сушу стал своего рода эволюционным обрядом посвящения. Этот важный шаг сделали в девонском периоде лопастеперые рыбы, немного напоминавшие современных двоякодышащих рыб. Глядя на ископаемые того времени, мы испытываем вполне

простительное желание увидеть в них своих предков. При этом знание о произошедшем далее заставляет нас считать этих девонских рыб промежуточными звеньями на пути к наземным животным. Все их признаки и вправду являются промежуточными – то есть связанными с героической задачей выхода на сушу, которая положила начало новому этапу эволюции. Однако все происходило не так. Те девонские рыбы просто выживали. Перед ними не стояла задача эволюционировать, и они не стремились оставить след в истории. В книге об эволюции позвоночных, которую я цитировал выше, есть фраза о рыбе, которая

осмелилась выйти из воды на сушу в конце девонского периода, чтобы, образно выражаясь, преодолеть разрыв, отделяющий один класс позвоночных от другого, и дать начало амфибиям...

Однако в те далекие времена не существовало “разрыва”, а “классы”, которые сейчас выделяют ученые, различались тогда не сильнее, чем виды. Как мы увидим, эволюция не занимается “преодолением разрывов”.

Не обязательно делать объектом нашего повествования человека – *H. sapiens*. Я мог бы выбрать любой современный вид: например осьминога (*Octopus vulgaris*), льва (*Panthera leo*) или секвойю (*Sequoia sempervirens*). Интересующийся историей стрижа, по понятным причинам гордящийся полетом, будет считать венцом эволюции стрижей (которые даже спариваются в воздухе). Стивен Пинкер предположил, что если бы слоны написали книгу по истории, они изобразили бы тапиров, прыгунчиков, морских слонов и обезьян-носачей первопроходцами на “хоботной” магистрали эволюции, которые сделали по ней первые неловкие шаги, но не прошли ее до конца. Слоны-астрономы задавались бы вопросом, есть ли на другой планете вземные формы жизни, которые пересекли “носовой рубикон” и сумели перейти к полноценной хоботной жизни.

Но мы не стрижи и не слоны. Странствуя мысленно по минувшим эпохам, мы испытываем вполне естественное желание относиться с особой теплотой и интересом к виду, который является нашим предком (в это сложно поверить, но такой вид всегда есть). Трудно устоять перед соблазном представить его стоящим на некоей “магистрали” эволюции, а другим видам отдать второстепенные роли. Но есть один способ избежать этой ошибки, в то же время не отступив от исторической правды, и удовлетворить законное желание человека видеть себя точкой отсчета: двигаться по хронологической шкале в обратном направлении.

Движение назад во времени в поисках предков может иметь вполне оправданную цель. Эта цель – великий предок всего живого, и мы придем к нему независимо от того, с кого начнем путешествие: со слона или орла, стрижа или сальмонеллы, секвойи или человека. Обратная и прямая хронология хороши каждая для своей цели. Двигаясь в прошлое, мы, независимо от точки старта, придем к моменту единения всего живого. Прямая хронология эволюции млекопитающих (которые занимают на временной шкале лишь отрезок, пусть и довольно длинный) представляет собой историю растущего многообразия покрытых шерстью теплокровных животных. Обратная хронология, в которой отправной точкой выбирается любое современное млекопитающее, всегда будет сходиться к одному-единственному предковому млекопитающему: насекомоядному современнику динозавров, ведущему ночной образ жизни. Это частный случай конвергенции. В более частном случае к единому предку, жившему в период вымирания динозавров, будут сходиться все грызуны. В

еще более частном случае все человекообразные обезьяны (включая людей) будут сходиться к общему предку, жившему около 18 млн лет назад.

В более крупном масштабе конвергенцию можно наблюдать, двигаясь в прошлое от любого позвоночного животного. А двигаясь в прошлое от любого животного, можно найти общего предка всех животных. И, наконец, выбрав точкой отсчета любое современное животное, растение, гриб или бактерию, мы доберемся до прародителя всего живого, вероятно, похожего на бактерию.

В предыдущем абзаце я употребил слово “конвергенция”. Однако я хочу приберечь его для совершенно другого понятия и в данном случае буду пользоваться словом “слияние” – или “рандеву”. Термин “коалесценция”, увы, уже зарезервировали генетики, которые используют его в более точном смысле – что-то вроде “слияния”, но не видов, а генов. Когда мы движемся назад во времени, предки из любой группы видов сближаются друг с другом. Точка встречи, или рандеву, – это и есть последний общий предок, которого я назову “сопредком”: например, предковый грызун, млекопитающее или позвоночное. Самый древний сопредок – это прапредок всех современных существ.

Можно не сомневаться в том, что предок всех организмов, живущих сейчас на планете, существовал. Все известные науке организмы имеют одинаковый (полностью или частично) генетический код, а он слишком сложен и произволен, чтобы быть изобретенным дважды. Хотя ученые изучили не все виды, у нас уже достаточно данных, чтобы быть вполне уверенными: сюрпризов – увы! – ждать не приходится. Обнаружение некоего организма с принципиально отличным от нашего генетическим кодом стало бы самым потрясающим открытием в биологии за всю мою сознательную жизнь – независимо от того, встретили бы мы этот организм на нашей или иной планете. Однако пока историю известных форм жизни можно проследить до единственного предка, который жил более 3 млрд лет назад. Если где-то и существовали независимые очаги зарождения жизни, они не оставили потомков. А если бы они возникли сейчас, их бы довольно быстро кто-нибудь съел – например бактерии.

Великое слияние всех ныне живущих организмов – это не то же самое, что зарождение жизни. Дело в том, что общий предок всех современных видов, скорее всего, жил уже после зарождения жизни. Иной вариант слишком маловероятен: он предполагает, что исходная форма *немедленно* разделилась на несколько ветвей, доживших до настоящего времени. В современных учебниках древнейшие бактериальные ископаемые датируются 3,5 млрд лет. Первый живой организм, таким образом, должен быть хотя бы ненамного старше. Новейшие данные указывают на то, что первый живой организм мог быть немного моложе. Последний общий предок всех живущих существ мог либо быть предшественником самых древних окаменелостей (в том случае, если он сам не превратился в окаменелость), либо жить миллиард лет спустя (в том случае, если все линии, кроме одной, вымерли).

Итак, при движении в прошлое мы, независимо от исходной точки, неминуемо придем к великому слиянию. Поэтому мы можем сконцентрироваться на одной-единственной линии – линии наших предков. Вместо того, чтобы считать человека венцом эволюции, мы выберем современного *Homo sapiens*, к которому питаем вполне понятную симпатию, отправной точкой путешествия в прошлое. Из всех маршрутов мы выбираем этот потому, что нас интересуют собственные предки. В то же время мы не должны забывать, что есть и другие “историки” – животные и растения, – которые отправляются в прошлое из своих стартовых точек. Они организуют паломничества, чтобы встретиться со своими предками, включая общую родню с нами. В пути мы неизбежно встретим этих пилигримов, и они

присоединятся к нам в том порядке, в котором их линии сливаются с нашей: в порядке возрастания степени родства.

Паломничество? Встречи с пилигримами? Почему бы и нет! Паломничество – вполне подходящий способ организации путешествия в прошлое. Первые пилигримы, с которыми мы встретимся около 5 млн лет назад в глубине африканского материка (там, где Стэнли обменялся историческим рукопожатием с Ливингстоном), – это шимпанзе. Причем “перед” тем, как присоединиться к нам, пилигримы-шимпанзе и пилигримы-бонобо уже встретились друг с другом. Прежде чем двинуться дальше, я должен разобраться с небольшой лингвистической тонкостью. Я поместил слово “перед” в кавычки, чтобы не вводить вас в заблуждение. Ведь здесь оно используется в контексте путешествия в прошлое. А в прямой хронологии его смысл прямо противоположный: не *перед*, а *после*.

Следом мы встретимся с гориллами, орангутанами (встреча с ними случится в гораздо более далеком прошлом и, вероятно, уже не в Африке), гиббонами, обезьянами Старого Света, обезьянами Нового Света и так далее – пока пилигримы не объединятся в группу, которая отправится на поиски истоков жизни. По мере движения в прошлое настанет момент, когда уже не будет смысла называть континенты, где происходят рандеву: древняя карта мира радикально отличалась из-за движения литосферных плит. И, наконец, в самом глубоком прошлом рандеву будут происходить не на суше, а в море.

Это может показаться удивительным, однако на долю людей выпадет лишь около 40 рандеву перед тем, как мы придем в точку зарождения жизни. На каждом из 40 этапов мы встретимся с одним из общих предков – сопредком, который будет носить тот же порядковый номер, что и рандеву. Так, сопредок № 2 (рандеву № 2) является последним общим предком горилл и {людей + <шимпанзе + бонобо>}. Сопредок № 3 – последний общий предок орангутана и {<людей + {шимпанзе + бонобо}> + горилл}. А сопредок № 39 – это великий предок всех ныне живущих существ. Что касается сопредка № 0, то это особый случай: он последний общий предок всех современных людей.

По мере движения в прошлое к нам будут присоединяться новые группы пилигримов, которые, в свою очередь, также будут расти на пути к нам. После каждого рандеву мы, вместе с новыми попутчиками, будем продолжать путь к общей цели в архейском времени – к нашему “Кентербери”. Конечно, можно привести и другие литературные аллюзии. Я чуть было не взял за образец Джона Баньяна и не назвал свою книгу “Возвращение пилигрима”. Но я и мой ассистент Янь Вон в беседах постоянно возвращались к “Кентерберийским рассказам”, так что настоящая книга стала отсылкой к Джеффри Чосеру.

В отличие от большинства пилигримов Чосера, мои “пилигримы” отправляются в путь порознь, хотя и в одно время: из сегодняшнего дня. Пилигримы направляются в древний “Кентербери”, к истокам жизни, присоединяясь к нам каждый в свой черед. В этом отношении мои пилигримы не похожи на собравшихся в лондонской харчевне “Табард”. Мои пилигримы скорее напоминают зловещего Каноника и его вероломного Слугу, которые присоединились к пилигримам в Боутон-андер-Блайн, в пяти милях от Кентербери. Как и у Чосера, мои “пилигримы” будут рассказывать истории.

Вообще-то покойники никому ничего не рассказывают, да и вымершим существам, например трилобитам, не полагается быть пилигримами. Но я сделаю два исключения. Животных наподобие дронта, который вымер в историческое время и чья ДНК вполне доступна, мы будем рассматривать как почетных представителей современной фауны. Поскольку мы сами виноваты в вымирании дронтов, мне кажется, это то немногое, что мы

можем для них сделать. Другие почетные пилигримы-покойники – люди. Поскольку мы ищем своих предков, окаменелости, которые можно считать кандидатами в предки, тоже будут считаться нашими попутчиками, например человек умелый (*Homo habilis*).

Мне кажется, не стоит позволять животным и растениям говорить от первого лица. Не считая редких отступлений и вступительных замечаний, пилигримы и у Чосера этого не делают. Многим из “Кентерберийских рассказов” предпослан пролог, а у некоторых есть и эпилог. Все истории пересказывает сам Чосер. Я буду время от времени следовать его примеру.

Чосер предваряет рассказы “Общим прологом”, в котором перечисляет профессии и иногда имена пилигримов, которые отправляются в путь из лондонской харчевни. Я буду представлять вам пилигримов по мере их появления. У Чосера жизнерадостный Трактирщик вызвался проводить пилигримов в Кентербери и попросил их рассказывать истории, чтобы скоротать время. Я же, выступая в роли Хозяина, использую “Общий пролог” для того, чтобы сделать несколько замечаний о реконструкции эволюционной истории.

После пролога мы начнем путешествие во времени. Мы сосредоточимся на поиске собственных предков, а на остальных существ станем обращать внимание лишь в момент встречи с ними. Однако время от времени мы все же будем оглядываться по сторонам. Ориентироваться нам помогут вехи, обозначающие рандеву, а также промежуточные опознавательные знаки. Рандеву примерно соответствуют главам, и в этих пунктах мы сделаем остановки, чтобы осмотреть окрестности и выслушать несколько рассказов. Изредка в мире будет происходить нечто важное, и тогда пилигримы остановятся, чтобы поразмыслить над этим.

Общий пролог

Как изучают минувшее и датируют события прошлого? Историческая наука использует три основных источника, и мы прибегнем к их аналогам, однако в более крупном масштабе – эволюционном. Первый источник – археологические изыскания: изучение костей, наконечников стрел, черепков, кухонных отбросов, статуэток и других предметов, могущих рассказать нам о прошлом. В эволюционной истории самые доступные твердые остатки – это кости, зубы, а также окаменелости. Второй источник – свидетельства о прошлом, которые сами по себе не являются древними, однако содержат копию или отображение чего-то древнего. В истории это письменные или устные сообщения, которые пересказывались, перепечатывались или иным образом копировались. В эволюционной истории на эту роль я предложил бы ДНК, эквивалентную многократно скопированному документу. Третий источник – триангуляция (от метода оценки расстояний с помощью измерения углов). В этом случае нужно взять направление на цель, потом отойти в сторону на измеренное расстояние и снова определить направление на цель. Затем по пересечению двух углов нужно вычислить расстояние до цели. Этот принцип используют некоторые дальномерные фотоаппараты. Кроме того, им традиционно пользуются топографы. Можно сказать, изучающие эволюцию ученые тоже “триангулируют” предка, сравнивая его двух или более живущих потомков. Я рассмотрю три этих источника.

Трупы или кости вполне могут уцелеть до наших дней – вопреки гиенам, жукам-могильщикам и бактериям. Так, Эци, “ледяной человек” из Тирольских Альп, пролежал во льду 5 тыс. лет. А в янтаре находят забальзамированных насекомых возрастом 100 млн лет. Однако в отсутствие холода или янтаря больше всего шансов сохраниться имеют твердые части организма, например зубы, кости и раковины. Дольше всего хранятся зубы: они должны быть тверже, чем все, чем питается их владелец. Кости и раковины тверды по другим причинам. Твердые части тела, а в редких счастливых случаях и мягкие, иногда превращаются в окаменелости, которые сохраняются сотни миллионов лет. Несмотря на достоинства окаменелостей, мы и без них можем на удивление много узнать об эволюционном прошлом. Если бы все окаменелости вдруг волшебным образом исчезли, мы смогли бы провести сравнительное исследование современных организмов, изучить их сходство, особенно в отношении ДНК, и изучить распределение видов по континентам и островам. И смогли бы снова доказать, что наша история – это история эволюции и что все живые существа являются родственниками друг другу. Окаменелости – просто бонус. Очень приятный, но не обязательный, и об этом стоит помнить, когда креационисты снова заведут речь о “пробелах” в палеонтологической летописи. Даже если летопись была бы одним большим пробелом, доказательства эволюции не стали бы менее убедительными. А если бы у нас были лишь окаменелости и ничего другого, мы все равно смогли бы доказать существование эволюции. Однако нам повезло: у нас есть и то, и другое.

Слово “окаменелость” традиционно используется для обозначения реликта старше 10 тыс. лет. Это не очень разумно: в этом круглом числе нет ничего особенного. Если бы у нас было не десять пальцев, мы считали бы круглыми другие числа. Говоря об окаменелости, мы обычно подразумеваем, что исходный материал образца был заменен или пропитан минералом другого химического состава – то есть получил своего рода свидетельство о смерти. Отпечаток исходной формы может храниться в камне очень долго – возможно, образовав конгломерат с частицами исходного материала. Происходит фоссилизация по-разному. Образование окаменелостей изучает наука тафономия, и мы поговорим об этом в “Рассказе Человека работающего”.

Когда окаменелости впервые нашли и картировали, их возраст был неизвестен. Самое большое, на что мы тогда могли надеяться, – определение их относительного возраста. Его определяют на основе допущения, известного как закон суперпозиции. По очевидным причинам молодые слои залегают над старыми – за исключением особенных случаев. Такие исключения, хотя и могут сначала сбить с толку, обычно довольно очевидны. Например, ледник может переместить старый камень с окаменелостями, и тот окажется поверх молодого слоя. Или геологическое тело с последовательными слоями может перевернуться, и их порядок окажется обратным. Разобраться с такими аномалиями можно, сравнивая эквивалентные породы в разных частях света. Палеонтолог, сложив части головоломки из разных регионов, может получить правдивую последовательность ископаемых. На практике задача несколько осложняется тем, что карта мира менялась (см. “Рассказ Эпиорниса”).

Зачем складывать мозаику? Почему бы просто не копать до нужной глубины и считать, что мы погружаемся вглубь времени? Течение времени, конечно, непрерывно. Но это не значит, что где-то в мире есть последовательность слоев, отложившихся равномерно и

непрерывно от начала и до конца некоторого периода геологического времени. Слои окаменелостей откладываются нерегулярно и только тогда, когда для этого есть подходящие условия.

В любом месте и в любое время высока вероятность того, что осадочные породы и окаменелости не образуются. Однако весьма вероятно, что в конкретный период в какой-то части мира окаменелости все-таки образуются. Перемещаясь по миру, палеонтолог может надеяться собрать палеонтологическую летопись почти без разрывов. Конечно, ученые не скажут с одного места раскопок на другое. Чаще они переходят от музея к музею, где изучают образцы в коллекциях, или от полки к полке в университетской библиотеке, читая в журналах описания ископаемых с географической привязкой.

Задача палеонтолога облегчается тем, что слои, обладающие уникальными свойствами и содержащие одни типы ископаемых, встречаются в различных регионах. Девонские отложения (впервые они были описаны как “древний красный песчаник” из английского графства Девон) обнаруживаются в различных областях Британских островов, Германии, Гренландии, Северной Америки и так далее. Породу называют “девонской” не по месту ее обнаружения, а по содержащимся в ней характерным ископаемым – а также частично по свойствам самой породы. Выглядит как логический круг, но на самом деле это скорее похоже на то, как ученый находит среди Кумранских рукописей фрагмент Первой книги Царств. Девонская порода надежно маркирована присутствием характерных для нее ископаемых.

То же касается пород из других эпох, начиная с самых ранних твердых окаменелостей. Все геологические периоды в диаграмме описаны на основании изменений в палеонтологической летописи. Поэтому конец одного периода и начало следующего нередко отмечены массовыми вымираниями, прерывающими ряд окаменелостей. По словам Стивена Джея Гулда, палеонтологу не составит труда определить, относится ли участок породы ко времени до или после массового вымирания в конце пермского периода: типы животных почти не перекрываются. Окаменелости (особенно микроокаменелости) настолько удобны для классификации и датирования пород, что ими часто пользуются нефтяные и горнодобывающие компании.

Таким образом, *относительное датирование* долго производили путем вертикального сложения кусков “мозаики” скальных пород. В рамках относительного датирования геологическим периодам давали названия. Они употребляются до сих пор. Однако относительное датирование затруднительно для пород с небольшим содержанием окаменелостей – а к таким породам относится все, что старше кембрия, то есть восемь девятых истории Земли.

Абсолютное датирование стало возможным благодаря недавним открытиям в физике, особенно в ядерной (см. “Рассказ Секвойи”). Об этом поговорим позднее, а пока лишь скажу, что в арсенале ученых – целый ряд надежных методов определения абсолютного возраста окаменелости или породы, которая содержит окаменелость.

Методы обладают различной чувствительностью и охватывают диапазон от сотен (годовые кольца) и тысяч лет (углеродный метод) до миллионов, сотен миллионов (ураноториево-свинцовый метод) и даже миллиардов лет (калий-аргоновый метод).

Окаменелости, подобно археологическим образцам, являются более или менее прямыми свидетельствами о прошлом. Мы перейдем ко второй категории источников – таким, которые передаются из поколения в поколение. Для историков такими источниками могут стать рассказы очевидцев, переданные изустно либо записанные. Мы не найдем сейчас человека, который рассказал бы нам о жизни в Англии XIV века, однако у нас есть письменные источники, в том числе сочинения Чосера. Они содержат информацию, которую копировали, хранили и распространяли – и которую мы можем изучить сегодня. Рассказ, попавший в печать (в наши дни – носитель цифровой информации), получает шанс на долгую жизнь.

Документы надежнее рассказов. Пожалуй, каждое поколение слушает пространные рассказы родителей и передает их своим детям. И, казалось бы, устные предания сохраняются на протяжении жизни по меньшей мере пяти поколений. Однако я хорошо помню четырех своих бабушек и дедушек, а вот о прабабушках и прадедушках я знаю лишь несколько отрывочных историй. Один прадед часто напевал бессмысленную песенку (я до сих пор могу ее спеть), когда зашнуровывал ботинки. Другой обожал сливки, а проигрывая в шахматы, опрокидывал доску. Третий был сельским врачом. Вот, пожалуй, и все, что мне известно. Вот что осталось от восьми полноценных жизней.

К сожалению, устные предания исчезают почти мгновенно, если только их не пересказывают барды – как те, которые были записаны Гомером (но и в этом случае изложение неточно). Спустя удивительно немного поколений от преданий остаются бессвязные обрывки. Пересказы исторических событий, связанные с героями, преступниками, животными и вулканами, быстро вырождаются (или вырастают, в зависимости от вашего вкуса) в мифы о полубогах, дьяволах, кентаврах и огнедышащих драконах. Однако не будем останавливаться на устных преданиях и их недостатках: у них нет аналога в эволюционной истории.

Письменность – великое достижение. Бумага, папирус, даже каменные скрижали могут быть утрачены, однако документы могут во многих поколениях точно копироваться – хотя точность, конечно, не бывает абсолютной. Я хочу пояснить, что именно подразумеваю под “точностью” и “поколением”. Если вы напишете записку, а я скопирую ее от руки и передам третьему лицу (следующее поколение), эта копия не будет точной: почерк у меня не такой, как у вас. Но если вы напишете аккуратно, а я тщательно скопирую написанные вами буквы, копия может стать абсолютно точной. Теоретически такая точность может сохраняться в течение неопределенного числа поколений. При условии, что автор и читатель пользуются одним алфавитом, копирование позволяет сохранить сообщение даже после утраты его оригинала. Это свойство письма можно назвать *самоупорядочиванием*. Оно существует благодаря тому, что буквы дискретны. Это утверждение, напоминающее о разнице между аналоговыми и цифровыми кодами, требует объяснения.

Есть промежуточный звук между английскими твердым *s* и *g* (во французском – твердое *s*, как в *sonne*). Но никому не приходит в голову на письме обозначать этот звук буквой-гибридом *s* и *g*. Мы понимаем, что каждая буква в английском языке должна быть представлена лишь одним членом 26-буквенного алфавита. Мы знаем, что французы пользуются теми же 26 буквами для звуков, которые не совпадают с английскими и могут

представлять собой сочетания звуков английской речи. В каждом языке и диалекте алфавит используется по-своему для самоупорядочивания звуков.

Самоупорядочивание позволяет избежать эффекта испорченного телефона. В случае рисунков, которые копируют художники, этот эффект не работает, если только сам рисунок не следует определенным традициям, выполняющим функцию самоупорядочивания. Записи очевидца события, в отличие от рисунков, имеют все шансы быть точно воспроизведенными в исторических книгах несколько столетий спустя. Мы располагаем, вероятно, вполне точным отчетом о гибели Помпеи в 79 году, потому что очевидец, Плиний Младший, описал увиденное в своих двух посланиях Тациту, а некоторые из писем Тацита сохранились до наших дней благодаря переписыванию, а впоследствии перепечатыванию. Даже до Гутенберга, когда документы копировались вручную, письменность обладала огромным преимуществом по сравнению с заучиванием и устной передачей.

Многократное копирование является абсолютно точным лишь в теории. Писцы ошибались и иногда даже могли “поправлять” оригинал, записывая то, что, как они думали (разумеется, вполне искренне), имелось в виду. Самый известный пример, указанный немецкими теологами XIX века, – подтасовка событий в Новом Завете с целью согласовать их с пророчествами Ветхого Завета.

Помимо фальсификации, копирование подвержено обычным ошибкам. В любом случае, письменность не может рассказать о событиях до ее изобретения (около 5 тыс. лет назад). Условные обозначения, счетная символика и рисунки немного старше: возможно, им несколько десятков тысяч лет. Однако такие промежутки – пустяки в масштабе эволюционного времени.

К счастью, в отношении эволюции мы располагаем иной воспроизводимой информацией, которая претерпела невообразимо большое число случаев копирования и которую, позволив себе небольшую поэтическую вольность, мы можем расценивать как аналог письменного текста. Эти исторические записи с поразительной точностью воспроизводились сотни миллионов раз благодаря тому, что в их основе, как и в основе письменности, лежит самоупорядочивающийся алфавит. Информация ДНК передается с потрясающей точностью. Отдельные атомы в ней непрерывно меняются, однако информация, которую они кодируют, копируется в течение миллионов, даже сотен миллионов лет. Эти записи мы можем прочесть, используя возможности современной молекулярной биологии: она позволяет выявить последовательность “букв” ДНК или последовательность аминокислот белка, которую кодирует ДНК. Или, в еще более косвенном методе, как бы через тусклое стекло, мы можем рассмотреть эти записи, изучая эмбриологические “продукты” ДНК: форма тела, органы, их взаимное расположение. Мы не нуждаемся в ископаемых, чтобы заглянуть в прошлое. Поскольку ДНК меняется очень медленно, история как бы впечатана в тела современных животных и растений.

Сообщения ДНК записаны с помощью настоящего алфавита. Как и римское, греческое или кириллическое письмо, “алфавит” ДНК представляет собой набор символов. Ни один символ сам по себе не имеет смысла, однако из них можно составлять осмысленные сообщения неограниченной сложности и длины. В английском алфавите 26 букв, в греческом – 24, в “алфавите” ДНК – всего четыре. В ДНК используются трехбуквенные “слова” из словаря, ограниченного 64 “словами” – *кодонами*. Некоторые кодоны являются синонимами, поэтому говорят, что генетический код является *вырожденным*.

Шестьдесят четыре “слова” соответствуют 21 значению: 20 аминокислот плюс

универсальный “знак препинания”. Человеческие языки многочисленны и изменчивы, и в наших словарях десятки тысяч слов. “Словарь” ДНК универсален и консервативен (в очень редких случаях наблюдаются незначительные вариации). Двадцать аминокислот образуют последовательности, обычно из нескольких сотен “слов”, которые определяют последовательность молекул белка. И хотя число “букв” ограничено четырьмя, а число кодонов – 64, число белков, которые можно записать с помощью последовательностей кодонов, неограниченно. Подсчитать их невозможно. “Предложение” из кодонов, определяющих одну молекулу белка, образует опознаваемую единицу, которую называют *геном*. Гены не отделяются от своих соседей (будь то другие гены или бессмысленные повторы) какими-либо разделителями, кроме содержащихся в их последовательностях. В этом отношении они напоминают ТЕЛЕГРАММЫ ЗПТ В КОТОРЫХ ВМЕСТО ЗНАКА ПРЕПИНАНИЯ СЛОВА ЗПТ ХОТЯ И В ТЕЛЕГРАММАХ ЕСТЬ ПРОБЕЛЫ МЕЖДУ СЛОВАМИ ЗПТ КОТОРЫХ НЕТ В ДНК ТЧК.

ДНК отличается от письменного языка тем, что в ней “островки смысла” разделяет море бессмысленных последовательностей, которые не транскрибируются. В ходе транскрипции “целые” гены собираются из осмысленных экзонов, разделенных бессмысленными интронами, последовательность которых при считывании пропускается. И даже “значащие” участки ДНК во многих случаях не считываются. Предположительно они представляют собой уже не нужные копии некогда использовавшихся генов, которые остались в ДНК, как черновики на жестком диске. Мы еще вернемся к сравнению генома с жестким диском, нуждающимся в чистке.

Итак, молекулы ДНК погибших животных не сохраняются. Вечно может храниться лишь *информация* в ДНК – благодаря непрерывному многократному копированию. Сюжет фильма “Парк юрского периода”, хотя и довольно разумный, все же расходится с фактами. Теоретически недолгое время после попадания в янтарь кровососущее насекомое может сохранять “инструкции” ДНК по воссозданию динозавра. Но, к сожалению, после смерти организма ДНК в его теле и в крови, которой он питался, может храниться в неповрежденном виде всего несколько лет – а в некоторых мягких тканях и вовсе дней. ДНК не уберезет и фоссилизация.

Даже глубокое замораживание сохраняет ДНК лишь ненадолго. Пока я пишу эту книгу, ученые выкапывают мамонта из сибирской вечной мерзлоты в надежде на то, что сумеют выделить ДНК в количестве, достаточном для клонирования в матке слонихи. Однако, боюсь, это тщетная надежда – несмотря на то, что мамонт умер всего несколько тысяч лет назад. К самым древним останкам, из которых можно выделить читаемую ДНК, относятся останки неандертальца. Вообразите, какая шумиха поднимется, если кто-нибудь сумеет его клонировать. Но, к несчастью, ДНК возрастом 30 тыс. лет можно восстановить лишь фрагментарно. Для растений, сохранившихся в вечной мерзлоте, рекорд составляет около 400 тыс. лет.

Важная особенность ДНК заключается в том, что, пока цепь жизни не прервется, закодированная в ДНК информация будет копироваться в новой молекуле еще до разрушения старой. Поэтому информация живет гораздо дольше молекул. Она возобновляется посредством копирования, а поскольку копирование для большинства “букв” является точным, теоретически она может сохраняться неопределенно долго. Значительная доля информации ДНК наших предков дошла до нас в неизменном виде, пережив в некоторых случаях сотни миллионов лет.

Таким образом, информация в ДНК – невероятно щедрый подарок, который природа преподнесла историкам. Какой историк мог надеяться, что каждая особь каждого вида носит в теле подробный документ! Более того, в этом тексте происходят незначительные случайные изменения, которые достаточно редки, чтобы не нарушить точность документа, но при этом достаточно часты, чтобы создать метки. Но и это еще не все! Текст не произволен. В книге “Расплетая радугу” я объяснял, почему с точки зрения эволюции ДНК животного можно считать “генетической ‘Книгой Мертвых’”. Из теории эволюции следует, что признаки любого животного или растения – его морфология, наследственное поведение, химия его клеток – представляют собой закодированные сообщения о мире, в котором жили его предки: о пище, которой они питались, о хищниках, от которых убегали, о климате, в котором они жили, о партнерах, с которыми спаривались. Это сообщение записано в ДНК, которая проходит ряд фильтров естественного отбора. Когда мы научимся читать эти сообщения, ДНК дельфина, возможно, однажды подтвердит то, что мы уже знаем из его анатомии и физиологии: что его предки жили на суше. Около 300 млн лет назад предки наземных позвоночных животных (включая предков дельфинов) вышли из моря, где они обитали с начала времен. В ДНК, несомненно, это записано – нужно лишь уметь читать. Все признаки современного животного (ДНК, а также конечности и сердце, мозг и цикл размножения) можно считать архивом, даже если это многократно переписанный палимпсест.

“Хроника” ДНК – подарок для историка. Однако прочитать ее непросто, а интерпретация требует глубоких знаний. Для надежности информацию ДНК можно сочетать с третьим методом исторической реконструкции – триангуляцией.

Триангуляция

Лингвистам часто бывает необходимо восстановить историю языков. В тех случаях, когда сохранились письменные источники, это довольно просто. Специалист по исторической лингвистике может использовать второй из методов реконструкции, изучая “биографию” слов. Современный английский язык эволюционировал из древнеанглийского языка через среднеанглийский, и его историю можно проследить с помощью непрерывной литературной традиции, включающей сочинения Шекспира и Чосера, а также “Беовульф”. Однако ясно, что речь возникла раньше, чем письменность (а у многих языков и сейчас нет письменной формы). Для изучения ранней истории мертвых языков лингвисты используют вариант метода, который я называю *триангуляцией*. Они сравнивают современные языки и объединяют их в группы в составе семей. Романская, германская, славянская, кельтская языковые группы объединяются с некоторыми другими в индоевропейскую языковую семью. Лингвисты считают, что праиндоевропейский был настоящим языком, на котором говорило конкретное племя около 6 тыс. лет назад, и даже надеются реконструировать этот язык, экстраполируя в прошлое сходные особенности языков-потомков. Таким же образом реконструирована история других языковых семей, например алтайской, дравидийской и уральской. Некоторые оптимистичные (и склонные к полемике) лингвисты идут еще дальше, объединяя языковые семьи, и считают, что могут реконструировать элементы гипотетического праязыка, на котором люди якобы говорили 12–15 тыс. лет назад.

Многие лингвисты, соглашаясь с идеей индоевропейского и других праязыков того же ранга, сомневаются в возможности реконструкции праиндоевропейского языка. Скептицизм этих профессионалов укрепляет мое собственное любительское недоверие. Однако не стоит сомневаться, что аналогичные методы триангуляции – различные техники, основанные на сравнении современных организмов – работают в отношении эволюционной истории. Даже если бы в нашем распоряжении не было окаменелостей, сравнение современных животных на различных уровнях позволило бы достоверно реконструировать их предков. Подобно тому, как лингвист реконструирует индоевропейский праязык на основе живых и мертвых языков, мы можем реконструировать предков, сравнивая внешние черты, белки или последовательности ДНК современных организмов. Поскольку в научных библиотеках накапливается все больше последовательностей ДНК современных видов, надежность метода триангуляции постоянно возрастает – особенно благодаря тому, что “тексты” ДНК имеют широкий диапазон перекрытия.

Даже у очень дальних родственников, например людей и бактерий, большие участки ДНК однозначно похожи друг на друга. У более близких родственников, например людей и шимпанзе, доля общей ДНК гораздо больше. Если правильно выбирать молекулы для сравнения, можно получить полный спектр постепенно возрастающих пропорций общей ДНК для всех случаев между этими двумя крайностями. При этом можно выбирать молекулы, охватывающие весь диапазон, начиная с далеких родственников, например людей и бактерий, и заканчивая такими близкими родственниками, как два вида лягушек. Сходство языков распознать труднее, за исключением близких языков вроде немецкого и голландского. Цепь рассуждений, которая приводит некоторых оптимистов к праязыку, слишком неубедительна, и поэтому многие лингвисты относятся к этой идее со скепсисом. Не будет ли триангуляция для ДНК людей и бактерий аналогичной триангуляции для

праязыка? Нет. Некоторые гены людей и бактерий почти не изменились со времен общего предка – аналога праязыка. Да и сам генетический код всех видов практически идентичен и поэтому должен быть таким же у общих предков. Можно сказать, сходство немецкого и голландского языков сопоставимо со сходством любой пары видов млекопитающих. У человека и шимпанзе ДНК настолько схожа, что эти виды можно сравнить с двумя несильно различающимися диалектами английского языка. А вот сходство между английским и японским языком, или между испанским и баскским, настолько незначительно, что в виде аналогии нельзя привести не только людей и бактерий, но ни одну другую пару организмов. В ДНК людей и бактерий “слово в слово” совпадают иногда целые “абзацы”.

Я упоминал об использовании последовательностей ДНК в методе триангуляции. Теоретически он применим и к обычным морфологическим признакам, однако в отсутствие молекулярных данных далекие предки столь же неуловимы, как праязык. В случае морфологических признаков, как и в случае ДНК, мы предполагаем, что признаки, характерные для многих потомков одного предка, были с высокой вероятностью унаследованы от этого предка (по крайней мере, с более высокой вероятностью унаследованы, чем нет). У всех позвоночных животных есть хорда, и мы предполагаем, что они унаследовали ее (то есть гены, необходимые для ее формирования) от предка, который жил, если судить по окаменелостям, более 500 млн лет назад. Именно этот вариант морфологической триангуляции использовался в книге для реконструкции облика сопредков. Правда, я предпочел бы полагаться в основном на триангуляцию, основанную на ДНК. Но нашей способности предсказывать, как изменение в гене отразится на морфологии организма, для этого недостаточно.

Триангуляция окажется еще эффективнее, если мы рассмотрим много видов. Но для этого нужны сложные методы, которые требуют точных генеалогических схем. Об этих методах мы поговорим в “Рассказе Гиббона”. Триангуляция также позволяет вычислять дату любой эволюционной точки разветвления. Это так называемые *молекулярные часы*: мы подсчитываем различия молекулярных последовательностей современных видов. У близких родственников с недавно жившими общими предками различий меньше, чем у дальних родственников, а возраст общего предка должен быть (по крайней мере, мы на это надеемся) пропорциональным количеству молекулярных различий у двух его потомков. Затем мы калибруем произвольную временную шкалу “молекулярных часов”, переводя ее в годы. Для этого мы накладываем окаменелости известного возраста на несколько ключевых точек ветвления, для которых такие окаменелости доступны. Это не так просто, и о трудностях мы поговорим в “Эпилоге к рассказу Онихофоры”.

Чосер знакомил своих читателей с пилигримами по порядку. Мой список “паломников” слишком велик, и моя книга – череда знакомств, происходящих в 40 пунктах рандеву. Мне придется вкратце представить “пилигримов”. Дело в том, что персонажи Чосера были личностями, а мои представляют собой группы. И я хочу познакомить вас с принципом, по которому мы группируем животных и растения. Так, во время рандеву № 10 к нашему путешествию присоединяются около 2 тыс. видов грызунов и 87 видов зайцеобразных (кроликов, зайцев и пищух), которые образуют группу грызунообразные. Виды иерархически сгруппированы, и у каждой группы есть название (семейство мышеподобных грызунов называется *Mundae*, а семейство грызунов, похожих на белку – *Sciuridae*). Каждый уровень также имеет свое название. *Muridae* и *Sciuridae* – семейства. Грызуны (*Rodentia*) – это отряд, к которому принадлежат указанные семейства. Грызунообразные (*Glires*) – надотряд,

объединяющий грызунов и зайцеобразных. Такие названия расположены в иерархическом порядке: семейства и отряды где-то посередине, вид – у самого основания иерархии. Мы движемся от родов к семействам, отрядам, классам и типам, используя приставки вроде *под-* и *над-* для обозначения промежуточных категорий.

Категория вида, как мы увидим, имеет особый статус. У каждого вида есть уникальное название, состоящее из названия рода и названия вида. Оба слова записываются курсивом. Например, леопард, лев и тигр относятся к роду *Panthera* и называются соответственно *Panthera pardus*, *Panthera leo* и *Panthera tigris*. Их причисляют к семейству кошачьи (*Felidae*), которое, в свою очередь, относится к отряду хищные (*Carnivora*), классу млекопитающие (*Mammalia*), подтипу позвоночные (*Vertebrata*) и типу хордовые (*Chordata*). Позднее мы вернемся к разговору о принципах систематики.

Паломничество начинается

Пришло время начать паломничество в поисках предков. Точнее (почему – станет ясно из “Рассказа Неандертальца”) – в поисках предковых генов. Первые несколько десятков тысяч лет путешествия предковые гены будут принадлежать людям, выглядевшим так же, как мы. Не буквально так же, конечно: все мы выглядим по-разному. Первые несколько десятков тысяч лет паломничества все люди, которых мы встретим, выходя из машины времени, будут отличаться от нас не сильнее, чем мы отличаемся друг от друга: немцы, зулусы, пигмеи, китайцы, берберы, меланезийцы и так далее. Наши генетические предки, жившие 50 тыс. лет назад, находятся в пределах того же диапазона изменчивости, который мы наблюдаем сейчас.

Какие изменения (если не считать биологической эволюции) мы увидим десятки тысяч лет назад? Чем увиденное будет отличаться от картины, которую мы наблюдали бы сотни или миллионы тысячелетий назад? Существует похожий на эволюцию процесс, на порядки более быстрый, чем биологическая эволюция, и его мы в основном будем наблюдать из иллюминатора на ранних этапах нашего путешествия. Этот процесс называют культурным развитием, экзосоматической эволюцией, технической эволюцией. Мы наблюдаем его в “эволюции” автомобиля, галстука, английского языка. Не стоит переоценивать его сходство с биологической эволюцией. В любом случае, он ненадолго задержит наше внимание. Нам предстоит дорога в 4 млрд лет, и машина времени полетит с такой скоростью, что мы успеем бросить лишь мимолетный взгляд на историю человечества.

И, пока машина времени движется на первой скорости (перемещаясь по временной шкале человеческой истории), мы послушаем рассказы о главных культурных достижениях человечества. “Рассказ Земледельца” – это история аграрной революции: человеческого изобретения, которое имело, пожалуй, самые серьезные последствия для других организмов. А “Рассказ Кроманьонца” повествует о “большом скачке”, который в определенном смысле дал новую среду самой эволюции.

Рассказ Земледельца

Аграрная революция началась около 10 тыс. лет назад, на исходе последнего ледникового периода, между Тигром и Евфратом – в регионе, прозванном “плодородным полумесяцем”. Другие очаги земледелия возникли (скорее всего, независимо) в Китае, долине Нила и (совершенно независимо) в Новом Свете. Стоит указать еще одну колыбель земледельческой цивилизации – труднодоступные горы Новой Гвинеи. С аграрной революции начинается новый каменный век, или неолит.

С переходом от кочевого образа жизни, охоты и собирательства к оседлости и земледелию у людей, возможно, появилось понятие дома. При этом общины охотников-собирателей (к охотникам можно причислить рыболовов) не исчезли. В некоторых уголках мира люди живут так до сих пор: австралийские аборигены, племя сан и родственные ему южноафриканские племена (которые ошибочно называют бушменами), аборигены Америки (названные индейцами в результате ошибки навигации) и инуиты (которые не любят, когда их называют эскимосами) в Арктике. Налицо практически все переходные звенья между охотниками-собирателями и земледельцами и пастухами. Но скоро, судя по всему, охотников-собирателей вовсе не останется. Те из них, кто не вымрут, станут “цивилизованными” (или “испорченными” – как вам больше нравится).

Колин Тадж в книге “Неандертальцы, бандиты и крестьяне: как на самом деле возникло земледелие” соглашается с автором “Третьего шимпанзе” Джаредом Даймондом в том, что переход от охоты и собирательства к земледелию никоим образом не был усовершенствованием. По мнению указанных авторов, аграрная революция не принесла человеку счастье. Земледелие может обеспечивать существование популяций, превышающих по численности популяции охотников-собирателей, однако представители этих популяций не обязательно будут здоровее или счастливее. Ведь крупные поселения, как правило, становятся рассадниками болезней, и на то есть веские эволюционные причины (в крупной популяции паразит не желает долгой жизни своему хозяину, поскольку легко может найти нового).

Общество охотников-собирателей нельзя назвать утопией. В последнее время стало модно говорить, что охотники, собиратели и примитивные земледельческие общества живут в “гармонии” с природой. Думаю, это ошибка. Вполне возможно, они больше знали о дикой природе – просто потому, что жили и выживали в ней. Однако, как и мы, они наверняка по мере скромных сил использовали эти знания для эксплуатации (нередко – избыточной) окружающей среды. Даймонд указывает на избыточную эксплуатацию ресурсов древними земледельцами. Это разрушило экосистемы и привело их общества к упадку. Охотники-собиратели никогда не жили в “гармонии с природой”, и, вполне вероятно, именно они виновны в массовом вымирании многих крупных животных по всему миру. В период, непосредственно предшествовавший аграрной революции, освоению отдаленных областей охотниками-собирателями в палеонтологической летописи подозрительно часто сопутствует вымирание крупных и, по-видимому, вкусных млекопитающих и птиц.

Мы склонны все “городское” противопоставлять “сельскому”. Однако в долгосрочной перспективе горожан стоило бы объединить с земледельцами и противопоставить их всех охотникам-собирателям. Ведь город получает провиант в основном из сельских районов. Сельскохозяйственные угодья некогда окружали городские стены, а сейчас они разбросаны

по всему миру, и продовольствие поступает к потребителям через посредников. Аграрная революция быстро привела к разделению труда. Гончары, ткачи и кузнецы стали обменивать свои изделия на продовольствие, которое производили другие.

К добру ли, к худу ли были эти перемены – неизвестно. Аграрная революция, по-видимому, не стала внезапной, и хлебопашество не было озарением, постигшим некоего неолитического гения – собрата “турнепсового” Таунсенда. Сначала люди, охотившиеся на диких животных на никому не принадлежавших территориях, возможно, охраняли свои охотничьи угодья от конкурентов. Или же могли просто охранять стада, следуя за ними. Отсюда естественным образом возник выпас скота, затем содержание и, наконец, одомашнивание. Осмелюсь предположить, что эти перемены вовсе не казались их современникам революционными.

Тем временем эволюционировали и сами животные, “одомашниваясь” под воздействием примитивных форм искусственного отбора. Последствия дарвиновского отбора у животных проявлялись постепенно. Наши предки, не имевшие осознанного желания вывести новые породы домашних животных, меняли направление отбора, и тот уже не поощрял умение быстро бегать и другие навыки выживания в дикой природе. Со сменой поколений домашние животные становились все более пассивными и менее способными постоять за себя, приобретая взамен склонность к росту и накоплению жира. Здесь возникает соблазн привести параллель с социальными насекомыми, например муравьями или термитами, которые “одомашнивают” тлей (“скот”) и грибы (“сельскохозяйственные культуры”). Мы еще услышим об этом в “Рассказе Муравья-листореза” (см. рандеву № 26).

В отличие от современных селекционеров, пионеры аграрной революции проводили искусственный отбор растений и животных по желаемым признакам, не отдавая себе в том отчета. Вряд ли они понимали, что для увеличения удоев нужно скрестить высокоудойных коров с быками, рожденными от других высокоудойных коров, а телят, родившихся от низкоудойных коров, отбраковать. Некоторое представление о случайных генетических последствиях одомашнивания дает интересный эксперимент с черно-бурыми лисицами.

Советский генетик Дмитрий Беляев с коллегами содержал в неволе черно-бурых лисиц (*Vulpes vulpes*) и систематически скрещивал их друг с другом, чтобы вывести ручных животных. Селекционеры достигли поразительных успехов. Беляев, выбирая в каждом поколении самых покладистых особей и скрещивая их, за двадцать лет вывел лисиц, которые вели себя как бордер-колли. Они стремились к общению с людьми и виляли хвостом при встрече. Само по себе это не очень удивительно: поразительна быстрота, с которой это произошло. Еще неожиданнее оказались побочные эффекты отбора. Лисицы Беляева стали не только вести себя как колли, но и выглядеть как колли.

У них выросла черно-белая шерсть, а морды и лбы стали белыми. Вместо характерных для диких лис заостренных ушей они обзавелись симпатичными висячими. У лисиц изменился баланс половых гормонов, и они приобрели способность скрещиваться в течение всего года, а не только в определенный сезон. У них обнаружили повышенный уровень серотонина, что, возможно, связано с их пониженной агрессией. Итак, потребовалось всего двадцать лет, чтобы с помощью искусственного отбора превратить лисиц в “собак”.

Я поставил здесь кавычки потому, что домашние собаки не являются потомками лисиц: они происходят от волков. Кстати, известное предположение Конрада Лоренца о том, что от волков произошли лишь некоторые породы собак (его любимые чау-чау, например), а остальные – от шакалов, сейчас считается неверным. Лоренц подкрепил свою теорию

поучительными рассказами о темпераменте и поведении. Но молекулярная систематика взяла верх над интуицией: данные недвусмысленно указывают на то, что все современные породы собак происходят от обыкновенного волка (*Canis lupus*). Следующими ближайшими родственниками собак (и волков) выступают койоты и эфиопские “шакалы” (которых, согласно последним данным, нужно называть эфиопскими волками). Настоящие шакалы (золотистые, с полосатыми боками и черной спиной) тоже принадлежат к роду *Canis*, однако являются более дальними родственниками.

Ясно, что эволюция собак от волков следовала примерно тому же сценарию, который воспроизвел Беляев – с той лишь разницей, что он приручал лисиц сознательно. По-видимому, это произошло несколько раз в различных регионах. Возможно, изначально волки стали питаться отбросами вокруг стоянок. Люди могли счесть “мусорщиков” полезными, а также увидели в них сторожевых животных или даже теплое одеяло. Этот мирный сценарий кажется удивительным и указывает на то, что средневековая легенда, согласно которой волки рассматриваются как символ древнего страха, возникла вследствие невежества. Наши “дикие” предки, жившие на открытых пространствах, такое не сочинили бы.

С точки зрения волка, стоянки человека были хороши тем, что здесь можно было пожить отбросами. В выигрыше оказывались особи, уровень серотонина у которых, наряду с другими особенностями мозга (“склонность к приручению”), позволял им чувствовать себя непринужденно в присутствии людей. Некоторые авторы предлагали довольно правдоподобную теорию о осиротевших волчатах, которых дети забирали себе в качестве домашних животных. Эксперименты показали, что домашние собаки лучше, чем волки, умеют “читать” выражение лица человека. Это, по-видимому, случайное следствие того, что в течение многих поколений они эволюционировали бок о бок с нами. Мы, в свою очередь, умеем читать выражение собачьих морд, причем у собак в результате непреднамеренного отбора выражение морды гораздо сильнее похоже на человеческое, чем у волков. Видимо, поэтому нам кажется, что волки выглядят “зловещими”, а собаки – “дружелюбными”, “виноватыми”, “милыми” и так далее.

Можно провести параллель с японскими крабами. На спине этих крабов – рисунок, напоминающий лицо воина. Теория Дарвина объясняет этот казус так: суеверные рыбаки выбрасывали обратно в море крабов, напоминавших им самураев. Поколение за поколением гены, отвечающие за похожий на человеческое лицо рисунок, с высокой вероятностью выживали в телах крабов, и постепенно частота таких генов увеличивалась в популяции, пока не стала такой, как сейчас. Правда это или нет, неизвестно, но в процессе эволюции настоящих домашних животных происходило подобное.

Вернемся к эксперименту Беляева с лисами. Он демонстрирует высокую скорость, с которой может идти одомашнивание, и высокую вероятность того, что приручению вначале сопутствует целый ряд побочных эффектов. Возможно, коровы, свиньи, лошади, овцы, козы, куры, гуси, утки и верблюды также прошли путь, который был не менее короток и так же богат неожиданными побочными эффектами. Возможно также, что мы и сами после аграрной революции пошли по параллельному пути приручения, что привело нас к “одомашненности” и связанным с ней чертам.

В некоторых случаях историю нашего собственного одомашнивания можно проследить по генам. Хрестоматийный пример (см. книгу “Коэволюция” Уильяма Дарэма) – переносимость лактозы. Молоко – пища младенцев, не “предназначенная” для взрослых и исходно непригодная для них. Для усвоения лактозы – сахара, содержащегося в молоке, –

нужен фермент лактаза. (Кстати, стоит запомнить правило: название фермента часто образуется добавлением “-аза” к первой части названия вещества, на которое воздействует этот фермент.) У детенышей млекопитающих кодирующий лактазу ген “выключается” после того, как они достигают возраста естественного отлучения от матери. Сам ген, конечно, не исчезает. “Детские” гены не удаляются из генома – даже у бабочек, у которых большая доля генов используется исключительно для формирования гусеницы. Но у человеческих детенышей выработка лактазы прекращается в возрасте около четырех лет под влиянием других регулирующих генов. От свежего молока взрослым становится нехорошо: симптомы варьируют от вздутия живота и кишечных спазмов до диареи и рвоты.

Всех ли взрослых это касается? Нет, конечно. Есть исключения – я, например. Мое обобщение относится к человеку в целом и (косвенно) к диким *Homo sapiens*, от которых мы произошли. Это все равно что я сказал бы: “Волки – это крупные жестокие хищники, которые охотятся стаями и воют на Луну”, – зная при этом, что пекинесы и йоркширские терьеры опровергают данное утверждение. Для обозначения одомашненного волка у нас есть специальный термин – “собака”, а для одомашненного человека – нет. Гены домашних животных изменились за время жизни с людьми. Гены некоторых людей, в свою очередь, изменились вследствие долгого контакта с домашними животными. Переносимость лактозы, судя по всему, появилась далеко не у всех народов. Среди них – тутси из Руанды (в меньшей степени – их извечные враги хуту), скотоводы фульбе из Западной Африки (кроме оседлых фульбе), синдхи из Северной Индии, туареги из Западной Африки, беджа из Северо-Восточной Африки, а также некоторые европейские народы. Все эти племена объединяет скотоводческая традиция.

На другом конце спектра находятся народы, сохранившие естественную непереносимость лактозы у взрослых. К ним относятся китайцы, японцы, инуиты, большинство индейцев, яванцы, фиджийцы, австралийские аборигены, иранцы, ливанцы, турки, тамилы, сингальцы, тунисцы и множество африканских племен (сан, тсвана, зулу, коса и свази – на юге материка, динка и нуэр – на севере, йоруба и игбо – на западе, и так далее). В прошлом эти народы, представители которых не переносят лактозу, как правило, не занимались скотоводством. Однако есть и любопытные исключения. Традиционная диета масаев (Восточная Африка) включает в основном молоко и кровь, и можно сделать вывод, что они хорошо переносят лактозу. Однако это не так – вероятно потому, что перед употреблением они створаживают молоко. Как и в процессе приготовления сыра, большая часть лактозы удаляется бактериями. Отказаться от продукта – первый способ избавиться от нежелательных последствий для здоровья. Второй способ – поменять гены. Именно это произошло с указанными скотоводческими народами.

Разумеется, никто не может намеренно *менять свои гены*. Наука лишь сейчас начинает понимать, как это сделать. Как обычно, за нас все сделал естественный отбор – много тысяч лет назад. Я точно не знаю, как естественный отбор привел к переносимости лактозы у взрослых. Возможно, взрослые в голодные времена принимали детскую пищу, и те, кто лучше переносил такую пищу, чаще выживали. Возможно, в некоторых культурах детей поздно отнимали от груди, и отбор на выживание детей привел к переносимости у взрослых. Как бы то ни было, изменения, хоть и генетические, были вызваны культурой. Постепенное одомашнивание и рост удоев у коров, овец и коз шли параллельно с эволюцией переносимости лактозы у племен, которые пасли коров, овец и коз. В обоих случаях изменения были по-настоящему эволюционными, потому что затрагивали частоту генов в

популяциях.

Возможно, переносимость лактозы – лишь вершина айсберга? Возможно, наши геномы полны доказательств одомашнивания, которые касаются не только нашей биохимии, но и нашей психики? Стали ли мы сами, подобно лисам Беляева или прирученным волкам, которых мы называем собаками, “ручными”, “милыми”, приобрели ли человеческие аналоги висячих ушей, трогательных мордочек и виляющих хвостов? Оставлю вас поразмышлять над этим – и поспешу дальше.

В то время как охота постепенно сменилась выпасом животных, собирательство, судя по всему, примерно таким же образом превратилось в возделывание. Произошло это, скорее всего, непреднамеренно. Конечно, случались и озарения – например, когда люди впервые заметили, что если опустить семена в землю, из них вырастут такие же растения, как и те, с которых эти семена собрали. Или когда кто-то заметил, что растения лучше растут, если их полить, прополоть и удобрить. Наверное, немного труднее было додуматься лучшие семена оставлять на посев, а не съесть их. (В 40-х годах мой отец, тогда молодой специалист, учил крестьян в Центральной Африке агрономии. Он рассказывал, что это понять им было труднее всего.) Но в целом собиратель превратился в земледельца незаметно для себя – как и охотник в пастуха.

Многие из наших зерновых культур (пшеница, овес, ячмень, рожь, кукуруза и так далее) относятся к семейству злаки, которые сильно изменились в результате отбора, производимого человеком, – сначала непреднамеренного, позднее сознательного. Возможно, мы сами за тысячелетия генетически изменились, научившись усваивать хлебные злаки, а также молоко. До аграрной революции в нашем рационе почти не было содержащих крахмал злаков, подобных пшенице и овсу. В отличие от апельсинов и земляники, семена зерновых культур “не хотят” быть съеденными. Стратегия распространения таких семян не требует прохождения через пищеварительный тракт животного, в отличие от семян томатов или слив. Что касается нас самих, то пищеварительный тракт человека не в состоянии самостоятельно переварить большое количество семян злаков, которые содержат мало крахмала и имеют твердую шелуху. Отчасти тут помогает перемалывание и кулинарная обработка, но вполне вероятно и то, что параллельно с переносимостью молока у нас могла появиться и повышенная, по сравнению с нашими дикими предками, физиологическая переносимость пшеницы. Непереносимость пшеницы – проблема довольно многих людей. Было бы любопытно сравнить распространенность непереносимости пшеницы у охотников-собирателей, например сан, и других народов, чьи предки-земледельцы уже давно едят пшеницу. Но если и существует масштабное сравнительное исследование переносимости пшеницы наподобие того, которое провели по поводу переносимости лактозы, я о нем не знаю. Было бы также интересно провести сравнительное исследование непереносимости алкоголя. Ведь известно, что при наличии определенных аллелей печень расщепляет алкоголь хуже, чем нам бы хотелось.

Так или иначе, в коэволюции животных и их растительной пищи не было ничего нового. Травоядные способствовали своего рода благоприятствующему отбору злаков, направляя их эволюцию в сторону симбиотического сотрудничества за миллионы лет до того, как мы начали одомашнивать пшеницу, ячмень, овес, рожь и кукурузу. В присутствии травоядных животных злаки процветают, и вероятно, именно это они делали 20 млн лет – с момента появления их пыльцы в палеонтологической летописи. Конечно, отдельные растения не получают выгоды, когда их съедают, но такие злаки могут быть устойчивее к

ощипыванию и обкусыванию, чем конкуренты. Враг моего врага – мой друг, и злаки, даже будучи ошипанными, пышно разрастаются, когда травоядные поедают (наряду с самими злаками) другие растения, которые иначе конкурировали бы с ними за почву, солнце и воду. Шли тысячелетия, и травы учились уживаться с рогатым скотом, антилопами, лошадьми и другими травоядными (а в итоге – и газонокосилками). Травоядные тоже совершенствовались, приобретая специализированные зубы и сложные пищеварительные системы, которые стали включать отделы для ферментации с поселившимися там культурами особых микроорганизмов, помогавшими выживать на злаковой диете.

Это не совсем то, что мы обычно подразумеваем под одомашниванием, но фактически это оно и есть. Около 10 тыс. лет назад, когда дикие злаки рода *Triticum* были одомашнены и превратились в пшеницу, это стало в некотором смысле продолжением того, что различные виды травоядных животных 20 млн лет проделывали с предками *Triticum*. Наши предки ускорили этот процесс, особенно когда (много позднее) они перешли от спонтанного одомашнивания к обдуманной, планомерной селекции (а совсем недавно – и к научной гибридизации и генетическим манипуляциям).

Вот и все, что я хочу сказать о происхождении земледелия. Теперь, когда наша машина времени минует отметку в 10 тыс. лет и направляется на randevу № 0, мы ненадолго остановимся на отметке около 40 тыс. лет назад. Здесь с обществом охотников-собирателей произошла, вероятно, еще более разительная перемена, чем аграрная революция: случился Большой культурный скачок.

Об этом нам расскажет кроманьонец, названный так в честь пещеры во Франции, в Дордони, где впервые обнаружили окаменелости этой расы *Homo sapiens*.

Рассказ Кроманьонца

Около 40 тыс. лет назад, как показывают археологические данные, с человеком стало происходить нечто очень интересное. В анатомическом отношении наши предки, жившие до того переломного момента, были такими же, как и появившиеся на свет после него. Они отличались от нас не сильнее, чем от своих современников из других регионов, и, безусловно, не сильнее, нежели мы отличаемся от наших современников. В культурном же отношении заметна огромная разница. Конечно, и в наши дни культуры сильно отличаются друг от друга. Тогда, вероятно, было так же. Но все меняется, если двинуться за отметку 40 тыс. лет. Что-то произошло – и, по мнению многих археологов, достаточно неожиданно для того, чтобы назвать произошедшее “событием”. Мне нравится название, которое дал ему Джаред Даймонд: Большой скачок.

Почти все артефакты до Большого скачка, дошедшие до нас, – это каменные инструменты и оружие, довольно грубые. Несомненно, древесина (в Азии – бамбук) обрабатывалась чаще, но деревянные предметы сохраняются не так хорошо. Насколько мы можем судить, тогда не существовало рисунков, статуэток, погребального инвентаря, украшений. Но после Скачка все эти предметы внезапно возникают в археологической летописи – наряду с музыкальными инструментами вроде костяных флейт. Это произошло незадолго до создания кроманьонцами (см. вкладку) в пещере Ласко великолепных росписей. Беспристрастный наблюдатель с другой планеты пришел бы к выводу, что современная культура с ее компьютерами, сверхзвуковыми самолетами и исследованием космоса – лишь последствие Большого скачка. На длинной геологической временной шкале наши достижения – от Сикстинской капеллы до специальной теории относительности, от вариаций Гольдберга до гипотезы Гольдбаха – окажутся почти там же, где и Венера Виллендорфская и росписи Ласко. Все они – составляющие одной культурной революции, внезапного всплеска, который последовал за долгим застоём нижнего палеолита. На самом деле я совсем не уверен, что такой взгляд нашего инопланетного наблюдателя смог бы выстоять против фактов, но право на существование он точно имел бы. В книге “Разум в пещере” Дэвида Льюиса-Уильямса рассматривается связь наскальной живописи верхнего палеолита и пробуждения сознания у *Homo sapiens*.

Некоторые крупные специалисты находятся под таким впечатлением от Большого скачка, что соотносят его с появлением речи. Что еще, спрашивают они, могло быть причиной внезапной перемены? Предположение о внезапном возникновении языка не настолько нелепо. Никто не думает, что письмо существует дольше нескольких тысяч лет, и все признают, что изменения анатомии мозга не совпадают по времени с такими недавними событиями, как изобретение письма. Теоретически речь могла бы стать еще одним примером. Однако мне кажется, что речь старше, чем Скачок, и в этом меня поддерживают авторитетные лингвисты, например Стивен Пинкер. Мы вернемся к этому вопросу через миллион лет, когда встретим *H. ergaster (erectus)*.

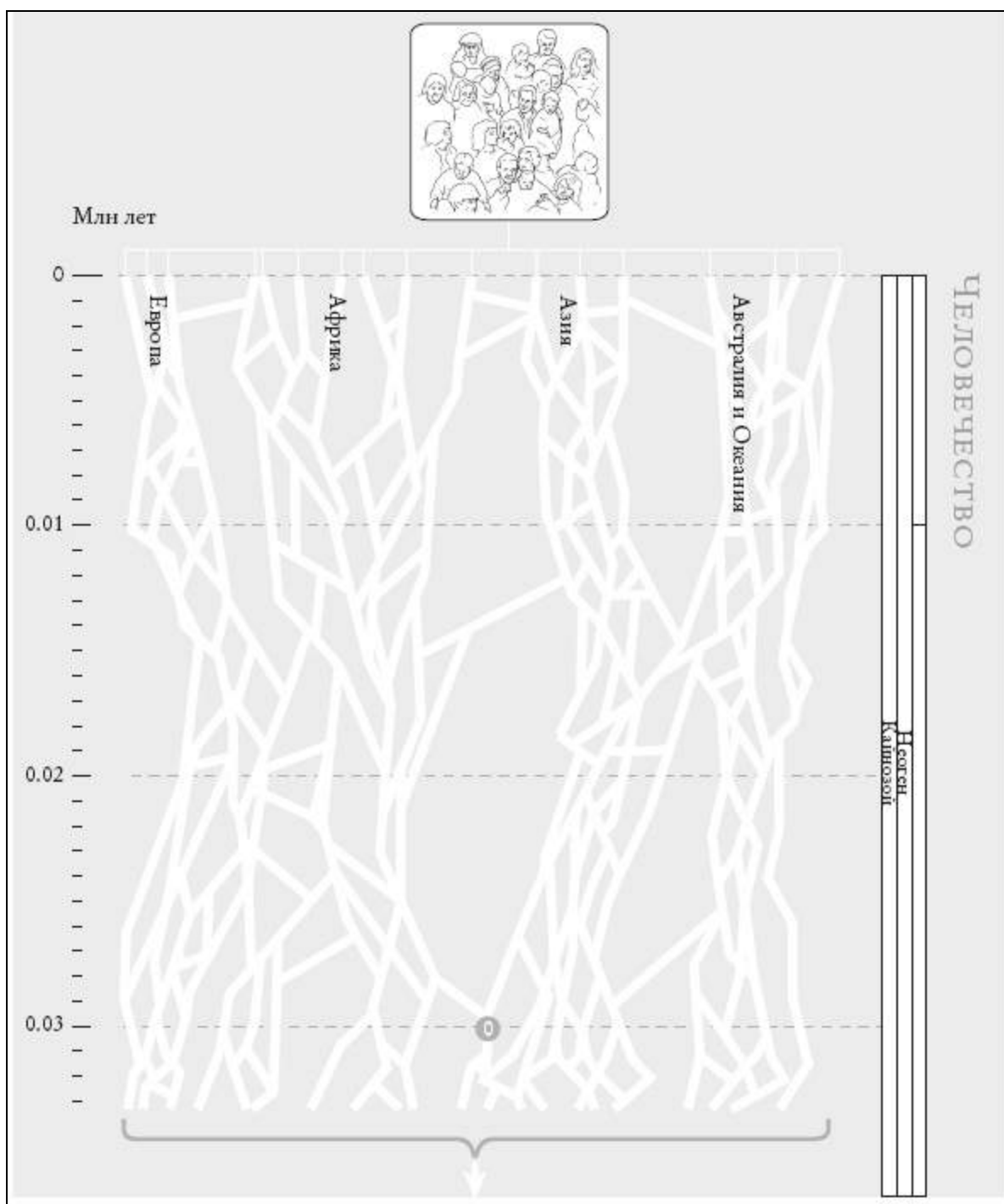
Возможно, Большой скачок совпал если не с возникновением речи, то с появлением свежего “программного обеспечения”, например нового грамматического приема (условного придаточного предложения и так далее), благодаря которому у людей открылось воображение. Или, возможно, язык до Скачка подходил лишь для разговора о “здесь и сейчас”, и некий гений вдруг понял, что слова можно соотносить с вещами, которых нет

здесь и сейчас. Это разница между фразами “перед нами источник воды” и “представь, что по ту сторону холма источник”. Или, возможно, мостом для перехода к референциальной речи стало изобразительное искусство, почти неизвестное до Скачка. Может быть, сначала люди научились рисовать бизона и лишь потом научились говорить о бизоне, которого нет здесь и сейчас.

Как бы мне ни хотелось задержаться в лихих временах Большого скачка, придется поспешить. Мы приближаемся к пункту, в котором сможем начать поиски сопредка № 0 – последнего предка ныне живущих людей.

Проект “Геном человека” завершен, и его славит гордое человечество. Вполне простительно поинтересоваться, чей именно геном был секвенирован. Был ли удостоен этой чести выдающийся государственный муж? Или случайный прохожий? Или анонимный клон клеток из лабораторной культуры ткани? Это имеет значение, потому что мы разные. У меня карие глаза, а у вас, возможно, голубые. Я не умею сворачивать язык в трубочку, а вы с вероятностью 50 % это умеете. Какая версия гена сворачивания языка в трубочку увековечена в опубликованном геноме человека? Какой цвет глаз стал “каноническим”?

Я поднимаю этот вопрос лишь для того, чтобы провести параллель. В этой книге мы ищем *своих* предков, но о чьих именно предках мы говорим: о *ваших*? Или *моих*? О предках пигмея бамбути или жителя островов Торресова пролива? Скоро я к этому вернусь. Но сначала, раз уж я задал вопрос относительно “Генома человека”, мне придется на него ответить. Чей геном избрали для анализа? Если мы говорим об “официальном” проекте “Геном человека”, то для небольшой части “букв” ДНК, которые различаются у разных людей, “каноническим” стал геном, получивший большинство “голосов” среди нескольких сотен человек, подобранных так, чтобы максимально полно представить расовое многообразие. А в случае альтернативного проекта д-ра Крейга Вентера секвенированный геном явился главным образом геномом... самого Вентера^[1]. Об этом он и объявил, чем привел в тихий ужас комитет по этике, который исходя из важных причин рекомендовал анонимно выбирать доноров среди представителей разных рас. Исследованию собственно генетического разнообразия человека посвящены многие другие проекты, которые, кстати, подвергаются политическим нападкам: как будто есть что-то неприличное в признании того, что люди разные. И слава богу, что разные – пусть и не очень.



Человечество. Это генеалогическое древо не претендует на точность: полное было бы невероятно плотным. Движение вниз по странице соответствует движению в прошлое. Геологический масштаб времени (см. вкладку) указан в столбце справа. Белые линии отображают схемы скрещивания: их много в пределах континентов и меньше – между континентами. Нумерованный кружок внизу обозначает сопредка № 0, последнего общего предка всех ныне живущих людей.

Но вернемся к нашему паломничеству. Чьих предков будем искать мы? Если вернуться *достаточно* далеко в прошлое, у всех отыщутся общие предки. Кем бы вы ни были, ваши предки окажутся моими, а мои – вашими. Это одна из тех истин, которая, если подумать, не нуждается в специальных доказательствах. Доказать ее можно умозрительно, используя математический прием *reductio ad absurdum* [доведения до абсурда]. Перенесемся в машине времени абсурдно далеко, скажем, на 100 млн лет назад, когда наши предки напоминали землероек или опоссумов. В те давние времена где-то должен был жить по меньшей мере

один из моих непосредственных предков – иначе меня не было бы. Назовем это млекопитающее Генри (это традиционное имя в моем роду). Нам нужно доказать, что если Генри – мой предок, то он должен быть и вашим предком. Теперь представьте обратную ситуацию: я – потомок Генри, а вы – нет. В этом случае наши линии должны были идти бок о бок, не пересекаясь, 100 млн лет. Они должны были прийти в одну эволюционную точку – и остаться настолько сходными, что ваши родственники до сих пор способны скрещиваться с моими. Так-то! Если Генри – мой предок, он и ваш предок. А если он не мой предок, то и вашим он быть не может.

Итак, достаточно древний человек, оставивший потомство, есть предок всего человеческого рода. Вопрос о происхождении людей не допускает компромиссов. Более того, вполне возможно, что Генри – мой предок (и, разумеется, ваш – с учетом того, что вы в достаточной мере человек, чтобы прочитать это), а его брат Эрик – предок, скажем, современных трубказубов. И это не предположение. Это факт: в истории обязательно случалось, что одно из двух животных одного вида стало предком всех людей (но ни одного трубказуба), а второе стало предком всех трубказубов (но ни одного человека). Они вполне могли встретиться и, возможно, даже были братьями. Вместо трубказуба можно указать любой другой современный вид. Подумайте хорошенько: это следует из того факта, что все виды родственны друг другу. При этом не забывайте, что предок всех трубказубов – одновременно предок множества других животных (в данном случае – большой группы *Afrotheria*, с которой мы встретимся на рандеву № 13 и в которую входят слоны и дюгоны, даманы и мадагаскарские тенреки).

Мое доказательство основано на методе доведения до абсурда. Оно подразумевает, что Генри жил достаточно давно для того, чтобы стало ясно: он породил либо всех людей на земле, либо ни одного. Насколько давним должно быть это “достаточно давно”? Это трудный вопрос. Думаю, 100 млн лет более чем достаточно. Если мы вернемся в прошлое на сто лет, никто не сможет утверждать, что весь человеческий род – его прямые потомки. С крайними значениями вроде ста лет или 100 млн лет все просто. А что можно сказать о промежуточных датах: 10 тыс. лет, 100 тыс. лет, миллион лет? Точные расчеты – не по моей части, и в моей предыдущей книге “Река, текущая из рая” их не было. К счастью, расчеты взял на себя специалист по статистике из Йельского университета Джозеф Т. Чан. Полученные им результаты и то, что за ними стоит, легли в основу “Рассказа Тасманийца”, исключительно важного для нынешнего рандеву: сопредок № 0 – последний общий предок современных людей. Для датировки рандеву № 0 придется сделать некоторые расчеты наподобие тех, что произвел Чан.

Именно здесь, на рандеву № 0, мы впервые встречаем общего предка людей. Но, согласно методу доведения до абсурда, еще дальше в прошлом настанет момент, когда *любой* человек, которого мы встретим, окажется либо нашим общим предком, либо не нашим предком вообще. И хотя на том далеком рубеже нельзя выделить какого-то одного предка, все-таки стоит, проходя мимо, удостоить этих людей кивком, потому что начиная с этого момента мы можем больше не гадать, ваш это предок или мой. Перейдя этот рубеж, все читатели плечом к плечу двинутся в прошлое.

Поиск предков – весьма увлекательное занятие. Как и в исторической науке, есть два метода. Можно двигаться назад, перечисляя сначала родителей, следом бабушек и дедушек, прабабушек и прадедушек и так далее. Или выбрать далекого предка и двигаться вперед во времени, перечисляя его детей, внуков и правнуков – вплоть до себя самого. Генеалогии-любители используют оба метода, пока генеалогическое древо не станет настолько полным, насколько это позволяют метрики и “семейные библии”. Здесь, как и во всей книге, мы прибегнем к ретроспективному подходу.

Возьмем двух случайных людей. Двигаясь от них в прошлое, мы рано или поздно обнаружим их *последнего общего предка* (ПОП). Вы и я, водопроводчик и королева – любая пара людей обязательно сойдется на одном сопредке (точнее, паре сопредков). Но, если мы не говорим о близких родственниках, поиск сопредка требует построения обширной генеалогической схемы, и большая ее часть останется от нас сокрыта. В первую очередь это касается предка ныне живущих людей. Установление возраста сопредка № 0, то есть последнего общего предка современных людей, – не то задание, с которым справится специалист по генеалогии. Это задача для математика.

Прикладная математика пытается познать мир с помощью его упрощенной модели. Она облегчает понимание, не теряя способности отображать реальность. Иногда модель дает нам отправную точку, исходя из которой можно понять действительность.

При построении математической модели для определения геологического возраста общего предка всех живущих людей хорошим упрощением – чем-то вроде игрушечного мира – будет популяция с неизменной численностью, живущая на острове в отсутствие иммиграции или эмиграции. Пусть это будет идеализированная популяция тасманийских аборигенов до XIX века, когда их истребили, будто паразитов, европейские колонисты. Последняя чистокровная тасманийка Труганини умерла в 1876 году, вскоре после своего друга, “короля Билли”, из мошонки которого сделали кисет (здесь стоит вспомнить нацистов и их абажуры). Тасманийские аборигены оказались в изоляции около 13 тыс. лет назад, когда сухопутные “мосты” с Австралией оказались затопленными вследствие глобального поднятия уровня океана. Тасманийцы не знали чужаков, пока в полной мере не испытали их присутствие во время Холокоста XIX века. Для целей моделирования удобнее считать, что Тасмания оставалась изолированной 13 тыс. лет – до 1800 года. Условной “современностью” в пространстве моделирования будем считать 1800 год.

Следующий этап – моделирование принципа образования пар. В реальном мире люди женятся по любви или устраивают браки по расчету. Мы заменим эти милые подробности послушной математикой. Можно придумать несколько моделей образования пар. В стохастической диффузионной модели мужчины и женщины, которые ведут себя как частицы, хаотично распространяющиеся от места своего зарождения, с ближайшими соседями столкнутся с более высокой вероятностью, чем с соседями более далекими. Еще более простая, но менее реалистичная модель – случайное спаривание. Здесь мы забываем о расстоянии и исходим из того, что в пределах острова равновероятно образование пар любыми мужчинами и женщинами.

Конечно, эти модели неправдоподобны. Случайная диффузия предполагает, что люди от исходной точки расходятся во всех направлениях. В реальности их пути определяются

дорогами – узкими ручейками генов, прорезающими островные леса и луга. Случайная модель спаривания еще менее реалистична. Но не беда. Мы создаем идеальные модели. Результат может показаться удивительным. И тогда мы должны решить, что кажется нам более удивительным: реальный мир или результат моделирования.

Джозеф Чан, следуя давней традиции специалистов по математической генетике, остановился на случайном спаривании: в своей модели он не учитывал размер популяции, приняв его за константу. Чан не рассматривал Тасманию, но для простоты расчетов допустим, что постоянная численность популяции составляла 5 тыс. человек (это одна из оценок аборигенного населения Тасмании 1800 года, накануне резни). Повторюсь, такие упрощения крайне важны для математического моделирования: это не недостаток метода, а наоборот, в некоторых отношениях его достоинство. Понятно, что Чан верит в случайное спаривание людей не больше, чем Евклид верил в то, что у прямых нет толщины. Посмотрим, куда нас приведут эти допущения, и решим, стоит ли обращать внимание на отличия модели от реального мира.

На сколько поколений назад нам нужно отойти, чтобы встретить человека, который был предком всех ныне живущих людей? Вот ответ, рассчитанный с помощью абстрактной модели: логарифм (с основанием 2) численности населения. Логарифм числа по основанию 2 – это то, сколько раз нужно умножить 2 на само себя, чтобы получить это число. Чтобы получить 5000, нужно умножить 2 на 2 примерно 12,3 раза. Значит, в нашем примере с Тасманией мы должны вернуться на 12,3 поколения, чтобы найти сопредка. Допустим, за столетие сменяется четыре поколения. Тогда продолжительность жизни 12,3 поколения составит 400 лет. Или еще меньше – если детьми обзаводятся родители, не достигшие 25 лет.

Назовем момент жизни последнего общего предка данной популяции точкой “Чан-один”. Продолжая двигаться в прошлое от “Чан-один”, мы вскоре окажемся в точке “Чан-два”, в которой *каждый человек* либо наш общий предок, либо вообще не оставил потомков. И лишь в коротком отрезке между точками “Чан-один” и “Чан-два” будет существовать промежуточная категория людей, которые имеют некоторое количество выживших потомков, но при этом не являются нашими общими предками. Отсюда следует: подавляющее большинство людей в точке “Чан-два” – наши общие предки: около 80 % людей в любой линии теоретически являются предками всех, кто будет жить в далеком будущем.

Что до датировок, то математики дают следующий ответ: “Чан-два” приблизительно в 1,77 раза старше “Чан-один”. Число 1,77, умноженное на 12,3, дает чуть меньше 22 поколений, то есть 500–600 лет. Значит, отправляясь в прошлое Тасмании, мы окажемся в области “все или ничего” во времена Джеффри Чосера. Если же мы переместимся в эпоху, когда Тасмания была соединена с Австралией, то все, кто нам повстречается, будут либо предками всей популяции, либо не оставят потомков.

Как недавно это было! Более того, вывод не слишком изменится, если рассмотреть крупную популяцию. Если в качестве модельной популяции взять популяцию с населением, равным по численности населению современной Великобритании (60 млн человек), нужно вернуться в прошлое всего на 23 поколения, чтобы достичь точки “Чан-один” и встретить самого позднего из наших общих предков. Если применить эту модель к Великобритании, от точки “Чан-два”, когда каждый человек является предком либо всех современных британцев, либо ни одного, нас будет отделять около 40 поколений. Это соответствует приблизительно 1000 году. Если бы эта модель отвечала реальности (это, конечно, не так), то

англосаксонский король Альфред Великий был бы предком либо всех современных британцев, либо ни одного из них.

Повторю предостережения, с которых я начал. Между модельной и реальной популяциями множество отличий: в Великобритании, в Тасмании, где угодно. Население Великобритании в историческое время увеличилось, стремительно достигнув нынешней численности, и это полностью меняет все расчеты. Кроме того, ни в одной реальной популяции люди не спариваются случайным образом. Они предпочитают искать пару в своем племени, языковой группе или географической области – и, конечно, у всех есть личные предпочтения. Вдобавок все осложняется историей Великобритании: хотя с географической точки зрения это остров, его население не изолировано. На протяжении веков на остров обрушивались волны европейских иммигрантов, среди которых были римляне, саксы, норманны и нормандцы.

Тасмания и Британия – острова, но и весь мир – “остров”, потому что он не испытывает ни иммиграции, ни эмиграции (похищение людей инопланетянами не учитываем). Однако мир, так уж вышло, делится на континенты и острова, и перемещению людей мешают не только моря, но и горные хребты, реки и пустыни. Все эти сложные отклонения от принципа случайного спаривания сильно затрудняют вычисления. Современное население мира составляет 6 млрд, но ведь было бы нелепо вычислять логарифм 6 млрд, умножать его на 1,77 и верить, что полученный 500 г. н. э. и есть время randevу № 0! Конечно, оно произошло раньше – хотя бы потому, что очаги обитания человечества существовали в изолированном виде гораздо дольше, чем следует из наших расчетов. Если остров был изолирован 13 тыс. лет, как в случае Тасмании, то общий предок человечества не может быть младше 13 тыс. лет. Даже частичная изоляция субпопуляций вносит хаос в аккуратные вычисления, как и любая форма неслучайного спаривания.

Момент, когда островная популяция стала изолированной, указывает нижнюю границу randevу № 0. Но если мы хотим относиться к ней всерьез, изоляция должна быть полной. Это следует из расчетной величины 80 %. Один-единственный человек, эмигрировавший в Тасманию, имеет 80-процентный шанс стать общим предком всех тасманийцев – при условии, что сможет достаточно адаптироваться, чтобы оставить потомство. Таким образом, даже ничтожного числа мигрантов достаточно, чтобы генеалогическое древо изолированной популяции оказалось привитым к материковому древу. Датировка randevу № 0, по-видимому, должна обуславливаться тем, когда наступила полная изоляция самого изолированного очага от соседей. Кроме того, нужно учитывать время, когда сосед этой популяции полностью изолировался от собственного соседа, и так далее. Нам понадобится несколько раз перепрыгнуть с острова на остров, прежде чем мы сможем объединить все генеалогические деревья. Однако и после этого придется продвинуться еще на несколько веков в прошлое, чтобы встретить сопредка № 0. Значит, randevу № 0 состоится несколько десятков тысяч лет назад – и до нескольких сотен тысяч лет.

Что касается места randevу № 0, то оно покажется вам неожиданным. Наверняка вы в первую очередь подумали об Африке – как и я. Там наблюдается самое высокое генетическое разнообразие, и поэтому кажется, что логично искать здесь общего предка всех ныне живущих людей. Не зря говорят, что если убрать Африку южнее Сахары, то большая часть генетического разнообразия будет утрачена, а если избавиться от всех континентов, кроме Африки, то ничего особенно не изменится. Однако сопредок № 0 вполне мог жить и вне Африки. Он – последний общий предок, объединяющий самую географически

изолированную популяцию (в нашем случае популяцию Тасмании) со всем остальным миром. Допустим, популяции всего остального мира, включая Африку, в той или иной степени практиковали межпопуляционное скрещивание в течение длительного периода, когда Тасмания была полностью изолирована. Тогда, согласно логике Чана, мы можем предположить, что сопредок № 0 жил вне Африки, недалеко от места старта мигрантов, потомки которых оказались в итоге на Тасмании. Тем не менее, в африканских популяциях по-прежнему хранится большая часть генетического разнообразия человечества. Кажущийся парадокс я объясню в следующем рассказе.

Неожиданный вывод: сопредок № 0, по-видимому, жил несколько десятков тысяч лет назад, и вполне возможно, вовсе не в Африке. Другие виды тоже, как правило, имеют относительно молодых общих предков. Но не только это заставляет нас в новом свете увидеть биологические идеи. Специалистам по эволюции кажется парадоксальным то, что 80 % популяции могут быть нашими общими предками. Мы привыкли думать, что организмы соревнуются в приспособленности. Однако что это – “приспособленность”? Одна из удачных упрощенных трактовок – “общее число детей”. Другая – “общее число внуков”. Но поскольку ничто нас не заставляет останавливаться на внуках, многие авторы предпочитают говорить о “общем количестве далеких потомков”. Но если в отсутствие естественного отбора 80 % особей в идеальной популяции вполне могут иметь максимально возможную “приспособленность”, они могут претендовать на то, что все население будет их потомками! Для дарвинистов это важно, ибо они считают, что именно за повышение “приспособленности” борются все животные.

Я всегда говорил, что единственная причина, в силу которой организм ведет себя так, будто у него есть в жизни цель, заключается в том, что им управляют гены, преуспевшие в прошлых поколениях. Всегда есть искушение персонифицировать организм и навязать ему намерения, уподобляя “выживание генов в прошлом” чему-нибудь вроде “стремления размножиться в будущем”. Или “личному стремлению иметь в будущем много потомков”. Так нередко думают и о генах: нам хочется думать, что гены влияют на тела, заставляя их вести себя так, чтобы в будущем число копий этих генов увеличилось.

Ученые, использующие такие выражения по отношению к особи или гену, прекрасно понимают, что это просто оборот речи. Гены – это молекулы ДНК. Нужно быть безумцем, чтобы думать, что “эгоистичные” гены *сознательно* стремятся выжить! В мире распространены преуспевшие в прошлом гены. А поскольку мир обладает определенной стабильностью и не меняется в одночасье, ни с того ни с сего, то генам, которые уцелели в прошлом, скорее всего, будет сопутствовать успех и в будущем. То есть они будут программировать тела, которые успешно выживают и оставляют детей, внуков и так далее. Итак, мы вернулись к организмоцентричному определению приспособленности. Но теперь мы понимаем, что особи имеют значение лишь как средства выживания генов. Особи, имеющие внуков и далеких потомков, на самом деле инструмент. И мы снова приходим к тому же парадоксу: 80 % способных к размножению особей, казалось бы, максимально приспособлены!

Чтобы разрешить этот парадокс, вернемся к нашей теоретической базе: к генам. Попробуем устранить один парадокс с помощью другого. Представим: организм может быть общим предком всех в далеком будущем, но при этом к тому времени не сохранится ни одного его гена! Как?

Всякому ребенку достается половина генов родителя, внуку – примерно четверть. В

отличие от потомков первого поколения, у которых долю вклада родительских генов можно определить точно, для внуков эти значения можно оценить лишь статистически. Число родительских генов у них может превышать четверть, а может быть и меньше ее. Половину генов вы получаете от отца, половину – от матери. Заводя ребенка, вы передаете ему половину своих генов. Но какая половина ваших генов ему достанется? В некотором усредненном случае они будут в равном соотношении выбраны из тех генов, которые достались вам от бабушки вашего ребенка, и из тех генов, которые вы получили от бабушки вашего ребенка. Но может случиться так, что вы передадите ребенку все гены своей матери и ни одного гена своего отца. В этом случае от вашего отца к его внуку не перейдет ни одного гена. Конечно, такой сценарий маловероятен, однако по мере того, как мы переходим ко все более далеким потомкам, вероятность того, что им не досталось ни одного гена многожды прабабушки и прадедушки, становится все выше. В среднем в теле вашего правнука окажется около восьмой части ваших генов, праправнука – шестнадцатой (эти значения могут быть больше или меньше), и так далее, пока вероятность практически нулевого вклада ваших генов в данного потомка не станет статистически достоверной.

В гипотетической тасманийской популяции точку “Чан-два” от нас отделяют 22 поколения. То есть когда мы говорим, что 80 % популяции могут стать предками всех ныне живущих людей, мы имеем в виду их праправнуков в 22-м поколении. Доля генома предка, которую в среднем можно будет найти в одном из правнуков в 22-м поколении, составляет четырехмиллионную часть. А поскольку геном человека состоит всего из нескольких тысяч генов, очевидно, что четырехмиллионная часть должна быть распределена в высшей степени экономно! Конечно, в нашем случае это не совсем так, потому что численность населения гипотетической Тасмании – всего 5 тыс. человек. Родословную, связывающую конкретного человека с конкретным предком, можно построить множеством способов. И все равно могло случиться, что некоторые общие предки не передали дальним потомкам ни одного гена.

Возможно, я необъективен, но мне кажется, что это еще одна причина считать ген центральным объектом естественного отбора и фокусироваться на прошлом тех генов, которые смогли дожить до настоящего времени, а не на том, что ждет особей или даже гены. Нацеленный на будущее образ мышления может быть полезен, если пользоваться им осторожно, но на самом деле нужды в нем нет. Подход, оценивающий прошлое генов, может быть не менее эффективным. Он ближе к истине и с меньшей вероятностью даст неверный ответ.

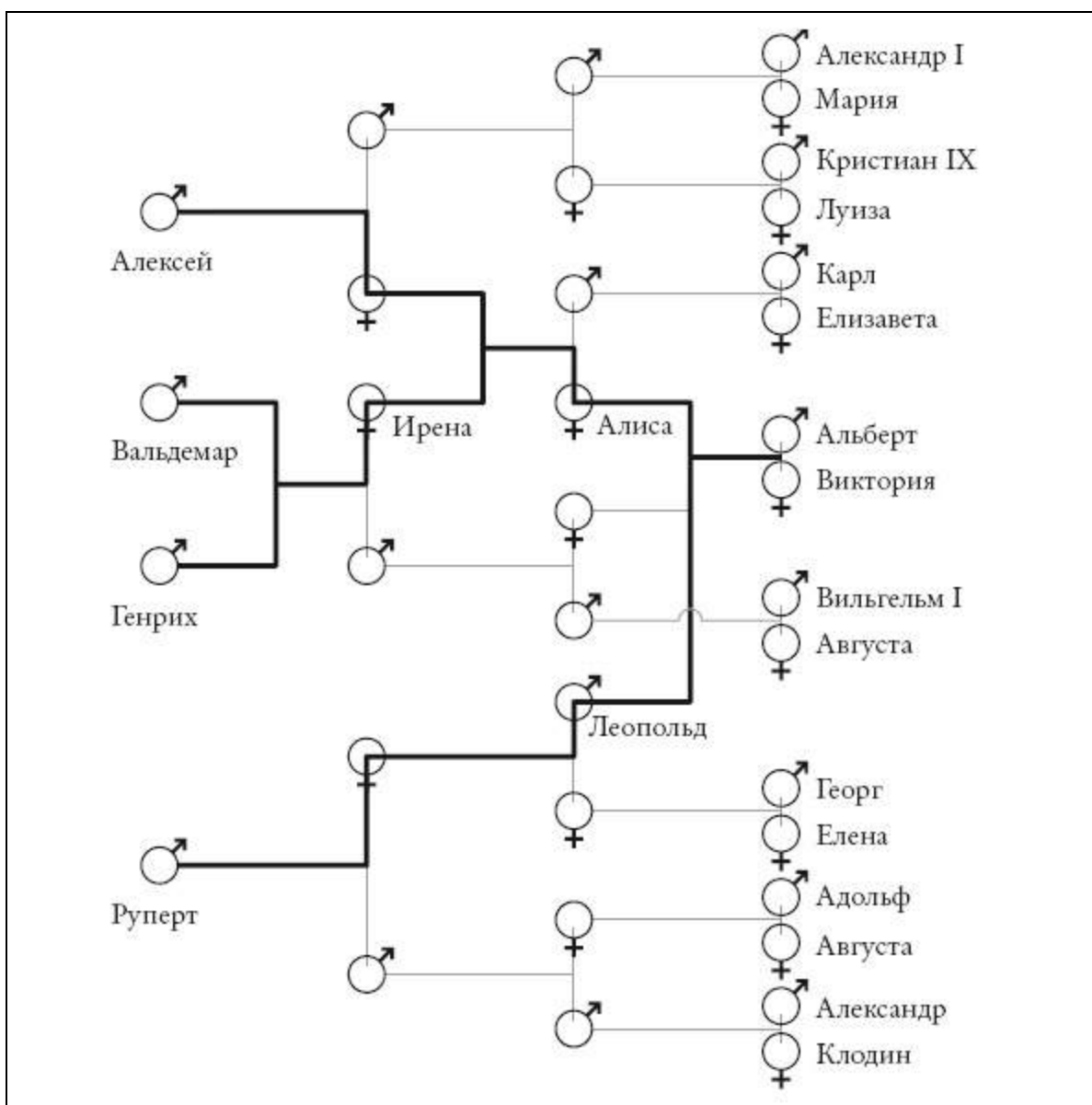
В “Рассказе Тасманийца” мы говорили о “генеалогических” предках: исторических лицах, которые являются предками современных людей в понимании специалиста по генеалогии, то есть “прародителями”. Однако это применимо и к генам. У генов тоже есть “родители”, “прародители”, “внуки”. У генов тоже есть “родословные”, “генеалогические деревья”, “последние общие предки”. У генов есть свое рандеву № 0, и в этом случае мы смело можем сказать, что для большинства генов оно состоялось в Африке. Это очевидное противоречие потребует разъяснений (см. “Рассказ Митохондриальной Евы”).

Прежде чем продолжить, постараюсь предотвратить возможную путаницу со значением слова “ген”. Люди могут очень по-разному понимать это слово, но самая большая неразбериха вот в чем. Некоторые биологи, особенно молекулярные генетики, зарезервировали слово “ген” за обозначением места на хромосоме (локуса), а каждую альтернативную версию гена, которая может находиться в этом месте, они называют “аллелем”. Вот пример: у гена цвета глаз есть различные версии, или аллели, включая

аллель голубых глаз и аллель карих глаз. Другие биологи (особенно тип, к которому принадлежу я – нас иногда называют социобиологами, специалистами по поведенческой экологии, этологами) под словом “ген” чаще подразумевают то же, что и “аллель”. Когда нам нужно слово для обозначения места на хромосоме, которое может быть занято любым аллелем из набора, мы обычно говорим: локус. Такие, как я, могут сказать: “Представьте себе ген голубых глаз и альтернативный ему ген карих глаз”. Не всем молекулярным генетикам это нравится, но я уже привык.

Между родословными генов и людей есть заметная разница. В отличие от человека, у которого всегда два родителя, у гена “родитель” лишь один. Каждый из ваших генов достался вам либо от матери, либо от отца; только от одного из четырех бабушек и дедушек; только от одного из восьми прабабушек и прадедушек, и так далее. Но когда люди составляют родословную, они считают своими предками в равной степени обоих родителей (четырех прародителей, восьмерых прапрародителей и так далее). “Генеалогия людей”, таким образом, гораздо запутаннее “генеалогии генов”. В определенном смысле ген следует одним-единственным путем из множества пересекающихся дорожек, лежащих в основе человеческой родословной. Подобно генам ведут себя наши фамилии, но не люди. Наша фамилия следует лишь одной ветви раскидистого генеалогического дерева и передается по мужской линии. ДНК же, за исключением двух случаев, не женоненавистница: родословная генов с равной вероятностью прослеживается и по мужской, и по женской линии.

Генеалогические деревья европейских королевских семей входят в число человеческих родословных, задокументированных наилучшим образом. В Саксен-Кобург-Готской династии обратите особое внимание на принцев Алексея, Вальдемара, Генриха и Руперта (см. рис.). “Родословную” одного из их генов проследить особенно легко, потому что (к несчастью для них) ген был дефектным. Из-за него четыре принца и многие другие члены злополучной семьи приобрели гемофилию. Это заболевание крови передается по X-хромосоме. У мужчин лишь одна X-хромосома, которую они наследуют от матери. У женщин X-хромосом две – по одной от каждого родителя. Женщины болеют гемофилией, лишь если унаследовали дефектную версию гена и от матери, и от отца (гемофилия – “рецессивное” заболевание). Мужчины же болеют, если дефектный ген несет единственная “незащищенная” X-хромосома. Таким образом, от гемофилии страдает ничтожно мало женщин, при этом многие женщины являются ее носителями и с пятидесятипроцентной вероятностью передают ее ребенку. Такие женщины надеются, что родят дочь, но и в этом случае остается риск того, что гемофилия перейдет к внукам. Если больной гемофилией мужчина проживет достаточно долго для того, чтобы иметь детей, он не сможет передать дефектный ген сыну (мужчины никогда не получают X-хромосому от отца), но обязательно передаст его дочери (женщины всегда получают единственную X-хромосому отца). Помня эти правила и зная, у каких мужчин из королевской династии была гемофилия, можно проследить путь дефектного гена.



Наследование гемофилии в Саксен-Кобург-Готской династии.

Судя по всему, первой мутантным геном обзавелась королева Виктория. Это не был ее муж Альберт, потому что его сын, принц Леопольд, был гемофиликом, а сыновья получают А-хромосому не от отца. Ни один из родственников Виктории в побочной линии не страдал от гемофилии. Ошибка при копировании могла произойти в яйцеклетке ее матери, Виктории Саксен-Кобург-Заальфельдской, или (это вероятнее по причинам, о которых рассказывает Стив Джонс в книге “Язык генов”), “в августейших яичках ее отца, Эдуарда Августа, герцога Кентского”.

Хотя сами родители Виктории не были носителями дефектного гена и не страдали от гемофилии, очевидно, у одного из них имелся ген (строго говоря – аллель), который стал предмутантным “родителем” гена гемофилии. Мы можем попробовать проследить судьбу этого гена королевы Виктории до его мутации. Для нас несущественно, что у Виктории копия гена была повреждена, а у ее предшественников – нет. Изучая “родословную” гена, мы игнорируем все его проявления, кроме тех, которые делают его “видимым”. Ген должен был появиться задолго до Виктории, но видимый его след утерян, потому что в то время он еще не был геном гемофилии. Мораль в том, что у каждого гена один “родительский” ген, даже если в результате мутации они стали непохожими. Точно так же у родительского гена есть лишь один родитель, а у того – свой, и так далее. Эти рассуждения могут показаться

странными, но помните: мы ищем предков. Именно так выглядит поиск предка с точки зрения гена.

В “Рассказе Тасманийца” мы ввели понятие “последний общий предок” (ПОП) альтернативное понятию “сопредок”. Я хочу зарезервировать “сопредка” за последним общим предком всей родословной (людей или организмов). Поэтому, говоря о генах, я буду говорить о ПОП. Два или более аллелей у разных особей (или даже у одной) обязательно имеют ПОП. Это предковый ген, и каждый из этих аллелей – его копия (возможно, мутантная). ПОП генов гемофилии принцев Вальдемара и Генриха Прусских находился на одной из двух А-хромосом их матери Ирены Гессен-Дармштадтской. Когда она была еще в утробе, две копии гена гемофилии, носителем которого она была, разделились и попали последовательно в две ее яйцеклетки, из которых получились ее несчастные сыновья. Эти гены, в свою очередь, имеют ПОП с геном гемофилии русского царевича Алексея (1904–1918): это ген, носителем которого была их бабушка – Алиса Гессенская. И, наконец, ПОП генов гемофилии этих четырех принцев – тот самый ген, с которого мы начали разговор: мутантный ген королевы Виктории.

У генетиков есть термин для ретроспективного анализа генов: *коалесцентный*. Если посмотреть в прошлое, линии этих двух генов в некотором роде сходятся (коалесцируют) в одной точке. Если же из этой точки снова взглянуть вперед, мы увидим, как две копии родительского гена передаются двум потомкам. Точка схождения этих линий и есть ПОП. В любой генной “родословной” много точек схождения. Линии генов гемофилии Вальдемара и Генриха сходятся в точке гена ПОП – их матери Ирены. Эта линия затем соединяется с ветвью, ведущей к царевичу Алексею. И, как мы видели, окончательно линии генов гемофилии сходятся на Виктории.

Она, ко всему, их последний общий *генеалогический* предок (“прародитель”), то есть их сопредок. Но это совпадение. Если бы мы выбрали другой ген (например, ген цвета глаз), его путь по генеалогическому древу был бы другим, и гены сходились бы в более далеком предке. Если бы мы выбрали ген карих глаз у принца Руперта и ген голубых глаз у принца Генриха, точка их схождения была бы по меньшей мере столь же отдаленной, как разделение предкового гена цвета глаз на две формы. А это событие таится во мраке веков. У каждого фрагмента ДНК есть “родословная”, которую можно узнать примерно так, как родословную человека – по метрическим книгам.

Мы можем сделать это даже для двух идентичных генов одного человека. У принца Чарльза голубые глаза. Это рецессивный признак, и, значит, у него было два аллеля голубых глаз. Эти два аллеля должны сходиться, но где и когда, мы не знаем. Это могло быть несколько веков и даже тысячелетий назад, но в случае принца Чарльза два аллеля голубых глаз, возможно, сходятся в королеве Виктории. Она предок Чарльза сразу по двум линиям: через короля Эдуарда VII и принцессу Алису Гессен-Дармштадтскую. Согласно этой гипотезе, ген голубых глаз Виктории копировался дважды. Эти копии достались, соответственно, нынешней королеве (правнучке Эдуарда VII) и ее мужу, принцу Филиппу (правнуку Алисы). Таким образом, две копии одного гена Виктории, вполне возможно, встретились на двух разных хромосомах принца Чарльза. Вообще-то с некоторыми его генами это произошло наверняка, пусть даже не с геном голубых глаз. И независимо от того, сходятся ли два гена голубых глаз в королеве Виктории или более далеком предке, у этих двух генов в любом случае есть ПОП. Неважно, говорим мы о двух генах одного человека (Чарльз) или о двух генах двух людей (Руперт и Генрих): логика не меняется. В отношении

любых двух аллелей (одного или разных людей) закономерен вопрос: когда и в ком сошлись эти гены в прошлом? Этот вопрос можно задать относительно любых трех (или другого числа) генов в популяции, если они занимают в геноме одно и то же положение (локус).

Если заглянуть еще глубже в прошлое, этот вопрос можно задать и касательно пар генов в различных локусах, потому что гены в процессе дупликации порождают гены в других локусах. К этому мы вернемся в “Рассказе Ревуна” и “Рассказе Миноги”.

Степень родства у людей можно представить как своего рода решение, принятое большинством генов. Некоторые ваши гены “голосуют”, например, за королеву в качестве близкой родственницы. Другие полагают, что вы ближе к более далеким родственникам (иногда даже к представителям других видов). Если “опросить” разные участки ДНК, то выяснится, что у всех собственное представление о прошлом. Полную картину можно получить, опросив большое количество генов. Но нужно быть осторожным с генами, расположенными близко на хромосоме. Чтобы понять, почему, нужно узнать кое-что о *рекомбинации* при образовании сперматозоида или яйцеклетки.

Хромосомы при рекомбинации обмениваются случайными участками тождественной ДНК. В среднем на одну хромосому человека приходится всего один-два таких обмена (при образовании сперматозоида – меньше, при образовании яйцеклетки – больше, причем неизвестно, почему). С поколениями все больше участков хромосомы меняются местами. Чем ближе расположены два участка ДНК на хромосоме, тем меньше шансов, что между ними произойдет обмен, и выше вероятность, что они будут наследоваться вместе.

Поэтому при “подсчете голосов” генов следует помнить, что чем ближе друг к другу гены на хромосоме, тем вероятнее, что у них общая история. Такие гены при голосовании поддерживают друг друга. В крайнем варианте участки ДНК оказываются настолько сильно связаны, что весь фрагмент – *гаплотип* – ведет себя как целое. Единогласие в “парламенте генов” нарушают лишь два его члена – и не потому, что у них особое видение истории, а потому, что их чаще других использовали для улаживания биологических “дебатов”. Оба придерживаются сексистских взглядов: один передается лишь через женские тела, а второй никогда не бывал вне мужского. Это два главных исключения из принципа равномерного генного наследования.

Как и фамилия, К-хромосома (та ее часть, которая не участвует в рекомбинации) передается лишь по мужской линии. К-хромосома содержит генетический материал, который фактически переключает эмбрион на мужской тип развития. Митохондриальная ДНК, напротив, передается исключительно по женской линии (хотя и не отвечает за женский путь развития эмбриона: у мужчин тоже есть митохондрии, но они не передают их потомкам). На Великом историческом рандеву мы увидим, что митохондрии – это крошечные тельца в клетках, потомки некогда свободноживущих бактерий, которые около 2 млрд лет назад на особых правах поселились внутри клеток. Там они размножились бесполом способом – простым делением. Многие свои бактериальные свойства они утратили, как и большую часть ДНК, но того, что сохранилось, оказалось достаточно для генетиков. Митохондрии составляют независимую линию генетической преемственности, не связанную с главной ядерной линией, о которой мы привыкли думать как о “наших” генах.

Скорость мутирования К-хромосомы делает ее удобным инструментом для исследований современных популяций. В ходе одного исследования ученые собрали образцы ДНК К-хромосомы из точек на прямой, проходящей через современную Великобританию.

– кроме тасманийцев. И получается, что когда умерла Труганини, последняя тасманийка, звание Евы немедленно помолодело на 10 тыс. лет.

В-четвертых, в своей эпохе Адам и Ева особенно не выделялись. В отличие от легендарных тезок, Митохондриальная Ева и Е-хромосомный Адам не были одиноки. У них были друзья и знакомые, и каждый из них, возможно, имел немало половых партнеров, от которых тоже могли остаться потомки. Единственное, что выделяет их – у Адама в итоге оказалось огромное количество потомков по мужской линии, а у Евы – по женской. Возможно, вместе они оставили столько же потомков, сколько все их современники.

Когда я это писал, мне прислали документальный фильм Би-би-си “Родина” (*Motherland*) – “невероятно трогательный” и с “красивейшим, незабываемым сюжетом”. Героями фильма были трое “черных” (почему здесь кавычки, я объясню в “Рассказе Кобылки”), семьи которых переехали с Ямайки в Великобританию. Их ДНК сравнивали с образцами ДНК из международных баз данных, чтобы установить, из какой части Африки вывели их предков. Продюсерская компания организовала слезное воссоединение героев с давно утраченной африканской родней. В исследовании использовались Е-хромосомная и митохондриальная ДНК: их легче изучать, чем остальные гены. К сожалению, продюсеры не признались, какие ограничения имеет избранный метод. Они намеренно ввели в заблуждение и героев, и их “родственников” (несомненно, у телевизионщиков были веские причины), благодаря чему сцена воссоединения получилась гораздо эмоциональнее, чем полагалось.

Когда Марк, которому дали родовое имя КаиГама, приехал в племя канури в Нигере, он считал, что “возвращается” в земли “своего народа”. Болу приветствовали на острове у побережья Гвинеи восемь женщин из племени буби, с которыми у нее совпала митохондриальная ДНК. Бола говорила:

Это как кровь соприкасается с кровью... Это как семья... Я плакала, мои глаза были полны слез, мое сердце билось. Я думала только об одном – я возвращаюсь на родину.

Зря она поддалась на обман. Все, с кем они с Марком встречались – по крайней мере, насколько мы можем судить, – просто обладали такой же, как у них, митохондриальной ДНК. Вообще-то Марку к тому времени уже сказали, что его К-хромосома родом из Европы (сначала это его огорчило, но позднее он обнаружил желанные африканские корни в своих митохондриях). У Бола, конечно, нет К-хромосомы, и, судя по всему, никто не потрудился взглянуть на К-хромосому ее отца, хотя это было бы любопытно: ее кожа довольно светлая. Никто не объяснил ни телеаудитории, ни Боле, ни Марку, что у остальных их генов, лежащих вне митохондрий, почти наверняка много “родин” вовсе не там, куда поместили ее создатели фильма. Если кто-нибудь проследил бы родословные других генов, столь же эмоциональное “воссоединение” могло бы произойти в любой части Африки, Европы и, скорее всего, даже Азии. Но это, конечно, лишило бы фильм драматизма.

Я не раз говорил, что использование лишь одного гена может привести к ошибкам. Зато данные, полученные от множества генов, дают нам мощный инструмент. Генные деревья для популяции и точки их ветвления отражают события прошлого. Мы можем не только установить точки ветвления, но и оценить их возраст с помощью “молекулярных часов”. И здесь ключ к разгадке, потому что схема ветвления генных деревьев, привязанная ко

времени, может сказать очень о многом. Случайное спаривание (см. “Рассказ Тасманийца”) дает совсем не такой узор ветвлений, как разного рода неслучайные спаривания – каждое из них придает генному дереву особенную форму. Колебания численности популяции тоже оставляют характерный отпечаток. Таким образом, на основе нынешних паттернов распространения генов можно реконструировать прошлое, сделать выводы о размере популяций и датировать миграции. Когда популяция небольшая, дерево ветвится чаще. Увеличение популяции приводит к тому, что у деревьев отрастают длинные ветви, а точки ветвления концентрируются у основания дерева, где численность популяции еще невелика. Это свойство мы можем использовать, чтобы с помощью “молекулярных часов” определить, когда популяция увеличивалась, а когда уменьшалась, проходя сквозь “бутылочное горлышко”. Хотя, к сожалению, самые узкие “горлышки” не только стирают генетические линии, но и часто уничтожают все следы того, что было до них.

Коалесцентные генные деревья помогли разрешить давние споры о происхождении человека. Согласно “африканской теории”, все люди, живущие за пределами Африки, – потомки одной волны миграции (около 100 тыс. лет назад). Другой крайности держатся сторонники “мультирегионального” происхождения человека, считающие, что ныне живущие расы, скажем в Азии, Австралии и Европе, разделились очень давно и происходят от местных популяций *Homo erectus*, которые эволюционировали независимо. Оба названия сбивают с толку. Название “африканской” теории неудачно потому, что никто не спорит с тем, что все наши предки – из Африки. “Мультирегиональная” – тоже не лучшее название для теории, потому что самая древняя предковая популяция была единой. Сторонники двух этих теорий спорят о времени, когда мы покинули Африку. Так что, по-моему, лучше назвать теории так: “недавно из Африки” (“недавний исход”) и “давно из Африки” (“давний исход”). Дополнительный плюс таких названий в том, что они подчеркивают связь между ними.

Если бы все современные неафриканцы были потомками одной-единственной волны эмиграции из Африки, современные паттерны распределения генов указывали бы на недавнее прохождение небольшой африканской популяцией “бутылочного горлышка”. И точки ветвления генных деревьев тогда были бы сосредоточены вокруг даты массовой эмиграции. Если же мы независимо появились из региональных популяций *H. erectus*, то гены, напротив, должны указывать на то, что в каждом регионе существуют свои давно разделившиеся генетические линии. И тогда, вопреки утверждениям сторонников “недавнего исхода” о массовой эмиграции, мы почти не обнаружим точек ветвления. Что же мы видим на самом деле?

Ожидать единственного ответа на этот вопрос значило бы попасться в ту же ловушку, что и авторы фильма “Родина”. У всех генов своя история. Вполне возможно, что некоторые наши гены действительно из Африки, в то время как другие достались нам от разных популяций *H. erectus*. Иными словами, мы можем одновременно быть потомками и африканских эмигрантов, и региональных популяций *H. erectus*, потому что в любой момент в прошлом мы можем обнаружить огромное количество своих предков. Некоторые, возможно, недавно покинули Африку. Другие могли тысячи лет жить, скажем, на Яве. От первых мы могли унаследовать африканские, от вторых – яванские гены. Отдельный участок ДНК, такой как митохондриальная ДНК или К-хромосома, дает столь же скудное представление о прошлом, как отдельная фраза из учебника истории. И все же сторонники теории “недавнего исхода” часто опираются именно на данные Митохондриальной Евы. Но

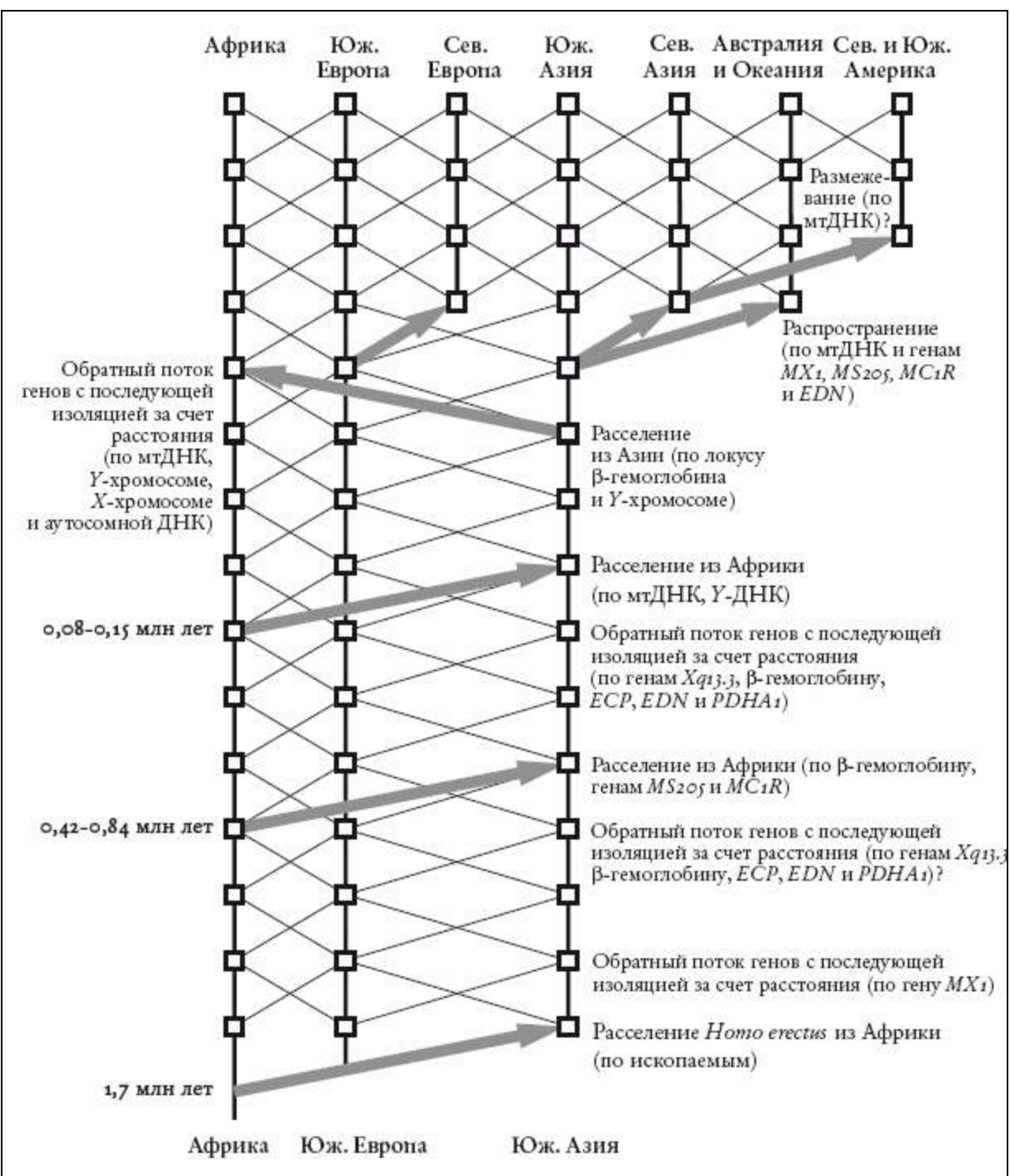
что будет, если “опросить” других членов “парламента” генов?

По сути, именно это сделал эволюционный биолог Алан Темплтон, предложивший теорию с удачным названием “Из Африки – снова и снова”. Темплтон использовал коалесцентную модель (подобную той, которой мы воспользовались, обсуждая гемофилию), однако применил ее не к одному гену, а к множеству. Это позволило реконструировать историю и географию генов по всему миру на отрезке в несколько сотен тысяч лет. На сегодняшний день я отдаю предпочтение Темплтону: мне кажется, он использует всю доступную информацию способом, который позволяет делать максимально обоснованные выводы. Кроме того, на каждом этапе работы он оглядывается назад, чтобы избежать злоупотребления данными.

Темплтон изучил литературу по генетике, по самым строгим критериям отобрав лишь нужное: крупные исследования в области генетики человека, в которых образцы собирали в Европе, Азии, Африке и так далее. Изучаемые гены относились к долгоживущим гаплотипам. Гаплотип – это участок генома, который либо защищен от изменений, возникающих в ходе рекомбинации (как в случае Т-хромосомы и митохондриальной ДНК), либо может оставаться неизменным достаточно долгое время (случай некоторых других, меньших участков генома). Гаплотип – это долгоживущий, легко узнаваемый участок генома. Можно представить его как “большой ген”.

Темплтон рассмотрел тринадцать гаплотипов. Для каждого он построил “генное дерево” и датировал точки ветвления с помощью “молекулярных часов”, которые были откалиброваны в основном по ископаемым. На основе датировок и географического распределения образцов он реконструировал несколько миллионов лет генетической истории нашего вида.

Главный вывод Темплтона в том, что основных волн миграции из Африки было не две, а три. В дополнение к “давнему исходу” *Homo erectus* около 1,7 млн лет назад (эта дата общепризнана и основана главным образом на датировках ископаемых остатков) и недавней волне миграции, которая соответствует теории “недавнего исхода”, 840–420 тыс. лет назад случился Великий поход из Африки в Азию. Эта средняя волна миграции (“средний исход”?) подтверждается дошедшими до нас “сигналами” трех гаплотипов из тринадцати. Недавний исход подтверждается данными митохондриальной ДНК и Т-хромосом. Другие генетические “сигналы” указывают на масштабную обратную миграцию из Азии в Африку около 50 тыс. лет назад. Кроме того, митохондриальная ДНК и некоторые “небольшие” гены говорят о том, что немного позднее были и другие волны миграции: из Южной Европы в Северную, из Южной Азии в Северную, через Тихий океан в Австралию. И, наконец, согласно данным митохондриальной ДНК и археологическим находкам, около 14 тыс. лет назад произошло переселение из Северо-Восточной Азии в Северную Америку – через существовавший тогда Берингов перешеек. Вскоре после этого произошла колонизация Южной Америки – через Панамский перешеек. Кстати, говорить, что *Америку открыл* Христофор Колумб или Лейф Эрикссон, – не что иное, как расизм. Не менее неприятно, на мой взгляд, релятивистское “уважение” к преданиям американских индейцев, которые по своему невежеству отказываются признавать, что их предки могли жить где-либо, кроме Америки.



Из Африки – снова и снова. Схема основных миграций человека, построенная А. Темплтоном на основе изучения 13 гаплотипов. Вертикальные линии соответствуют наследованию, диагональные отображают генетический перенос. Стрелками показаны миграции, подтвержденные данными генетических исследований. TEMPLETON [284]^[4].

В промежутках между тремя темплтоновскими волнами, как показывают генетические данные, происходил непрерывный перенос генов между Африкой, Южной Европой и Южной Азией. Согласно данным Темплтона, крупные и мелкие волны миграции сопровождалась скрещиванием с местным населением, а не полным истреблением той или иной стороны – хотя, возможно, и такое бывало. Это очень важно для понимания нашей родословной.

Наш рассказ, как и исследование Темплтона, посвящен людям и их генам. Однако родословные есть не только у человека. Все виды наследуют генетический материал, и у всех видов с половым размножением есть свои Адам и Ева. Методы изучения недавней истории

человечества применимы и к остальным формам жизни. Так, ДНК гепарда “рассказала”, что 12 тыс. лет назад популяция прошла сквозь “бутылочное горлышко”. Эта информация важна для специалистов по охране кошачьих. В ДНК кукурузы сохранились несомненные свидетельства ее одомашнивания, которое произошло в Мексике 9 тыс. лет назад. Паттерны ветвления у деревьев штаммов ВИЧ могут использовать эпидемиологи и врачи, чтобы понять принципы распространения вируса и научиться его сдерживать. Гены и генные деревья проливают свет на историю флоры и фауны Европы: они рассказывают о массовых миграциях, вызванных ледниковыми периодами, которые постепенно оттесняли виды умеренного климата в южноевропейские убежища (рефугиумы) и оставляли арктические виды в изолированных горных областях. Эти и другие события можно проследить, изучая данные о распределении ДНК по земному шару. Эти данные составляют исторический справочник, который нам еще предстоит прочесть.

Мы видели, что каждый ген может рассказать свою историю; совместив эти истории, можно реконструировать события прошлого – недавнего и далекого. Древнейшие ПОП наших генов могут относиться к тому времени, когда мы еще не были людьми.

Происходит это, в частности, тогда, когда естественный отбор благоприятствует разнообразию популяции в ее интересах.

Предположим, есть две группы крови, *A* и *B*, и каждая обеспечивает иммунитет к разным заболеваниям. Каждая группа крови восприимчива к тому заболеванию, против которого у другой группы крови есть иммунитет. Заболевание распространяется в том случае, когда в популяции широко распространены носители восприимчивой к ней группы крови: в этом случае может начаться эпидемия. Поэтому, если в популяции преобладают люди, например, с группой крови *B*, заболевание легко перерастет в эпидемию. В результате люди с группой крови *B* будут умирать, пока их не станет совсем мало, а людей с группой крови *A* – соответственно, много. Если существует два типа какого-либо признака, более редкому из которых благоприятствует отбор просто в силу его редкости, это и есть рецепт полиморфизма: поддержание разнообразия ради разнообразия. Система групп крови *AB* о – всем известный полиморфизм, который, возможно, сохраняется именно по указанным причинам.

Некоторые полиморфизмы могут быть довольно стабильными – настолько стабильными, что они передаются от предкового вида дочернему. Удивительно, но наш полиморфизм *AB* о есть и у шимпанзе. Может статься, что мы с шимпанзе “изобрели” его независимо по одной и той же причине. Но, скорее всего, мы унаследовали его от общего предка и сохранили в течение 6 млн лет независимого развития, поскольку все это время соответствующие заболевания никуда не исчезали. Это *межвидовой полиморфизм*, и он наблюдается у видов куда более далеких, чем мы и шимпанзе.

Потрясающе: в отношении некоторых генов мы ближе к шимпанзе, чем к людям. Я, например, могу оказаться ближе к отдельным шимпанзе, чем к вам (или *вашему* шимпанзе). Человек как вид и как особь – лишь временный сосуд с генами. Индивид – остановка на перекрестке путей, которыми гены идут сквозь историю. Именно так можно выразить основную идею моей книги “Эгоистичный ген”. Там я писал: “После того как мы выполнили свою задачу, нас выбрасывают. Но гены – выходцы из геологического времени, они здесь навеки”. Однажды я выразил эту идею в стихах:

Ген-странник мне сказал:

“Тел много я видал.
Не будь таким беспечным:
Я существую вечно,
А ты – всего лишь тело
Для выживанья гена”.

А в ответе тела я спародировал “Песнь датчанок” Киплинга:

Что тело – если ты покидаешь его,
Проведя в нем короткий миг.
И уходишь туда, где тебя одного
Ждет старый слепой часовщик...

Мы назначили randevу № о несколько десятков тысяч лет назад, максимум – несколько сотен тысяч лет назад. Туда мы еще не дошли. Следующее randevу, где мы встретимся с шимпанзе, случилось на много миллионов лет раньше, а большинство randevу вообще в сотнях миллионов лет от нас. Чтобы вовремя завершить паломничество, нужно поспешить. Мы, не останавливаясь, минуем около тридцати ледниковых периодов, типичных для последних 3 млн лет, и минуем эпохи перемен, когда пересыхало и снова наполнялось Средиземное море (4,5–6 млн лет назад). Когда нам захочется передохнуть, я воспользуюсь правом останавливаться в промежуточных точках, где мертвые ископаемые будут рассказывать нам истории. “Призраки” других пилигримов, с которыми мы встретимся, и их истории помогут нам удовлетворить законный интерес к собственным предкам.

Архаичный *Homo sapiens*

Первую остановку по пути к рандеву № 1 мы сделаем в позапрошлом ледниковом периоде – около 160 тыс. лет назад. Этот пункт я выбрал, чтобы осмотреть окаменелости из деревни Херто-Бури в Афарской котловине в Эфиопии. Люди из Херто интересны тем, что, по словам Тима Уайта и его коллег, относятся к “популяции, которая находится на грани анатомической современности, но при этом еще не совсем современна”. Выдающийся палеонтолог Кристофер Стрингер усматривает в образцах из Херто “самые древние достоверные находки... современных *Homo sapiens*”. Ранее такими находками считали образцы из более молодых окаменелостей Ближнего Востока, возраст которых оценивают более чем в 100 тыс. лет. Несмотря на незначительность различий между “современным” и “почти современным” человеком, ясно, что ископаемые из Херто находятся на границе между современными людьми и теми их предшественниками, которых мы знаем под общим названием “архаичный *H. sapiens*”. Некоторые авторитетные ученые отодвигают границу до 900 тыс. лет назад, где “архаичный *H. sapiens*” переходит к более древнему виду – человек прямоходящий (*H. erectus*). Другие авторы, как мы увидим, дают промежуточным архаичным формам латинские названия. Я же, предпочитая держаться в стороне от этих споров, буду использовать названия, которые предложил Джонатан Кингдон: человек современный, архаичный, прямоходящий и так далее. Не стоит ждать, что мы сможем развести раннего архаичного человека с его предком – человеком прямоходящим, или архаичного человека с произошедшим от него ранним современным человеком.

Архаичные формы существовали наряду с современными еще 100 тыс. лет назад – и даже дольше, если считать неандертальцев (о которых мы поговорим после). Окаменелые остатки архаичных людей находят по всему миру, и их датируют периодом последних нескольких сотен тысяч лет. К ним относятся, например, гейдельбергский человек (из Германии), родезийский человек (из Замбии, которая раньше называлась Северной Родезией) и “человек из Дали” (Китай, пров. Шэньси). У архаичных людей, как и у нас, был большой мозг: его объем составлял в среднем 1200–1300 см³. Это немного меньше, чем средний объем нашего мозга (1400 см³), но диапазоны объема заметно перекрываются. Тело у них было крепче нашего, кости черепа толще, надбровные дуги выступали сильнее, а подбородок практически отсутствовал. Они были сильнее, чем мы, похожи на человека прямоходящего и могут справедливо считаться промежуточным звеном. Некоторые таксономисты считают их подвидом *H. sapiens* и называют *H. sapiens heidelbergensis* (мы в этом случае оказываемся *H. sapiens sapiens*). Другие вообще не относят архаичного человека к *H. sapiens*, а называют его *H. heidelbergensis*. Есть и такие, кто выделяет несколько видов архаичного человека: например *H. heidelbergensis*, *H. rhodesiensis* и *H. antecessor*. Было бы странно, если бы классификация не породила разногласия. С эволюционной точки зрения вполне предсказуемо существование диапазона промежуточных форм.

Современный *H. sapiens sapiens* – не единственная ветвь архаичного человека. Неандертальцы большую часть доисторической эпохи являлись нашими современниками. В некоторых отношениях они были сильнее похожи на архаичных людей, чем на нас, и по всей видимости произошли от архаичного человека 100–200 тыс. лет назад – но не в Африке, а в Европе и на Ближнем Востоке. Найденные там окаменелости демонстрируют постепенный переход от архаичного человека к неандертальцу, причем первые несомненные остатки

неандертальцев имеют возраст около 130 тыс. лет – как раз перед началом последнего ледникового периода. В течение почти всего этого холодного времени они жили в Европе и вымерли около 28 тыс. лет назад. Иными словами, неандертальцы были ровесниками европейских мигрантов из Африки. Некоторые ученые полагают, что современный человек стал причиной вымирания неандертальцев – он либо убивал их, либо конкурировал с ними.

Анатомия неандертальцев довольно сильно отличалась от нашей, поэтому их иногда выделяют в самостоятельный вид – *H. neanderthalensis*. Они сохранили некоторые черты архаичного человека, например развитые надбровные дуги, которых нет у современного человека (на этом основании некоторые авторы считают неандертальца формой архаичного человека). Среди приспособлений неандертальца к холодному климату – плотное, коренастое телосложение, короткие конечности и огромный нос. Кроме того, они наверняка тепло одевались – по-видимому, в шкуры животных. Мозг неандертальцев был не меньше нашего, а то и крупнее. Некоторые данные указывают на то, что они хоронили умерших. Неизвестно, умели ли неандертальцы говорить, и по этому важному вопросу есть разные мнения. Археологические данные указывают на то, что неандертальцы и современные люди вполне могли обмениваться техническими идеями, однако это могло происходить без участия речи, просто путем подражания.

В нашем паломничестве рассказывать истории могут лишь современные нам животные. Исключение мы сделаем для дронга и моа, которые жили в историческое время, а также для окаменелостей *H. erectus* и *H. habilis*. Их можно назвать “призрачными странниками”, поскольку с высокой вероятностью они – наши прямые предки.

Являемся ли мы потомками неандертальцев? Да, если они скрещивались с представителями *H. sapiens sapiens*. Но так ли это? Они долго жили бок о бок в Европе и, конечно, контактировали. Но выходило ли это общение за рамки шапочного знакомства и унаследовали ли современные европейцы какие-то гены неандертальцев, – это тема споров, которые с новой силой разгорелись после того, как ученым удалось выделить ДНК из костей поздних неандертальцев. Пока им удалось выделить лишь митохондриальную ДНК, которая наследуется по материнской линии, но для предварительных выводов и этого достаточно ^[6]. Митохондрии неандертальцев довольно сильно отличаются от митохондрий ныне живущих людей. Это позволяет предположить, что неандертальцы похожи на европейцев не больше, чем на представителей любых современных народов. Иными словами, общий предок неандертальцев и всех ныне живущих людей по материнской линии гораздо старше Митохондриальной Евы (140 тыс. лет): его возраст около 500 тыс. лет. Поэтому успешное скрещивание неандертальцев с современными людьми было, скорее всего, редкостью. О неандертальцах часто говорят, что они вымерли, не оставив потомков.

Но не забывайте о феномене 80 % (см. “Рассказ Тасманийца”). Иммигрант, которому удалось бы стать частью размножающейся тасманийской популяции, с 80-процентной вероятностью мог стать общим предком, то есть человеком, который может назвать себя предком всех тасманийцев, живущих в далеком будущем. И если бы хоть один неандерталец-мужчина скрестился с женщиной *H. sapiens*, с довольно высокой вероятностью он мог стать общим предком всех ныне живущих европейцев. Это верно даже в том случае, если у европейцев нет ни одного неандертальского гена. Удивительно!

Несмотря на то, что у нас почти нет неандертальских генов, вполне возможно, что у некоторых людей было много предков-неандертальцев. Именно в этом разница между родословными генов и людей (см. “Рассказ Митохондриальной Евы”). Эволюция определяется переносом генов, и мораль “Рассказа Неандертальца” в том, что мы не можем (и не должны) рассматривать эволюцию сквозь призму родословных тех или иных людей. Конечно, во всех других отношениях люди важны, но если мы говорим о родословных, то имеем в виду гены. Словосочетание “эволюционный предок” относится к генным, а не генеалогическим предкам.

Разнообразие ископаемых – тоже отражение генных, а не генеалогических родословных (разве что случайно). Окаменелости указывают на то, что анатомия современного человека распространилась по миру благодаря эмиграции из Африки. Однако исследование Алана Темплтона (см. “Рассказ Митохондриальной Евы”) позволяет предположить, что мы отчасти “происходим” от неафриканского архаичного человека и, возможно, даже от неафриканского *H. erectus*. Гены, определяющие нашу анатомию, были вынесены из Африки (об этом свидетельствуют окаменелости). В то же время приведенные Темплтоном факты говорят о том, что другие гены, принадлежащие нам сейчас, передвигались по миру другими маршрутами, но почти не оставили анатомических улик. Большинство наших генов, видимо, следовало маршрутом недавних миграций из Африки, и лишь небольшая часть генов попала к нам иначе.

Человек работающий

Мы делаем остановку 1 млн лет назад.

Единственные подходящие кандидаты этого возраста относятся к таксону *Homo erectus*, хотя некоторые авторы выделяют его африканский подвид *H. ergaster* – человек работающий. По-моему, большинство наших генов происходят от африканской формы. К тому же эти формы были не более прямоходящими, чем их предшественники (*Homo habilis*) или их преемники (мы). Человек работающий жил от 1,8 млн до 250 тыс. лет назад. Его признают непосредственным предшественником и частично современником архаичных людей, которые, в свою очередь, предшествовали нам, современным людям.

Представители *H. ergaster* заметно отличались от современных *H. sapiens* и, в отличие от архаичных *sapiens*, по некоторым признакам совсем не перекрывались с нами. Находки окаменелостей указывают на то, что они жили на Ближнем и Дальнем Востоке, включая Яву, и были эмигрантами из Африки. Вы, возможно, знаете их как питекантропа (*Pithecanthropus*) и синантропа (*Sinanthropus*). Как и мы, они передвигались на двух ногах, но мозг у них был меньше (900 см³ у ранних форм, 1100 см³ – у поздних) и располагался в менее выпуклом, более низком и покатом (по сравнению с нашим) черепе. Подбородок у них был скошенным. Выступающие надбровные дуги образовывали резко выраженный горизонтальный выступ над глазами, а лицо было широким, с приплюснутым лбом.

Волосы не подвергаются фоссилизации, поэтому мы не можем обсудить здесь вопрос о том, что в какой-то момент мы утратили большую часть волосяного покрова, сохранив лишь пышную растительность на голове. Скорее всего, человек работающий был по сравнению с нами более волосат, но нельзя исключать и возможность того, что уже 1 млн лет назад он утратил почти все волосы. Возможно, человек работающий был почти безволосым, как мы. Или, напротив, косматым, как шимпанзе. Реконструируя образ человека работающего, можно придать ему любую степень волосатости. Даже современные люди (по крайней мере мужчины) довольно сильно различаются по количеству волос на теле. Волосатость – это один из признаков, выраженность которых может неоднократно увеличиваться или уменьшаться в процессе эволюции. Рудиментарные волосы и связанные с ними вспомогательные клеточные структуры, которые остаются даже в самой голой на вид коже, могут легко превратиться в настоящую густую шерсть или снова стать незаметными, пока естественный отбор не призовет их на службу. Вспомните, например, о мамонтах и шерстистых носорогах, которые так быстро эволюционировали во время последних ледниковых периодов в Евразии. В “Рассказе Павлина” мы вернемся к вопросу о том, как человек лишился волосяного покрова.

Остатки очагов позволяют предположить, что по крайней мере некоторые группы людей работающих научились пользоваться огнем. Правда, доказательства этого не так убедительны, как хотелось бы. Почернения от сажи и древесного угля сохраняются не так уж долго, зато огонь оставляет другие, более стойкие, следы. Ученые реконструировали очаги различных типов и изучали то, что остается после них. Оказалось, что очаги намагничивают почву особым образом, отличным от того, который наблюдается при лесных пожарах и выгорании стволов деревьев – я не знаю, почему. Однако это свидетельствует о том, что человек работающий разводил костры уже около 1,5 млн лет назад и в Африке, и в Азии. Это не обязательно значит, что он знал, как зажечь огонь. Возможно, он начал с того, что

научился заботиться о нем, как заботятся о тамагочи. Возможно, еще до того, как научиться готовить пищу на огне, костер использовали, чтобы отпугнуть животных, получить свет и тепло – или просто как место для встреч.

Кроме того, люди работающие изготавливали каменные и, судя по всему, деревянные и костяные инструменты. Неизвестно, умели ли они говорить: доказательства этого довольно трудно отыскать. Вам, наверное, может показаться, что “довольно трудно” – это еще мягко сказано, но мы уже достигли того пункта своего путешествия, когда окаменелости начинают говорить. Точно так же, как очаги оставляют следы в почве, необходимость говорить требует изменений скелета: они не столь существенны, как костяной барабан в горле обезьян-ревунов, усиливающий их громopodobные крики, но все же вполне красноречивые, и их можно найти у некоторых ископаемых. К сожалению, признаки, которые удалось обнаружить, оказались недостаточно красноречивы, так что вопрос остается открытым.

Две области мозга современного человека считаются связанными с речью: зона Брока и зона Вернике. На каком этапе нашей истории увеличились эти участки? Самый разумный подход к изучению окаменелостей мозга – это метод дополнения, описанный в “Рассказе Человека работающего”. К сожалению, линии, разделяющие области мозга, при фоссилизации сохраняются недостаточно хорошо. Однако, по мнению некоторых экспертов, речевые зоны мозга увеличились еще 2 млн лет назад. Это должно понравиться тем, кто хочет верить, что человек работающий обладал даром речи.

Однако им вряд ли понравятся данные, полученные при изучении остального скелета. Самый полный известный нам скелет *H. ergaster* принадлежит “мальчику с озера Туркана” в Кении, умершему около 1,5 млн лет назад. Строение его ребер и небольшой размер отверстий в позвонках, через которые проходят нервы, показывают, что он не слишком хорошо контролировал дыхание – а это, похоже, связано с речью. Другие ученые, изучая основание черепа, заключили, что даже неандертальцы, жившие лишь 60 тыс. лет назад, еще не умели говорить: форма гортани не позволяла им воспроизводить полный диапазон известных нам гласных. С другой стороны, как заметил лингвист и эволюционный психолог Стивен Пинкер, “рачь с малам калачаствам гласнах мажат аставатся дастатчна варазатальной”. Если письменный иврит вполне можно разобрать и без гласных, я не вижу причин, почему это не могло работать и с разговорным неандертальским языком или даже языком человека работающего. Филип Тобиас, антрополог из Южной Африки, допускает, что язык старше даже *H. ergaster*. Некоторые ученые, как мы видели, придерживаются противоположных взглядов и датируют возникновение речи Великим скачком – то есть несколькими десятками тысяч лет.

Возможно, это один из тех споров, которые никогда не кончатся. Все споры о возникновении языка начинаются с цитирования решения Парижского лингвистического общества: в 1866 году оно сочло этот вопрос не имеющим ответа и запретило своим членам полемику. Вопрос, конечно, непростой, но нельзя сказать, что он в принципе не имеет ответа, как и некоторые философские проблемы. Во всем, что касается научной мысли, я – оптимист. Вопрос о дрейфе континентов решен раз и навсегда на основе убедительных доказательств, а по ДНК можно точно установить источник пятна крови с уверенностью, о которой когда-то судебные эксперты могли только мечтать. И я жду, когда ученые откроют некий чудесный метод, и мы узнаем, когда предки заговорили.

Однако я не надеюсь, что мы когда-либо поймем, что именно они говорили, или поймем их язык. Мы не узнаем, что было в самом начале: простые слова безо всякой

грамматики, как лепет младенца? Или грамматика появилась достаточно рано либо даже внезапно (не такое уж глупое предположение)? Может быть, грамматические навыки давно были скрыты в мозге и просто использовались для чего-нибудь другого, например мысленного планирования. А может быть, даже грамматика (по крайней мере ее часть, которая относится к коммуникации) была внезапным озарением? Я в этом сомневаюсь, но в этой области ничего нельзя исключать с уверенностью.

Недавно появились многообещающие генетические данные, которые могут чуть ближе подвести нас к пониманию того, когда возник язык. Семья (назовем ее *KE*) страдает от необычного наследственного заболевания. Примерно половина из тридцати членов семьи (более трех поколений) нормальны, а у половины наблюдается любопытный языковой дефект, который, судя по всему, затрагивает способность как к воспроизведению, так и к распознаванию речи. Этот дефект назвали вербальной диспраксией. В детстве он проявляется как неспособность к четкой артикуляции. Некоторые считают, что причина проблемы – в “словесной слепоте”, подразумевая под этим неспособность выделять определенные грамматические свойства, например род, время и число. Достоверно известно лишь, что этот дефект обусловлен генетически. У людей он определяется мутацией гена *FoxP2*. Как и большинство наших генов, свои версии *FoxP2* есть у мышей и других видов, у которых он, вероятно, выполняет различные функции в мозге и других органах. У людей, как видно на примере *KE*, ген *FoxP2* важен для развития зоны мозга, связанной с речью.

Нам, конечно, хотелось бы сравнить человеческую версию *FoxP2* с версией животных, не обладающих даром речи. Гены можно сравнивать либо по последовательностям ДНК, либо по последовательностям аминокислот в белках, которые они кодируют. В некоторых случаях это имеет значение. Ген *FoxP2* кодирует аминокислотную цепь длиной 715 аминокислот. Версии гена мыши и шимпанзе отличаются одной аминокислотой. Человеческая версия отличается от обеих дополнительно двумя аминокислотами. Понимаете? Хотя людей и шимпанзе объединяет совместная эволюция и большая часть генов, *FoxP2*, судя по всему, эволюционировал особенно быстро за небольшое время, прошедшее с момента разделения людей и шимпанзе. А одно из важнейших свойств, которым мы отличаемся от шимпанзе, – у нас есть речь, а у них – нет. Ген, который изменился по пути к нам, после отделения людей от шимпанзе, – это как раз то, что нам нужно для понимания эволюции языка. Именно этот ген мутировал в злополучной семье *KE*. Возможно, именно благодаря мутации *FoxP2* у людей и появилась способность к речи, отсутствующая у шимпанзе. Может быть, у человека работающего была мутированная версия *FoxP2*?

Если бы можно было использовать эту генетическую гипотезу, чтобы понять, когда у наших предков появилась речь! Пока мы не можем сделать это с уверенностью. Самый очевидный подход – попытка подсчитать возраст гена *FoxP2* методом триангуляции, исходя из его вариантов у современных людей. Однако, за исключением редких горемык, таких как *KE*, среди людей не наблюдается вариативности ни по одной из аминокислот *FoxP2*. Таким образом, для триангуляции нам не хватает вариативности гена *FoxP2*. Однако, к счастью, есть и другие участки гена, с которых никогда не синтезируется белок, и которые могут мутировать незаметно для естественного отбора. Эти “молчащие” буквы кода находятся в участках гена, которые никогда не подвергаются трансляции и которые называют интронами (в противоположность экзонам: с них экспрессируется белок и поэтому их “видит” естественный отбор). Молчащие участки, в отличие от экспрессирующихся,

довольно сильно различаются как у людей, так и у людей и шимпанзе. Для лучшего понимания эволюции гена мы можем посмотреть на вариабельность “молчащих” участков. Хотя сами “молчащие” участки не подвергаются естественному отбору, их может затрагивать отбор соседних экзонов. Более того, математический анализ вариабельности молчащих интронов дает представление о том, когда наблюдалось наибольшее давление естественного отбора. В случае *FoxP2* ответ гласит: менее 200 тыс. лет назад. Изменение человеческой версии *FoxP2*, поддержанное естественным отбором, примерно совпадает по времени с переходом от архаичного *H. sapiens* к анатомически современному *H. sapiens*. Может быть, именно тогда зародился язык? Допустимая погрешность в таких вычислениях высока, однако это хитроумное генетическое свидетельство можно использовать для опровержения теории о том, что *H. ergaster* умел говорить. И, что для меня особенно важно, этот неожиданно открытый метод заставляет меня верить, что однажды ученые переубедят пессимистов из Парижского лингвистического общества.

H. ergaster – первый встретившийся нам ископаемый предок, который однозначно не принадлежит к нашему виду. Вскоре нам предстоит преодолеть участок пути, на котором самые важные данные мы будем получать от окаменелостей. Важность ископаемых будет расти (хотя никогда не перевесит молекулярные данные), пока мы не доберемся до времен, от которых почти не осталось ископаемых. Так что самое время понять, как формируются окаменелости.

Рассказ Человека работающего

Ричард Лики очень трогательно рассказывает, как его коллега Камойя Кимеу 22 августа 1984 года нашел “мальчика с озера Туркана” (*Homo ergaster*). Возраст его – 1,5 млн лет, и это древнейший из известных скелетов гоминид, сохранившийся почти полностью. Не менее трогательно Дональд Джохансон описывает обнаружение еще более древнего и поэтому хуже сохранившегося скелета австралопитека, который известен под именем Люси. Достоин внимания и открытие *Stw 573 (Little Foot)*, еще не до конца описанного. Мы не знаем, что позволило “Люси”, *Stw 573* и “мальчику с озера Туркана” обрести своего рода бессмертие. Было бы здорово, если бы в свое время то же самое произошло с нами. Как вообще формируются окаменелости?

Горные породы сложены из кристаллов, хотя часто они слишком мелкие, чтобы их можно было разглядеть невооруженным глазом. Кристалл представляет собой гигантскую молекулу, атомы которой располагаются в узлах решетки. Узор решетки повторяется миллиарды раз. Атомы выстраиваются на растущем краю кристалла из жидкости (обычно это вода, в некоторых случаях – сам расплавленный минерал). Форма кристалла и углы пересечения его граней повторяют в большем масштабе строение атомной решетки. Иногда проекция может быть по-настоящему крупной – например в алмазе или аметисте, грани которых выдают трехмерную структуру самоорганизованной атомной решетки. Однако обычно кристаллические единицы, из которых сложены породы, слишком малы – поэтому, в частности, большинство горных пород непрозрачны. К самым важным и распространенным кристаллическим породам относятся кварц (диоксид кремния), полевые шпаты (в основном тоже диоксид кремния, но некоторые из атомов кремния в них заменены на атомы алюминия) и кальцит (карбонат кальция). Гранит – плотно упакованная смесь кварца, полевого шпата и слюды, которая кристаллизуется из магмы. Известняк – это в основном кальцит, песчаник – в основном кварц. В обоих случаях тонкие перемолотые слои затем спрессовываются из отложений песка или ила.

Вулканические породы образуются из остывающей лавы (которая, в свою очередь, является расплавленной породой). Зачастую, как в случае гранита, они бывают кристаллическими. Иногда они могут выглядеть как стекловидная затвердевшая жидкость, а иногда, если сильно повезет, расплавленная лава застывает в “форме для отливки”, например в следе динозавра или пустом черепе. Однако главная польза от вулканических пород для ученых, изучающих историю жизни на земле, заключается в датировании. Мы узнаем из “Рассказа Секвойи”, что лучшие методы датирования применяются лишь для вулканических пород. Сами окаменелости обычно нельзя датировать точно, однако всегда можно поискать поблизости вулканические породы. Тогда мы либо считаем, что окаменелость и порода – ровесники, либо ищем два поддающихся датированию образца вулканической породы, между которыми залегает окаменелость, и устанавливаем верхнюю и нижнюю границы ее возраста. “Бутербродный” метод датирования отчасти рискованный, поскольку труп мог переместиться в другое место из-за наводнения или, например, его могли перетащить гиены или динозавры. К счастью, обычно это видно. Если же нет, приходится прибегать к сопоставлению с общими статистическими закономерностями распределения окаменелостей.

Песчаник, известняк и другие *осадочные породы* сложены из крошечных частиц,

выветренных или вымытых водой из более древних пород или других твердых материалов, например раковин моллюсков. Эти частицы переносятся в составе взвеси – например песка, ила либо пыли, – постепенно спрессовываясь в новые слои породы. Большая доля окаменелостей обнаруживается в осадочных породах.

Осадочные породы устроены так, что вещества, их составляющие, подвергаются непрерывной рециркуляции. Древние горы, например Северо-Шотландское нагорье, подтачивают ветер и вода. Образовавшиеся частицы оседают и могут снова подняться в другом месте, например в молодых горах вроде Альп, и тогда цикл повторится. Учитывая этот круговорот, мы должны понимать, что невозможно сделать непрерывную палеонтологическую летопись, которая заполняла бы все пробелы в эволюции. Мы не всегда можем найти окаменелости, и это прямое следствие процесса образования осадочных пород. Наоборот, было бы подозрительно, если бы в летописи не было пробелов. Древние породы и хранящиеся в них окаменелости постоянно разрушаются.

Нередко окаменелости формируются в результате проникновения насыщенной минералами воды в ткани захороненного организма. При жизни кости пористые, и на то есть “технические” и “экономические” причины. Когда вода просачивается через поры мертвой кости, на ней медленно откладываются минералы. Впрочем, вспомните, как быстро в чайнике образуется накипь. (Однажды в Австралии я нашел на побережье крышку от бутылки, заключенную в камень.) Но обычно процесс все-таки медленный. Так или иначе, образуется окаменелость в форме исходной кости, и эту окаменелость мы находим миллионы лет спустя, даже если (не всегда) от кости не осталось ни единого первоначального атома. Окаменелый лес в национальном парке Петрифайд-Форест (Аризона) состоит из деревьев, ткани которых медленно заменялись кварцем и другими минералами из грунтовых вод. Эти деревья мертвы уже 200 млн лет, они окаменели, но мы до сих пор можем рассмотреть их клетки.

Иногда исходный организм или его часть оставляет естественную форму или отпечаток. Сам организм впоследствии исчезает из этой формы или разлагается. Я с удовольствием вспоминаю два прекрасных дня в 1987 году в Техасе, в долине реки Пелекси, где я рассматривал следы динозавра на гладком известняке и даже ставил в них ноги. Местная легенда гласит, что некоторые из этих следов принадлежат гигантскому человеку – современнику наследившего там динозавра. В соседнем городе Глен-Роуз бурно расцвел кустарный промысел: там весьма неуклюже изготавливают гигантские отпечатки ног человека в цементе – для продажи наивным креационистам, верящим, что “в те дни на земле жили исполины” (Бытие 6:4). Что касается настоящих следов, то их историю реконструировали. Трехпалые следы бесспорно принадлежат динозаврам. А следы, напоминающие след человеческой ноги, принадлежат динозаврам, которые ступали на пятки, а не на носки. Кроме того, через края следа, скорее всего, перетекала жидкая грязь, делая нечеткими отпечатки боковых пальцев. Еще больший интерес представляет находка в Лаэтоли (Танзания). Там обнаружили следы трех настоящих гоминид, вероятно *Australopithecus afarensis*, которые 3,6 млн лет назад прошли по еще свежему вулканическому пеплу. Кто из нас не задумается над тем, кем приходились эти люди друг другу? Держались ли они за руки? Может, даже разговаривали? И какое забытое ныне дело было у них в то плиоценовое утро?

Иногда (вспомните разговор о вулканической лаве) форма может заполняться каким-нибудь материалом, впоследствии затвердевающим и образующим слепок животного или

части его тела. Я пишу эти строки в саду, на столе, столешница которого (квадратная двухметровая плита пятнадцатисантиметровой толщины) представляет собой кусок пурбекского известняка, возраст которого, возможно, составляет 150 млн лет^[7]. Наряду со множеством окаменелых раковин моллюсков, на нижней поверхности этой плиты якобы (по словам одного известного эксцентричного скульптора, который добыл ее для меня) имеется след динозавра. Правда, след этот объемный, выступающий над поверхностью. Исходный отпечаток (при условии, что он настоящий – на мой взгляд, он не выглядит убедительно) должен был служить формой, в которой накапливались осадочные породы. Сама форма после этого исчезла. Большой частью знаний о мозге древних людей мы обязаны дошедшим до нас “отливкам” черепов. Нередко на них неожиданно четко отпечатывается поверхность мозга.

Иногда фоссилизируются и мягкие ткани животных, хотя не так часто, как раковины, кости или зубы. Самые известные места таких находок – сланцы Берджес в Канадских Скалистых горах и немного более древний палеонтологический парк Чэнцзян в Южном Китае (туда мы вернемся в “Рассказе Онихофоры”). И там, и там наряду с обычными “твердыми” ископаемыми найдены окаменелые остатки червей и других мягких беспозвоночных беззубых животных, которые относятся к кембрию (более 500 млн лет назад). Нам очень повезло, что существуют Чэнцзян и Берджес. Более того, как я уже говорил, нам очень повезло, что у нас вообще есть ископаемые. 90 % видов никогда не встретятся нам в виде ископаемых. Если это число справедливо для одного вида, подумайте, как мало людей могло стать окаменелостями! Согласно одной оценке, для позвоночного вероятность такого исхода составляет 1: 1000000. Мне это соотношение кажется даже преувеличенным, ну а для животных, не имеющих твердых органов, оно и того меньше.

Человек умелый

Если отступить от времени *Homo ergaster* еще на 1 млн лет в прошлое, у нас не останется сомнений в том, на каком континенте следует искать свои корни. Ученые (включая сторонников “мультирегионального” происхождения человека) согласны в том, что это – Африка. Самые убедительные находки костей указанного возраста обычно относят к *H. habilis*. Некоторые авторитетные ученые выделяют еще один современный ему вид – *H. rudolfensis*. Другие отождествляют его с кениапитеком, описанным Лики и его коллегами в 2001 году. Есть специалисты, которые вообще предпочитают не давать этим окаменелостям видовые названия, а просто относят их всех к “раннему *Homo*”. У меня нет по этому вопросу четкой позиции. Мне важнее люди из плоти и крови, и я буду называть их “умелыми”. Ископаемые остатки людей умелых старше, чем остатки людей работающих, и их сохранилось меньше. Череп самой хорошей сохранности имеет номер *KNM-ER 1470*. Его хозяин жил около 1,9 млн лет назад.

H. habilis столь же сильно отличался от человека работающего, как человек работающий – от нас самих. Существуют также промежуточные формы, которые довольно трудно классифицировать. Череп *H. habilis* был не таким прочным, как у человека работающего, а надбровные дуги не были так сильно выражены. В этом отношении *H. habilis* были похожи на нас, и это не удивительно. Прочность черепа и надбровные дуги, судя по всему, относятся к признакам, которые (например, волосы) гоминиды могут терять или приобретать по малейшему эволюционному поводу. Начиная с *H. habilis*, наш мозг увеличивался. Точнее, его размеры начали превышать средние размеры мозга других человекообразных обезьян – хотя и у них мозг уже был довольно крупным. Именно поэтому человека умелого относят к роду *Homo*. Для многих палеонтологов крупный мозг – отличительный признак нашего рода. *H. habilis*, объем мозга которого превысил 750 см^3 , перешел Рубикон и стал человеком.

Я не люблю “рубиконы”, “рубежи” и “промежутки”. В частности, нет оснований полагать, что ранний *H. habilis* отличался от предшественника сильнее, чем от преемника. Эта мысль может показаться здравой, потому что предшественник носит другое родовое название (австралопитек), а преемник (*H. ergaster*) – просто “другой *Homo*”. Конечно, если мы рассматриваем современные виды, мы ждем, что представители разных родов будут меньше похожи, чем представители разных видов в пределах одного рода. Однако в случае окаменелостей это не работает, потому что там имеется непрерывный ряд поколений. На границе между любым ископаемым видом и его непосредственным предшественником всегда найдутся особи, о которых можно спорить бесконечно. Потому что, если воспользоваться методом доведения до абсурда, окажется, что родители, принадлежащие к одному виду, породили потомство, принадлежащее уже к другому виду. Еще более нелепо предположение о том, что ребенок рода *Homo* появился у родителей совершенно другого рода – австралопитеков. Таким образом, в этой области науки об эволюции правила таксономии не работают.

Отказ от названий позволяет рассуждать о том, почему мозг внезапно начал расти. Как оценить увеличение мозга гоминид и построить график зависимости среднего размера мозга от геологического времени? С единицами времени проблем не возникает: это должны быть миллионы лет. С размером мозга сложнее. Ископаемые черепа и слепки позволяют

оценивать размер мозга в кубических сантиметрах, которые потом довольно легко перевести в граммы. Однако нам не обязательно нужен абсолютный размер мозга. У слона мозг крупнее нашего, и тем не менее мы с полным правом считаем себя умнее. Мозг тираннозавра был ненамного меньше нашего, однако это не мешает считать динозавров глупыми: *относительный* размер нашего мозга больше.

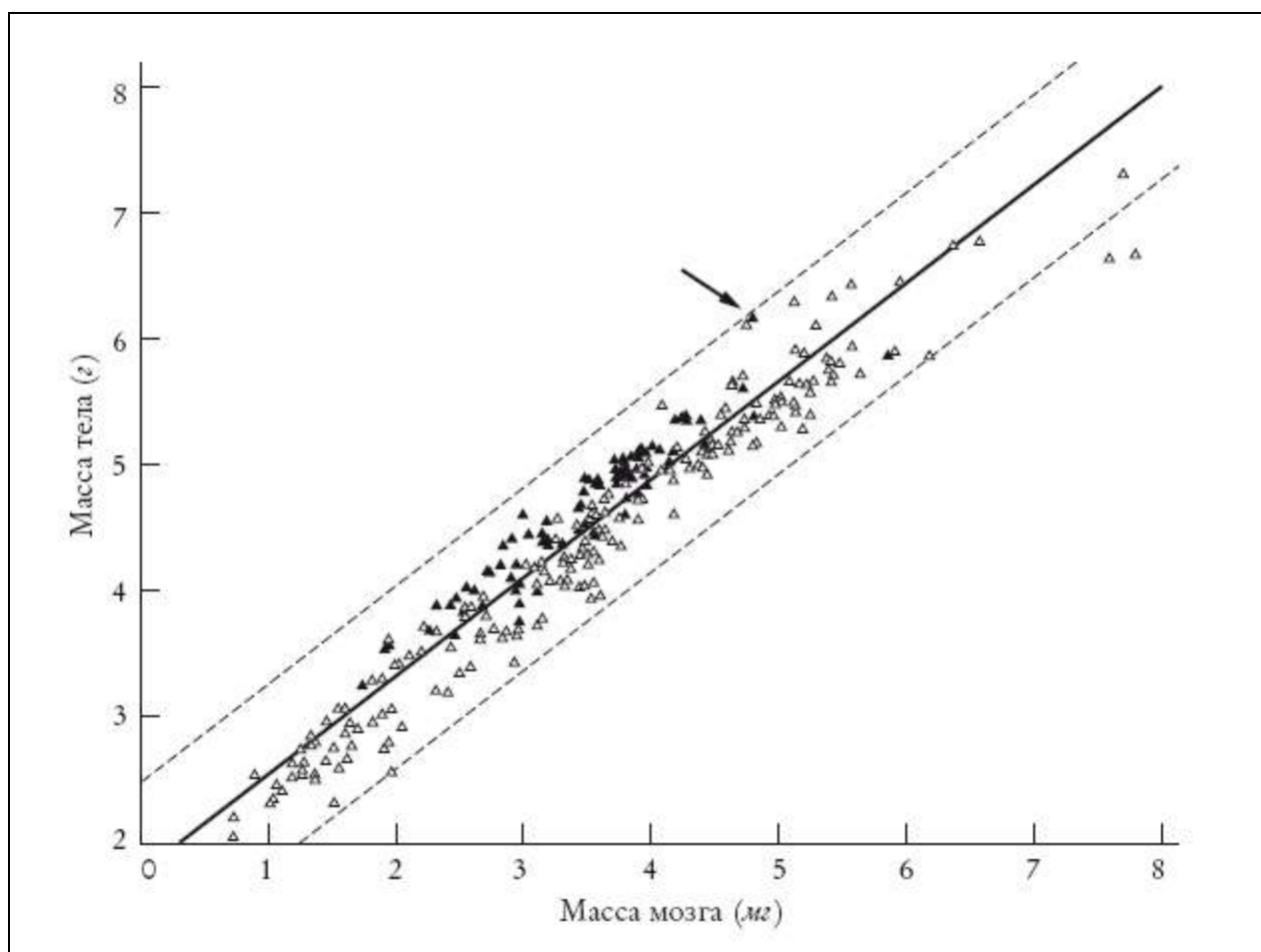
Можно вносить поправку на абсолютный размер и выразить размер мозга как функцию от размера, который “должен” иметь мозг при данном размере тела. Эта тема достойна отдельного рассказа.

Рассказ Человека умелого

Итак, мы хотим оценить размер мозга животного – например *Homo habilis*: больше он или меньше, чем “должен быть” при данном размере тела? Мы допускаем (я – не очень охотно, но так и быть), что у крупных животных мозг должен быть крупным, а у малых – маленьким. Мы, тем не менее, желаем знать, бывают ли одни виды “мозговитее” других. Как рассчитать поправку на размер тела? Нам нужно сформулировать разумный принцип, согласно которому мы сможем вычислить прогнозируемый размер мозга животного на основе размера его тела. И тогда мы сможем сопоставить реальный размер мозга с прогнозируемым.

Эти вопросы могут относиться к любой другой части тела. Бывает ли так, что сердца, почки или лопатки у некоторых животных крупнее (или мельче), чем должны быть? Если да, то можно предположить, что их образ жизни требует специального размера сердца (почки, лопатки и так далее). Нам известен общий размер его тела. При этом не забывайте, что “должен быть” в данном случае не означает “необходим по функциональным причинам”. Это означает “прогнозируемый размер, полученный на основе сравнения с похожими животными”. Поскольку это “Рассказ Человека умелого”, а самая замечательная черта *H. habilis* – его мозг, то обсуждать этот вопрос мы будем на примере мозга. Но это не мешает нам получить более общие выводы.

Начнем с диаграммы рассеяния массы мозга относительно массы тела для большого количества видов. Каждый символ на графике (его построил мой коллега, выдающийся антрополог Роберт Мартин) обозначает один современный вид млекопитающих – всего их на графике 309, и расположены они от меньшего к большему. (*H. sapiens* – значок со стрелкой, а значок рядом – это дельфин.) Жирная линия, соединяющая точки, представляет собой прямую, которая, согласно статистическим расчетам, максимально приближена ко всем точкам.



Логарифмическое соотношение массы головного мозга и тела у различных видов плацентарных млекопитающих. Закрашенные треугольники обозначают приматов. Стрелкой обозначен человек. Martin [185].

Небольшое затруднение, смысл которого сейчас станет понятен, заключается в том, что обе шкалы графика лучше делать логарифмическими. Именно так построен этот график. Здесь видна зависимость логарифма массы мозга животного от логарифма массы его тела. Логарифмическая шкала означает, что шаги, отложенные по горизонтальной (или вертикальной) оси, представляют собой значения, умноженные на некоторое число, например на десять, а не просто последовательный ряд значений. Логарифм с основанием десять удобен тем, что мы можем рассматривать его как количество нулей в числе. Если для того, чтобы получить массу слона, нужно умножить массу мыши на миллион, то это значит, что нужно прибавить к массе мыши шесть нулей, то есть нужно добавить шесть к логарифму первого, чтобы получить логарифм второго. На полпути между ними на логарифмической шкале – в трех нулях – находится животное, которое весит в тысячу раз больше мыши и в тысячу раз меньше слона: например человек. Круглые числа, например тысяча и миллион, легче для понимания. “Три с половиной нуля” лежат где-то между тысячей и десятью тысячами. Заметьте, что “на полпути” по отношению к нулям – это не то же самое, что “на полпути между” по отношению к граммам. В нашем случае это делается автоматически благодаря подсчету логарифмов чисел. Логарифмические величины применяют для интерпретаций простых арифметических величин.

Есть по меньшей мере три убедительных причины для использования логарифмической шкалы. Во-первых, это позволяет уместить на одном графике малую бурозубку, лошадь и синего кита без необходимости тратить тонны бумаги. Во-вторых, это позволяет работать с

мультипликативными признаками. Мы не просто хотим узнать, что наш мозг крупнее, чем полагается при данном размере тела. Интересно узнать, что наш мозг, скажем, вшестеро больше, чем должен быть. Такие мультипликативные свойства можно увидеть непосредственно на графике. Для этого и нужны логарифмические шкалы. Третья причина труднее для понимания. Во-первых, на таких шкалах облако точек можно разместить вдоль прямой, а не кривой. Но дело не только в этом.

Представьте, что некий объект – сферу, куб или мозг – вы десятикратно увеличиваете, причем его форма должна остаться прежней. В случае сферы это значит, что ее диаметр увеличился в десять раз. В случае куба или мозга это значит, что в десять раз увеличились ширина, высота и длина. А что происходит с объемом? Он увеличится не в десять, а в тысячу раз. Можно сказать, что объем пропорционален одной трети длины и ее логарифму, умноженному на три.

Все это можно проделать не только с объемом, но и с площадью. Однако площадь увеличивается пропорционально длине, возведенной во вторую степень, а не в третью. (Не зря вторую степень называют квадратом, а третью – кубом.) Объем кусочка сахара определяет его количество и цену. Однако скорость растворения зависит от площади поверхности (это не так-то просто высчитать, потому что по мере растворения кусочка площадь его поверхности уменьшается медленнее, чем объем). Если мы равномерно увеличиваем объект, удваивая его длину (ширину и так далее), площадь поверхности умножается вдвое: $2 \times 2 = 4$. Если увеличить длину в 10 раз, площадь поверхности надо умножить в десять раз: $10 \times 10 = 100$ (то есть прибавить два нуля). Логарифм площади поверхности увеличивается пропорционально двойному логарифму длины, а логарифм объема – пропорционально тройному логарифму длины. Двухсантиметровый кусочек сахара будет содержать в восемь раз больше сахара, чем односантиметровый, но растворяться в чае он будет лишь вчетверо быстрее (по крайней мере сначала), потому что это зависит от площади поверхности, которая реагирует с чаем.

Теперь возьмем много кусочков сахара разного размера и построим диаграмму, где на горизонтальной оси отложена масса (она пропорциональна объему), а на вертикальной – начальная скорость растворения кусочка (которую мы полагаем пропорциональной площади). На нелогарифмическом графике точки расположены вдоль кривой. Эту линию трудно интерпретировать. Но если мы отложим на графике логарифм массы и логарифм начальной скорости растворения, картина получится информативнее. На каждое трехкратное увеличение логарифма массы будет приходиться двукратное увеличение логарифма площади поверхности. В логарифмическом масштабе точки не расположены вдоль кривой: они распределятся вдоль прямой линии. Более того, угол наклона этой прямой составит два к трем, то есть на каждые два шага по оси площади будет приходиться три шага по оси объема. На каждое двукратное увеличение логарифма площади будет приходиться трехкратное увеличение логарифма объема. Угол наклона прямой на двойном логарифмическом графике может быть и другим. Графики подобного рода наглядны, потому что угол наклона прямой позволяет почувствовать, как взаимодействуют объем и площадь. А объем, площадь и сложные отношения между ними чрезвычайно важны для понимания того, как устроены организмы и их части.

Я не так уж силен в математике, но и меня очаровали эти расчеты. Еще сильнее меня восхищает, что этот же принцип годится для любых других фигур – не обязательно куба и сферы, но и для сложных: животных и органов животных, например почек и мозга. Для

этого нужно, чтобы изменение размера представляло собой пропорциональное увеличение или уменьшение без изменения формы. Это дает нечто вроде нулевой гипотезы, исходя из которой мы можем оценивать реальные размеры. Так, если тело одного животного десятикратно длиннее тела второго, то его масса будет больше в тысячу раз, но лишь при условии, что у них одинаковая форма. Однако форма тела, судя по всему, закономерно эволюционировала по мере движения от маленьких животных к большим, и сейчас мы увидим, почему.

Форма тела крупных и мелких животных неизбежно различается – хотя бы из-за соотношения площади и объема. Если бы мы сделали из землеройки слона, пропорционально ее увеличив и сохранив форму, она бы не выжила. Она стала бы в миллион раз тяжелее, а это породило бы множество проблем. Одни связаны с объемом (массой). Другие – с площадью поверхности. Третьи – с соотношением этих двух величин или другими факторами. Точно так же, как скорость растворения куска сахара зависит от площади его поверхности, у животного скорость теплоотдачи или испарения воды через кожу пропорциональна площади поверхности его тела. Однако скорость теплопродукции, судя по всему, сильнее зависит от числа клеток, которое, в свою очередь, является функцией от объема.

Землеройка размером со слона сохранила бы веретенообразные ножки, которые быстро подломились бы. Ее мышцы были бы слишком тонкими, ведь сила мышцы пропорциональна не ее объему, а площади поперечного сечения. Мышечное движение – суммарное движение миллионов крошечных волокон. Число волокон, которые можно “упаковать” в мышцу, зависит от площади ее поперечного сечения (линейный размер в квадрате). Но работа, которую должна выполнять мышца – например поддержка слона, – пропорциональна массе слона (линейный размер в кубе). Поэтому слону для поддержания тела необходимо пропорционально больше мышечных волокон, чем землеройке. Соответственно, поперечное сечение мышц слона должно быть большим, чем можно ожидать при простом увеличении масштаба. То же касается объема мышц. По разным причинам это правило относится и к костям. Именно поэтому у слонов и других крупных животных ноги толстые, как стволы деревьев.

Допустим, что животное размером со слона стократно крупнее землеройки. Если форма тела у них одинакова, то площадь поверхности кожи первого животного будет в 10 тыс. раз больше, чем у землеройки, а объем и масса тела – в миллион раз больше. И если сенсорные клетки будут распределены на коже таким же образом, у слона их будет в 10 тыс. раз больше – а значит, обслуживающая их область мозга должна пропорционально увеличиться. Всего у первого животного в миллион раз больше клеток, чем у землеройки, и ко всем им должны подходить капилляры. Сколько километров кровеносных сосудов у крупного животного? Посчитать это довольно сложно, мы займемся этим после. Пока достаточно понимания, что в подобных случаях всегда нужно учитывать правила соотношения объема и площади поверхности. И логарифмический график – это отличный способ интуитивного понимания таких вещей. Основной вывод таков: по мере того, как животные в процессе эволюции становятся крупнее или мельче, форма их тела предсказуемо изменяется.

К этому нас привели размышления о размере мозга. Нельзя сравнивать наш мозг с мозгом *H. habilis*, *Australopithecus* или любого другого вида, не делая поправку на размер тела. Для этого нам нужен некий индекс размера мозга, учитывающий поправку на размер тела. Причем мы не можем просто разделить размер мозга на размер тела, хотя уже это было

бы лучше сравнения абсолютных размеров мозга. Лучший способ – это использование логарифмических графиков. Нужно построить на графике зависимость логарифма массы мозга от логарифма массы тела для животных разного размера. Отметки, скорее всего, будут располагаться на прямой – примерно так, как на графике выше. Если угол наклона прямой составит 1/1 (то есть размер мозга строго пропорционален размеру тела), это означает, что каждая клетка мозга может обслуживать определенное число клеток тела. Угол наклона 2/3 говорил бы, что мозг подобен костям и мышцам: для определенного объема тела (или количества клеток тела) необходима определенная площадь поверхности мозга. Так каков же угол наклона этой прямой?

Он находится примерно между 1/1 и 2/3. Лучше всего он соответствует 3/4. Почему? Это отдельная история, которую расскажет цветная капуста. (Мозг немного *похож* на цветную капусту, не так ли?)

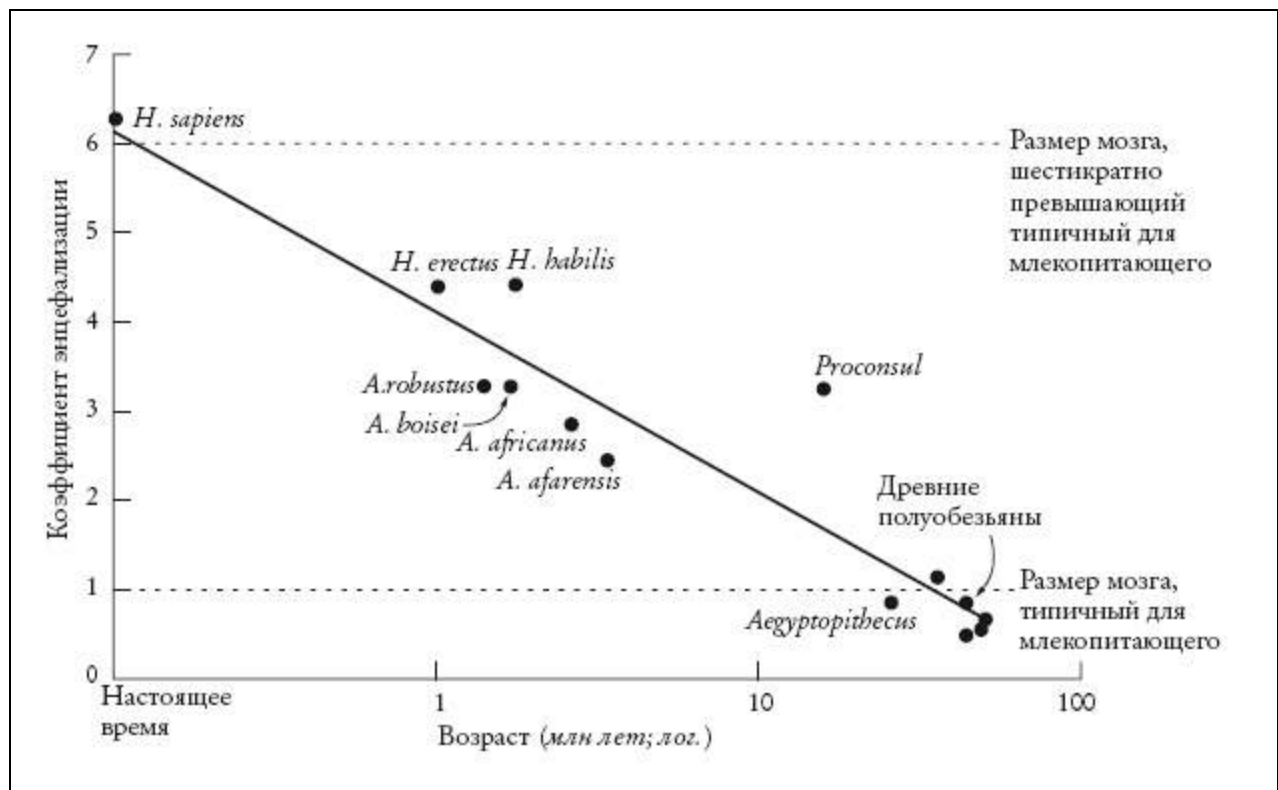


График изменения во времени коэффициента энцефализации (*EQ*) для различных ископаемых. Время в миллионах лет отложено по логарифмической шкале. Результаты представлены с поправкой на угол наклона 3/4.

Но пока я скажу лишь, что угол наклона 3/4 характерен не только для мозга, но возникает у всех видов живых существ, включая растения – например цветную капусту. В “Рассказе Цветной капусты” мы ознакомимся с интуитивно понятным объяснением этого факта. Что касается размера мозга, то именно 3/4 мы будем использовать, говоря о “прогнозируемом” соотношении, о котором шла речь выше.

Хотя точки на графике группируются вокруг “прогнозируемой” прямой с углом наклона 3/4, с ней совпадают не все точки. Если точка на графике лежит выше прямой, можно сказать, что у животного “большой” мозг – то есть он крупнее, чем “прогнозируемый” при данном размере тела. Животные, у которых мозг меньше “прогнозируемого”, располагаются ниже прямой. Расстояние от точки до прямой говорит о том, насколько мозг животного больше или меньше “прогнозируемого”. Так, точка, лежащая непосредственно на прямой,

обозначает животное, размер мозга которого точно равен прогнозируемому.

Когда выполняется это условие? Если животное является типичным представителем группы, для которой строился график. Допустим, график построен для выборки наземных позвоночных от геккона до слона. Если на графике млекопитающие расположены выше прямой (а рептилии – ниже), то это означает, что у млекопитающих мозг крупнее, чем “должен быть” у типичного позвоночного животного. Если теперь мы построим прямую для типичной выборки млекопитающих, она окажется параллельна прямой, построенной для позвоночных. Угол наклона такой же ($3/4$), однако абсолютная высота будет больше. Прямая, построенная для типичной выборки приматов (высших приматов), еще выше, но угол ее наклона также $3/4$. И, наконец, выше всех лежит прямая для *H. sapiens*.

Мозг человека слишком велик даже по стандартам приматов. А средний мозг примата слишком крупный по стандартам млекопитающих. И, если уж на то пошло, мозг среднего млекопитающего слишком велик для позвоночных животных. Это можно изобразить так: разброс точек для позвоночных шире, чем разброс точек для млекопитающих. В свою очередь, разброс точек для млекопитающих шире, чем разброс для приматов. Или, например, облако точек, обозначающее неполнозубых (отряд южноамериканских млекопитающих, включающий ленивцев, муравьедов и броненосцев), на графике млекопитающих окажется ниже среднего значения.

Гарри Джерисон, стоявший у истоков работ по изучению мозга ископаемых животных, предложил использовать коэффициент энцефализации (*Encephalisation Quotient, EQ*). Он позволяет оценить отношение действительного размера мозга животного к прогнозируемому размеру мозга при данном размере тела. При этом животное должно принадлежать к многочисленной группе, например к позвоночным или млекопитающим. Это важно: чтобы проводить сравнения, нам нужно определить крупную группу, которая будет использоваться как линия отсчета. Коэффициент *EQ* для вида – это расстояние от соответствующей точки до средней линии определенной нами крупной группы. Джерисон, правда, думал, что угол наклона этой линии составляет $2/3$, тогда как современные ученые сходятся на $3/4$. Поэтому оценки *EQ*, сделанные Джерисоном, нуждаются в некоторых поправках – на это указывал Роберт Мартин. После этого выяснилось, что мозг современного человека примерно вшестеро больше, чем “должен быть” у млекопитающего такого размера. Заметьте, что значение *EQ* будет еще выше, если его рассчитать применительно ко всем позвоночным, а не только к млекопитающим. И, соответственно, он будет меньше, если рассчитать его для приматов.

Мозг современного шимпанзе примерно вдвое крупнее мозга типичного млекопитающего. Такого же размера мозг был у австралопитеков, *H. habilis* и *H. erectus*. Последние два вида, возможно, являются промежуточными между австралопитеками и нами. Размер мозга у них промежуточный. У обоих *EQ* составляет около 4, то есть их мозг примерно вчетверо больше, чем “должен быть” у млекопитающих такого размера.

На графике выше показаны значения *EQ* ископаемых приматов и питекантропов в зависимости от времени их существования. С некоторыми оговорками можно считать, что график иллюстрирует уменьшение мозга по мере движения в прошлое. В верхней части графика помещается современный *H. sapiens* с *EQ* = 6. Это значит, что наш мозг вшестеро тяжелее, чем у типичного млекопитающего нашего размера. В нижней части графика – ископаемые виды. Кто-то из них, возможно, представляет собой сопредка № 5 – нашего общего предка с обезьянами Старого Света. Их *EQ* оценивают около 1 – то есть мозг у них

был как раз такой, какой полагается типичному млекопитающему их размера. И, наконец, в средней части графика находятся различные виды *Australopithecus* и *Homo*, которые вполне могли быть близкими родственниками наших предков. Прямая на графике, повторюсь, проведена так, что расстояние от нее до всех точек минимально.

Это верно с оговорками. Коэффициент EQ подсчитан на основе двух величин: массы мозга и массы тела. В случае ископаемых эти величины оценивают по дошедшим до нас фрагментам. Величина погрешности при этом может быть огромна, особенно при оценке массы тела. Точка на графике, которая относится к *H. habilis*, показывает, что он был “мозговитей”, чем *H. erectus*. Я этому не верю. Абсолютный размер мозга *H. erectus* бесспорно больше. И тот факт, что у *H. habilis* индекс EQ выше, объясняется предположительно тем, что масса тела у него была меньше. Чтобы почувствовать, насколько велика погрешность, вспомните, как сильно варьирует масса тела у современных людей. Коэффициент EQ чрезвычайно чувствителен к ошибкам при измерении массы тела. Ведь в формуле EQ массу тела, как вы помните, возводят в степень. Таким образом, разброс точек вдоль прямой во многом отражает просто изменчивость массы тела. С другой стороны, тенденция, на которую указывает прямая на графике, судя по всему, вполне реальна. Методы, о которых мы говорим, и особенно оценка EQ на графике, все-таки убеждают, что самое важное событие последних 3 млн лет эволюции – это увеличение мозга у приматов. И возникает вопрос: почему это произошло? Как давление отбора привело к увеличению мозга?

Поскольку это произошло после того, как мы встали на ноги, некоторые ученые предполагают, что увеличение мозга было обусловлено освобождением рук и необходимостью контроля над мелкой моторикой. В целом это довольно правдоподобно – но не более правдоподобно, чем некоторые другие теории. Однако увеличение человеческого мозга в масштабе эволюции выглядит как взрыв. Думаю, что и объяснение должно быть соответствующим. В книге “Расплетая радугу” я сформулировал теорию “коэволюции программно-аппаратных средств”, проведя аналогию с компьютерным “железом” и “софтом”. Совершенствование “софта” требует усложнения “железа”, а усложнение “железа” способствует совершенствованию “софта”. И скорость этого процесса становится все выше. Если говорить о мозге, то аналогами “софта” здесь выступают язык, отслеживание зверей по следам, работа с гончарным кругом и мемы. Одна из моих теорий, объясняющих рост мозга, касалась полового отбора. Тогда я не уделил должного внимания этому вопросу и здесь вернусь к нему.

Может быть, увеличенный человеческий мозг, или скорее плоды его работы, например нанесение рисунков на тело, эпос и ритуальные танцы – нечто вроде павлиньего хвоста? Эта идея всегда была мне симпатична, но никому до сих пор не приходило в голову оформить полноценную теорию. И вот наконец молодой эволюционный психолог Джеффри Миллер написал об этом книгу (*Mating Mind*). Мы обсудим его идею в “Рассказе Павлина”.

Обезьяночеловек

В популярной литературе встречается стремление найти “древнейшего предка человека”. Это глупо. Можно задать конкретный вопрос, например, “кто из предков человека раньше всех начал ходить на двух конечностях”, или “кто из древнейших наших предков не был одновременно предком шимпанзе, или “у кого из наших предков объем мозга впервые превысил 600 см³?” Хотя на эти вопросы довольно трудно ответить, они все же имеют смысл. Правда, они образуют искусственные разрывы в непрерывном течении эволюции, однако вопрос о том, “кто древнейший предок человека”, вовсе не имеет смысла.

Плохо другое: “гонка за предками человека” ведет к тому, что каждую обнаруженную окаменелость при малейшей возможности привязывают к “основной” эволюционной линии человека. Но по мере того, как археологи находят новые окаменелости, становится ясно, что на протяжении большей части истории эволюции в Африке одновременно жили несколько видов гоминид. А это значит, что многие ископаемые виды, объявленные нашими предками, на самом деле вроде наших двоюродных братьев.

С тех пор, как *Homo* впервые появился в Африке, ему неоднократно приходилось делить континент с более массивными гоминидами – возможно, с несколькими их видами. Как обычно, их родство и точное число видов вызывают споры. Вот названия, полученные некоторыми из них (см. график в конце “Рассказа Человека умелого”): *Australopithecus (Paranthropus) robustus*, *Australopithecus (Paranthropus, Zinjanthropus) boisei* и *Australopithecus (Paranthropus) aethiopicus*. Они, судя по всему, произошли от грацильных (противоположность – массивные) человекообразных обезьян. Грацильных человекообразных обезьян тоже относят к роду *Australopithecus*, так что мы почти наверняка исходим от грацильных австралопитеков. Иногда раннего *Homo* трудно отличить от грацильных австралопитеков. Именно поэтому я критиковал специалистов по систематике, которые разделили их на два рода.

Непосредственных предков *Homo* можно отнести к разновидности грацильных австралопитеков. Рассмотрим кое-какие окаменелости. Так, к “миссис Плез” я питаю особую любовь еще с тех пор, как Трансваальский музей в Претории подарил мне красивый слепок ее черепа. Случилось это полвека спустя после того, как ее остатки обнаружили недалеко от Стеркфонтейна – я тогда читал лекцию в честь Роберта Брума, ученого, который нашел “миссис Плез”. Она жила около 2,5 млн лет назад. Ее прозвище образовано от названия рода *Plesianthropus*, к которому ее сначала отнесли – к роду *Australopithecus* ее причислили после. А “миссис” она потому, что ее сочли самкой (теперь подозревают, что ошибочно). Ископаемым гоминидам часто достаются подобные прозвища. Существует и “мистер Плез”: его нашли чуть позднее в Стеркфонтейне, и он относится к тому же виду, что “миссис Плез” – *Australopithecus africanus*. Есть прозвища и у других окаменелостей, например “Щелкунчик” (OH 5) – это массивный австралопитек, также известный как “Зиндж” (сначала его относили к *Zinjanthropus boisei*), “Маленькая нога” (*Stw 573*), а также знаменитая “Люси”.

С “Люси” мы встречаемся, когда стрелка хронометра на нашей машине времени коснется деления 3,2 млн лет. Это еще один представитель грацильных австралопитеков. О “Люси” говорят так много потому, что вид, к которому она относится – *Australopithecus afarensis*, – является основным претендентом на звание предка человека. Дональд

Джохансон с коллегами, обнаружившие “Люси”, нашли в той же местности окаменелости тринадцати похожих на нее особей, прозванных “Первая семья”. Другие “Люси” (3–4 млн лет) найдены в других частях Восточной Африки. Следы возрастом 3,6 млн лет, найденные в Лаэтоли Мэри Лики, приписывают *A. afarensis*. Вне зависимости от латинского названия, очевидно, в то время кто-то ходил на двух конечностях. “Люси” не очень-то отличается от “миссис Плез”, и некоторые ученые считают “Люси” “ранней версией” “миссис Плез”. Вообще они сильнее похожи друг на друга, чем любая из них – на массивных австралопитеков. У восточноафриканских “Люси”, говорят, был немного меньший мозг, чем у южноафриканской “миссис Плез”, но это не так важно. Размеры их мозга отличались не сильнее, чем мозг одного современного человека от мозга другого.

Как и следовало ожидать, “Люси” и другие поздние особи *afarensis* немного отличаются от самых ранних форм *afarensis* (3,9 млн лет). Различия накапливались. Выходя из машины времени 4 млн лет назад, мы встречаем больше существ, которые могли бы быть предками “Люси” и ее родичей, но которые достаточно отличались в направлении большей схожести с шимпанзе, чтобы заслужить собственное видовое название. Обнаруженные группой Мив Лики *Australopithecus anamensis* представлены более чем 80 ископаемыми с двух участков у озера Туркана. К сожалению, неповрежденных черепов не нашлось, зато была обнаружена прекрасная нижняя челюсть, которая вполне могла принадлежать нашему предку.

Но самым захватывающим открытием из этого периода (и достойным поводом для того, чтобы ненадолго остановиться) является ископаемое, до сих пор еще полностью не описанное. Скелет *Stw 573* из пещер Стеркфонтейн был первоначально датирован около 3 млн лет, но недавно был датирован заново – немногим более 4 млн лет. Его открытие – часть детективной истории, достойной Конан Дойля. Фрагменты левой ноги *Stw 573* были выкопаны в Стеркфонтейне в 1978 году и лежали незамеченными и немаркированными до 1994 года в ящике в сарае, используемом рабочими, возле пещеры Стеркфонтейн. Тогда палеонтолог Рональд Кларк, работавший под руководством Филипа Тобиаса, случайно открыл их заново. Три года спустя в кладовой Университета Витватерсранда Кларк наткнулся на другой ящик костей из Стеркфонтейна, обозначенный “Церкопитекоиды”. Кларк интересовался этой разновидностью обезьян, поэтому осмотрел коробку – и среди костей с радостью заметил кость ноги гоминида. Несколько костей ноги и ступни в коробке, казалось, соответствовали костям, найденным в сарае в Стеркфонтейне. Одна была половиной сломанной поперек правой берцовой кости. Кларк передал ее слепок двум ассистентам-африканцам, Нкване Молефе и Стивену Моцуми, и попросил, чтобы они отправились в Стеркфонтейн за второй половиной.

Задача, которую я им поставил, была похожа на поиски иголки в стоге сена, поскольку тот грот – огромная, глубокая, темная пещера с обломочной породой, выходящей на поверхность на стенах, полу и потолке. Третьего июля 1997 года, после двух дней поисков при свете фонарей, они нашли ее.

Подвиг Молефе и Моцуми более чем удивителен, потому что кость, которая соответствовала их слепку, нашлась

в противоположном конце грота, где мы вели раскопки. Соответствие было

полным, несмотря на то, что кости были разбросаны добытчиками извести 65 или более лет назад. Слева от обнажившегося конца большой берцовой кости правой ноги можно было видеть обломок большой берцовой кости левой ноги, к которой можно было приставить нижний конец левой большой берцовой кости с костями ступни. Слева от нее был виден обломок малой берцовой кости левой ноги. Исходя из их положения – нижние конечности находились в правильном анатомическом порядке, – можно было предположить, что весь скелет должен был находиться там, лежащий лицом вниз.

На самом деле он был там не целиком, но после анализа геологических обрушений Кларк установил, где он должен быть. И зубило Моцуми наткнулось на него именно там, где предполагалось. Кларку и его команде действительно повезло, однако эта история великолепно подтверждает правило, которым руководствуются ученые, начиная с Луи Пастера: “Удача благоволит подготовленному уму”. Скелет *Stw 573* еще предстоит полностью извлечь, описать и назвать, предварительные же данные указывают на то, что это выдающаяся находка, соперничающая в сохранности с “Люси” и при этом старше ее. Хотя *Stw 573* больше похож на человека, чем на шимпанзе, большой палец ноги у него сильнее отставлен, чем у нас. Возможно, *Stw 573* хватался ногами за ветки – мы это уже не умеем. Хотя почти наверняка он ходил на двух конечностях, вероятно, он лазил и по деревьям. Как и другие австралопитеки, он мог проводить часть времени на деревьях, подобно современным шимпанзе сооружая там спальные места.

Остановившись у четырехмиллионной отметки, окинем взглядом лежащий перед нами путь. Есть несколько фрагментарных останков, возможно, двуногого австралопитекоподобного существа (около 4,4 млн лет назад). Тим Уайт и его коллеги нашли его в Эфиопии довольно близко от последнего пристанища “Люси” и назвали *Ardipithecus ramidus*, хотя некоторые предпочитают относить его к роду *Australopithecus*. До сих пор не найден ни один череп ардипитека, но его зубы указывают на то, что он был сильнее похож на шимпанзе, чем любой из позднее живших людей. Эмаль его зубов была толще, чем у шимпанзе, но не такая толстая, как у нас. Несколько разрозненных черепных костей указывают, что череп покоился наверху позвоночной колонны, как у нас, а не спереди, как у шимпанзе. Это предполагает вертикальное положение тела, и найденные кости ног подтверждают предположение о двуногости ардипитека.

Двуногость отличает людей от остальных млекопитающих так кардинально, что, я чувствую, она заслуживает отдельного рассказа.

Не думаю, что есть смысл придумывать причины, в силу которых ходить на двух ногах – это здорово. Будь так, шимпанзе делали бы то же самое, не говоря уже о других животных. Нет причины, по которой бег на двух или четырех конечностях быстрее или удобнее. Галопирующие животные могут быть на удивление быстры. Впрочем, страусы доказали, что передвигаться на двух ногах можно столь же эффективно, как и на четырех (лошади). Действительно, лучшие спринтеры среди людей, хотя и заметно уступают в скорости лошади или собаке (или страусу, или кенгуру, если на то пошло), не слишком от них отстают. А четвероногие обезьяны – не самые выдающиеся бегуны (вероятно, потому, что строение их тела должно идти на компромисс с потребностями лазальщика). Даже павианы, которые обычно кормятся на земле, спят и спасаются от хищников на деревьях. Но при необходимости они довольно быстро бегают.

Итак, когда мы спрашиваем, почему наши предки встали на задние ноги, и представляем себе четвероногую альтернативу, от которой мы отказались, не стоит сводить все к скорости. Предки, вставшие на две ноги, не получили особенного преимущества в эффективности или скорости. Естественный отбор, который привел нас к этому революционному изменению способа передвижения, воздействовал на что-то другое.

Шимпанзе и некоторых других четвероногих можно научить ходить на двух ногах. Они и самостоятельно нередко так передвигаются – во всяком случае, на короткие дистанции. Поэтому, вероятно, им было бы не так трудно – при наличии веских причин – переключиться на двуногое хождение. Орангутаны еще лучше шимпанзе справляются с ходьбой на двух ногах. Дикие гиббоны, чей самый быстрый способ передвижения – брахиация, то есть раскачивание на руках, – также преодолевают открытые участки на задних конечностях. Некоторые обезьяны приподнимаются на две ноги над высокой травой, чтобы осмотреться, или переходя вброд реку. Хохлатый индри, хотя он и живет в основном на деревьях, “танцует” по земле на задних ногах, балансируя передними поистине с балетным изяществом. Врачи иногда просят пациентов пробежаться на месте, надев на лицо специальную маску: так они измеряют расход кислорода и другие метаболические показатели при нагрузке. В 1973 году американские биологи Ч. Р. Тейлор и В. Дж. Роунтри проделали то же самое с дрессированными шимпанзе и капуцинами на беговой дорожке. Заставляя животных бежать то на четырех, то на двух конечностях (позволяя за что-нибудь держаться), исследователи сравнили потребление кислорода и эффективность двух видов бега. Ученые ожидали, что перемещение на четырех конечностях эффективнее. Ведь именно так оба вида передвигаются в естественных условиях, и именно к этому приспособлена их анатомия. Возможно, чистота эксперимента была искажена тем, что при беге на двух ногах животным позволяли держаться руками. Как бы то ни было, ученые не обнаружили заметной разницы между потреблением кислорода при беге на двух и на четырех ногах. Тейлор и Роунтри заключили, что “относительная энергозатратность при беге на двух ногах в сравнении с бегом на четырех не должна использоваться как аргумент в эволюции двуногости человека”. Даже если это преувеличение, оно должно заставить нас искать другие преимущества перехода к двуногости. И мне кажется весьма подозрительным, что любые преимущества двуногости с нелокомоторной точки зрения, судя по всему, не вступали в противоречие с высокими локомоторными затратами.

Каковы преимущества двуногости с нелокомоторной точки зрения? Довольно соблазнительно звучит теория полового отбора, предложенная Максин Шитс-Джонстон из Орегонского университета. Согласно этой теории, люди поднялись на задние ноги для демонстрации пенисов – точнее, мужчины. Самки сделали то же самое, напротив, чтобы скрыть свои гениталии, которые у приматов заметнее при передвижении на четырех ногах. Это довольно любопытная идея, хотя я ее не поддерживаю. Я просто упомянул ее как пример того, что может подразумеваться под нелокомоторными преимуществами. Как бы то ни было, эта теория, как и многие другие, не объясняет, почему это коснулось лишь наших предков, а не других обезьян.

Другая группа теорий делает акцент на освобождение рук. Это действительно важное преимущество двуногости. Вполне возможно, что мы встали на задние ноги не потому, что так удобнее ходить, а потому, что это позволяло что-то делать руками – например нести пищу. Многие обезьяны питаются растительной пищей. Ее легко добыть, но она не очень питательна, поэтому приходится жевать на ходу более или менее непрерывно – как коровы. Мясо или крупные корнеплоды добыть труднее. Но такая еда питательнее и стоит затраченных сил. Поэтому имеет смысл не только съесть на месте сколько влезет, но еще и что-нибудь унести с собой. Когда леопард убивает жертву, первое, что он обычно делает, – затаскивает ее на дерево. Там туша в относительной безопасности от падальщиков, и к ней можно возвращаться и постепенно съедать. При этом леопард держит тушу мощными челюстями, потому что лапы нужны, чтобы влезть на дерево. У наших предков, заметьте, челюсти были гораздо меньше и слабее, чем у леопарда. Поэтому мне кажется вполне вероятным, что передвижение на двух ногах оказалось очень выгодным: у наших предков освободились руки, чтоб нести пищу – например, чтобы поделиться с самкой или с детьми, или обменяться с соседями, или припрятать на черный день.

Между прочим, два последних варианта могут быть ближе друг к другу, чем кажется. До изобретения морозилки лучшей кладовкой для мяса был живот товарища (эту гениальную формулу я приписываю Стивену Линкеру). Конечно, конкретный кусок мяса становился недоступным, но симпатия товарища оказывалась прекрасным долгосрочным вкладом. Он будет долго помнить услугу и отблагодарит вас. Шимпанзе, как известно, оказывают друг другу знаки внимания, обмениваясь кусками мяса. Уже в историческое время этот вид долговой расписки стал таким же обычным, как и деньги.

Одна из версий теории “доставки еды на дом” предложена американским антропологом Оуэном Лавджоем. Он предположил, что самкам было трудно искать еду из-за необходимости присматривать за детьми: они не могли надолго их оставить. Поэтому питались они довольно скудно, а значит, и молока у них вырабатывалось немного, что откладывало момент отнятия ребенка от груди. А кормящие самки бесплодны. Если же кормящей самке будет помогать самец, она быстрее выкормит ребенка и вернется к размножению. Причем в тот день, когда это произойдет, она с высокой вероятностью предпочтет того самца, который ей помогал. Таким образом, самец, который приносит в дом много еды, получает репродуктивное преимущество перед конкурентом, который все съедает сам.

В рамках других гипотез рассматриваются преимущества высокого роста. Возможно, люди приподнимались на задние ноги, чтобы осмотреться в высокой траве – или, например, переходя реку вброд. Вторая версия лежит в основе так называемой акватической теории. Эту теорию предложил Алистер Харди, но известность она обрела благодаря Элен Морган.

Есть и другая теория, о которой говорит Джон Ридер в замечательной книге об Африке. Согласно этой теории, вертикальное положение тела позволяло минимизировать воздействие солнечных лучей, которые при таком положении падают на макушку (как следствие, она покрыта волосами). Кроме того, чем дальше тело от земли, тем быстрее оно может отдавать лишнее тепло.

Мой коллега, выдающийся художник и зоолог Джонатан Кингдон, посвятил вопросу эволюции двуногости целую книгу. В “Низком происхождении” он приводит увлекательный обзор 13 гипотез, в той или иной степени различных, а после выдвигает собственную теорию – сложную и многогранную. Кингдон не пытается отыскать прямую выгоду двуногого передвижения. Вместо этого он подробно перечисляет количественные анатомические изменения, возникшие по тем или иным причинам и облегчившие переход к двуногости (для такого рода изменений есть термин – *преадаптация*). Так, Кингдон говорит о преадаптации, которую он называет “питание на корточках”. Павлианы, живущие на открытой местности, часто едят, сидя на корточках, и Кингдон предполагает, что подобное делали наши обезьяноподобные предки в лесу. Они могли переворачивать камни или ворошить листья в поисках насекомых, червей, улиток и чего-нибудь еще вкусенького. Чтобы делать это было удобнее, им пришлось частично отказаться от приспособлений к жизни на деревьях. (То есть особи, гены которых сделали ноги более подходящими для питания на корточках, передавали эти гены потомкам, потому что питание на корточках способствовало выживанию.) Их ноги, изначально похожие на руки и приспособленные к хватанию, постепенно становились все более плоскими и приобретали устойчивое основание для приседания на корточки. Вы, наверное, уже поняли, к чему я клоню. Уплощенные ступни, приспособленные для сидения на корточках, стали преадаптацией для вертикальной ходьбы.

Обезьяна, передвигающаяся по деревьям с помощью брахиации, образно говоря, ходит вверх ногами по веткам (а гиббон, известный своей ловкостью, – бегаёт и прыгает), используя руки как ноги, а плечевой пояс – в качестве таза. В эволюции наших предков, вероятно, был период брахиации, и поэтому их таз приобрел практически неподвижную связь с торсом через длинные костные гребни. В результате этого большая часть туловища утратила гибкость и стала двигаться как единое целое. В этой системе, согласно Кингдону, многое должно было измениться, чтобы наши предки смогли от брахиации перейти к эффективному питанию на корточках. Многие, но не все. Руки вполне могли оставаться такими же длинными. Ведь длинные руки, приспособленные к брахиации, могли стать безусловно выгодной преадаптацией: можно было много до чего дотянуться, а значит, не нужно было часто переходить с места на место. Однако тяжелое негибкое туловище с центром тяжести в верхней части при питании на корточках было явно неудобным. Поэтому таз стал более свободным, утратил неподвижную связь с торсом, а его гребни уменьшились и приобрели приблизительно человеческие пропорции. Предвосхищая последнюю часть этой логической цепочки (хотя именно в предвосхищении суть феномена преадаптации), можно сказать, что это случайность – то, что такой таз оказался более подходящим для передвижения на двух ногах. Талия стала более гибкой, а позвоночник – вертикальнее. Благодаря этому животное, которое кормится на корточках, могло дотянуться руками до всего, что его окружало, включая основание плоских стоп и согнутые ноги. Плечи стали легче, а центр тяжести тела опустился ниже. И вот эти-то едва уловимые количественные изменения и последовавшие умеренные сбалансированные физиологические изменения попутно “подготовили” тело к ходьбе на двух ногах.

Кингдон не пытается предвидеть будущее. Он просто указывает на то, что обезьяна, предки которой еще недавно лазали по деревьям, научилась кормиться на корточках на лесной подстилке. И тело ее при этом изменилось таким образом, что ей стало более или менее удобно передвигаться на задних ногах. И, скорее всего, она начала это делать как раз во время питания на корточках: собрав все на старом месте, она перемещалась на новое. Не отдавая себе в этом отчет, животные, собирая еду на корточках, из поколения в поколение готовили свои тела к тому, чтобы было удобно стоять на двух ногах. А передвижение на всех четырех, напротив, становилось все неестественнее. Я не зря использую слово “удобно”: мы вполне можем ходить на четвереньках, как типичное млекопитающее. Однако это тяжело и неудобно, потому что пропорции нашего тела к этому не приспособлены. Те изменения пропорций тела, благодаря которым нам сейчас удобно ходить на двух ногах, изначально появились, как считает Кингдон, для обслуживания незначительных изменений в особенностях питания.

Можно долго рассказывать о теории Кингдона, но я рекомендую вам прочесть его книгу. У меня, кстати, есть собственная теория возникновения двуногости. Она очень отличается от теории Кингдона, но вполне с ней совместима. Это касается и других теорий эволюции двуногости: большинство их вполне могут дополнять друг друга. Я предполагаю, что на эволюцию двуногости (как и на увеличение человеческого мозга) повлиял половой отбор. Поэтому рассмотрение этого вопроса мы отложим до “Рассказа Павлина”.

Какой бы теории происхождения двуногости мы ни придерживались, нельзя не признать, что это событие оказалось чрезвычайно важным. Еще недавно ничто не мешало нам верить в то, что решающим эволюционным событием, впервые поставившим нас на ступеньку выше других обезьян, было увеличение мозга. Именно эту точку зрения отстаивали многие уважаемые антропологи до 60-х годов. Переход к двуногостному передвижению при этом считался вторичным. Тогда считали, что он был вызван преимуществами, которые давало освобождение рук: увеличенный мозг мог ставить сложные задачи и контролировать их выполнение руками. Однако последние данные, полученные при изучении ископаемых, указывают на то, что все происходило в обратном порядке. Сначала появилась двуногость. “Люси”, которая жила гораздо позднее рандеву № 1, ходила на двух ногах (почти так же, а может, и совсем так же ловко, как мы), однако размер ее мозга оставался примерно таким, как у шимпанзе. При этом увеличение мозга действительно могло быть связано с освобождением рук, но в обратной последовательности. То есть скорее освобождение рук при переходе к двуногостному передвижению привело к увеличению мозга. Вначале возникли “аппаратные средства” – руки, а после “программное обеспечение” – мозг.

Эпилог к рассказу Stw 573

Можно долго рассуждать о причинах возникновения двуногости. Как бы то ни было, недавние находки окаменелостей показывают, что незадолго до рандеву № 1 гоминиды уже ходили на двух ногах.

А рандеву № 1 – не что иное, как момент разделения нашей ветви и ветви шимпанзе. Меня это немного смущает. Ведь получается, что на эволюцию двуногости осталось совсем немного времени.

В 2000 году группа французских ученых во главе с Бриджит Сеню и Мартином Пикфордом объявила об обнаружении новой окаменелости в Кении, в Туген-Хиллс, к востоку от озера Виктория. Оррорин (*Orrorin tugenensis*), которого назвали “человеком тысячелетия”, был датирован 6 млн лет и дал название новому роду. По мнению обнаруживших его ученых, он ходил на двух ногах. Так, верхняя часть его бедренной кости, прилегающая к суставу, напоминает скорее кость человека, чем австралопитека. Этот факт, наряду с особенностями фрагментов костей черепа, навел Сеню и Пикфорда на мысль, что именно оррорин, а не “Люси”, является предком поздних гоминид. Однако французские исследователи пошли дальше и предположили, что ардипитек (*Ardipithecus*) был предком скорее современных шимпанзе, чем современного человека. Конечно, для разрешения этого спора нужно больше ископаемых. Многие ученые скептически относятся к этим рассуждениям, а некоторые и вовсе считают, что для заключения о двуногости оррорина нужно больше доказательств. Если он был двуногим, то было это около 6 млн лет назад – а примерно тогда, согласно молекулярным данным, и произошло расхождение человека и шимпанзе. В связи с этим возникает вопрос о скорости, с которой должна была эволюционировать двуногость.

Итак, двуногий оррорин жил подозрительно близко к рандеву № 1. А вот череп, недавно найденный в Чаде, в Южной Сахаре, группой французских ученых во главе с Мишелем Брюне, является даже большей угрозой для общепринятых представлений. Отчасти потому, что он очень древний, а отчасти потому, что он обнаружен далеко к западу от Восточно-Африканской рифтовой долины. Об этом мы еще поговорим: многие ученые считали, что ранняя эволюция гоминид связана с регионом к востоку от этой долины. Черепу дали имя Тумай (“надежда на жизнь” на местном языке горан) и название сахелянтроп (*Sahelanthropus tchadensis*) – по области Сахель. Это довольно интересный череп: спереди он почти как человеческий (лицевая часть не выступает вперед, как у шимпанзе или гориллы), а сзади похож на череп шимпанзе, в том числе размером черепной коробки. Надбровные дуги сахелянтропа очень хорошо развиты, а череп даже толще, чем у гориллы. Это позволяет предположить, что Тумай был самцом. Зубы у него довольно сильно похожи на человеческие, особенно толщиной эмали, которая занимает промежуточное положение между шимпанзе и человеком. Большое затылочное отверстие выдвинуто вперед сильнее, чем у шимпанзе или гориллы. Это навело Брюне на мысль, что Тумай ходил на двух ногах (с этим не все согласны). Хорошо было бы иметь доказательства в виде костей таза и ног – однако, увы, пока ничего не нашлось, кроме черепа.



Череп сахелянтропа (*Sahelanthropus tchadensis*), или Тумай. Найден в 2001 году в области Сахель (Чад) Мишелем Брюне и его коллегами.

В этом районе нет вулканических пород, по которым можно было бы провести радиометрическое датирование, и Брюне пришлось использовать в качестве индикаторов другие близлежащие окаменелости. Полученные данные сравнивали с уже известными данными по фауне из других частей Африки, для которых имелись точные датировки. Сравнение показало, что возраст Тумая составляет 6–7 млн лет. Брюне и его коллеги считают, что их находка старше, чем оррорин – это, как нетрудно догадаться, вызывает праведный гнев первооткрывателей оррорина. Бриджит Сеню из Национального музея естественной истории в Париже объявила Тумая “самкой гориллы”, а ее коллега Мартин Пинкер заявил, что клыки Тумая типичны “для большой самки обезьяны”. Напомню, это те же ученые, которые (возможно, справедливо) отказались принимать всерьез “человеческие” амбиции ардипитека – соперника “их” оррорина – на звание самого древнего из людей. Другие специалисты приняли Тумая радушнее: “удивительный”, “восхитительный”, “произведет эффект небольшой атомной бомбы”.

Если обнаружившие их ученые не ошибаются и оррорин с Тумаем действительно ходили на двух ногах, наша стройная схема происхождения человека может пошатнуться. Ведь мы полагаем, что эволюционные изменения равномерно заполняют отведенное им время. То есть если между рандеву № 1 и современным *Homo sapiens* прошло 6 млн лет, то количество изменений должно равномерно распределиться по этому промежутку. Но на самом деле оррорина и Тумая от времени жизни сопредка № 1 отделяет лишь небольшой промежуток. Согласно молекулярным данным, именно сопредок № 1 был точкой расхождения эволюционных линий шимпанзе и человека. По некоторым оценкам, оррорин и Тумай жили даже немного раньше сопредка № 1.

Допустим, молекулярные и ископаемые датировки верны. Тогда у нас четыре варианта (или комбинация этих вариантов), которые удовлетворяют требованиям оррорина и Тумая.

1. Оррорин и (или) Тумай ходили на четырех конечностях. Это не так невероятно, как кажется. Однако, поскольку три остальных варианта эту возможность не предусматривают, предположим, что это не так – иначе нам не о чем будет спорить.

2. Сразу после сопредка № 1, который, как и шимпанзе, ходил на четырех конечностях,

произошел эволюционный взрыв. После сопредка № 1 Тумай и оррорин, уже больше похожие на человека, перешли к двуногому передвижению так быстро, что датировать все эти события отдельно почти не представляется возможным.

3. Человеческие признаки, например двуногость, появлялись в эволюции больше одного раза – может быть, даже многократно. Возможно, оррорин и Тумай – это просто ранние “эксперименты” африканских человекообразных обезьян с двуногостью. (Возможно, что и с другими человеческими признаками тоже.) Согласно этой гипотезе, оррорин и Тумай могли жить раньше сопредка № 1 и при этом уже ходить на двух ногах. В таком случае наша эволюционная линия – более поздняя попытка встать на ноги.

4. Шимпанзе и гориллы – потомки больше похожих на человека и, возможно, даже двуногих предков, которые позднее вернулись к передвижению на четырех конечностях. Согласно этой гипотезе, сопредком № 1 мог быть, например, Тумай.

У трех последних гипотез есть слабые места. Многие ученые сомневаются насчет датировок или предполагаемой двуногости Тумая и оррорина. Но предположим, что сомневаться здесь не в чем, и рассмотрим три гипотезы, предполагающие давнее возникновение двуногости. Теоретически они равновероятны. Из “Рассказа Галапагосского вьюрка” и “Рассказа Двойкодышащей рыбы” мы узнаем, что эволюция может идти и очень медленно, и очень быстро. Так что теория № 2 на самом деле правдоподобна. В “Рассказе Сумчатого крота” мы услышим, что эволюция может несколько раз проходить одним и тем же путем – или параллельными. Так что ничего невероятного нет и в теории № 3. Теория № 4 на первый взгляд кажется самой странной. Мы привыкли думать, что “произошли” от обезьян – а теория № 4 переворачивает все с ног на голову. Более того, она может даже оскорбить человеческое достоинство (по своему опыту скажу, что ее часто воспринимают как шутку). Кроме того, существует так называемый закон Долло, согласно которому эволюция является необратимой, и может показаться, что теория № 4 нарушает этот закон.

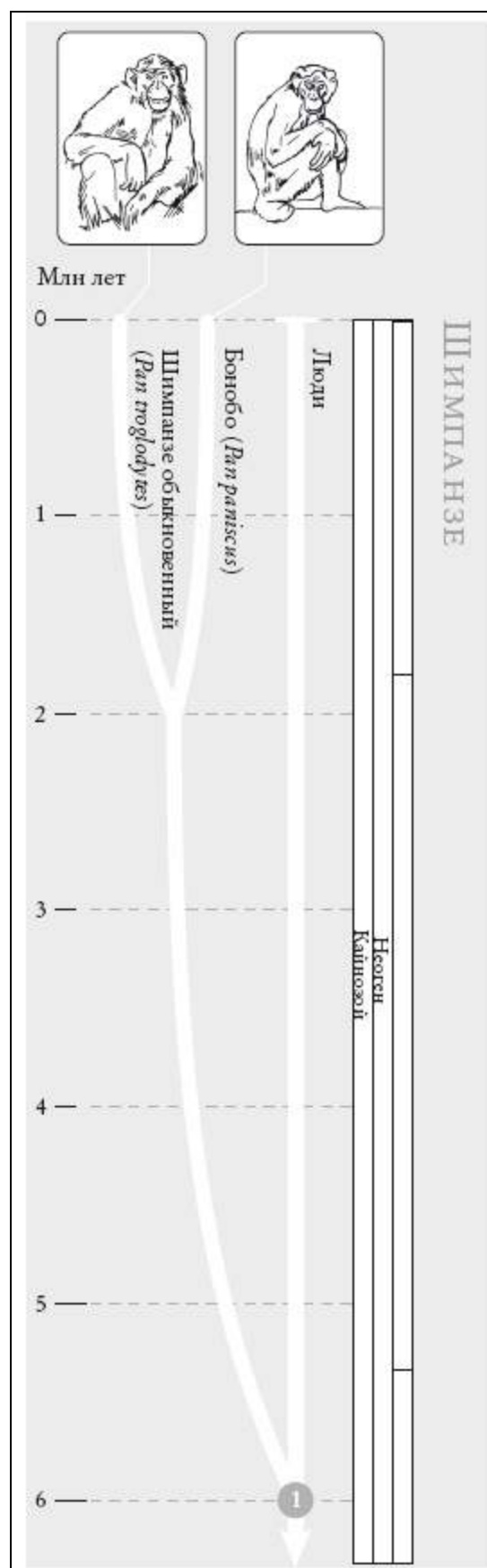
Однако услышав “Рассказ Слепой пещерной рыбы”, в котором пойдет речь о законе Долло, мы поймем, что это не тот случай. По существу, в теории № 4 нет ошибок. Шимпанзе ничто не мешало пройти “человекоподобную” двуногую стадию, а потом вернуться к четвероногому обезьяньему облику. Кстати, эта идея была изложена Джоном Гриббином и Джереми Шерфа в книгах “Загадка обезьяны” и “Первый шимпанзе”. Они даже предположили, что шимпанзе произошли от грацильных австралопитеков (например “Люси”), а гориллы – от массивных австралопитеков (например *OH 7*). В поддержку этого вызывающего предположения авторы приводят на удивление веские аргументы. Они делают акцент на одной из теорий эволюции человека, которая довольно долго была широко признанной. Согласно этой теории, люди – это ювенильные обезьяны, которые стали половозрелыми. Иначе говоря, мы вроде шимпанзе, которые никогда не повзрелеют.

В “Рассказе Аксолотля” я подробнее расскажу о *неотении*. Аксолотль – это личинка-переросток, головастик с половыми органами. В классическом эксперименте Вилема Лауфбергера аксолотль в результате инъекций гормонов превращался во взрослую саламандру неизвестного вида. (Позднее Джулиан Хаксли повторил эксперимент, не зная о предшествующей работе. В англоговорящих странах больше известен второй эксперимент.) В эволюции аксолотля взрослая стадия “отрезана”. Под влиянием гормона аксолотль вырос во взрослую особь. Реконструированную таким образом взрослую саламандру прежде никто не встречал в природе. Так была восстановлена последняя стадия жизненного цикла.

Это явление не осталось без внимания младшего брата Джулиана – писателя Олдоса Хаксли. Когда я был подростком, роман “Через много лет” был одним из моих любимых. Это книга о богаче Джо Стойте, который немного похож на Уильяма Рэндольфа Херста и с той же равнодушной жадностью собирает предметы искусства. Строгое религиозное воспитание, которое он получил, привело к тому, что всю свою жизнь он боялся смерти. Поэтому Стойт нанял блестящего и циничного биолога, доктора Зигмунда Обиспо, чтобы тот придумал, как продлить жизнь вообще и жизнь Джо Стойта в частности. На Стойта работает и Джереми Пордидж, истинно британский ученый, который занимается составлением каталога рукописей XVIII века, по дешевке приобретенных для библиотеки Стойта. В записной книжке пятого графа Гонистерского Пордидж обнаруживает описание сенсационного открытия и сообщает об этом Обиспо. Старый граф был помешан на идее вечной жизни (для обретения бессмертия он, например, ел сырые рыбы внутренности). При этом не сохранилось свидетельств об его смерти. И тогда Обиспо отправляется в Англию, чтобы найти останки графа. С собой он берет Стойта, который становится к тому времени еще сварливее. И... они находят графа живым и здоровым. Ему двести лет. Граф превратился из ювенильной обезьяны, которой мы все являемся, в совершенно взрослую особь. Он стал волосатым и приобрел весьма отталкивающую наружность. Он ходит на четырех конечностях, мочится на пол и мычит под нос изувеченные обрывки арий Моцарта. А демонический доктор Обиспо, вне себя от восторга и, несомненно, знакомый с экспериментом Джулиана Хаксли, советует Стойту уже завтра начать с рыбьих внутренностей.

Идея Гриббина и Шерфа, в сущности, заключается в том, что современные шимпанзе и гориллы подобны графу Гонистерскому. То есть они представляют собой людей (или австралопитеков, орроринов, сахелянтропов), которые повзрослели и вновь стали четвероногими обезьянами, как их и наши далекие предки. Я никогда не считал теорию Гриббина и Шерфа бессмысленной. Новые находки очень древних гоминид, таких как оррорин или Тумай, живших очень близко от времени отделения человека от шимпанзе, словно шепчут: “Мы же вам говорили!”

Даже если мы решим, что оррорин и Тумай ходили на двух ногах, я не смогу с уверенностью отдать предпочтение какой-нибудь из теорий №№ 2, 3 и 4. Кроме того, не стоит забывать о теории № 1, согласно которой они ходили на четырех конечностях. Многие ученые считают ее наиболее правдоподобной. В любом случае каждая из теорий по-своему реконструирует облик сопредка № 1. Согласно теориям №№ 1, 2 и 3, сопредок № 1 был похож на шимпанзе, ходил на четырех конечностях и иногда поднимался на задние ноги. Теория № 4, напротив, предполагает, что сопредок № 1 выглядел скорее как человек. На randevу № 1 мне придется сделать выбор в пользу одной из теорий. Не могу сказать, что мне этого хочется, но я все-таки соглашусь с решением большинства и буду считать, что сопредок № 1 был похож на шимпанзе. Встречайте же его!



Шимпанзе. Белые линии образуют филогенетическое древо шимпанзе и человека. Эти линии разветвляются в точке, соответствующей сопредку № 1 (кружок с номером). Ветвь справа – «пилигримы»: пока это лишь мы, люди. Левая ветвь – шимпанзе, ок. 2 млн лет назад разделившиеся на два вида. Приблизив любую из ветвей, мы увидим, что это не сплошные линии, а сети скрещиваний (как на диаграмме для рандеву № 0).

На рис. (слева направо): шимпанзе обыкновенный (*Pan troglodytes*), бонобо (*Pan paniscus*).

Рандеву № 1

Шимпанзе

В Африке 5–7 млн лет назад нам уготована удивительная встреча. Мы впервые увидим пилигримов, принадлежащих к другому биологическому виду, точнее, к двум видам. Обыкновенный шимпанзе и карликовый шимпанзе (бонобо) объединились примерно за 4 млн лет “до” нашего рандеву. Наш общий предок – сопредок № 1 – наш общий прародитель примерно в 250-тысячном поколении.

Итак, мы приближаемся к рандеву № 1. Шимпанзе двигаются в ту же точку с другой стороны. К сожалению, о той стороне мы ничего не знаем. Хотя в Африке найдено несколько тысяч ископаемых остатков гоминид, ученым не удалось обнаружить ни одной окаменелости, которую можно было бы однозначно отнести к линии “сопредок № 1 – шимпанзе”. Возможно, причина в том, что шимпанзе живут в лесу, а лесная подстилка – не лучшая среда для фоссиллизации. Как бы то ни было, пилигримы-шимпанзе движутся к рандеву № 1 вслепую. Пока не удалось найти их предков – современников “наших” родственников: “мальчика с озера Туркана”, 1470, “миссис Плез”, “Люси”, *Stw 573*, *OH 5* и других.

Воображаемая встреча с шимпанзе произошла на некоей плиоценовой полянке. Взгляды темно-карих глаз шимпанзе и наших, цвет которых менее предсказуем, устремлены на сопредка № 1. Когда мы пытаемся представить себе этого сопредка, разумеется, хочется спросить, на кого он сильнее похож: на современных шимпанзе или современных людей? А может, на тех и на других? Или вообще ни на кого?

Предыдущий раздел я завершил весьма привлекательной гипотезой, и я не собираюсь от нее отказываться. По-моему, разумно предположить, что сопредок № 1 был похож на шимпанзе – хотя бы потому, что шимпанзе сильнее, чем люди, похожи на человекообразных обезьян. Мы вообще довольно нетипичны на фоне остальных обезьян – современных и ископаемых. Это говорит о том, что в эволюционной линии, ведущей к человеку, произошло больше изменений, чем в линии, ведущей к шимпанзе. При этом не стоит думать, будто нашими предками были шимпанзе. На эти мысли наводит словосочетание “недостающее звено”. До сих пор люди говорят: “Если мы произошли от шимпанзе, то почему шимпанзе до сих пор существуют?”

Итак, мы встретились с шимпанзе и бонобо. Скорее всего, общий предок, которого мы приветствуем на плиоценовой полянке, был таким же волосатым, как шимпанзе, и располагал мозгом примерно такого же размера. Мне не хочется отказываться от гипотез, которые я привел в конце предыдущего раздела, но все же предположу, что сопредок № 1, вероятно, ходил на руках (опираясь на кисти) и на ногах – как шимпанзе. Возможно, он отчасти проводил время на деревьях. Но немало времени сопредок № 1 проводил и на земле, например, питаясь на корточках, как предположил бы Джонатан Кингдон. Все доступные данные указывают на то, что он жил в Африке. Вполне возможно, что он, следуя местным обычаям, использовал примитивные орудия. Так до сих пор делают шимпанзе. Скорее всего, сопредок № 1 был всеяден. Может быть, иногда он охотился, но все-таки предпочитал мясу фрукты.

Есть свидетельства, что бонобо иногда убивают антилоп-дукеров. Однако гораздо чаще за охотой застают обыкновенных шимпанзе. Иногда они даже устраивают групповую охоту

на обезьян-колобусов. Однако основу рациона обоих видов все равно составляют фрукты, а мясо остается лишь дополнением. Джейн Гудолл, описавшая охоту и межгрупповые конфликты у шимпанзе, первой обратила внимание и на то, что шимпанзе используют самодельные орудия, чтобы выуживать термитов из термитников. Сегодня об этой их способности знают все. За бонобо такого не замечали – но, возможно, потому, что они хуже изучены. По крайней мере, в неволе бонобо охотно пользуются орудиями. Что касается обыкновенных шимпанзе, то в разных частях Африки у них формируются местные обычаи использования орудий. Так, например, восточные шимпанзе, которых изучала Джейн Гудолл, охотятся на термитов. В других группах шимпанзе, на западе, сформировалась традиция разбивать орехи с помощью каменных или деревянных молотков и наковален. Для этого необходима сноровка. Бить по ореху надо достаточно сильно, чтобы разбить скорлупу – но и не слишком сильно, чтобы не раздавить орех. Сейчас об этом много говорят как о потрясающем открытии. А между тем раскалывание орехов описал еще Дарвин в главе 3 “Происхождения человека” (1871):

Много раз было говорено, что ни одно из животных не употребляет каких бы то ни было орудий; между тем, шимпанзе в естественном состоянии разбивает камнем один из туземных плодов, похожий на грецкий орех^[8].

Свидетельство, на которое ссылается Дарвин (доклад миссионера из Либерии, помещенный в “Бостонском журнале естественной истории” в 1843 году), весьма немногословно. Там просто сказано, что “*Troglodytes niger*, или черные африканские орангутаны”, едят неизвестные орехи, разбивая их “камнями точно так, как это делают люди”.

В особенностях поведения шимпанзе вроде раскалывания орехов и выуживания термитов особенно любопытно то, что у каждой группы есть свои обычаи, которые передаются из поколения в поколение. А ведь это настоящая культура. Транслируются и социальные обычаи. Так, у одной группы шимпанзе, живущей в Махале (Танзания), свой стиль взаимного груминга, известный как рукопожатие. Такое же поведение наблюдалось и в другой популяции – в Кибале (Уганда). Но в популяции в Гомбе-Стрим, которую вдоль и поперек изучила Джейн Гудолл, такое поведение не замечено. Описан также случай, когда этот жест возник и распространился в группе шимпанзе, живущих в неволе.

Итак, оба вида современных шимпанзе в естественных условиях пользуются орудиями, как и мы. Это позволяет предположить, что сопредок № 1 тоже мог это делать. И хотя в природе за бонобо такого не водится, в неволе они довольно ловко используют орудия. Тот факт, что обыкновенные шимпанзе в разных популяциях используют разные орудия, говорит о том, что если в определенном регионе орудия не используются, это ничего не значит. Например, шимпанзе из Гомбе-Стрим не занимаются раскалыванием орехов. Возможно, если бы им показали западноафриканский обычай колки орехов, они его переняли бы. Подозреваю, что это верно и в отношении бонобо. Может быть, за ними пока мало наблюдали в естественных условиях. В любом случае, мне кажется, мы вполне можем сказать, что сопредок № 1 изготавливал орудия. Это подкрепляется также тем, что иногда орудиями пользуются дикие орангутаны. Причем у них, как и у шимпанзе, в каждой популяции свои обычаи^[9].

Шимпанзе обоих современных видов живут в лесу. Мы же, жители саванны, в смысле

экологии скорее похожи на павианов – за исключением того, что павианы не относятся к человекообразным обезьянам. Ареал обитания бонобо сейчас ограничен лесами к югу от большой излучины реки Конго и к северу от ее левого притока Касаи. Ареал обитания обыкновенных шимпанзе шире: они живут к северу от реки Конго до океанского побережья на западе и Восточно-Африканской рифтовой долины на востоке.

Из “Рассказа Цихлиды” мы узнаем, что современные эволюционные представления предполагают, что для разделения предкового вида на два дочерних необходима их первоначальная географическая изоляция. В отсутствие географического барьера между двумя популяциями происходит генетический обмен, и это удерживает их вместе. Весьма вероятно, что река Конго была таким барьером, препятствующим генетическому обмену и способствующим эволюционному расхождению двух видов шимпанзе 2–3 млн лет назад. Такую же роль могла играть и Восточно-Африканская рифтовая долина во время своего формирования. Возможно, она послужила барьером для генов, в результате чего наша эволюционная линия отошла от линии шимпанзе.

Эту теорию выдвинул голландский приматолог Адриан Кортланд. Известность она приобрела позднее, когда ее поддержал французский палеонтолог Ив Коппенс, и сейчас эту теорию все знают под названием, которое дал ей Коппенс – “Истсайдская история”. (Кстати, Коппенса в его родной Франции часто называют первооткрывателем “Люси”, иногда даже ее “отцом”. Не знаю, как к этому относиться, потому что в англоговорящих странах это важное открытие обычно связывают с Дональдом Джохансоном.) “Истсайдская история” пережила невеселые времена, когда в Чаде, к западу от Восточно-Африканской рифтовой долины, был обнаружен сахелянтроп (*Sahelanthropus*), или Тумай. Усложнил ситуацию и *Australopithecus bahrelghazali* – мало кому известный австралопитек, тоже обнаруженный в Чаде. Впрочем, он несколько моложе.

Все мои рассуждения на этот счет устареют, как только обнаружатся новые ископаемые. Так что лучше я передам слово бонобо.

Рассказ Бонобо

Бонобо (*Pan paniscus*) очень похож на обыкновенного шимпанзе (*Pan troglodytes*), и до 1929 года их считали единым видом. По размеру бонобо, несмотря на свое второе название, от которого давно следует отказаться, – карликовый шимпанзе, – не меньше обычного. У него немного другие пропорции тела и особенности поведения, и это послужит темой его рассказа. Приматолог Франс де Вааль выразился так: “Шимпанзе решает проблемы секса, используя власть; бонобо решает проблемы власти, используя секс”. Бонобо действительно пользуются сексом как валютой социального взаимодействия – так же, как мы пользуемся деньгами. Они используют копуляцию или имитирующие половой акт движения для примирения, для демонстрации доминирования и укрепления социальных связей с особями любого возраста и пола, включая детенышей. Педофилия бонобо совершенно не смущает. Им вообще нравятся всевозможные – *филии*. Де Вааль описывает, как в группе бонобо, за которыми он наблюдал в неволе, у самцов возникала эрекция, когда служащий подходил к ним во время кормления. По мнению де Вааля, так они готовятся к дележу пищи: инструментом такого дележа опять-таки является секс. Самки бонобо практикуют GG-трение (трение гениталиями):

Одна самка цепляется руками и ногами за партнершу, которая, стоя на руках и ногах, приподнимает ее с земли. Затем они трутся гениталиями, издавая при этом смешки и визги, которые, вероятно, выражают оргазменные ощущения.

Изображение любвеобильных бонобо а-ля Хейт-Эшбери привело к неразберихе в головах вполне порядочных людей, взросление которых пришлось на 60-е годы. Или, возможно, эти люди просто приняли близко к сердцу средневековые бестиарии, согласно которым животные существуют лишь для того, чтобы преподать нам некий моральный урок. Ошибка заключается в ложном представлении о том, что мы ближе к бонобо, чем к обыкновенному шимпанзе. Соблазненные Маргарет Мид, мы почему-то считаем, что эта приятная и легкомысленная модель поведения нам ближе, чем патриархальный и кровожадный общественный строй обыкновенных шимпанзе. Должен вас огорчить: у нас одинаковая степень родства с обоими видами – просто потому, что *Pan troglodytes* и *Pan paniscus* происходят от общего предка, который жил позднее, чем наш с ними общий предок. Молекулярные данные также говорят, что шимпанзе и бонобо ближе к людям, чем к гориллам. Следовательно, люди близки к гориллам настолько же, насколько они близки к шимпанзе и бонобо. То же с орангутанами: с ними у нас та же степень родства, как и с гориллой, обыкновенным шимпанзе и бонобо.

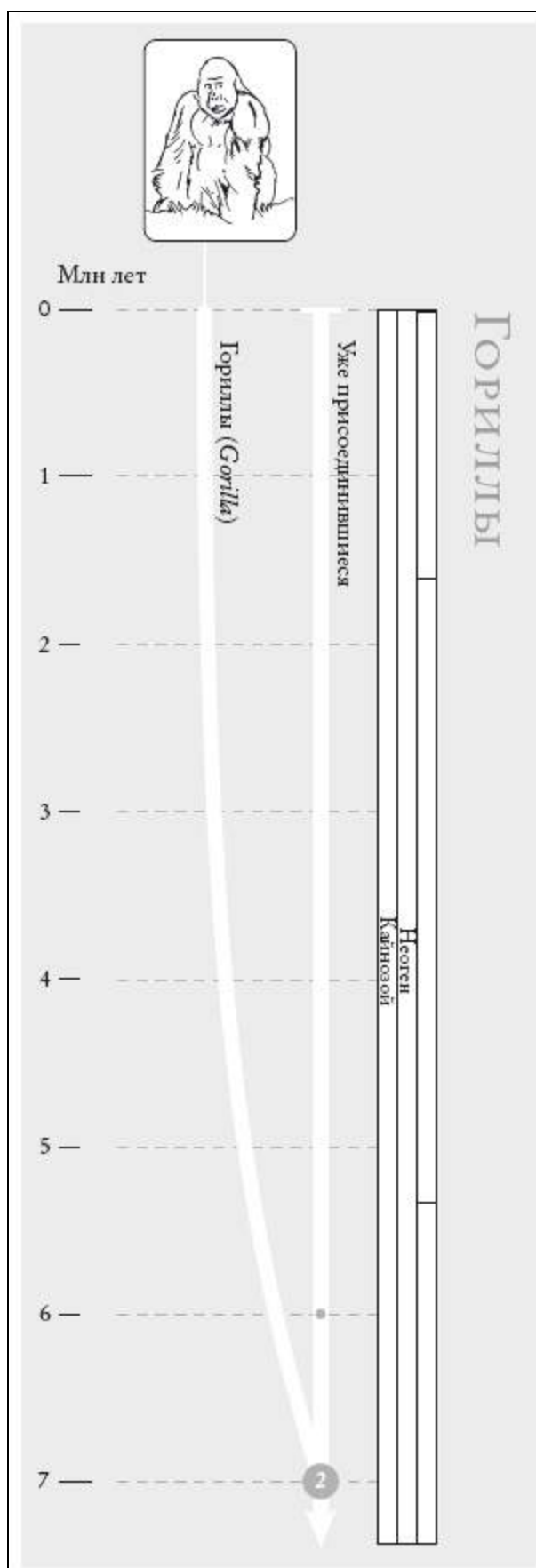
Впрочем, отсюда не следует, что *внешне* мы в равной степени похожи на обыкновенного шимпанзе и бонобо. Шимпанзе со времени жизни сопредка № 1 изменились сильнее, чем бонобо, а мы скорее похожи на бонобо, чем на шимпанзе, и наоборот. При желании можно найти общие черты с обоими нашими родственниками из рода *Pan* – возможно, их примерно поровну. С обоими этими видами нас связывает одинаковая степень родства, потому что у нас общий предок. В этом и заключается мораль “Рассказа Бонобо” – и не только его.

Рандеву № 2

Гориллы

“Молекулярные часы” показывают, что рандеву № 2, где к нам присоединяются гориллы, снова назначено в Африке. От рандеву № 1 его отделяет миллион лет. Семь миллионов лет назад Северная и Южная Америка еще не срослись, Гималаи только что поднялись, а Анды – еще нет. При этом континенты выглядели почти так, как сейчас. А климат Африки, хотя и был чуть более влажным и имел менее выраженную сезонность, в целом был похож на нынешний. В Африке было гораздо больше лесов. Даже Сахара была лесистой саванной.

К сожалению, не осталось ископаемых, которые могли бы заполнить пробел между сопредками №№ 1 и 2, и мы не знаем, был ли сопредок № 2 (наш предок примерно в 300-тысячном поколении) похож на гориллу, на шимпанзе или на человека. Мне кажется, он был похож на шимпанзе – просто потому, что гориллы выглядят очень своеобразно. Впрочем, не стоит преувеличивать своеобразие горилл. Это не самые крупные обезьяны в истории Земли. Похожая на орангутана азиатская человекообразная обезьяна гигантопитек (*Gigantopithecus*) была на две головы выше самой крупной из горилл и гораздо шире ее в плечах. Гигантопитек жил на территории нынешнего Китая и вымер всего 500 тыс. лет назад. Таким образом, он отчасти современник *Homo erectus* и архаичного *Homo sapiens*. Это было недавно, и некоторые фантазеры предположили, что йети... Нет-нет, я отказываюсь это обсуждать. Гигантопитек, по-видимому, передвигался на четырех конечностях, как и гориллы и шимпанзе – но не как орангутаны: последние живут в основном на деревьях.



Гориллы. Филогенетическое древо, иллюстрирующее отход горилл от других африканских человекообразных обезьян. Согласно генетическим данным, это произошло ок. 7 млн лет назад. Правая ветвь – шимпанзе и люди (сопредок № 1 отмечен точкой, соответствующей 6 млн лет), левая – единственный вид горилл (который, как теперь считается, следует делить на два). *На рис.:* западная горилла (*Gorilla gorilla*).

Логично предположить, что сопредок № 2, как и шимпанзе, ходил, опираясь на

костьяшки пальцев, и на ночь забирался на дерево. Естественный отбор в условиях тропического солнца благоприятствует сильной пигментации, которая защищает от ультрафиолетового излучения. Так что сопредок № 2, скорее всего, был темно-коричневым или черным. А поскольку все обезьяны, кроме людей, покрыты волосами, было бы странно, если бы сопредки №№ 1 и 2 сильно от них отличались. И, наконец, поскольку шимпанзе, бонобо и гориллы живут в лесу, рандеву № 2 разумно назначить там же. Лес этот должен находиться в Африке, но где именно, к сожалению, неясно.

Гориллы отличаются от шимпанзе не только размерами. Это нужно иметь в виду при реконструкции сопредка № 2. Гориллы – строгие вегетарианцы. У самцов есть гаремы. Шимпанзе беспорядочны в половых связях, и эти различия в системах скрещивания любопытным образом сказываются на размере их яичек. (Об этом мы узнаем из “Рассказа Тюленя”.) Я подозреваю, что системы скрещивания вообще довольно лабильны, то есть в процессе эволюции легко изменяются. Пока я не вижу способа узнать, как с этим обстояло дело у сопредка № 2. Ведь, например, у людей в разных культурах разные системы скрещивания – от строгой моногамии до огромных гаремов. Поэтому я не вижу смысла гадать, как размножался сопредок № 2, и закрываю эту тему.

Рассказ Гориллы

Становление дарвинизма, которое пришлось на XIX век, привело к появлению двух противоположных взглядов на человекообразных обезьян. Противники Дарвина, хотя и согласившиеся принять идею эволюции, были в ужасе от возможного родства с грубыми, отвратительными тварями и отчаянно пытались преувеличить наши отличия. Особенно это касалось горилл. Человекообразных обезьян называли “животными”, противопоставляя их человеку. Более того: если, например, кошки и олени кажутся красивыми, гориллы и другие человекообразные обезьяны именно в силу сходства с нами кажутся карикатурами, пародиями.

Дарвин часто напоминал, что он думает по этому поводу: так, в “Происхождении человека” он как бы между прочим отмечает, что обезьяны “с удовольствием курят табак”. Томас Генри Гексли (Хаксли), знаменитый последователь Дарвина, однажды участвовал в ожесточенном споре с сэром Ричардом Оуэном, ведущим анатомом того времени. Оуэн утверждал (ошибочно, как доказал Гексли), что наличие малого гиппокампа является уникальной чертой человеческого мозга. Однако сейчас ученым уже не *кажется*, что мы напоминаем человекообразных обезьян. Они *знают*, что мы относимся к африканским человекообразным обезьянам. И теперь мы противопоставляем человекообразных обезьян (включая человека) всем остальным обезьянам.

Так было не всегда. Прежде человекообразных обезьян объединяли с другими высшими приматами, и в некоторых ранних описаниях к человекообразным обезьянам относят, например, павианов или маготов. Удивительно другое. Задолго до того, как люди стали мыслить в терминах эволюции, и до того, как человекообразных обезьян противопоставили остальным обезьянам, крупных человекообразных обезьян нередко путали с людьми. И хотя приятно думать, что такое представление предвосхищало идею эволюции, следует признать, что оно сродни расизму. Первые европейские путешественники видели в шимпанзе и гориллах Африки близких родственников чернокожих – но не белых. Интересно, что у племен Юго-Восточной Азии и Африки есть легенды, в которых эволюция как бы направлена вспять: согласно преданиям, крупные человекообразные обезьяны – это согрешившие люди. “Орангутан” по-малайски значит “лесной человек”.

Рисунок орангутана (*Ourang Outang*), выполненный в 1658 году голландским доктором Бонциусом, по словам Гексли, изображает “не что иное, как очень волосатую женщину, довольно милостивую, с совершенно человеческими пропорциями тела и ногами”. Правда, почему-то волосы у нее растут по всему телу, кроме одного из участков, которые у женщин как раз покрыты волосами: лобок, как видно на рисунке, гол. Весьма антропоморфны и рисунки, сделанные Хоппиусом (1763), учеником Линнея. У одного из изображенных существ есть хвост, однако в остальном оно неотлично от человека: стоит на двух ногах и держит трость. Плиний Старший писал, что “хвостатых существ, говорят, даже видели за игрой в шашки”.

Хочется думать, что все эти мифы должны были подготовить человечество к идее эволюции или даже ускорить ее открытие в XIX веке. Однако это не так. Вместо этого возникла путаница между человекообразными обезьянами, обычными обезьянами и человеком. Из-за этого бывает трудно понять, когда был открыт тот или иной вид человекообразных обезьян – а часто невозможно понять даже, о каком виде речь.

Исключением является горилла, которая стала известна науке в последнюю очередь.

В 1847 году американский миссионер доктор Томас Сэвидж увидел в доме другого миссионера на реке Габон “череп, по словам туземцев, принадлежащий существу, напоминающему обезьяну и замечательному своими размерами, свирепостью и повадками”. В том же году, в котором вышло “Происхождение видов”, газета “Иллюстрированный Лондонский Ньюс” напечатала сенсационную статью о гориллах. Эти вымыслы (в том числе об их свирепости, достигшие максимального масштаба в фильмах о Кинг-Конге) не сравнятся даже с рассказами путешественников того времени:

Наблюдать горилл вблизи почти невозможно – особенно потому, что, увидев человека, они сразу нападают. Взрослый самец обладает невероятной силой, зубы у него крупные и мощные. Говорят, что горилла, спрятавшись в толстых ветвях деревьев, подкарауливает человека. Когда он проходит под деревом, горилла спускает страшную заднюю ногу... и хватает жертву за горло, поднимая в воздух, после чего швыряет на землю мертвой. Этим животным движет чистая злоба: оно не ест человеческую плоть, а просто получает жестокое удовольствие от убийства.

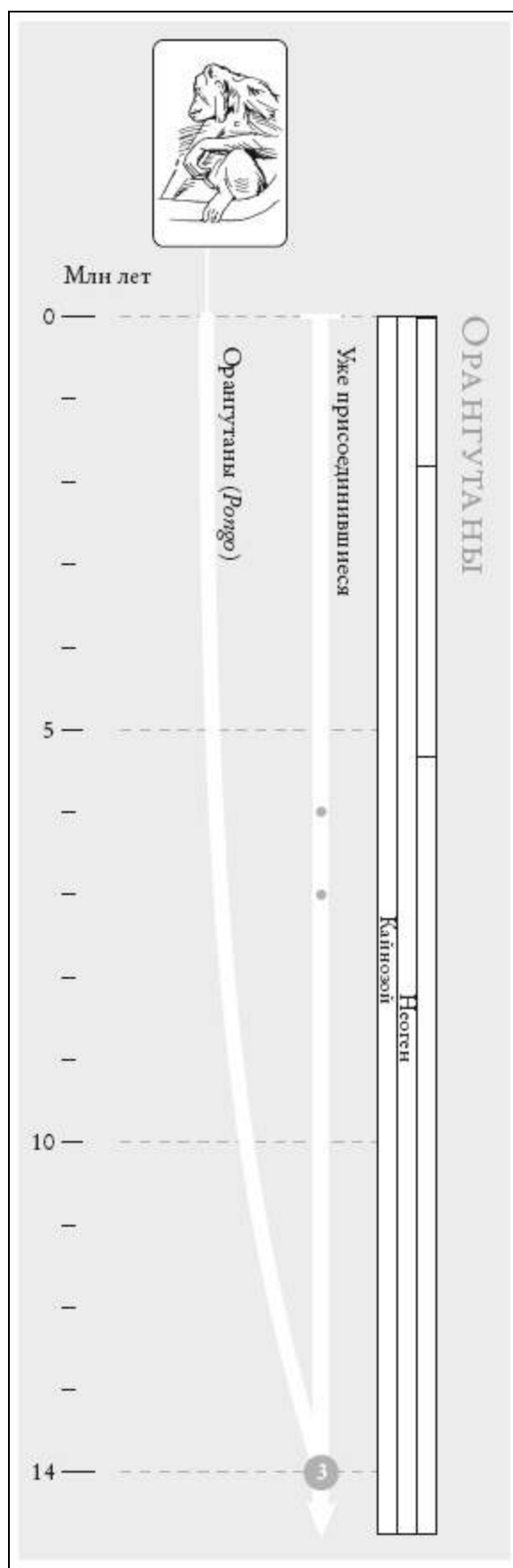
Сэвидж решил, что череп, который он видел у миссионера, принадлежит “новому виду орангутана”. Позднее он пришел к выводу, что новый вид – не что иное, как “понго” из рассказов первых путешественников по Африке. Давая виду название, Сэвидж с коллегой-анатомом, профессором Уайменом, решил воздержаться от “понго” и выбрал давно забытое слово “горилла”: так карфагенский мореплаватель назвал диких волосатых людей, якобы встреченных им на острове у побережья Африки. И словом “горилла” стали обозначать найденное Сэвиджем животное – на латыни и других языках. А “понго” впоследствии стало латинским родовым названием азиатских орангутанов.

Судя по тому, где Сэвидж обнаружил животное, это скорее всего была западная горилла (*Gorilla gorilla*). Сэвидж и Уаймен отнесли его к тому же роду, что и шимпанзе, дав название *Troglodytes gorilla*. Однако по правилам зоологической номенклатуры на имя *Troglodytes* не имели права ни шимпанзе, ни горилла, поскольку оно уже принадлежало – ни за что не угадаете! – крошечной птице крапивнику. Это слово сохранилось в качестве видового названия обыкновенного шимпанзе – *Pan troglodytes*. А видовое название, которое дал горилле Сэвидж, возвели до родового названия *Gorilla*. Так называемая горная горилла в 1902 году была “открыта” – точнее, застрелена – немцем Робертом фон Берингом. Теперь ее считают подвидом восточной гориллы, а сама восточная горилла названа в его честь: *Gorilla beringei*. Не уверен, что это справедливо.

Сэвидж не верил, что его горилла и правда принадлежит к расе, о которой упоминал карфагенянин. Однако есть и другой пример: у Геродота и Гомера упоминаются “пигмеи” – легендарная раса крошечных людей. В XVII и XVIII веках ученые пришли к выводу, что эти шимпанзе, к тому времени открытые в Африке. У Тайсона (1699) есть рисунок “пигмея”, который, как обратил внимание Гексли, изображает молодого шимпанзе, пусть и поставленного на две ноги и опирающегося на трость. Ну а сегодня мы снова используем слово “пигмей” для обозначения очень маленького человека.

Это возвращает нас к мысли о расизме, которым до недавнего времени отличалась наша культура. Ранние исследователи приписывали лесным племенам более близкое родство с шимпанзе, гориллами и орангутанами, чем с собой. В XIX веке, уже после Дарвина

эволюционисты зачастую рассматривали африканцев как промежуточное звено между обезьянами и европейцами. Это неверно не только фактически, но и нарушает фундаментальный принцип эволюции. Два двоюродных брата всегда в одинаковом родстве с любым членом “внешней группы” (человеком, не принадлежащим к их группе): у них общий предок. Все люди в равном родстве со всеми гориллами (см. “Рассказ Бонобо”). Однако никуда не девается расизм и специесизм (видовой шовинизм), а также вечные сомнения в том, насколько должны быть широки рамки морали. Все это неловким и подчас жестоким образом влияет на отношение человека к нашим *собратьям* – людям и человекообразным обезьянам^[10].



Орангутаны. Согласно общепринятой точке зрения, два вида азиатских орангутанов отделились от остальных человекообразных обезьян ок. 14 млн лет назад. Как и на остальных филогенетических схемах, правая ветвь объединяет уже присоединившихся к нам "пилигримов". Предыдущие сопредки обозначены точками.

На рис.: борнейский орангутан (*Pongo pygmaeus*).

Рандеву № 3

Орангутаны

Согласно молекулярным данным, рандеву № 3 (здесь к нам присоединяется орангутан) назначено на 14 млн лет назад – на середину миоценовой эпохи. Хотя тогда на нашей планете уже начало холодать, климат все же был теплее нынешнего, а уровень моря – выше. Из-за этого (а также небольших различий в положении континентов) перешеек между Азией и Африкой, а также значительная часть Юго-Восточной Европы время от времени затапливались. Это важно в контексте размышлений о том, где мог жить сопредок № 3 – наш гипотетический предок в 666666-тысячном поколении. Жил ли он в Африке, как сопредки №№ 1 и 2 – или в Азии? Поскольку он является общим предком человека и азиатских человекообразных обезьян, следует быть готовым к встрече с ним на любом из двух континентов, и тому есть доказательства. В пользу Азии говорит множество окаменелостей, датированных как раз второй половиной миоцена. С другой стороны, похоже, что именно в Африке появились человекообразные обезьяны – еще до миоценовой эпохи. Различные формы человекообразных обезьян процветали в Африке в раннем миоцене – проконсулиды (несколько видов человекообразных обезьян рода *Proconsul*) и другие, например афропитек (*Afropithecus*) и кенияпитек (*Kenyanthropus*). Ближайшие современные формы, а также все наши послемiocеновые ископаемые родственники найдены в Африке.

О наших особых отношениях с шимпанзе и гориллами известно лишь несколько десятилетий. Прежде большинство антропологов считало, что человек – это сестринская группа по отношению ко всем человекообразным обезьянам и что он, таким образом, одинаково близок к африканским и к азиатским обезьянам. С общего согласия предпочтение отдали Азии, поскольку именно там жили наши последние миоценовые предки. Некоторые авторитеты даже объявили, что нашли нашего ископаемого “предка” – рамапитека (*Ramapithecus*). Сегодня считается, что рамапитек – то же животное, что и сивапитек (*Sivapithecus*), – а по законам зоологической номенклатуры приоритет имеет позднейшее название. Таким образом, название “рамапитек” больше использовать нельзя – а жаль, потому что оно прижилось. К сивапитеку (рамапитеку) ученые относятся по-разному, однако многие соглашались в том, что он близок к линии, от которой произошел орангутан, – а может, он сам непосредственный предок орангутана. Гигантопитек (*Gigantopithecus*) – нечто вроде гигантского наземного сивапитека. Известны и другие азиатские ископаемые того периода. Так, за титул миоценового предка человека борются уранопитек (*Ouranopithecus*) и дриопитек (*Dryopithecus*). Если бы они жили на “правильном” континенте... Но, как мы увидим, “если” может оказаться реальностью.

Если бы позднемиоценовые человекообразные обезьяны жили в Африке, а не в Азии, в нашем распоряжении имелся бы непрерывный ряд ископаемых, связывающих современных африканских обезьян с раннемиоценовыми формами и богатой африканской фауной проконсулид. После того как с помощью молекулярных данных была абсолютно доказана близость человека к африканским шимпанзе и гориллам, а не к азиатским орангутанам, охотники за предками человека отвернулись от Азии. Ученые решили, что, как бы ни были хороши азиатские человекообразные обезьяны, наша родословная должна относиться к Африке и включать миоценовые формы, – и заключили, что по неизвестным причинам после расцвета миоценовых проконсулид наши африканские предки просто не подвергались

фоссилизации.

Это положение вещей сохранялось до 1998 года, когда вышла статья Каро-Бет Стюарт и Тодда Р. Дисотелла “Эволюция приматов – в Африку и из Африки”. В статье (это замечательный пример всестороннего подхода к вопросу) рассказывается о миграциях между Африкой и Азией. И, знаете, сопредок № 3, похоже, жил в Азии. Но об этом после.

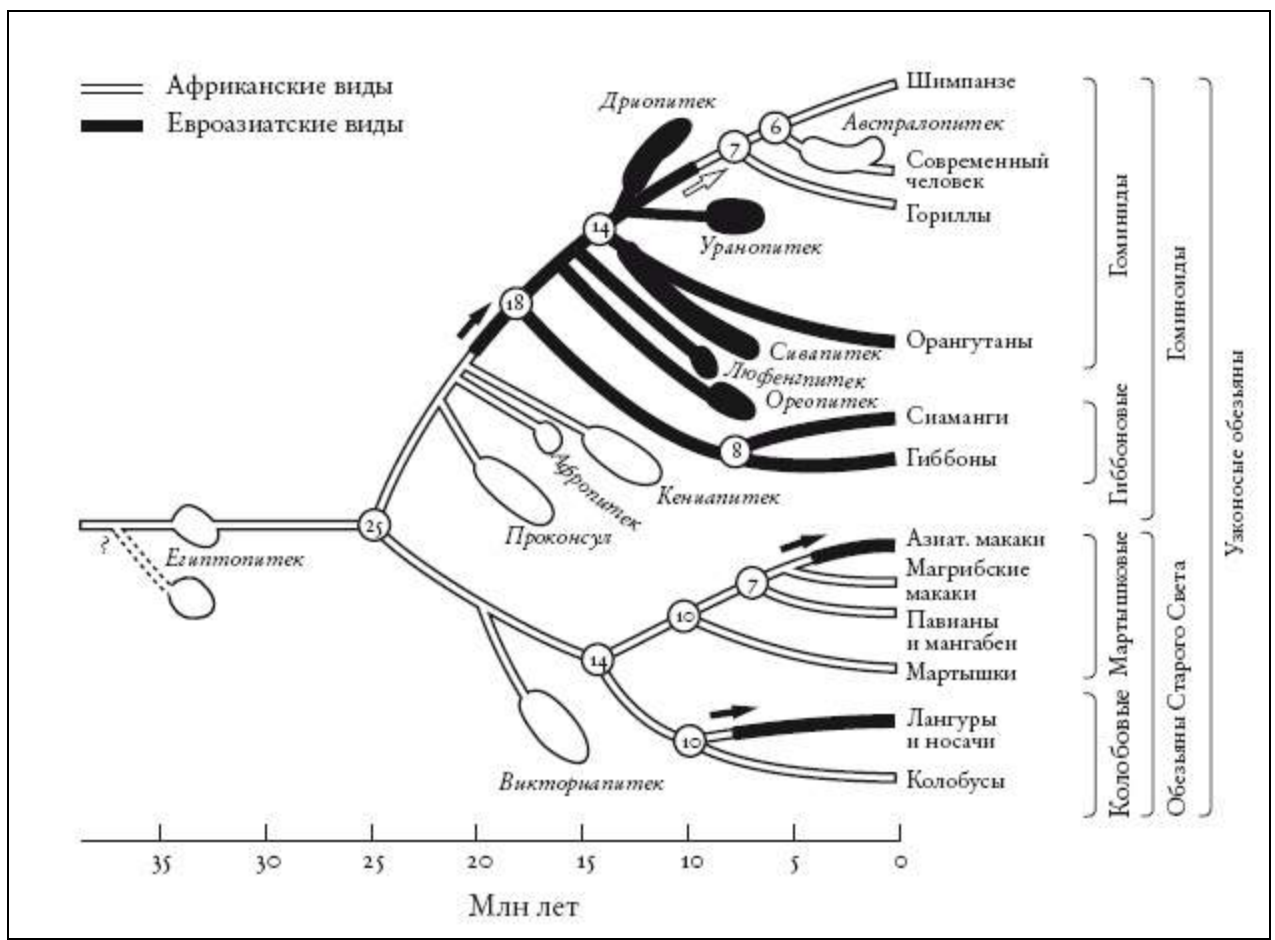
А пока задумаемся, как он выглядел. Поскольку сопредок № 3 является общим предком орангутана и современных африканских человекообразных обезьян, он должен быть похожим на любую из них – и одновременно на орангутана. Найдены ли ископаемые, которые могли бы подсказать нам ответ? Что ж, взглянем на генеалогическое древо. К нужному нам периоду относятся люфенгпитек, ореопитек, сивапитек, дриопитек и уранопитек. Наиболее вероятная реконструкция облика сопредка № 3 совместит черты всех пяти азиатских ископаемых родов (при условии, что это животное обитало в Азии). Послушаем “Рассказ Орангутана”, а там решим.

Рассказ Орангутана

Возможно, заявление о наших давних связях с Африкой было поспешным. Что если наши предки покинули Африку около 20 млн лет назад и поселились в Азии, а 10 млн лет назад вернулись в Африку?

Если так, то современные человекообразные обезьяны, включая тех, которые в итоге оказались в Африке, происходят от линии, мигрировавшей из Африки в Азию. Гиббоны и орангутаны – потомки эмигрантов, оставшихся в Азии. Поздние их потомки вернулись в Африку, где раннемиоценовые человекообразные обезьяны уже вымерли, и уже там породили горилл, шимпанзе, бонобо – и нас.

С этим вполне согласуются данные о дрейфе континентов и колебаниях уровня моря. Как раз в нужные моменты в Аравийском море имелись перешейки, соединявшие Азию с Африкой. В пользу этой теории говорит и принцип парсимонии, то есть экономии: хороша та теория, которая многое объясняет, постулируя малое. (Как я не раз говорил, по этому критерию теория естественного отбора Дарвина является, пожалуй, лучшей на свете.) В данном случае речь о том, чтобы до минимума снизить число предполагаемых миграционных событий. С этой точки зрения теория о том, что наши предки все время обитали в Африке (без миграций), на первый взгляд экономнее теории о том, что наши предки сначала переселились из Африки в Азию (первая миграция), а потом вернулись в Африку (вторая миграция).



Филогенетическое древо африканских и азиатских обезьян. Расширения обозначают даты, полученные на основе анализа ископаемых, а линии, соединяющие их с деревом, построены методом парсимонии. Stewart and Disotell [273].

Но это частный случай: мы рассмотрели лишь собственную линию и проигнорировали остальных человекообразных обезьян, особенно многие ископаемые виды. Стюарт и Дисотелл провели пересчет миграционных событий, в том числе необходимых для объяснения распределения человекообразных обезьян, включая вымерших. Для этого нужно сначала построить древо, отметив на нем все виды, о которых достаточно данных. Следующий шаг – указать для каждого вида, жил он в Африке или в Азии. На диаграмме Стюарта и Дисотелла азиатские ископаемые отмечены черным цветом, африканские – белым. Там представлены не все известные ископаемые, а лишь те, для которых можно определить положение. Стюарт и Дисотелл не забыли и обезьян Старого Света, которые отделились от человекообразных около 25 млн лет назад (самое наглядное различие между ними состоит в том, что первые сохранили хвосты). Миграционные события указаны стрелками.

С учетом этих ископаемых теория переселения в Азию и обратно оказывается экономнее теории о том, что наши предки все время жили в Африке. Оставим хвостатых обезьян, которые, согласно обеим теориям, участвовали в двух волнах миграции из Африки в Азию, и рассмотрим человекообразных. Теория переселения требует всего двух волн миграции:

1. Популяция человекообразных обезьян переселилась из Африки в Азию около 20 млн лет назад. От нее произошли все азиатские человекообразные обезьян, включая современных гиббонов и орангутанов.

2. Популяция человекообразных обезьян вернулась в Африку. От нее произошли современные африканские человекообразные обезьяны, включая нас.

При этом теория постоянного обитания в Африке для объяснения расселения человекообразных обезьян требует шести миграций. И все они направлены из Африки в Азию:

1. Гиббоны (около 18 млн лет назад).
2. Ореопитек (около 16 млн лет назад).
3. Люфенгпитек (около 15 млн лет назад).
4. Сивапитек и орангутан (около 14 млн лет назад).
5. Дриопитек (около 13 млн лет назад).
6. Уранопитек (около 12 млн лет назад).

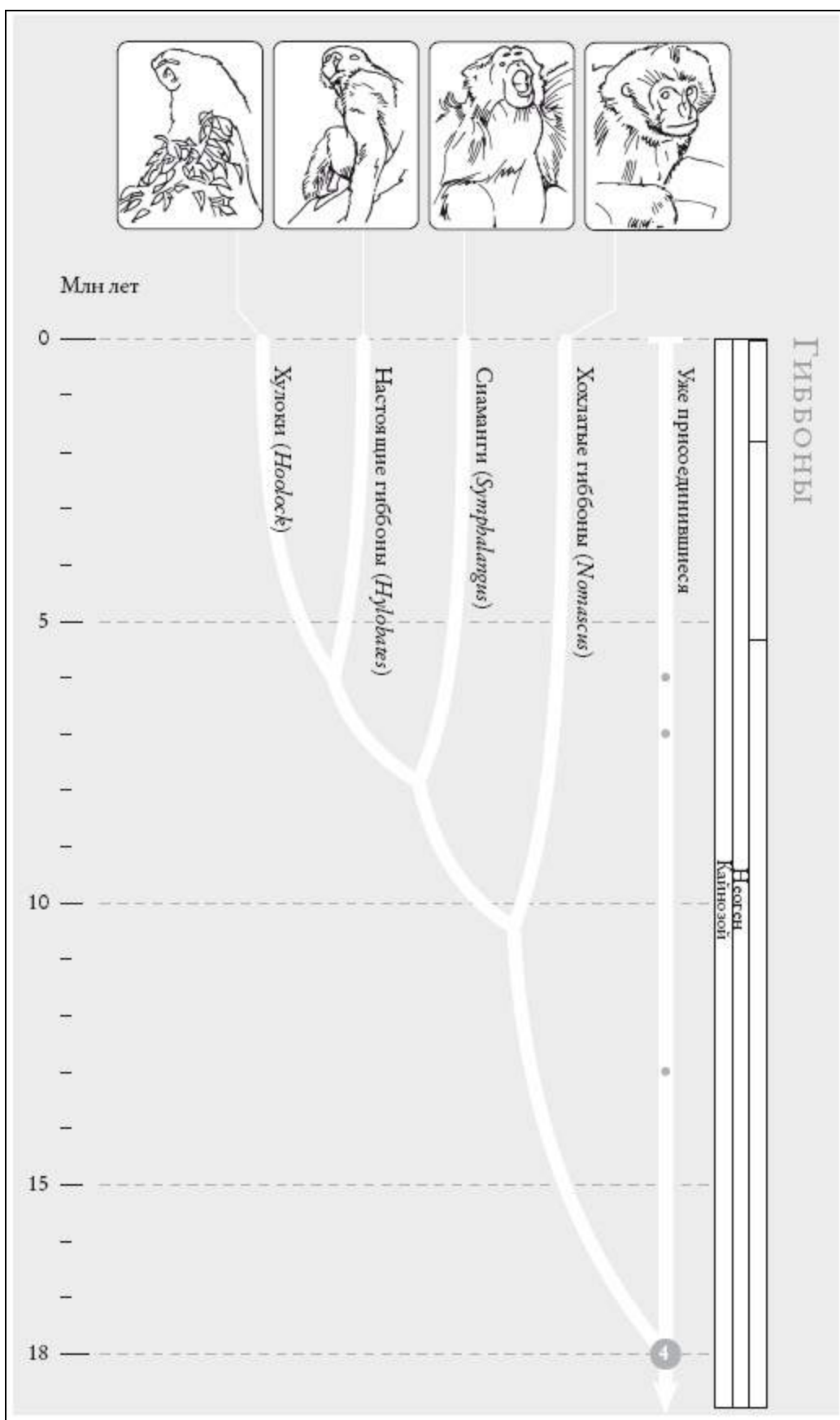
Разумеется, эти подсчеты верны лишь при условии, что Стюарт и Дисотелл, опирающиеся на анатомические данные, верно построили древо. Они, например, считают, что ближайший из всех ископаемых родственников современных африканских человекообразных обезьян – это уранопитек. Его линия ответвляется непосредственно перед линией африканских человекообразных обезьян. Все следующие родственники, согласно оценкам Стюарта и Дисотелла, – азиаты (дриопитек, сивапитек и другие). Если же авторы неверно интерпретировали анатомические данные (например, если ближайший родственник современных африканских человекообразных обезьян – на самом деле ископаемый африканский кениапитек), подсчет миграционных событий надо провести заново.

Сама генеалогическая схема тоже построена по принципу парсимонии. Но мы не пытаемся уменьшить число миграционных событий, необходимых для теории, и игнорируем географию. Вместо этого мы хотим минимизировать число анатомических совпадений (конвергентная эволюция), положенных в основу теории. Так мы получаем древо, не учитывающее географические события, и, чтобы подсчитать миграционные события, накладываем географические данные (черная и белая маркировка на диаграмме). И приходим к выводу: с наибольшей вероятностью современные африканские человекообразные обезьяны – гориллы, шимпанзе и люди – пришли из Азии.

А теперь любопытное замечание. Ричард Клейн из Стэнфордского университета в учебнике по эволюции человека приводит обзор анатомических данных основных ископаемых. Клейн, сравнивая азиатского уранопитека и африканского кенияпитека, задается вопросом, кто из них сильнее похож на нашего близкого предка (или родственника) австралопитека. И делает вывод: австралопитек сильнее похож на уранопитека, и если бы уранопитек жил в Африке, он вполне мог быть предком человека. Однако “на основе географических и морфологических данных”, пишет Клейн, кенияпитек более подходящий кандидат. Видите? Клейн предполагает, что африканские человекообразные обезьяны просто не могли произойти от азиатского предка, даже если анатомические данные указывают на это. Таким образом, он подсознательно предпочитает географическую парсимонию анатомической. Из соображений анатомической парсимонии уранопитек к нам ближе, чем кенияпитек. Однако, хотя об этом не говорится открыто, географическая парсимония берет верх. Стюарт и Дисотелл утверждают, что при рассмотрении географического распространения *всех* известных ископаемых анатомическая и географическая парсимонии *согласуются*. То есть географические данные не противоречат утверждению Клейна, на основе анатомических данных признавшему: уранопитек ближе к австралопитеку.

Возможно, этот спор далек от разрешения. Не так-то просто манипулировать анатомической и географической парсимониями. Статья Стюарт и Дисотелла вызвала бурную реакцию: в научных журналах появлялись и восторженные, и разгромные отклики. Мне кажется, что сегодня, оценив все доступные данные, мы должны отдать предпочтение теории “переселения в Азию и обратно”. Два миграционных события – меньше, чем шесть. Кроме того, мне кажется, между позднемиоценовыми азиатскими обезьянами и “нашей” линией африканских обезьян (например австралопитеками и шимпанзе) есть немалое сходство. Таким образом, теория представляет собой компромисс. Исходя из этого, я назначаю randevu № 3 (и № 4) не в Африке, а в Азии.

Мораль “Рассказа Орангутана” неоднозначна. Когда ученый выбирает между двумя теориями, на первом месте всегда принцип парсимонии. Однако не всегда ясно, как ее оценивать. Наличие хорошей родословной бывает необходимо для дальнейших рассуждений в рамках эволюционной теории. Но чтобы построить хорошее древо, нужен опыт.



ГИББОНЫ. Двенадцать видов гиббонов сейчас объединяют в четыре группы. Порядок ветвления внутри них остается спорным (см. “Рассказ Гиббона”).

На рис. (слева направо): восточный хулоч (Hoolock leuconedys), быстрый гиббон (Hylobates agilis), сиаманг (Symphalangis syndactylus), желтощекий номаск (Nomascus gabriellae).

Рандеву, где к нам присоединяются гиббоны, состоялось около 18 млн лет назад. Местом встречи, скорее всего, является Азия – теплый лесистый ландшафт раннего миоцена. Разные авторы выделяют разное число видов гиббонов – до двенадцати. Все они обитают в Юго-Восточной Азии, включая Индонезию и остров Калимантан. Некоторые авторы объединяют их в род *Hylobates*. Сиаманга обычно выносят в обособленную группу и говорят о “гиббонах и сиамангах”. С учетом того, что сегодня гиббонов делят на четыре группы, а не на две, выделение сиаманга не имеет смысла. Так что я буду называть их всех гиббонами.

Гиббоны – маленькие бесхвостые обезьяны, – возможно, самые виртуозные акробаты. В миоценовую эпоху жило множество мелких человекообразных обезьян. Уменьшение или увеличение размера тела вообще довольно легко происходит в эволюции. Точно так же, как гигантопитек и горилла независимо друг от друга приобрели большие размеры тела, в миоцене, золотом веке обезьян, многие человекообразные обезьяны уменьшились. В Европе, например, в раннем миоцене процветали мелкие бесхвостые плиопетициды. Они, судя по всему, вели сходный с гиббонами образ жизни, хотя и не были их предками. Думаю, что они использовали брахиацию.

По-латыни *brachia* – рука. При передвижении с помощью брахиации используются не ноги, а руки. Пружиня на руках, гиббон рывками перемещается с ветки на ветку, с дерева на дерево. Длинные руки, работающие по типу маятника, позволяют одним махом преодолеть десять метров. Меня брахиация на высокой скорости восхищает даже сильнее полета. Это наверняка одно из самых удивительных ощущений. К сожалению, современные взгляды на эволюцию человека ставят под сомнение, что мы когда-либо проходили этап брахиации. Впрочем, это не мешает предположить (и не без оснований), что сопредок № 4, наш прародитель примерно в миллионном поколении, был бесхвостой древесной обезьяной и худо-бедно умел передвигаться с помощью брахиации.

Среди человекообразных обезьян гиббон в искусстве двуногого передвижения уступает лишь человеку. Гиббон перемещается по ветке, балансируя руками. Брахиацию он применяет, лишь перемещаясь с ветки на ветку. Предположим, сопредок № 4 тоже умел это – и передал навык гиббонам. В этом случае память о навыке вполне могла сохраниться и у людей. Возможно, это умение просто ждет своего часа. Это догадка – впрочем, весьма приятная. При этом, заметим, обезьяны склонны время от времени ходить на двух ногах. Также можно сколько угодно теоретизировать по поводу того, был ли сопредок № 4 таким же вокалистом-виртуозом, как и его потомки-гиббоны. Возможно, способность к вокализации предвосхитила гибкость человеческого голоса – как в речи, так и в музыке. Хотя, с другой стороны, гиббоны строго моногамны, в отличие от крупных человекообразных обезьян – более близких родственников человека, а также в отличие от большинства человеческих культур, в которых традиции и иногда религиозные нормы поощряют (по меньшей мере допускают) многоженство. Мы не знаем, на кого из своих потомков в этом отношении был сильнее похож сопредок № 4: на гиббонов или на крупных человекообразных обезьян [\[11\]](#).

Обобщим наши догадки по поводу сопредка № 4 и робко предположим, что многие его

черты были общими с потомками, то есть человекообразными обезьянами (включая нас). Скорее всего, он был мельче сопредка № 3 и проводил больше времени на деревьях. Поскольку, предполагаю я, он раскачивался на руках, руки у него были не такими длинными, как у современных гиббонов, и не слишком приспособленными для брахиации. Внешне он, скорее всего, напоминал гиббона и имел короткую морду. Хвоста у него не было. Если точнее, его хвостовые позвонки, как и у всех человекообразных обезьян, срослись во “внутренний хвостик”, то есть копчик.

Я не знаю, почему мы, человекообразные обезьяны, утратили хвост. Этому вопросу уделяется на удивление мало внимания. Сталкиваясь с подобного рода загадками, зоологи обычно прибегают к сравнениям. Нужно посмотреть на млекопитающих, выделить случаи независимого появления бесхвостости (или очень короткого хвоста) и попытаться сделать выводы. Не думаю, чтобы кто-то систематически этим занимался – а ведь стоило бы! Помимо обезьян, хвост утратили кроты, ежи, бесхвостые тенреки (*Tenrec ecaudatus*), морские свинки, хомяки, медведи, летучие мыши, коалы, ленивцы, агути и некоторые другие животные. Пожалуй, наибольший интерес для нас представляют бесхвостые обезьяны или обезьяны, у которых хвоста все равно что нет – как у мэнских кошек. У последних за отсутствие хвоста отвечает один ген. Гомозиготы по этому гену нежизнеспособны, поэтому он вряд ли может распространиться в ходе эволюции. Однако мне как-то пришло в голову, что первые человекообразные обезьяны, возможно, были “мэнскими”. Если так, то мутация, скорее всего, произошла в *Нох-гене* (см. “Рассказ Дрозофилы”). Мне совсем не нравится, когда в рамках эволюционных теорий придумывают подобных “счастливых уродов”, однако, может быть, это исключение? Было бы любопытно изучить скелеты бесхвостых мутантных разновидностей хвостатых млекопитающих и проверить, похожа ли их “бесхвостость” на “бесхвостость” человекообразных обезьян.

У варварийской обезьяны, или магрибского макака (*Macaca sylvanus*), хвоста нет. Вероятно, именно из-за отсутствия хвоста его ошибочно называют человекообразной обезьяной. Еще один бесхвостый макак – целебесский (*Macaca nigra*), которого также неверно называют человекообразной обезьяной. Джонатан Кингдон рассказывал мне, что этот макак выглядит и передвигается в точности как миниатюрный шимпанзе. А на Мадагаскаре обитает несколько видов бесхвостых лемурув, например индри. Кроме того, там жило несколько видов, включая “коаловых лемурув” (*Megaladapis*) и “ленивцевых лемурув”, иные из которых были размером с гориллу.

Если не пользоваться каким-либо органом, при прочих равных условиях он уменьшится по сравнению с другими – уже по причине экономии. У млекопитающих хвосты служат выполнению удивительно широкого ряда задач. Сейчас нас интересуют животные, которые живут на деревьях. Белке хвост нужен, чтобы “взлетать” при прыжке – ее прыжок на самом деле почти полет. У древесных жителей не редкость длинные хвосты, которые они используют как противовес или руль при прыжках. Лори и потто (рандеву № 8) медленно ползают по веткам, подкрадываясь к добыче, и хвосты у них очень короткие. Родственные им галаго, наоборот, весьма энергичные прыгуны с длинными пушистыми хвостами. У ленивцев (и у их австралийских близнецов – коал) хвостов нет: и те, и другие медленно ползают по деревьям.

На островах Калимантан и Суматра длиннохвостый (яванский) макак обитает на деревьях, а свинохвостый макак, его близкий родственник, живет на земле и имеет короткий хвост. У обезьян, которые активно перемещаются по деревьям, обычно длинные хвосты. Они

бегают по веткам на четырех лапах, используя хвост для поддержания равновесия. Прыгая с ветки на ветку, они держат туловище горизонтально и вытягивают хвост, орудуя им как рулем. Почему же тогда у гиббонов, которые скачут по деревьям не хуже макака, нет хвоста? Возможно, причина в том, что они передвигаются совсем иначе. Как я говорил, все человекообразные обезьяны временами ходят на двух ногах. Гиббоны, когда они не пользуются брахиацией, ходят по веткам на задних конечностях, балансируя длинными передними. Легко представить, какой помехой является хвост при двуногом передвижении. Мой коллега Десмонд Моррис говорил, что паукообразная обезьяна иногда ходит на задних ногах, и тогда длинный хвост ей явно мешает. Когда гиббон собирается перепрыгнуть на другое дерево, он вертикально повисает на ветке, а не встает горизонтально, как макак.

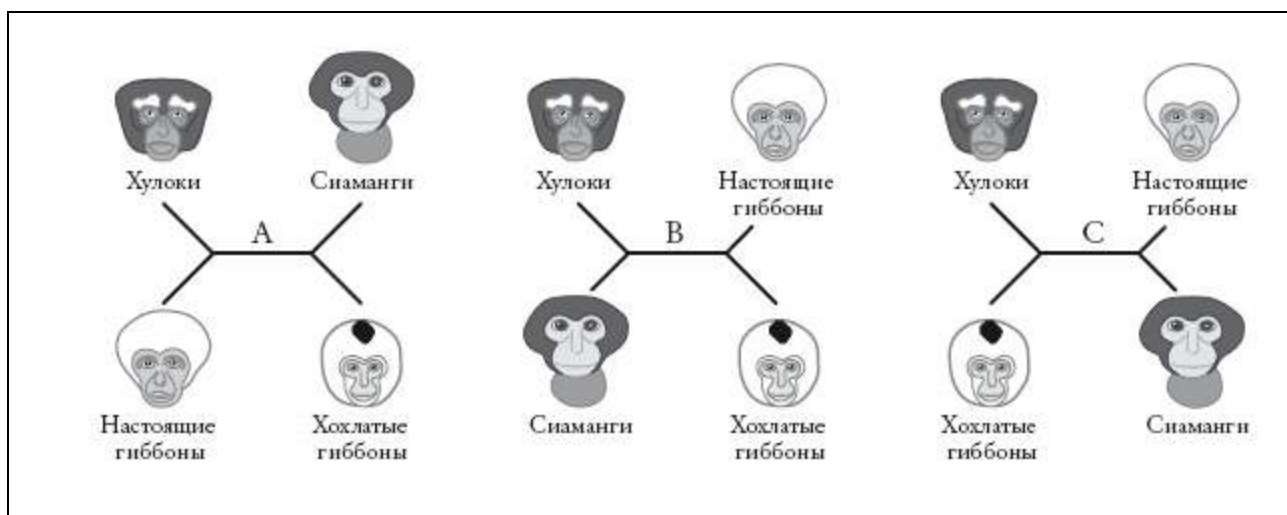
Поэтому хвост за спиной, который не используется в качестве руля, был бы помехой для гиббона, который передвигается с помощью вертикальной брахиации (а также, предположительно, и для сопредка № 4).

Вот и все, что я могу об этом сказать. Думаю, зоологам нужно уделить больше внимания выяснению того, почему мы, человекообразные обезьяны, утратили хвост. Ведь возникает масса проблем! Например, как хвост сочетался бы с обычаем носить одежду, особенно брюки? Это придало бы новый смысл традиционному вопросу портного: “Сэр, вам ширинку налево или направо?”

На рандеву № 4 мы встречаем крупную группу пилигримов. И теперь могут возникнуть проблемы с установлением родства. (Чем дальше, тем затруднительнее это сделать.) Существует двенадцать видов гиббонов, принадлежащих к четырем основным группам. Это *Bunopithecus* (группа, представленная одним видом, известным как хулок); настоящие гиббоны *Hylobates* – шесть видов, самый известный – белорукий гиббон (*Hylobates lar*); сиаманг (*Symphalangus*) и номаски (*Nomascus*) – четыре вида “хохлатых” гиббонов. Сейчас я объясню, как построить схему эволюционных отношений, или филогению, для этих четырех групп.

Генеалогические деревья могут быть *укорененными* или *неукорененными*. В случае укорененного дерева нам известно, кто является предком. Большинство деревьев в этой книге – укорененные. Неукорененные деревья, напротив, не отражают направление эволюции. Их называют *звездчатыми диаграммами*. В них не заложена стрела времени, и нельзя сказать, где у них начало, а где конец. Здесь приведены три примера, описывающие отношения четырех родственных групп гиббонов.

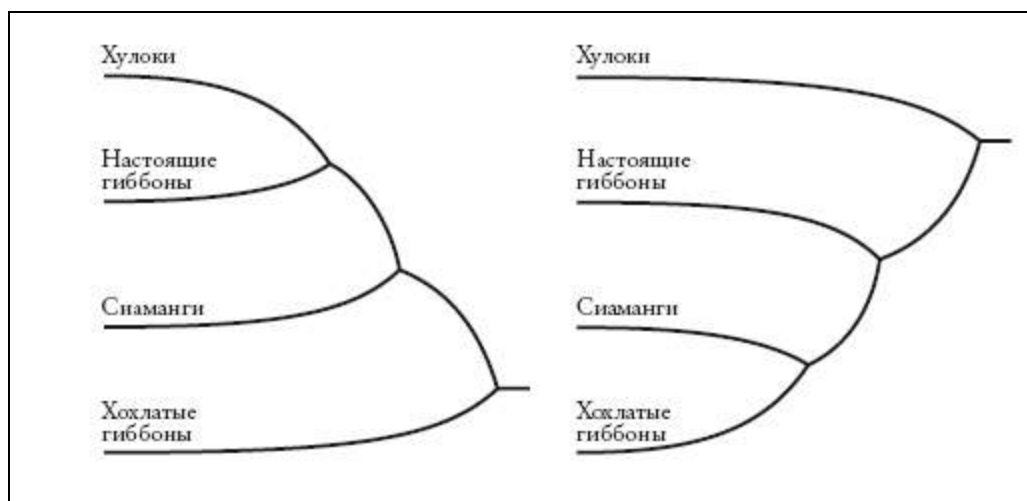
Неважно, какая ветвь окажется справа в точке ветвления, а какая – слева. Длина ветвей до сих пор не имела значения (это скоро изменится). Древовидная диаграмма, в которой длина ветвей не несет информации, называется *кладограммой* (в данном случае неукорененной). Порядок ветвления – вот главная информация, отраженная в кладограмме. Попробуйте перевернуть любую из боковых вилок вокруг центральной горизонтальной линии: это ничего не изменит в схеме отношений между группами.



Эти три неукорененные кладограммы описывают возможные отношения четырех видов – при условии, что мы рассматриваем лишь случаи дихотомического ветвления. Как и для укорененных деревьев, случаи разделения на три (трихотомия) и больше ветвей (политомия) мы допускаем, когда у нас недостаточно информации (“неразрешенные” ветви).

Любая неукорененная кладограмма может стать укорененной – для этого нужно указать самую старшую точку на древе (“корень”). Некоторые исследователи – те, на которых мы ссылались при рассмотрении древа в начале этого рассказа, – предлагают для гиббонов укорененную кладограмму слева. Другие предпочитают укорененную кладограмму справа. На первой схеме хохлатые гиббоны (номаски) представлены дальними родственниками всех

остальных гиббонов. На второй схеме на их место помещен хулок. Несмотря на это различие, оба дерева производны от одного неукорененного дерева (*A*). Кладограммы отличаются лишь корнем. На первой он расположен на ветви номасков, а на второй – на ветви *Bunopithecus*.



Как происходит “укоренение”? Самый распространенный способ – расширить дерево, включив в него по меньшей мере одну “внешнюю” группу, которая является заведомо далеким родственником по отношению ко всем другим представленным группам. Например, на древе, построенном для гиббонов, внешней группой может быть орангутан или горилла – а еще лучше слон или кенгуру. Можно сколько угодно сомневаться по поводу взаимоотношений групп гиббонов, но мы точно знаем, что общий предок любого гиббона с большими человекообразными обезьянами (или слоном) старше, чем общий предок любого гиббона с любым другим гиббоном. Поэтому, строя дерево, включающее гиббонов и крупных человекообразных обезьян, мы не ошибемся, поместив корень где-то между ними.

Легко заметить, что три неукорененных дерева, которые я нарисовал, описывают все возможные дихотомические деревья для четырех групп. Для пяти групп будет 15 таких деревьев. Но не стоит и пытаться сосчитать количество возможных деревьев для, скажем, 20 групп. Их сотни миллионов миллионов миллионов^[13]. Число резко возрастает с ростом числа групп, которые мы желаем классифицировать, и даже у самого мощного компьютера такие расчеты могут занять целую вечность. Однако в принципе задача довольно проста. Из всех возможных деревьев нужно выбрать те, которые лучше всего объясняют сходства и различия наших групп.

Но что значит – “лучше всего объясняют”? Когда мы рассматриваем выборку животных, количество сходных и отличных черт может оказаться практически бесконечным. Сосчитать их труднее, чем кажется. Нередко один “признак” является неотделимой частью другого. И если мы сочтем эти признаки независимыми, окажется, что на самом деле мы учли одни и те же признаки дважды. Представьте, например, многоножек четырех видов: *A*, *B*, *C* и *D*. Многоножки *A* и *B* сходны во всем, кроме того, что у *A* конечности красные, а у *B* – синие. Многоножки *C* и *D* сходны друг с другом и отличаются от *A* и *B* – но у *C* конечности красные, а у *D* – синие. Если мы сочтем цвет конечностей одним “признаком”, мы справедливо поместим *A* и *B* в одну группу, а *C* и *D* – в другую. Но если мы будем считать каждую ножку из ста отдельным признаком, количество этих признаков перевесит все остальные, и тогда *A* сгруппируется с *C*, а *B* – с *D*. Очевидно, что в этом случае мы просто сто раз посчитали один и тот же признак. А на самом деле это один признак, потому что

цвет всех ста ножек определяется одним эмбриологическим “событием”.

То же верно и для двусторонней симметрии: эмбриогенез таков, что, за редкими исключениями, одна сторона тела животного является зеркальным отражением второй. Ни один зоолог, строя кладограмму, не будет считать дважды “левый” и “правый” признак. Впрочем, не всегда очевидно, какие признаки независимы. Голубю нужна крупная грудина для крепления летательных мышц. А нелетающим птицам, например киви, она не нужна. Должны ли мы считать мощную грудину и способные к полету крылья двумя независимыми признаками, отличающими голубя от киви? Или сочтем их единым признаком на том основании, что состояние одного признака определяет состояние второго – или, по крайней мере, уменьшает его изменчивость? В случае многоножек и зеркальной симметрии правильный ответ очевиден. А в случае грудины – нет. На этот счет может иметься две вполне обоснованные точки зрения.

До сих пор мы говорили о внешнем сходстве и различии. Однако внешние признаки эволюционируют лишь в том случае, если они – проявления последовательностей ДНК. Сегодня мы можем непосредственно сравнить последовательности ДНК. Дополнительное преимущество ДНК заключается в том, что она имеет длинные цепочки, и “текст” ДНК предоставляет гораздо больше признаков, которые можно считать и сравнивать. Проблемы крыльев и грудины просто тонут в огромном потоке данных, которые дает нам ДНК. Более того, многие различия в ДНК “невидимы” для естественного отбора и поэтому являются более “чистыми” свидетельствами родства. Например, многие сочетания нуклеотидов в ДНК синонимичны: они кодируют одну и ту же аминокислоту. Мутация, меняющая сочетание нуклеотидов на синонимичное, невидима для естественного отбора. Однако для генетика такая мутация не хуже любой другой. То же относится и к “псевдогенам” (обычно это случайные копии работающих генов), и ко многим другим “мусорным” последовательностям ДНК, которые располагаются на хромосомах, но не считаются и не используются. Независимая от естественного отбора ДНК получает возможность свободно мутировать, а это обеспечивает специалистов по систематике высокоинформативными данными. Это не отменяет того, что некоторые мутации могут иметь реальный и значительный эффект. Их замечает отбор, они отвечают за видимую глазу красоту и сложность всего живого.

ДНК тоже подвержена проблеме повторного подсчета и нередко представляет собой молекулярный аналог конечностей многоножки. Иногда последовательность представлена многими копиями в разных частях генома. Примерно половина ДНК человека состоит из множественных копий бессмысленных последовательностей, так называемых мобильных элементов, которые, возможно, являются паразитами, захватившими аппарат репликации ДНК, чтобы расселиться по геному. Один из этих паразитических элементов, *Alu*, у большинства людей представлен более чем миллионом копий. (С ним мы еще встретимся в “Рассказе Ревуна”.) Даже в случае кодирующих участков ДНК гены в некоторых случаях могут быть представлены десятками идентичных (или почти идентичных) копий. Однако на практике повторный подсчет – не такая уж большая проблема: дублированные последовательности ДНК довольно легко обнаружить.

Опасно другое. Иногда обширные области ДНК проявляют таинственное сходство с последовательностями ДНК отдаленных видов. Никто не сомневается, что птицы ближе к черепахам, ящерицам, змеям и крокодилам, чем к млекопитающим (рандеву № 16). Однако последовательности ДНК птиц и млекопитающих имеют большее сходство, чем можно ожидать. И у тех, и у других в некодирующей ДНК наблюдается избыток пар Г – Ц. Пары Г –

Ц химически стабильнее пар А – Т. Возможно, теплокровные виды (птицы и млекопитающие) нуждаются в более “крепкой” ДНК. Каково бы ни было объяснение, мы должны быть осторожны и не позволять этому смещению Г – Ц убедить нас в том, что все теплокровные животные – близкие родственники. Хотя специалисты по систематике утверждают, что ДНК – это все, о чем можно мечтать, нельзя забывать: мы по-прежнему многого не понимаем в геноме.

Как использовать информацию, заключенную в ДНК? Литературоведы, изучая происхождение текстов, используют ту же технику, что и эволюционные биологи. И, хотя это звучит неправдоподобно, одним из лучших примеров является проект по изучению “Кентерберийских рассказов”. Участники этого международного проекта использовали инструменты эволюционной биологии, чтобы проследить историю 85 списков “Кентерберийских рассказов”. Эти манускрипты – наша главная надежда на восстановление утраченного оригинала. Как и ДНК, текст Чосера уцелел благодаря многократному копированию. При этом каждый раз при копировании возникали случайные изменения. Тщательно оценив накопленные отличия, исследователи реконструируют историю копирования и строят эволюционное древо – потому что это настоящий эволюционный процесс, при котором с каждым поколением накапливаются ошибки. Способы реконструкции эволюции ДНК и текста настолько похожи, что каждый из них может служить иллюстрацией другого.

Отвлечемся от гиббонов и займемся Чосером, а именно четырьмя из 85 списков “Кентерберийских рассказов”. Эти рукописи называются: “Британская библиотека” (*British Library*), “Крайст-Черч” (*Christ Church*), “Эджертон” (*Edgerton*) и “Хенгурт” (*Hengwrt*)^[14]. Вот две первые строки “Общего пролога”:

Когда Апрель обильными дождями
Разрыхлил землю, взрытую ростками...^[15]

Теперь сравним. Список из Британской библиотеки гласит:

*Whan that Aprylle / wyth hys showres soote
The drowhte of Marche / hath pcede to the rote*

“Крайст-Черч”:

*Whan that Auerell wt his shoures soote
The droght of Marche hath pced to the roote*

“Эджертон”:

*Whan that Aprille with his showres soote
The drowte of marche hath pced to the roote*

“Хенгурт”:

*Whan that Aueryll wt his shoures soote
The droghte of March / hath pced to the roote*

Первое, что нужно сделать с последовательностью ДНК или текстом, – выявить сходства и различия. Для этого нужно их “выровнять” – а это бывает не так-то просто: тексты могут быть фрагментарными и иметь разную длину. Здесь очень помогает компьютер, но чтобы выровнять первые две строки “Общего пролога”, он не понадобится. На рисунке выделены 14 позиций, по которым тексты не совпадают.

Вторая и пятая позиции представлены даже не двумя вариантами, а тремя. В целом это дает 16 “различий”. После того, как мы составили список различий, нужно определить, какое древо лучше всего их объясняет. Есть множество способов это сделать, и все их можно применить и к животным, и к текстам. Самый простой пример – группировка текстов на основе общего сходства. Как правило, при этом используют варианты следующего метода. Сначала мы находим пару наиболее сходных текстов. Затем мы используем эту пару в качестве единого усредненного текста и сравниваем его с оставшимися, чтобы найти следующую пару наиболее сходных текстов. Так мы последовательно формируем новые пары, пока не получится генеалогическая схема. Такой способ построения деревьев используется чаще всего и называется методом поиска ближайшего соседа (*neighbourpmmg*). Он прост, но не учитывает логику эволюционного процесса: мы просто оцениваем сходство. Поэтому сторонники “кла-дистического” подхода в систематике (он основан на принципах эволюции) предпочитают иные методы. Первым был разработан метод парсимонии (экономии).

Экономия, как мы узнали из “Рассказа Орангутана”, означает здесь экономичность объяснения. В эволюции (животного ли, манускрипта ли) самым экономичным является объяснение, подразумевающее наименьшее число эволюционных изменений. Если два текста объединены общим признаком, самое экономичное объяснение будет гласить: оба текста унаследовали этот признак от общего предка. Конечно, и у этого правила есть исключения, однако чаще всего оно верно. Метод парсимонии – по крайней мере в теории – сравнивает все возможные деревья и выбирает то, в котором количество изменений минимально.

Когда мы сравниваем деревья по их экономичности, некоторые виды признаков оказываются бесполезными. Признаки, уникальные для манускрипта или вида животного, *неинформативны*. В методе поиска ближайшего соседа такие признаки учитываются, однако метод парсимонии целиком их игнорирует. Метод парсимонии опирается на *информативные* признаки, то есть такие, которые наблюдаются более чем в одном манускрипте. Предпочтительным деревом является объясняющее максимальное количество информативных признаков общим происхождением. В строках Чосера пять таких информативных признаков. Четыре из них делят манускрипты на следующие группы:

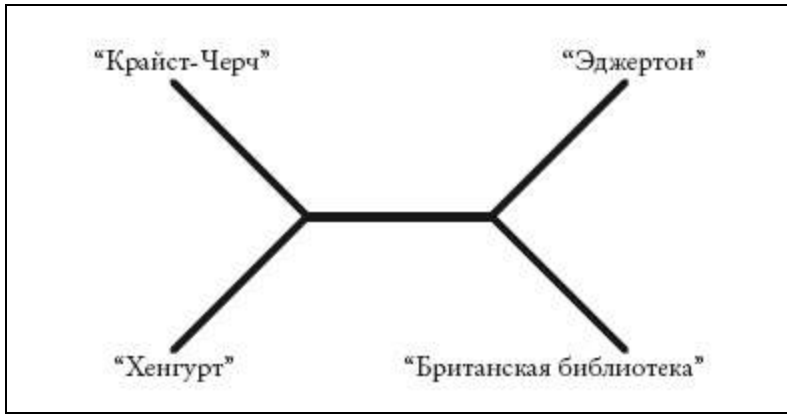
Bl:	Whan that Aprille / wyth hys showres soote	the drowite of Marche / hath pceded to the roote
Ch:	Whan that Auerell w th his shoures soote	the draught of Marche hath pceded to the roote
Eg:	Whan that Aprille with his showres soote	the drowite of marche hath pceded to the roote
Hg:	Whan that Auerell w th his shoures soote	the draughte of Marche hath pceded to the roote

{“Британская библиотека” + “Эджертон”} и (“Крайст-Черч” + “Хенгурт”}

Эти признаки выделены первой, третьей, седьмой и восьмой вертикальными линиями. Пятый признак – косая черта – выделен двенадцатой вертикальной линией. По этому признаку манускрипты подразделяются на другие группы:

{“Британская библиотека” + “Хенгурт”} и {“Крайст-Черч” + “Эджертон”}

Полученные результаты противоречат друг другу. Мы не можем построить древо, в котором каждое изменение отображалось бы лишь один раз. Самым приемлемым окажется древо, изображенное ниже (заметьте – оно неукорененное). Эта схема сокращает противоречия до минимума: мы повторно учитываем лишь один признак – косую черту.

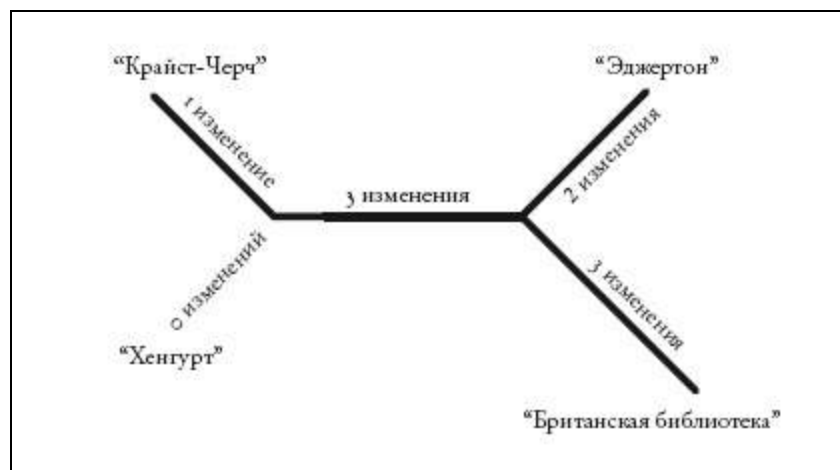


Вообще-то я не уверен, что мы сделали правильное предположение. В текстах часто встречаются совпадения и реверсии, особенно если смысл строк при этом не меняется. Средневековый переписчик наверняка не испытывал угрызений совести, изменяя написание, и еще меньше его волновали вставки или удаления знаков, например косой черты. В этом случае информативнее такие изменения, как перестановка слов. В генетике аналогами таких изменений являются “редкие геномные изменения”: крупные вставки, делеции и дубликации ДНК. Мы можем оценить информативность, присвоив большее или меньшее значение (вес) различным типам признаков. Недостоверные или слишком частые изменения при подсчете будут иметь меньший вес. А редкие изменения, которые служат надежными показателями родства, – больший вес. Повышенный вес признака говорит о том, что мы не хотим учитывать его дважды. Таким образом, наиболее экономное древо – то, которое имеет наименьший общий вес.

Метод парсимонии широко используется для поиска эволюционных деревьев. Но в том случае, когда конвергенций и реверсий слишком много – а это случается и с последовательностями ДНК, и с текстами Чосера, – метод парсимонии может оказаться недостоверным. Эта проблема известна как “эффект притяжения длинных ветвей”.

Кладограммы – как укорененные, так и неукорененные – отражают лишь порядок

ветвления. Филограммы, или филогенетические деревья, похожи на кладограммы, но в них длина ветвей несет дополнительную информацию. Обычно длина ветвей отражает эволюционное расстояние: длинные ветви обозначают крупные изменения, а короткие – мелкие. На основе первой строки “Кентерберийских рассказов” можно построить следующую филограмму.



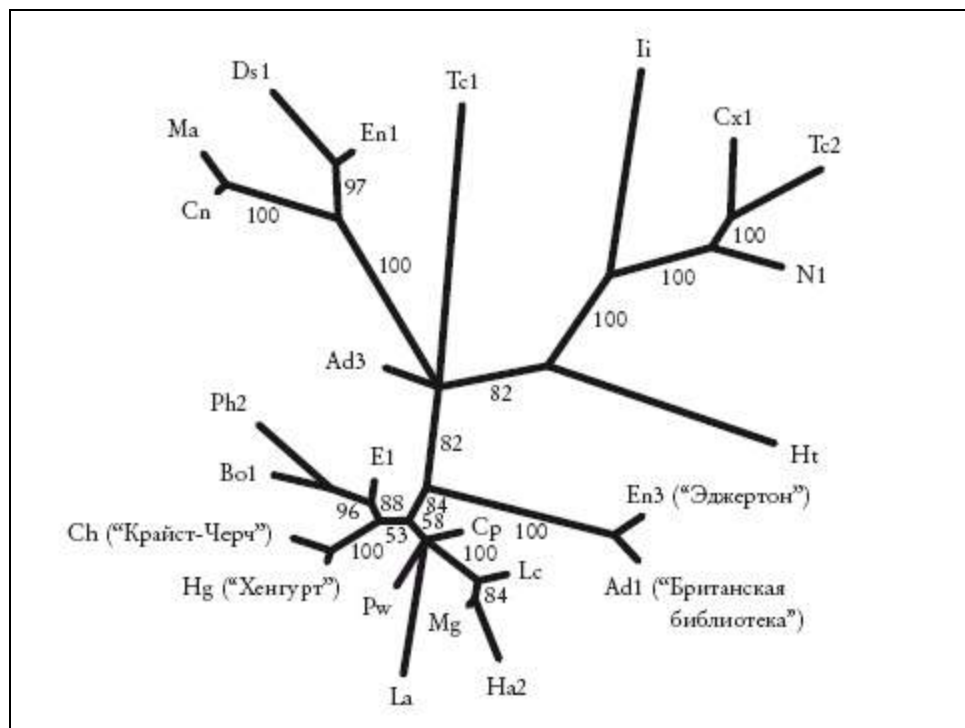
Здесь длина ветвей не слишком различается. Но представьте, что будет, если два манускрипта сильно отличаются от двух других. Тогда ветви первых манускриптов будут очень длинными. Однако изменения могут оказаться не уникальными. Изменения могут случайно оказаться идентичными изменениям в другом месте древа. Но с наибольшей вероятностью (именно в этом заключается проблема) они совпадут с изменениями на другой длинной ветви. Ведь длинные ветви – это те, в которых произошло наибольшее число изменений. И если изменений окажется слишком много, две длинные ветви на филограмме будут отображаться как родственные, даже если это не так. Таким образом, метод парсимонии, основываясь на простом подсчете изменений, может ошибочно сгруппировать две самые длинные ветви, “притянуть” их друг к другу.

Эффект притяжения длинных ветвей – серьезная помеха для систематики. Он проявляется везде, где много конвергенций и реверсий. К сожалению, эту проблему нельзя решить простым увеличением объема рассматриваемого текста. Наоборот, чем больше текст, тем выше вероятность обнаружения случайных совпадений. Про такие деревья говорят, что они лежат в “зоне Фельзенстайна” (звучит устрашающе!), названной в честь американского биолога Джо Фельзенстайна. Увы, ДНК особенно подвержена эффекту притяжения длинных ветвей. Основная причина в том, что в ДНК всего четыре “буквы”. Поскольку большинство изменений затрагивают всего одну “букву”, случайные мутации с высокой вероятностью могут привести к совпадениям. Так возникает притяжение длинных ветвей. Очевидно, что для таких случаев нужна альтернатива методу парсимонии. Она существует – это метод правдоподобия. В последнее время он используется все чаще.

Оценка правдоподобия требует больше вычислительных мощностей, чем метод парсимонии, поскольку здесь мы учитываем длину ветвей. Таким образом, приходится иметь дело с еще большим количеством деревьев: вдобавок к рассмотрению возможных схем ветвления мы должны учитывать возможные длины ветвей. Геркулесов труд! Поэтому, несмотря на упрощенные методы вычисления, компьютеры пока могут подвергнуть анализу небольшое количество видов.

Термин “правдоподобие” здесь имеет вполне точное значение. Возьмем древо

определенной формы (с учетом длины ветвей). Из всех возможных эволюционных траекторий, посредством которых может сформироваться филогенетическое древо данной формы, всего несколько могут привести к тому тексту, который мы сейчас видим. "Правдоподобие" данного древа – это ничтожно малая вероятность получения реально существующих текстов, а не каких-нибудь текстов, которые могут появиться на таком древе. Величина правдоподобия для древа очень мала, однако это не мешает сравнить одну малую величину с другой, чтобы выбрать нужную.



Неукорененное филогенетическое древо первых 250 строк 24 списков «Кентерберийских рассказов». Здесь представлен набор списков, изученный в рамках проекта «Кентерберийские рассказы». Сокращения соответствуют тем, что использованы в проекте. Схема построена методом парсимонии, на каждой ветви указаны индексы бутстреп-поддержки. Для четырех списков, которые обсуждаются нами, указаны их полные названия.

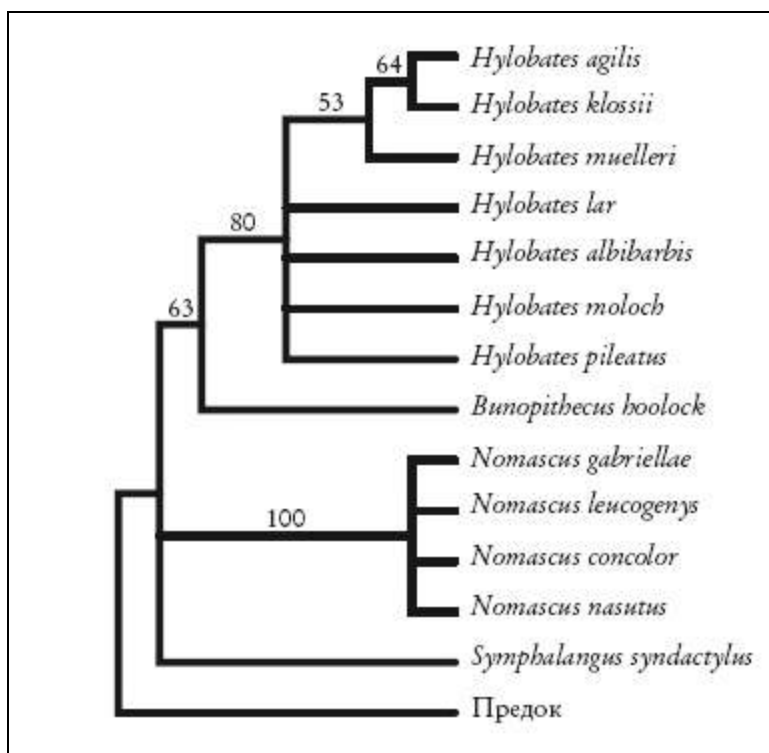
Выбирать "лучшее" древо методом правдоподобия можно по-разному. Самый простой способ – искать наиболее правдоподобное древо. Это метод максимального правдоподобия. Однако то, что это наиболее правдоподобное древо, вовсе не означает, что другие деревья не окажутся почти столь же правдоподобными. Совсем недавно было предложено не искать одно самое правдоподобное древо, а рассматривать все возможные. При этом степень "доверия" к древу должна зависеть от его правдоподобия. Этот подход представляет собой альтернативу методу правдоподобия и известен как байесовский метод. Если схема ветвления подтверждается большим количеством правдоподобных деревьев, мы заключаем, что эта схема с высокой вероятностью верна. Конечно, как и в методе максимального правдоподобия, мы не можем проверить все деревья. Но существуют способы упрощения вычислений, и они довольно неплохо работают.

Степень нашего доверия древу, которое мы в итоге выберем, зависит от того, насколько мы уверены в правильности каждого разветвления. Поэтому возле точек ветвления часто указывают степень "уверенности" в них. При использовании байесовского метода

правдоподобие точек ветвления вычисляется автоматически, однако для других методов, таких как парсимония или максимальное правдоподобие, необходимы альтернативные способы подсчета. Чаще всего используют метод бутстрепа: многократно обчисываются выборки данных, и оценки сравниваются с результатами для всего дерева. Так мы можем понять, насколько древо устойчиво к ошибкам. Чем больше индекс бутстреп-поддержки, тем надежнее точка ветвления. Правда, точно интерпретировать полученные индексы бывает непросто. По сходному алгоритму работают методы “складного ножа” (*jackknife*) и “поддержки Бремера”. Все они служат для оценки достоверности точек ветвления.

Прежде чем оставить литературу, рассмотрим итоговое древо, построенное для первых 250 строк в 24 манускриптах Чосера. Это филограмма, на которой информативна не только схема ветвления, но и длина ветвей. На схеме видно, какие списки почти идентичны, а какие сильно отличаются от остальных. Эта филограмма неукорененная, то есть не указывает на то, какой из 24 манускриптов ближе всех к “оригиналу”.

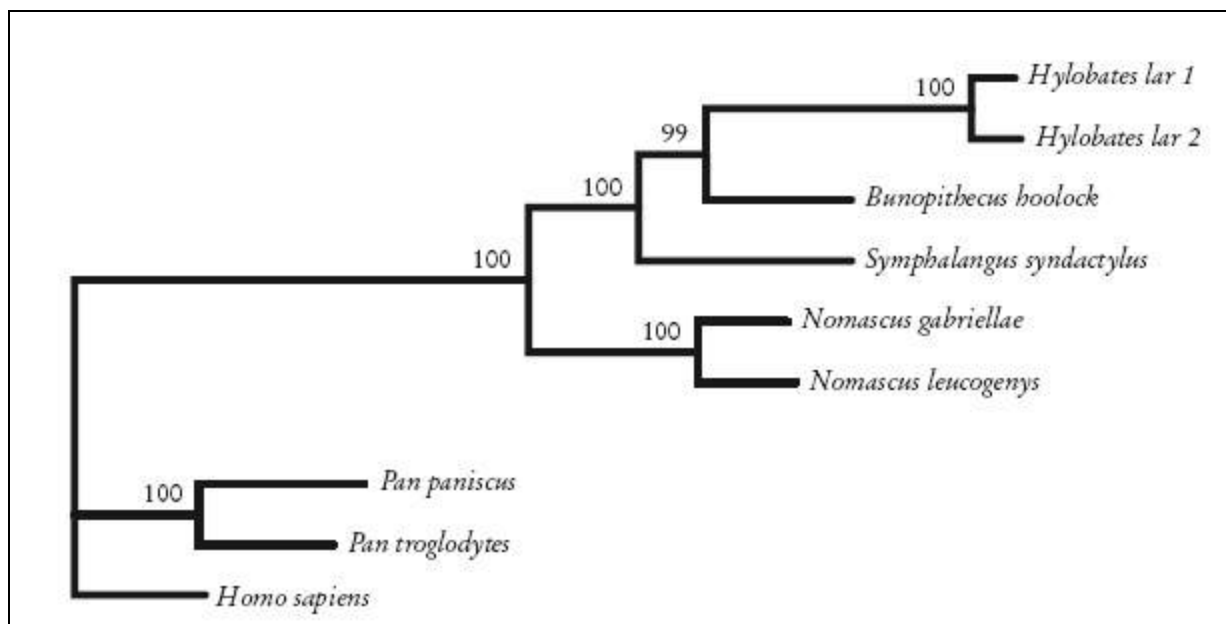
Вернемся к гиббонам. Принцип парсимонии предполагает существование четырех групп. Ниже приведена укорененная диаграмма, основанная на морфологических признаках. Здесь виды рода *Hylobates* (настоящие гиббоны) группируются вместе, как и виды рода *Nomascus*. Обе группы поддерживаются высокими индексами бутстреп-поддержки (указаны над ветвями). Однако в нескольких местах порядок ветвлений не определен. Хотя *Hylobates* и *Vinopithecus* вроде бы формируют группу, индекс бутстреп-поддержки (63) представляется неубедительным для тех, кто умеет читать подобные руны. Морфологических признаков для построения древа недостаточно.



Укорененная кладограмма гиббонов, построенная на основе морфологии. Geissmann [100].

По этой причине Кристиан Роос и Томас Гайсман, ученые из Германии, обратились к молекулярной генетике, а именно к участку митохондриальной ДНК, который называют *контрольным регионом*. Взяв ДНК шести гиббонов, они расшифровали последовательности, выровняли их и провели анализ с помощью методов поиска ближайшего соседа, парсимонии

и максимального правдоподобия. Самый убедительный результат был получен с помощью метода максимального правдоподобия, который лучше других методов справляется с эффектом притяжения длинных ветвей. Итоговое древо, где показаны отношения между четырьмя группами, приведено здесь. Значения бутстреп-поддержки на этом древе вполне убедительны. Так что, на мой взгляд, это то, что нам нужно.



Кладограмма гиббонов, построенная с помощью метода максимального правдоподобия по данным ДНК. Roos and Geissmann [246].

Видообразование у гиббонов произошло сравнительно недавно. Однако если изучать все более удаленные виды, которые будут разделены все более длинными ветвями, в конце концов даже изошранные методы Байеса и максимального правдоподобия откажут нам служить. В определенный момент недопустимо большая доля сходств окажется случайной. Когда это происходит с ДНК, говорят, что наступило насыщение. И тогда ни один метод не поможет реконструировать схему родственных отношений: действие времени заглушает “филогенетический” сигнал. Особенно остро этот вопрос стоит в отношении нейтральных мутаций ДНК. Давление естественного отбора не позволяет генам сбиваться с пути, удерживая их в узком диапазоне. В некоторых случаях самые важные функциональные гены могут оставаться практически неизменными сотни миллионов лет. Однако для псевдогена, с которого никогда ничего не считывается, таких промежутков времени достаточно для безнадежно сильного насыщения. В таких случаях нам приходится искать другие данные. Одна из самых перспективных идей – использование редких геномных мутаций, о которых я упоминал. Эти изменения затрагивают значительные участки ДНК, а не одну “букву”. Поскольку такие перестройки редки и, как правило, уникальны, проблема случайного сходства не возникает. Эти мутации могут выявлять неожиданные родственные связи. Мы убедимся в этом, когда к толпе пилигримов присоединятся гиппопотамы. (Вот увидите, они расскажут удивительные вещи!)

А теперь обобщим то, что узнали из “Рассказа Митохондриальной Евы” и “Рассказа Неандертальца”. Считается, что для группы видов должно существовать лишь одно эволюционное древо. Однако из “Рассказа Митохондриальной Евы” видно, что на основе разных участков ДНК (а также для разных признаков или разных частей тела) можно

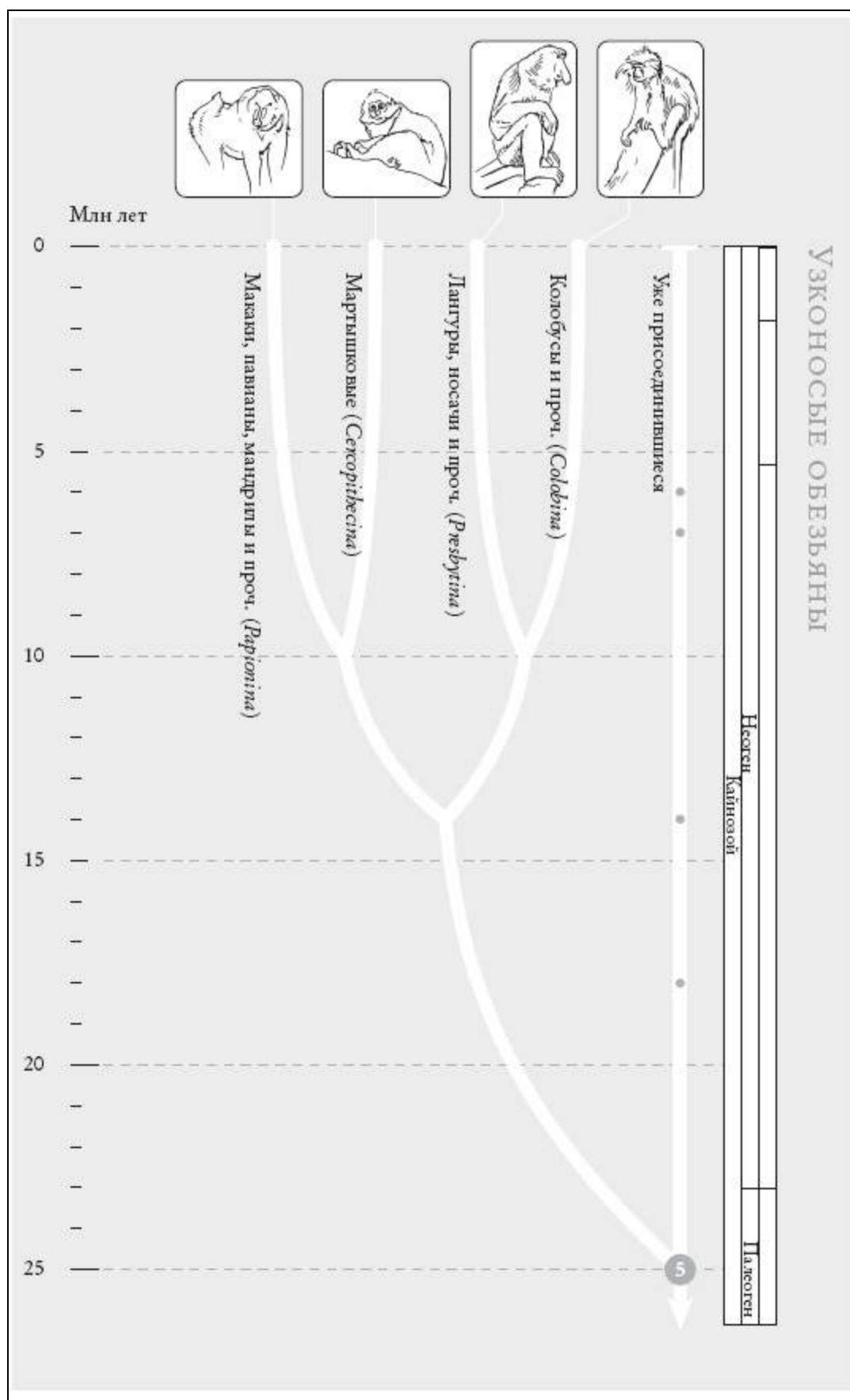
построить разные деревья. Мне кажется, эта проблема заложена в самой идее филогенетических деревьев видов. Ведь вид представляет собой сложную мозаику фрагментов ДНК, полученных из разных источников. Мы увидели, что каждый ген, да и каждая “буква” ДНК, эволюционирует независимо. Для каждого фрагмента ДНК и каждого признака организма можно построить свое эволюционное древо.

С доказательствами этого мы сталкиваемся каждый день – и поэтому их не замечаем. Если предъявить марсианину гениталии мужчины, женщины и самца гиббона, пришелец, не колеблясь, решит, что наиболее близким родством связаны два самца. И правда: ген, определяющий мужской пол (*SRY*), никогда не бывал в теле женщины – а если и бывал, то задолго до того, как мы разошлись с гиббонами. Морфологи традиционно делают исключение для половых признаков, избегая “бессмысленных” классификаций. Однако такого рода проблемы встречаются на каждом шагу. Мы столкнулись с этим в “Рассказе Митохондриальной Евы”, когда говорили о группе крови *ABo*. Если рассматривать гены группы крови, окажется, что мой ген группы крови *B* сближает меня с шимпанзе с группой крови *B*, а не *A*. Все это касается не только генов, определяющих пол, или генов группы крови. Нет, при определенных обстоятельствах эта проблема затрагивает абсолютно все гены и признаки. Большинство молекулярных и морфологических признаков указывает на то, что шимпанзе – наш ближайший родственник. Однако меньшая доля признаков указывает на то, что наш ближайший родственник – горилла, или что шимпанзе ближе всего к гориллам, а не к человеку.

Не удивляйтесь! Популяция, предковая для всех трех видов, должна быть очень изменчивой, и у каждого гена в популяции должно быть несколько вариантов. Каждый из вариантов передается по своей линии. Вполне возможно, например, что человек и горилла получили некий ген от одной линии, а шимпанзе – от другой. После этого нужно только, чтобы разошедшиеся в древности генетические линии тянулись непрерывно до точки расхождения человека и шимпанзе. И получится, что человек произошел от одной линии, а шимпанзе – от другой^[16].

Приходится признать, что одно древо не описывает весь эволюционный сюжет. Ничто не мешает нам продолжать строить деревья для видов, однако нужно помнить, что эти деревья представляют не более чем обобщение множества генных деревьев. Интерпретировать деревья можно двумя способами. Первый – традиционная генеалогическая интерпретация. Один вид является ближайшим родственником другого, если из всех рассмотренных видов именно с ним его связывает самый поздний общий предок. Второй способ интерпретации, мне кажется, только предстоит освоить. Согласно этому подходу, построенное для группы видов древо отражает родственные отношения большей части генов. То есть древо показывает результаты, за которые гены высказались “большинством голосов”.

Мне больше нравится идея голосования генов. Поэтому, когда я говорю о родстве видов, его нужно понимать именно так. Все филогенетические деревья, которые я здесь обсуждаю – касаются ли они животных, растений, грибов или бактерий, – нужно рассматривать как схемы, отражающие идеи “генного большинства”.



Узконосые обезьяны. Это общепризнанное филогенетическое древо, построенное примерно для ста видов обезьян Старого Света. (Кружки на концах ветвей указывают на количество видов в каждой группе: отсутствие кружка означает 1–9 известных видов, небольшой кружок соответствует 10–99 видам, круг побольше – 100–999 и т. д. Каждая из представленных здесь четырех групп объединяет 10–99 видов.)

На рис. (слева направо): мандрил (*Mandrillus sphinx*), краснохвостая мартышка (*Cercopithecus ascanius*), носач (*Nasalis larvatus*), ангольский чернобелый колобус (*Colobus*

angolensis).

Рандеву № 5

Обезьяны Старого Света

Приближаясь к рандеву № 5 и готовясь к встрече с сопредком № 5 (нашим прауродителем приблизительно в полуторамиллионном поколении), мы пересекаем важный (хотя и произвольно выбранный) рубеж. Впервые с начала путешествия мы вступаем в другой геологический период, палеоген, и оставляем неоген. В следующий раз, пересекая границу, мы окажемся в населенном динозаврами мире – в меловом периоде. Рандеву № 5 проходит около 25 млн лет назад, в олигоценовую эпоху палеогена. Это последняя остановка на дороге в прошлое, во время которой климат и растительность покажутся нам знакомыми. Дальше мы не увидим открытых поросших травой пространств, типичных для неогена, или мигрирующих стад травоядных. Около 25 млн лет назад Африка была полностью изолирована. Даже от ближайшей к ней Испании ее отделял пролив, по ширине равный сегодняшнему Мозамбикскому проливу. На этом огромном острове – Африке – наша команда пополнится новыми участниками, весьма ловкими и сообразительными. Встречайте обезьян Старого Света – первых наших хвостатых спутников.

Сейчас насчитывается почти сто видов обезьян Старого Света. Некоторые когда-то эмигрировали и живут в Азии (см. “Рассказ Орангутана”). Их делят на две крупные группы. Первую составляют африканские колобусы и азиатские лангуры и носачи, вторую – азиатские макаки плюс африканские павианы, мартышки и так далее.

Последний общий предок всех живущих ныне обезьян Старого Света жил примерно на 11 млн лет позднее сопредка № 5, то есть около 14 млн лет назад. Наиболее репрезентативный ископаемый род того времени – викториапитек (*Victoriapithecus*), от скелета которого сохранилось более тысячи фрагментов, включая отменный череп с острова Мабоко на озере Виктория. Итак, 14 млн лет назад обезьяны Старого Света приветствуют своего предка. Может быть, это сам викториапитек, а может, кто-то похожий на него. Затем пилигримы отправляются в прошлое и на отметке 25 млн лет присоединяются к человекообразным обезьянам и сопредку № 5.

На кого был похож сопредок № 5? Возможно, он напоминал египтопитеков (*Aegyptopithecus*), которые жили 7 млн лет ранее. Пытаясь реконструировать облик сопредка № 5, применим эмпирическое правило. С высокой вероятностью сопредок № 5 имел признаки, общие для его потомков – узконосых обезьян (*Catarrhina*), к которым относят человекообразных обезьян и обезьян Старого Света. Так, у сопредка № 5, скорее всего, были узкие, направленные вниз ноздри – в противоположность ноздрям широконосых обезьян Нового Света (*Platyrrhina*). Для самок, скорее всего, был характерен настоящий менструальный цикл (ежемесячная овуляция), который наблюдается у человекообразных обезьян и обезьян Старого Света, но которого нет у обезьян Нового Света. Вероятно, у сопредка № 5 слуховой проход был обрамлен трубкой барабанной кости, поддерживающей барабанную перепонку, тогда как у обезьян Нового Света барабанная перепонка поддерживается кольцом, и трубки у них нет.

Был ли у сопредка № 5 хвост? Скорее всего, да. Поскольку отсутствие хвоста – это самый наглядный признак человекообразных обезьян, очень хочется сделать вывод, что разделение двух ветвей 25 млн лет назад совпадает со временем утраты хвоста. На самом деле сопредок № 5 был, по-видимому, хвостатым, как и почти все млекопитающие, а

сопредок № 4 – бесхвостым, как и все его потомки, современные человекообразные обезьяны. Но в какой момент между сопредками №№ 4 и 5 утрачен хвост, мы не знаем. Это, впрочем, не так важно: мы же не думаем, что обычная обезьяна, утратив хвост, вдруг стала человекообразной. Африканский ископаемый род *Proconsul*, например, тоже вполне может считаться человекообразной, а не обычной, обезьяной, потому что после разделения двух ветвей в момент рандеву № 5 он оказался на стороне человекообразных обезьян. Но то, что он относится к линии человекообразных обезьян, еще не проясняет вопрос о наличии хвоста. (Данные в совокупности указывают на то, что у проконсула хвоста не было.)

Как же называть животных, которые жили между сопредком № 5 и проконсулом и еще не утратили хвост? Строгий последователь кладистического подхода назвал бы их человекообразными обезьянами, потому что они принадлежат к их ветви. Какой-нибудь другой специалист по систематике назвал бы их обычными обезьянами, потому что у них есть хвост. А я повторю: глупо заикливаться на названиях.

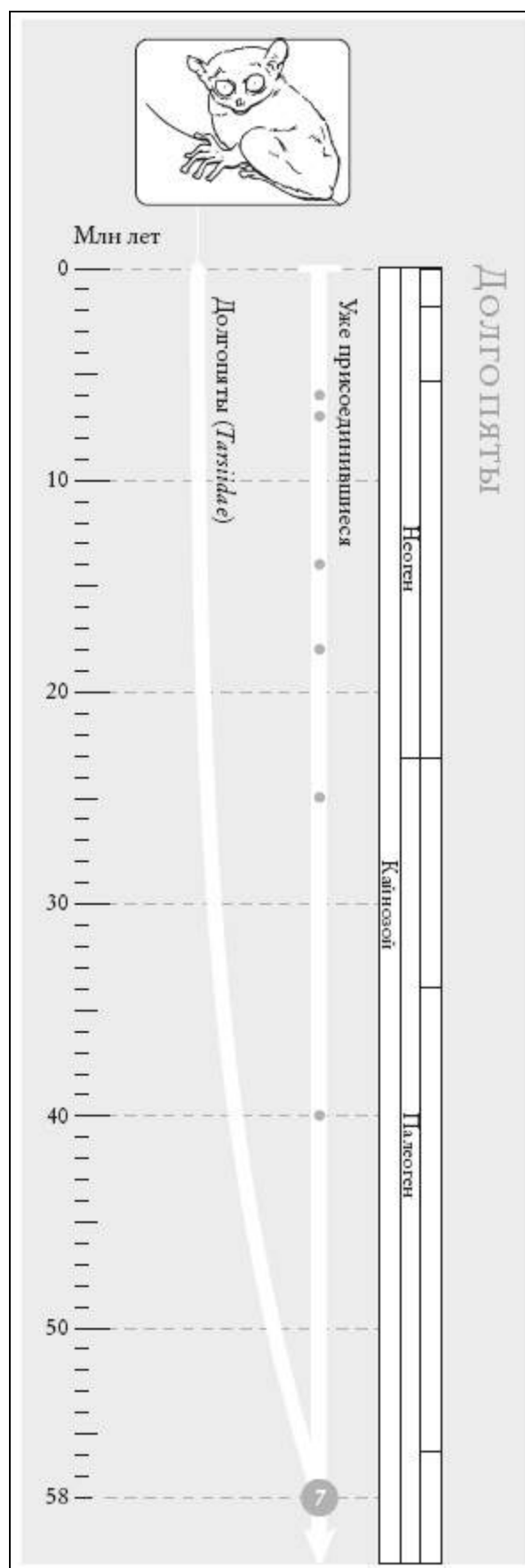
Обезьяны Старого Света, *Cercopithecidae*, образуют кладу, то есть группу, которая включает всех потомков одного предка. А вот обезьяны как таковые (*monkeys*), к которым относятся обезьяны Старого Света и обезьяны Нового Света, кладу не образуют, потому что происходят от разных предков. Обезьяны Старого Света ближе к человекообразным обезьянам, чем к обезьянам Нового Света. Вместе с человекообразными обезьяны Старого Света образуют группу узконосые обезьяны (*Catarrhini*). И, наконец, все три группы – обезьяны Старого Света, обезьяны Нового Света и человекообразные – составляют кладу *Anthropoidea*. Обезьяны Старого и Нового Света (*monkeys*) образуют искусственную (парафилетическую) группу, потому что она включает всех широконосых и отчасти узконосые обезьяны – за исключением человекообразных. Вообще обезьян Старого Света было бы удобнее называть хвостатыми человекообразными обезьянами. Как я уже говорил, *Catarrhme* означает “направленный вниз нос”. В этом отношении мы – достойные представители *Catarrhme*. Вольтеровский доктор Панглосс как-то заметил, что “носы созданы для очков, вот мы и стали носить очки”. Он мог бы добавить, что наши направленные вниз ноздри препятствуют попаданию в нос дождя. А *Platyrrhme* означает “плоский (широкий) нос”. Таким образом, носы стали не только отличительным признаком двух крупнейших групп приматов, но и дали им названия.

Рандеву № 6

Обезьяны Нового Света

Рандеву № 6 назначено около 40 млн лет назад. Здесь широконосые обезьяны Нового Света (*Platyrrhini*) встречаются с нами, людьми, и с первым антропоидом – сопредком № 6, нашим праородителем примерно в трехмиллионном поколении. Землю покрывали густые тропические леса, и даже Антарктида (по крайней мере частично) была зеленой. Хотя сейчас все широконосые обезьяны живут в Южной или Центральной Америке, рандеву № 6 почти наверняка произошло не там. Полагаю, это случилось в Африке. Группа приматов с плоским носом, не оставивших в Африке ныне живущих потомков, перебралась в Южную Америку от 25 млн лет (к этому времени относятся первые ископаемые южноамериканские обезьяны) до 40 млн лет назад (рандеву № 6). В то время Южная Америка и Африка находились друг к другу ближе, чем теперь, а уровень моря был ниже. Поэтому между Западной Африкой и Южной Америкой могла существовать цепь островов, и обезьяны переправлялись с одного острова на другой на плотках из фрагментов мангровых растений – на них вполне можно жить некоторое время. Направления течений в те времена были подходящими для таких спонтанных путешествий. Другая крупная группа животных, дикобразоподобные грызуны (*Hystnognatha*), судя по всему, прибыла в Южную Америку примерно тогда же. Причем, похоже, они тоже эмигрировали из Африки: их даже назвали в честь африканского дикобраза – *Hystrix*. Возможно, обезьяны переправились в Африку по той же цепи островов, что и грызуны, и пользовались теми же течениями. Хотя они путешествовали, вероятно, на разных плавсредствах.

Значит ли это, что приматы Нового Света произошли от одной-единственной предковой популяции, эмигрировавшей из Африки?



Широконосые обезьяны. Филогенетическое древо примерно для ста видов обезьян Нового Света. Филогения обезьян до сих пор вызывает разногласия, и я привожу общепринятую схему.

На рис. (слева направо): золотистая игрунка (*Leontopithecus rosalia*); мирикина (*Aotus trivirgatus*); беличий саймири, или обыкновенная беличья обезьяна (*Saimiri sciureus*); черный ревуна (*Alouatta caraya*); саки-монах (*Pithecia monachus*).

Или приматы переправлялись с материка на материк неоднократно? А если так, можно ли это доказать? Если говорить о грызунах, то в Африке до сих пор живут дикобразоподобные грызуны – в том числе африканские дикобразы, землекоповые, скальные крысы и камышовые хомячки. Если бы оказалось, что некоторые южноамериканские грызуны – близкие родственники одной африканской группы (например дикобразов), а другие – близкие родственники другой (например землекоповых), это явилось бы доказательством того, что грызуны эмигрировали в Южную Америку не однажды. Однако не похоже, что южноамериканские грызуны происходят от разных предков, и, скорее всего, миграция грызунов стала однократным событием. Впрочем, это доказательство не то чтобы очень убедительно. Что касается приматов Южной Америки, то они тоже гораздо ближе друг к другу, чем к любому африканскому примату. Это говорит и о том, что с высокой вероятностью волна миграции приматов была единичной. Но, опять-таки, это не самое убедительное доказательство.

Пользуясь случаем, напомним, что неправдоподобие истории о переправе на плотках – еще не повод сомневаться в ней. Странно, правда? Ведь в обыденной жизни все наоборот: чем невероятнее история, тем больше у нас оснований полагать, что она не могла произойти. Однако с вопросом межконтинентальной переправы обезьян, грызунов или кого угодно дело обстоит немного иначе. Ведь переправа должна была произойти лишь однажды, а времени на это было гораздо больше, чем мы можем представить. Вероятность того, что плот с беременной самкой обезьяны достиг противоположного берега, составляет 1: 10000. В рамках человеческой жизни такая вероятность равна нулю. Однако если в нашем распоряжении 10 млн лет, это событие становится почти неизбежным. Оно должно было произойти всего один раз, а после этого все было просто. Счастливая самка родила детей, и они основали династию, которая в итоге дала все разнообразие обезьян Нового Света. Пословица гласит, что большие дубы вырастают из маленьких желудей.

Как бы то ни было, случайные переправы на плотках не так уж редки. Мелких животных довольно часто можно увидеть дрейфующими по морю. А иногда – не очень маленьких. Длина зеленой игуаны может достигать метра, а то и двух. Прочитую заметку Элен Ценски и ее соавторов, опубликованную в журнале “Нейчур”:

Четвертого октября 1995 года не менее пятнадцати особей зеленой игуаны (*Iguana iguana*) появилось на восточном побережье карибского острова Ангилья. Ранее этот вид на острове не встречался. Игуаны прибыли на плоту из вырванных с корнем деревьев (длина некоторых превышала девять метров). Местные рыбаки говорят, что плот был очень велик, и им потребовалось два дня, чтобы разобрать его. Они рассказали, что видели игуан на берегу и на плавающих стволах в бухте.

По-видимому, игуаны, жившие на другом острове, устроились на ночлег в деревьях, которые унес в море ураган – либо “Луис”, пронесшийся над Восточными Карибами 4–5 сентября, либо “Мэрилин”, который бушевал две недели спустя. Ни один из этих ураганов не прошел над Ангильей. Впоследствии Ценски и ее коллеги ловили или наблюдали зеленых игуан на Ангилье и на островке в полукилометре от берега. В 1998 году популяция зеленых игуан, включавшая по меньшей мере одну фертильную самку, еще обитала на Ангилье. Заметим, что игуаны и родственные им ящерицы отлично колонизируют острова. Игуаны обитают даже на Фиджи и Тонга – а ведь эти места гораздо труднодоступнее, чем острова

Вест-Индии.

Кроме передвижения по ветвям на четырех конечностях, как делают многие обезьяны Старого Света, некоторые обезьяны Нового Света умеют висеть на ветках, как гиббоны, и даже пользоваться брахиацией. У всех обезьян Нового Света длинный хвост, а у паукообразных обезьян, шерстистых обезьян и ревунов он очень цепкий и служит дополнительной конечностью. Эти обезьяны могут спокойно висеть на одном хвосте – или на руке, ноге и хвосте (в любом сочетании). Наблюдая за паукообразной обезьяной, так и ждешь, что на конце ее хвоста найдутся несколько цепких пальцев^[17].

Среди обезьян Нового Света есть виртуозные прыгуны. Кроме того, здесь обитают совиные обезьяны – единственная группа антропоидов, ведущая ночной образ жизни (у них большие, как у кошек или сов, глаза – таких нет больше ни у кого из обезьян Старого или Нового Света), и карликовые игрунки размером с соню – самые мелкие из антропоидов. Однако самые крупные из обезьян Нового Света – обезьяны-ревуны – по размеру напоминают крупных гиббонов. Ревуны похожи на гиббонов способностью раскачиваться на руках. Кроме того, и ревуны, и гиббоны – очень шумные животные. Однако если крики гиббонов напоминают сирены полицейских машин, то группа ревунов с их раздутыми горловыми мешками, которые служат резонаторами, скорее напоминает эскадрилью реактивных истребителей, с ревом несущихся над деревьями.

Новые гены появляются не из воздуха. Они образуются при дупликации прежних генов. После этого каждый из них идет своим путем, приобретая мутации и подвергаясь действию естественного отбора и дрейфа генов. Обычно мы не видим, как это происходит, но, подобно следователям на месте преступления, можем попытаться воссоздать произошедшее на основе улик. Замечательный пример – гены, ответственные за цветовое зрение.

Млекопитающие очень долго были ночными существами. День принадлежал динозаврам, у которых, если судить по ныне живущим родственникам, было отличное цветовое зрение. Также не без оснований можно предположить, что цветовое зрение имелось и у далеких предков млекопитающих – звероподобных рептилий (тероморфов), населявших Землю до динозавров. Однако за время, которое млекопитающие провели во тьме, их глаза должны были научиться улавливать каждый доступный фотон. Неудивительно, что способность различать цвета они почти утратили (о причинах мы поговорим в “Рассказе Слепой пещерной рыбы”). До сих пор у большинства млекопитающих (даже тех, которые вернулись к дневному образу жизни) слабое цветовое зрение – двуххроматическое. Речь о количестве типов светочувствительных клеток – колбочек – в сетчатке. У человека и остальных узконосых обезьян, а также у обезьян Старого Света, три типа колбочек: красные, зеленые и синие. То есть у нас зрение трихроматическое. Однако есть данные, что мы *заново* приобрели третий тип колбочек после того, как его утратили наши ночные предки. У большинства других позвоночных, например рыб или рептилий (но не млекопитающих!), зрение трихроматическое (имеются колбочки трех типов) или тетрахроматическое (четыре типа). У птиц и черепах зрение бывает еще сложнее. Что касается обезьян Нового Света, особенно ревунов, то они в особенном положении.

Есть указания на то, что австралийские сумчатые, в отличие от большинства млекопитающих, обладают хорошим трихроматическим зрением. Кэтрин Аррес и ее коллеги, открывшие его у поссумов-медоедов и австралийских сумчатых землероек (такое зрение было найдено и у кенгуру-валлаби), предположили, что австралийские (но не американские) сумчатые сохранили древний светочувствительный пигмент рептилий, утраченный остальными млекопитающими. Однако в целом у млекопитающих все-таки самое слабое среди позвоночных цветовое зрение. Большинство млекопитающих если и различает цвета, то примерно на уровне страдающих дальтонизмом людей. Любопытные исключения из этого правила можно найти среди приматов. Неслучайно они чаще других млекопитающих используют для брачной демонстрации яркие цвета.

Австралийские сумчатые, в отличие от нас, видимо, никогда не теряли цветовое зрение. Мы же, судя по своим родственникам среди млекопитающих, скорее всего, не унаследовали от рептилий трихроматическое зрение, а заново изобрели его. Причем два раза: первый раз это сделали обезьяны Старого Света и человекообразные обезьяны, а второй – ревуны (только они, а не все обезьяны Нового Света). Цветовое зрение ревунов похоже на цветовое зрение человекообразных обезьян, однако отличается от него достаточно, чтобы понять: возникло оно независимо.

Что же такого хорошего в цветовом зрении, что трихроматизм возник независимо у обезьян Старого и Нового Света? Основная гипотеза гласит, что цветовое зрение связано с питанием фруктами. На фоне однотонной зеленой листвы фрукты выделяются. Это, в свою

очередь, не случайно. Фрукты скорее всего приобрели яркие цвета для привлечения поедающих плоды животных, например обезьян, которые играют важную роль в распространении семян. Кроме того, трихроматическое зрение помогает находить на фоне темной листвы более молодые и мясистые листья (которые бывают бледно-зелеными, иногда даже красными). Впрочем, последнее вряд ли идет на пользу растениям.

Цвет завораживает нас. Слова, обозначающие цвета – первые прилагательные, которые узнают дети, и именно эти слова они раньше всего пытаются связать с каким-нибудь подходящим существительным. Но мы редко вспоминаем, что цвета и оттенки, которые мы видим – это ярлыки, которые наше сознание навешивает на участки спектра, слегка различающиеся длиной электромагнитных волн. Красный свет соответствует длине волны около 700 нм, фиолетовый – около 420 нм. При этом видимое излучение в этих рамках составляет ничтожную часть спектра. Ведь длина волны может варьировать от нескольких километров (некоторые радиоволны) до долей нанометра (гамма-излучение).

Все глаза на планете устроены так, чтобы воспринимать волны тех длин, в которых наша звезда ярче всего и которые проходят сквозь земную атмосферу. Однако способность глаза к восприятию электромагнитных волн ограничена биохимическими системами, необходимыми для улавливания размытого диапазона излучения. Законы физики устанавливают для видимого диапазона длин волн более четкие границы. Ни одно животное не воспринимает всю инфракрасную область спектра. Ближе всего подошли к этому гремучие змеи. У них на голове есть ямки, которые хотя и не могут создавать сфокусированное изображение в инфракрасном диапазоне, дают змеям некоторую направленную чувствительность к теплу, исходящему от добычи. Также ни одно животное не может воспринимать весь диапазон ультрафиолетовой части спектра, хотя некоторые животные, например пчелы, видят в ультрафиолете немного лучше нас. Зато пчелы не видят “нашего” красного цвета: для них он инфракрасный. В целом для животных “свет” – это узкий спектр электромагнитных волн между короткими волнами ультрафиолетового излучения и длинными – инфракрасного. Различие между пчелами, людьми и змеями лишь в том, где проходят границы воспринимаемого спектра.

Более узки эти границы для каждого типа светочувствительных клеток сетчатки. Одни колбочки немного лучше воспринимают красный участок спектра, другие – синий. Цветовое зрение представляет собой сопоставление данных, полученных от различных колбочек, и качество такого зрения сильно зависит от того, сколько типов колбочек в сетчатке. В сетчатке животных с дихроматическим зрением – два типа колбочек, трихроматическим зрением – три, тетрахроматическим зрением – четыре. Каждая колбочка характеризуется кривой чувствительности, у которой есть пик и не очень симметричные “угасающие” концы. За пределами, очерченными этой кривой, клетка “слепая”.

Допустим, колбочка имеет пик в зеленой части спектра. Значит ли это, что такая клетка посылает сигналы в мозг лишь тогда, когда она “смотрит” на зеленый объект, например на траву или бильярдный стол? Безусловно, нет. Просто клетке необходимо больше красного света (в этом случае), чтобы выдавать импульсы той же интенсивности, как при заданном количестве зеленого света. Такая клетка будет одинаково реагировать как на яркий красный свет, так и на тусклый зеленый^[19]. Нервная система может определить цвет объекта лишь путем сопоставления одновременно поступающих импульсов по меньшей мере от двух клеток, чувствительных к разным участкам спектра. Каждая клетка при этом “контролирует” другую. Если же клеток не две, а три, представление о цвете окажется еще полнее.

Цветное телевидение и компьютерные мониторы работают в трехцветной системе, потому что были разработаны для трихроматических глаз. В обычном мониторе каждый пиксель состоит из трех точек, расположенных настолько близко друг к другу, что глаз не может их различить. Каждая точка всегда светится одним цветом. Посмотрев на экран под достаточно большим увеличением, мы увидим одни и те же три цвета – обычно красный, зеленый и синий, хотя иногда могут использоваться и другие комбинации. Любой оттенок можно получить, регулируя интенсивность свечения трех основных цветов. Должно быть, черепах с их тетрахроматическим зрением наши телевизоры разочаровывают.

Сопоставляя интенсивность импульсов всего от трех типов колбочек, наш мозг может воспринимать огромный диапазон оттенков. Но большинство плацентарных млекопитающих обладает дихроматическим зрением: в их сетчатке колбочки двух типов. У колбочек одного типа пик восприимчивости в фиолетовой области спектра (в некоторых случаях – в ультрафиолетовой), у второго типа – где-то между зеленой и красной областями. У нас, животных с трихроматическим зрением, пик “коротковолновых” колбочек находится между фиолетовой и синей областями спектра. Такие колбочки называют *синими*... Другие два типа наших колбочек – так называемые *зеленые* и *красные*. Правда, даже у красных колбочек пик приходится скорее на желтоватую, чем на красную часть спектра. Но в целом кривая их чувствительности сдвинута в красную часть спектра. Так что, несмотря на то, что пик в желтой области, эти колбочки все равно генерируют сильный импульс в ответ на красный свет. Поэтому, если вычестить интенсивность импульса от зеленых колбочек из интенсивности импульса красных колбочек, мы получим особенно сильный сигнал в ответ на красный свет.

Кроме колбочек, в сетчатке еще есть палочки – светочувствительные клетки, которые отличаются от колбочек формой и особенно эффективны ночью. В цветовом зрении эти клетки не участвуют, и мы больше не будем о них говорить.

Химия и генетика цветового зрения довольно хорошо изучены. Главными молекулярными акторами здесь выступают опсины. Это молекулы белка, которые в колбочках и палочках выполняют функцию зрительных пигментов. Каждая молекула опсина связана с одной молекулой ретиналя – химического соединения, которое является производным витамина *A* [20]. Молекула ретиналя скручена в петлю, которая встраивается в молекулу опсина. При попадании фотона с подходящей длиной волны узел распрямляется. Это служит сигналом для клетки: она посылает нервный импульс, который говорит мозгу: “Вижу свет *своего* типа”. Тогда молекула опсина связывается с новой скрученной молекулой ретиналя, поступающей из внутриклеточных запасов.

Не все молекулы опсина одинаковы. Опсины, как и все белки, кодируются генами. Различия в ДНК приводят к образованию опсинов, чувствительных к разным цветам, и это служит генетической основой дихроматического и трихроматического зрения. А поскольку каждая клетка организма имеет полный набор генов, различия между красными и синими колбочками не в том, какие гены у них есть, а в том, какие гены работают. На этот счет есть правило: каждая колбочка включает лишь один тип генов.

Гены, кодирующие наши зеленый и красный опсины, очень похожи друг на друга и находятся на X-хромосоме (половая хромосома, которая у женщин есть в двух копиях, у мужчин – в одной). Ген, отвечающий за образование синего опсина, немного от них отличается и находится не на половой хромосоме, а на одной из обычных хромосом, которые называют аутосомами (в нашем случае это седьмая хромосома). Наши зеленые и красные клетки явно образовались в результате недавней дупликации гена, который, в свою очередь,

задолго до этого образовался в результате дупликации гена синего опсина. Тип зрения животного – дихроматический или трихроматический – зависит от того, сколько разных генов опсинов у него в геноме. Если в геноме животного есть, например, гены синего и зеленого опсинов, но отсутствует ген красного опсина, такое животное будет дихроматом.

Прежде чем заняться ревунами и историей приобретения ими трихроматического зрения, попытаемся понять, как устроено странное для нас дихроматическое зрение остальных обезьян Нового Света. Кстати, дихроматическое зрение есть у некоторых лемунов, но не у всех обезьян Нового Света (у ночных обезьян зрение монохроматическое). Так что пока забудем о ревунах и других необычных видах.

Во-первых, исключим из обсуждения “синий” ген, который находится на аутосомах всех особей независимо от пола. С “красными” и “зелеными” генами на X-хромосоме все сложнее и гораздо интереснее. На каждой X-хромосоме есть только один локус, в котором может находиться красный или зеленый аллель [21]. Поскольку у самки две X-хромосомы, она может обладать и красным, и зеленым аллелями одновременно. Однако у самца с его единственной X-хромосомой может быть лишь один аллель: красный либо зеленый. Таким образом, типичный самец обезьяны Нового Света должен обладать дихроматическим зрением, потому что у него колбочки лишь двух типов: синие плюс красные либо зеленые. По нашим меркам, все эти самцы – дальтоники. Однако это дальтоники двух типов: у одних самцов в популяции нет зеленого опсина, у других – красного. Синий есть у всех.

Самкам теоретически повезло больше. Поскольку у них две X-хромосомы, они могут оказаться счастливыми обладателями красного аллеля на одной хромосоме и зеленого аллеля – на другой (плюс, конечно, синий аллель). Такая самка будет обладать трихроматическим зрением [22]. У менее удачливой самки может оказаться два красных или два зеленых аллеля, и тогда ее зрение будет дихроматическим. По нашим меркам такие самки тоже будут дальтониками и тоже, как и в случае с самцами, дальтониками двух типов.

Поэтому популяции обезьян Нового Света, например тамаринов или беличьих обезьян (саймири), представляют собой странную смесь. Все самцы и некоторые самки обладают дихроматическим зрением, то есть они дальтоники, причем двух типов. Некоторые самки – но не самцы – обладают полноценным трихроматическим зрением, которое предположительно похоже на наше. Эксперименты, в ходе которых тамарины искали еду в замаскированных коробках, показали, что особи с трихроматическим зрением делают это успешнее, чем особи с дихроматическим зрением. Возможно, что, выходя на поиски пищи, стаи обезьян Нового Света полагаются на счастливых обладательниц трихроматического зрения. С другой стороны, возможно, обладатели дихроматического зрения, поодиночке или в компании с “дальтоником” другого типа, могут обладать неожиданными преимуществами. Говорят, во время Второй мировой войны в экипажи бомбардировщиков включали одного дальтоника, потому что он мог различить некоторые виды маскировки лучше товарищей-трихроматов. Эксперименты подтверждают, что люди с дихроматическим зрением распознают некоторые типы камуфляжа, способные обмануть людей с полноценным зрением. Так что, возможно, группа обезьян, состоящая из обладателей трихроматического зрения и “дальтоников” двух типов, найдет больше фруктов, чем группа, состоящая лишь из животных с трихроматическим зрением. Звучит надуманно, но смысл в этом есть.

Гены красного и зеленого опсинов у обезьян Нового Света представляют собой пример полиморфизма. Это одновременное существование в популяции двух или более альтернативных версий гена. При этом ни одна из версий не должна быть слишком редкой,

то есть представлять собой результат недавней мутации. Известный принцип эволюционной генетики гласит: полиморфизм, подобный этому, не возникает без причины. Если бы он возникал просто так, в конце концов обезьян с красным аллелем стало бы больше, чем обезьян с зеленым аллелем, – или наоборот. Какой именно аллель получил бы преимущество, мы не знаем, но вероятность того, что оба оказались бы одинаково полезны, очень мала. Так что в итоге худший из них обязательно был бы отсеян.

Существование в популяции стабильного полиморфизма говорит о том, что он нужен. Но зачем? На этот счет существует две гипотезы, и каждая в нашем случае вполне применима. Это частотно-зависимый отбор и гетерозиготное преимущество. Явление частотнозависимого отбора наблюдается тогда, когда преимущество получает более редкий тип – просто потому, что он более редкий. При этом по мере вымирания менее предпочтительного типа он становится все более редким – и тогда получает преимущество. Допустим, что обезьяны с красным аллелем особенно хорошо различают красные фрукты, а с зеленым аллелем – зеленые. Если в популяции преобладают обезьяны с красным аллелем, все красные фрукты скоро будут съедены, и тогда преимущество получит одинокая обезьяна с зеленым аллелем, которая умеет находить зеленые фрукты. И наоборот. Хотя эта история звучит не слишком правдоподобно, она служит примером условий, необходимых для сохранения в популяции обоих типов. Эти необходимые условия в целом напоминают историю с летчиками-дальтониками.

Теперь обратимся к явлению гетерозиготного преимущества. Классическим примером выступает серповидноклеточная анемия у человека. Ген серповидноклеточной анемии плох тем, что у индивидов, имеющих две его копии (то есть у гомозигот по этому гену), эритроциты деформируются и становятся похожими на серпы. Такие люди страдают от тяжелой формы анемии. Однако у этого гена есть и плюсы: люди, имеющие лишь одну его копию (то есть гетерозиготы по этому гену), обладают устойчивостью к малярии. В тех районах, где распространена малярия, польза от этого гена перевешивает его вред, и ген серповидноклеточной анемии сохраняется в популяции, несмотря на пагубное воздействие на тех, кому не посчастливилось иметь две его копии ^[23]. Профессор Джон Моллон и его коллеги многое сделали для понимания полиморфной системы цветового зрения у обезьян Нового Света. Они полагают, что гетерозиготного преимущества, которым обладают самки с трихроматическим зрением, достаточно для сохранения красных и зеленых аллелей в популяции. Но еще лучшим примером в этом смысле является ревуны.

Ревуны ловко пользуются преимуществами обоих механизмов полиморфизма, объединив их на одной хромосоме благодаря удачной транслокации (это особый вид мутации). При транслокации происходит перенос участка хромосомы на другую хромосому – или в другое место на той же хромосоме. Похоже, именно это произошло у предка ревунов. В результате оба аллеля – и красный, и зеленый – оказались рядом на одной X-хромосоме. Даже если этот предок был самцом, указанная транслокация послужила отправной точкой для эволюционного развития трихроматического зрения. Со временем мутантная X-хромосома распространялась в популяции, и теперь она есть в геноме у всех ревунов.

Ревунам было легко проделать этот эволюционный фокус, потому что генофонд популяции обезьян Нового Света уже содержал все три аллеля гена опсина. Просто в геноме каждой обезьяны, за исключением некоторых удачливых самок, было только два аллеля. Между тем у человекообразных обезьян и обезьян Старого Света трихроматическое зрение возникло по-другому. Наши дихроматические предки не делились на два типа, то есть в их

популяции не было полиморфизма. Есть основания полагать, что удвоение гена опсина на X-хромосоме наших предков было настоящей дубликацией. Первый мутантный предок оказался обладателем двух тандемных (то есть расположенных рядом) копий одного и того же аллеля – например зеленого. Поэтому он, в отличие от мутантного предка ревунов, не стал внезапным обладателем трихроматического зрения. У него было обычное дихроматическое зрение, обусловленное одним синим и двумя зелеными аллелями. Трихроматическое зрение у обезьян Старого Света формировалось постепенно, в ходе последующей эволюции. Поколение за поколением естественный отбор благоприятствовал расхождению цветовой чувствительности двух опсиновых аллелей на X-хромосоме, что привело к образованию зеленого и красного аллелей.

При транслокации переносу подвергается не один ген, а сразу несколько. И иногда его спутники – соседи по хромосоме, перемещающиеся вместе с ним на новую хромосому, – могут рассказать кое-что интересное. Это именно такой случай. Ген *Alu* известен как “мобильный генетический элемент”: это короткий вирусоподобный участок ДНК, который размножается в геноме как своего рода паразит, использующий клеточный механизм репликации ДНК. Участвовал ли *Alu* в перемещении опсина? Похоже, что так. Изучив геном, мы можем найти неопровержимые доказательства. На обоих концах дублированного участка находятся гены *Alu*. Возможно, дубликация была случайным побочным эффектом репродукции “паразитического” элемента. В геноме некоей эоценовой обезьяны рядом с геном опсина имелся паразитический элемент. Во время самовоспроизведения он случайно реплицировал гораздо больший, чем нужно, участок ДНК и так создал предпосылку к появлению у нас цветового зрения. Тут возникает искушение сделать вывод, что если геномный паразит случайно оказал нам услугу, значит, геномы предоставляют убежище паразитам в надежде на гипотетическую пользу. Но это не так. Естественный отбор так не работает.

Ошибки копирования, подобные описанной, могут иногда происходить без участия *Alu*. Например, когда две X-хромосомы объединяются перед кроссинговером, они с некоторой вероятностью могут сделать это неправильно. И тогда вместо правильного выравнивания (красный аллель на одной хромосоме встает напротив такого же красного аллеля на другой хромосоме) красный аллель оказывается, например, напротив зеленого. Происходит это из-за сходства аллелей. Если за такой ошибкой следует кроссинговер, он получается “неравным”: на одной хромосоме может оказаться лишний зеленый ген, а на другой – ни одного. Но даже если кроссинговер не происходит, может наблюдаться “конверсия генов”. При конверсии генов короткая последовательность на одной хромосоме превращается в соответствующую последовательность на другой. При ошибочном выравнивании хромосом участок красного аллеля может заменить соответствующий участок зеленого аллеля – и наоборот. Таким образом, к “красно-зеленому” дальтонизму может привести как неравный кроссинговер, так и конверсия генов при ошибочном выравнивании хромосом.

Красно-зеленым дальтонизмом (то есть неспособностью различать красный и зеленый цвета) чаще страдают мужчины, чем женщины. Ну, не то чтобы они *страдали*, однако это причиняет определенное неудобство: дальтоникам предположительно недоступны некоторые эстетические удовольствия. У мужчин, в отличие от женщин, нет запасной X-хромосомы, которая могла бы заменить дефектную. Никто не знает, видят ли дальтоники кровь и траву такими же, как мы. Возможно, это зависит от человека. Мы знаем лишь, что людям с красно-зеленым дальтонизмом предметы цвета травы кажутся примерно такими

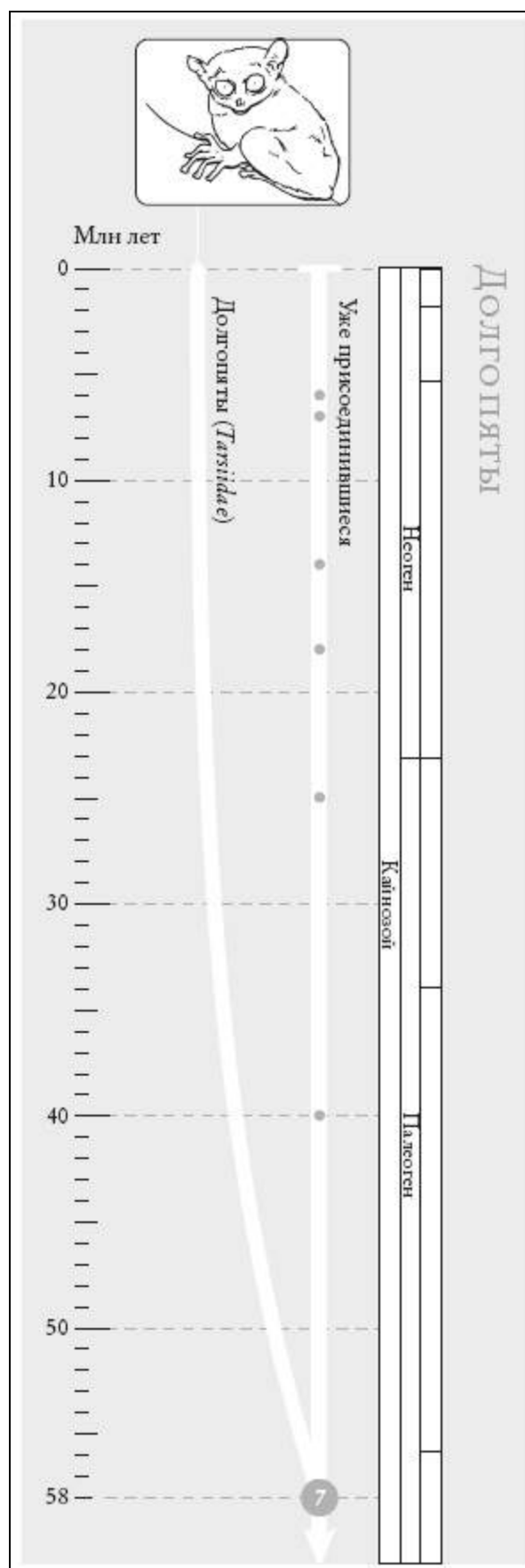
же, как предметы цвета крови. В человеческой популяции дихроматический дальтонизм наблюдается примерно у 2 % мужчин. Кстати, не путайте дихроматический дальтонизм с другими видами красно-зеленого дальтонизма, которые встречаются гораздо чаще (примерно у 8 % мужчин). Таких людей называют аномальными трихроматами: хотя генетически они являются трихроматами, опсины одного из трех типов у них не работают^[24].

Неравный кроссинговер не всегда плох. Бывает, на некоторых X-хромосомах оказывается более двух генов опсина. Дополнительный аллель почти всегда зеленый, а не красный. Рекорд – двенадцать дополнительных зеленых аллелей, расположенных тандемом на X-хромосоме. Мы не знаем, лучше ли у таких индивидов зрение. Однако известно, что не все “зеленые” аллели идентичны друг другу, – поэтому теоретически возможно не только трихроматическое, но и тетрахроматическое, даже пентахроматическое зрение. Не знаю, пробовал ли кто-нибудь это проверить.

Из моих слов можно заключить, что приобретение нового опсина в результате мутации автоматически приводит к улучшению цветового зрения. Однако ясно, что различия в чувствительности колбочек бесполезны до тех пор, пока мозг не умеет понимать, от какого из типов колбочек приходит сигнал. Если бы это достигалось с помощью жесткой генетической схемы, в которой каждая колбочка связана с конкретной клеткой головного мозга, система вполне могла бы работать, но не могла бы справляться с мутациями, возникающими в сетчатке. Да и как? Откуда мозг может “знать”, что в сетчатке вдруг появился новый опсин, чувствительный к другому цвету, и что в какой-то группе колбочек “включился” ген этого нового опсина?

Думаю, самый убедительный ответ таков: мозг учится. По-видимому, он сравнивает силу импульсов от различных групп колбочек в сетчатке и может “заметить”, что одна группа клеток генерирует более сильный импульс при виде помидоров и клубники, вторая – при виде неба, третья – травы. Разумеется, это догадка. Но я думаю, что примерно такой механизм лежит в основе способности нервной системы быстро приспосабливаться к генетическим изменениям в сетчатке. Мой коллега Колин Блейкмор считает, что такого рода проблемы возникают всякий раз, когда нервной системе нужно приспособиться к изменениям на периферии^[25].

Генная дупликация очень важна. Гены красного и зеленого опсинов явно произошли от предкового гена, который скопировал себя в новое место на X-хромосоме. А перед этим в результате сходной дупликации синий^[26] ген на аутосоме отделился от предка красного и зеленого аллелей на X-хромосоме. Часто гены, находящиеся на разных хромосомах, принадлежат к одному и тому же “семейству генов”. Такие семейства возникают в результате древних дупликаций с последующим расхождением функций. В нескольких исследованиях было показано, что типичный ген человека подвергается дупликации со средней вероятностью 0,1–1 % за 1 млн лет. Дупликация ДНК может быть поэтапной или мгновенной: скажем, когда в геноме распространяется новый активный ДНК-паразит, например *Alu*, или когда дупликация подвергается геном целиком. (Удвоение всего генома распространено у растений; кроме того, считается, что при зарождении позвоночных это произошло по меньшей мере дважды.) Как бы то ни было, случайные дупликации ДНК – один из основных источников новых генов. В ходе эволюции меняются не только гены в геномах – меняются и сами геномы.



Долгопяты. Согласно последним морфологическим и молекулярным данным, пять видов долгопятов образуют сестринскую группу по отношению к обезьянам Старого и Нового Света и к человекообразным обезьянам. Прежде долгопятов объединяли с лемурами.

На рис.: филиппинский долгопят, или сирихта (*Tarsius surichta*).

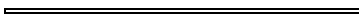
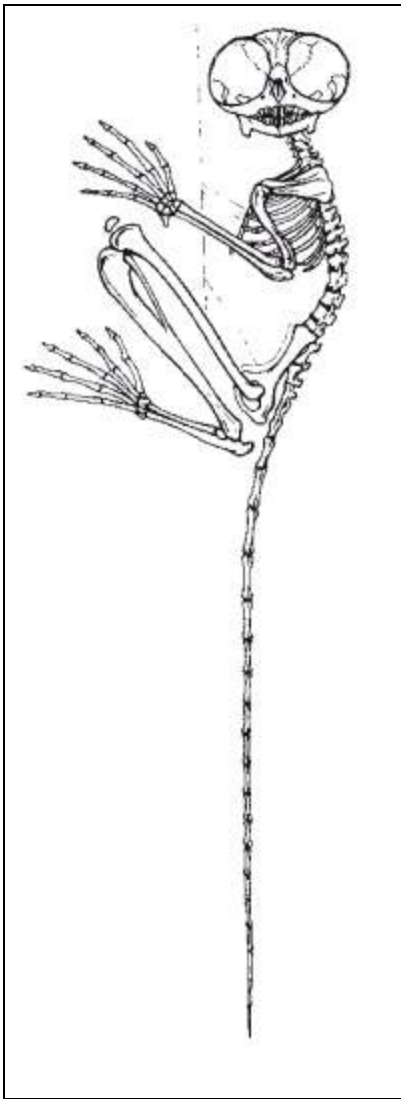
Рандеву № 7

Долгопяты

Рандеву № 7 происходит 58 млн лет назад, в палеоценовую эпоху, в густых лесах. Здесь мы приветствуем небольшую группу долгопятов. Антропоиды и долгопяты объединяются в кладу сухоносые обезьяны (*Haplorhmi*), которая включает и сопредка № 7, нашего прародителя примерно в шестимиллионном поколении, и его потомков: долгопятов, обезьян Старого и Нового Света, человекообразных обезьян.

Первое, на что обращаешь внимание, увидев долгопята, – его глаза. Если смотреть на его голову, то кроме глаз, там почти ничего нет: глаза на лапках – вот вполне исчерпывающая характеристика долгопята. Каждый глаз по размеру примерно соответствует мозгу этого животного. Кроме того, у долгопята очень широкие зрачки. При взгляде на голову долгопята спереди кажется, что на нем пара модных очков. Из-за огромного размера глаз ими трудно вращать в глазницах, но долгопяты, как и некоторые совы, отлично справились с задачей. У них очень гибкая шея, которая позволяет поворачивать голову почти на 360°. Глаза у долгопятов большие по той же причине, что у сов и ночных обезьян: образ жизни. Долгопятам приходится довольствоваться лунным и звездным светом, и они должны использовать каждый доступный фотон.

В глазах других ночных млекопитающих есть зеркальце (*tapetum lucidum*) – отражающий слой позади сетчатки, который возвращает прошедшие сквозь нее фотоны. В результате пигменты в сетчатке могут использовать их повторно. Именно из-за зеркалец легко заметить в темноте кошек и других ночных млекопитающих [\[27\]](#). Для этого нужно просто посветить фонариком вокруг. Это привлечет внимание находящихся поблизости животных, и они из любопытства будут смотреть на свет. Иногда, просто поведя фонариком, можно обнаружить множество глаз. Если бы электрический свет был естественной составляющей среды, в которой эволюционировали животные, у них скорее всего не появился бы *tapetum lucidum*, – слишком предательский это признак.



У долгопятов, как ни странно, нет зеркалец. Выдвинуто предположение, что в эволюции их предков, так же, как и предков других приматов, была стадия дневного образа жизни, во время которой они утратили *tapetum lucidum*.

Это подтверждается тем, что у долгопятов та же необычная система цветового зрения, что и у большинства обезьян Нового Света. Несколько групп млекопитающих, вынужденных вести ночной образ жизни во времена расцвета динозавров, после вымирания последних перешли к дневному образу жизни. Впоследствии долгопяты вернулись к ночному режиму, но по каким-то причинам не вернули себе зеркальца. Поэтому, чтобы не отставать от животных с зеркальцами, они научились улавливать максимальное количество фотонов за счет увеличения размера глаз^[28].

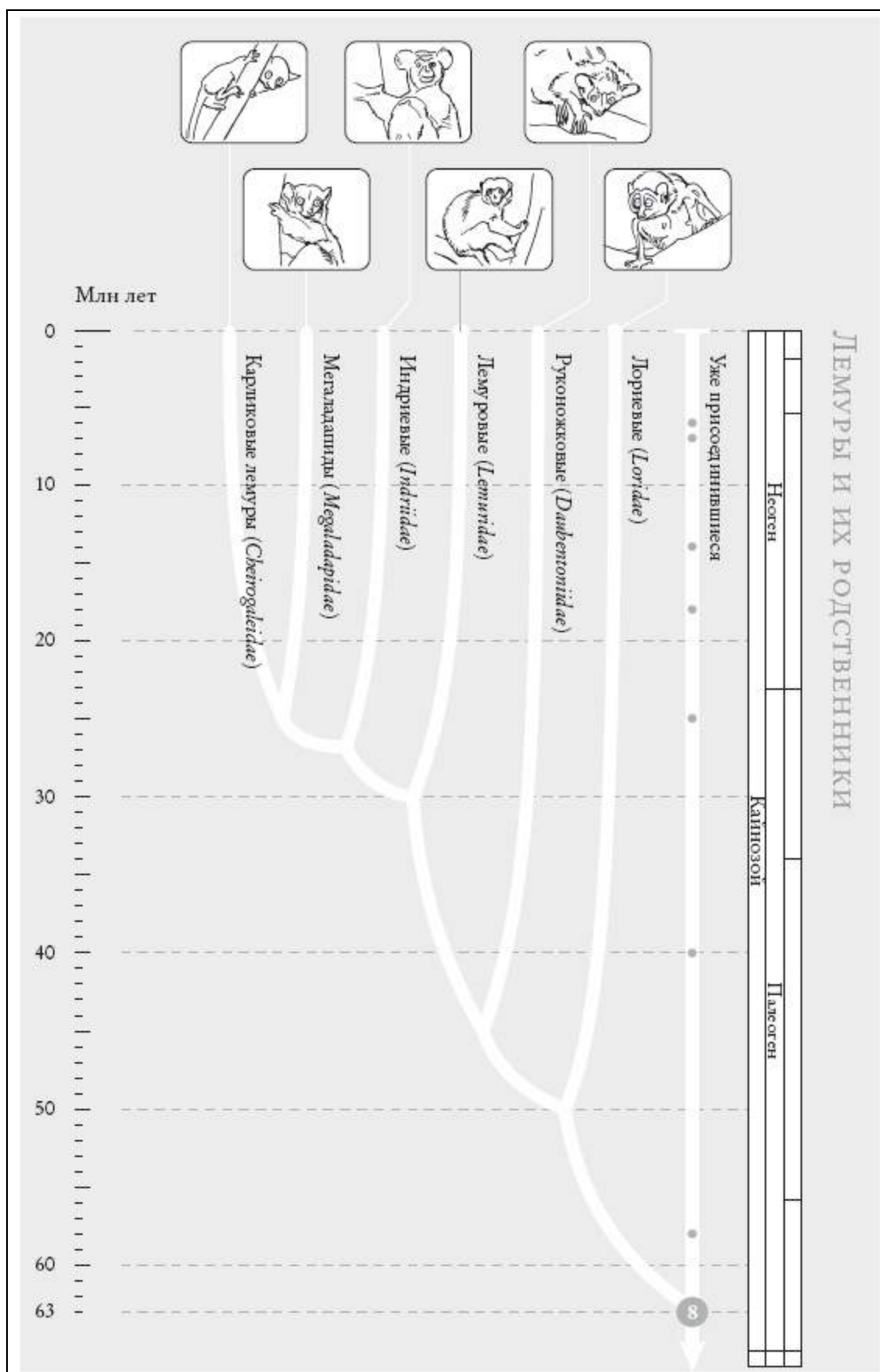
У других потомков сопредка № 7, обезьян Старого и Нового Света, *tapetum lucidum* отсутствует. Это неудивительно: все они, кроме ночных обезьян Южной Америки, ведут дневной образ жизни. Что касается южноамериканских ночных обезьян, то они, как и долгопяты, компенсировали отсутствие зеркалец большими глазами (хотя не настолько большими). Можно предположить, что у сопредка № 7 тоже не было *tapetum lucidum* и он вел дневной образ жизни.

Что еще можно о нем сказать? За исключением дневного образа жизни, в остальном он, вероятно, напоминал долгопята. Это предположение основано на ископаемых омидах (*Otomyidae*), датированных примерно тем же периодом. Сопредок № 7, возможно, был кем-то

вроде омомида, а омомиды, в свою очередь, были очень похожи на долгопятов. Глаза у них были не огромными, как у современных долгопятов, но достаточно большими, чтобы служить доказательством ночного образа жизни. Возможно, сопредок № 7 был “дневной” версией омомида. Одна ветвь его потомков осталась дневной и привела к обезьянам Старого и Нового Света и человекообразным обезьянам. А вторая вернулась к ночному образу жизни и превратилась в современных долгопятов.

Что еще любопытного есть у долгопятов? Они выдающиеся прыгуны, с длинными, как у лягушки или кузнечика, ногами. Долгопяты умеют прыгать более чем на три метра в длину и на полтора метра вверх. Их иногда называют пушистыми лягушками. Вероятно, не случайно у них, как у лягушек, две кости в задних лапах – большая и малая берцовая – объединяются, образуя прочную кость *tibiofibula*. У долгопятов, как и у антропоидов, пальцы оканчиваются не когтями, а ногтями. И лишь на втором и третьем пальцах у них специальные когти для груминга.

Мы не можем с уверенностью указать место randevу № 7. Могу только обратить ваше внимание на то, что Северная Америка богата ранними ископаемыми омомидами интересующего нас периода, а также на то, что в те времена Северную Америку соединял с Евразией прочный мост – современная Гренландия. Так что не исключено, что сопредок № 7 жил в Северной Америке.



Лемуры и их родственники. Современных приматов делят на две группы: лемуры с их родственниками – и все остальные. Датировка расхождения групп спорна: некоторые ученые считают, что оно произошло на 20 млн лет раньше, чем на схеме (в этом случае увеличивается, соответственно, возраст сопредков №№ 9, 10, 11). Пять семейств мадагаскарских лемуров (ок. 30 видов) и лори (18 видов) объединяются в группу мокроносые приматы (*Strepsirrhini*). Порядок ветвления филогенетического дерева *Strepsirrhini* остается спорным.

Рандеву № 8

Лемуры, галаго и их родственники

Приняв в компанию долгопятов, мы отправляемся на рандеву, где к нам присоединятся лемуры, потто, галаго и лори. Вместе с долгопятами их традиционно объединяли в группу полуобезьян. Однако сегодня всех полуобезьян, кроме долгопятов, относят к мокроносым обезьянам (*Strepsirrhmi*). Это греческое название означает “изогнутые ноздри” (дословно – “нос гребешком”: имеется в виду, что их ноздри напоминают ноздри собаки). Остальных приматов, включая и нас, относят к сухоносым обезьянам – *Haplorhini* (по-гречески – “простой нос”).

Таким образом, на рандеву № 8 мы, сухоносые, встречаем своих мокроносых родственников. Большинство их – лемуры. Что касается даты этого рандеву, то на этот счет есть разные мнения. Возьмем значение в 63 млн лет назад – эта дата общепринята и находится “перед” нашим перемещением в меловой период. Просто имейте в виду, что некоторые ученые датируют рандеву № 8 более ранним временем – меловым периодом. Около 63 млн лет назад растительность и климат на Земле только восстановились после потрясения в конце мелового периода (тогда вымерли динозавры – см. “Великая меловая катастрофа”). Мир тогда был лесистым и влажным и по крайней мере на северных континентах имелось обилие цветковых и небольшое количество листопадных хвойных растений.

Здесь мы и встречаем сопредка № 8, занятого поисками фруктов и, возможно, насекомых в ветвях. Этот последний общий предок современных приматов – наш прауродитель в семимиллионном поколении. Ископаемые, благодаря которым мы можем реконструировать облик сопредка № 8, включают большую группу так называемых плезиадапиформов. Они жили примерно в нужное нам время и обладали рядом признаков, предположительно имевшихся у общего предка приматов. Однако такие признаки были не у всех плезиадапиформов, поэтому их близость к предку приматов спорна.

Большинство современных мокроносых обезьян – это лемуры, которые живут только на Мадагаскаре. (Речь о них пойдет ниже.) Остальные мокроносые обезьяны делятся на две большие группы: галаго, которые передвигаются прыжками, и лори и потто, передвигающиеся ползком. Когда мне было три года, я жил в Ньясаленде (ныне Малави). У нас был домашний галаго, Перси, которого принес кто-то из местных. Судя по всему, тот галаго был сиротой. Он был крошечным настолько, что мог сидеть на краю стакана с виски, опуская туда лапу и с явным удовольствием ее облизывая. Днем он спал, уцепившись за балку в ванной комнате. Когда у него наступало “утро” (и наш вечер), он, если родителям не удавалось его поймать (а им почти никогда не удавалось, потому что он был проворен и прыгуч), забирался на москитную сетку над моей кроватью и мочился. Однако прыгая на кого-то, он не мочился перед этим на свои лапы, что свойственно почти всем галаго. Считается, что “умывание мочой” нужно, чтобы оставлять запаховые метки. Это объясняет, почему наш галаго этого не делал: он был еще мал. Есть и альтернативное объяснение: моча нужна галаго для того, чтобы улучшить сцепление лап с ветками. Не очень понятно, почему наш галаго не следовал этому обычаю.

Я никогда не узнаю, к какому из 17 видов галаго принадлежал Перси. Ясно лишь, что он относился к тем мокроносым обезьянам, которые прыгают, а не ползают. К ползающим

видам относятся африканские потто и азиатские лори. Передвигаются они очень медленно, в особенности толстые лори Южной и Юго-Восточной Азии. Они коварны: ползут по ветке, пока добыча не окажется в зоне досягаемости, – и тогда делают молниеносный выпад.

Галаго и потто напоминают о том, что тропический лес – это трехмерное, вроде моря, пространство. При взгляде на лес сверху “волны” вздымаются до самого горизонта. Но если нырнуть в темнозеленую глубину, можно увидеть, что он совсем как море. Лесные животные, как рыбы в море, перемещаются по этим уровням вертикально и горизонтально. Но, как и в море, каждый вид специализируется на жизни в определенном уровне. Ночью кроны деревьев в лесах Западной Африки оккупированы крошечными галаго, которые охотятся на насекомых, и потто, которые питаются фруктами. Ниже, под кронами, обитают иглокоготные галаго. Они прыгают по стволам, цепляясь острыми коготками. На следующем уровне, в подлеске, золотой потто и его близкий родственник ангаватибо охотятся на гусениц. На рассвете ночные галаго и потто уступают место дневным обезьянам, которые тоже распределяются по уровням. Такая же ярусность наблюдается в лесах Южной Америки, где можно найти до семи видов (сумчатых) поссумов, каждый из которых живет на своем уровне.

Лемуры произошли от группы ранних приматов, которая оказалась изолирована на Мадагаскаре в тот период, когда в Африке эволюционировали обезьяны. Мадагаскар – большой остров и хорошо подходит на роль лаборатории для естественных экспериментов. О Мадагаскаре нам расскажет один из лемуров, руконожка айе-айе (*Daubentonia*). Это очень нетипичный лемур. Я не запомнил, что именно мудрый Гарольд Пьюзи, ветеран лекционных залов, рассказывал о лемурах моему поколению зоологов в Оксфорде. Но я хорошо помню рефрен, которым Пьюзи сопровождал едва ли не каждое предложение в рассказе о лемурах: “Кроме руконожки!” Вопреки внешнему виду, руконожка – вполне достойный представитель лемуров, а лемуры – самые знаменитые обитатели острова Мадагаскар. “Рассказ Айе-айе” – это рассказ о Мадагаскаре, образцовой биогео-графической лаборатории.

Рассказ Айе-айе

Один британский политик как-то описал конкурента (который позднее стал лидером партии) как человека, “в котором есть что-то ночное”. При взгляде на айе-айе складывается именно такое впечатление, и это не случайно: она ведет целиком ночной образ жизни. Из всех ночных приматов айе-айе самая крупная. На ее мертвенно-бледной морде выделяются необычайно широко расставленные глаза. Пальцы у нее абсурдно длинные, похожие на пальцы ведьм Артура Рэкхема. Однако у айе-айе есть серьезные причины, чтобы иметь такие пальцы: айе-айе с короткими пальцами почему-то отсеивались естественным отбором. Теория естественного отбора вполне позволяет делать подобные предположения, потому что наука уже не нуждается в доказательствах ее правильности.

Средний палец у руконожки необычный: чрезвычайно длинный и тонкий даже по меркам айе-айе. Он нужен, чтобы делать отверстия в погибших деревьях и выковыривать личинки. Айе-айе ищет добычу в стволах, простукивая их длинным пальцем и прислушиваясь к звуку, который указывает на наличие под корой насекомого [\[29\]](#). Однако это не единственное применение среднего пальца. В Университете им. Дьюка, где живет, безусловно, самая многочисленная община лемурув за пределами Мадагаскара, я видел айе-айе, которая с непередаваемым изяществом ковыряла длинным средним пальцем в носу. Дуглас Адамс посвятил айе-айе замечательную главу книги “Последний шанс увидеть”, посвященной своим путешествиям с зоологом Марком Карвардайном.

Айе-айе – ночной лемур. Это существо будто составлено из частей других животных. Оно напоминает большую кошку с ушами летучей мыши, зубами бобра, хвостом, похожим на большое страусиное перо, средним пальцем, похожим на сухую веточку, и огромными глазами, которые будто смотрят мимо вас в иной мир, прямо за вашим левым плечом... Как и почти все остальные животные Мадагаскара, айе-айе не встречается нигде, кроме этого острова.

Какое выразительное описание! И как прискорбно потерять его автора. Книга “Последний шанс увидеть” Адамса и Карвардайна была написана с целью привлечения внимания к тяжелому положению вымирающих видов. Около 30 современных видов лемурув – на самом деле жалкие остатки обширной фауны, населявшей Мадагаскар, пока около 2 тыс. лет назад туда не пришли люди.

Мадагаскар – это осколок Гондваны, около 165 млн лет назад отделившийся от участка суши, который сейчас является Африкой. Окончательно Мадагаскар отделился от Индостана около 90 млн лет назад. Такой порядок событий может показаться удивительным. Но после того как Индостан избавился от Мадагаскара, он с необычайным (по геологическим меркам) проворством устремился прочь.

Все наземные обитатели Мадагаскара являются потомками либо древней флоры и фауны Гондваны, либо немногочисленных иммигрантов, приплывших сюда на плотках (кроме летучих мышей, по-видимому, прилетевших на Мадагаскар откуда-то еще, и животных, занесенных людьми). Этот остров представляет собой естественный ботанический и зоологический сад, в котором живет около 5 % всех видов наземных растений и животных планеты, причем 80 % их не встречается больше нигде. Однако,

несмотря на удивительное богатство видов, Мадагаскар примечателен отсутствием ряда основных групп животных. Так, в отличие от Африки или Азии, на Мадагаскаре нет антилоп, лошадей или зебр, нет жирафов, слонов, кроликов, прыгунков, совершенно не представлены кошачьи и псовые. То есть здесь нет типичной африканской фауны. Есть, правда, кустарниковые свиньи, однако они, похоже, появились на острове недавно – возможно, вместе с людьми. (Мы вернемся к айе-айе и другим лемурам в конце этого рассказа.)

На Мадагаскаре обитает три родственных вида семейства мангустовые. Судя по всему, их предок переселился сюда из Африки, после чего разделился на три вида. Самый известный – фосса. Она похожа на гигантского мангуста размером с бигля, но с очень длинным хвостом. Более мелкие родственники фоссы – фаланук и фаналока (латинское название фаналоки – *Fossa fossa*, что вносит некоторую путаницу).

Существует группа из девяти родов типично мадагаскарских грызунов, которых объединяют в подсемейство *Nesomytae*. Оно включает гигантских роющих крысоподобных животных, лазающих по деревьям грызунов, так называемого болотного хомяка с косматым хвостом и прыгающую тушканчикоподобную форму. Ученые долго пытались понять, появились эти странные мадагаскарские грызуны в результате одной волны миграции или нескольких. Если бы у этих грызунов был единый предок, это значило бы, что после прибытия на Мадагаскар его потомки эволюционировали, заполнив экологические ниши грызунов: это вполне по-мадагаскарски. Но последние молекулярные данные указывают на то, что несколько видов с африканского континента ближе некоторым мадагаскарским грызунам, чем сами эти грызуны друг другу. Казалось бы, это должно говорить о многократных миграциях из Африки. Однако, как ни странно, при внимательном изучении данных становится ясно, что вероятнее первая гипотеза. Похоже, все мадагаскарские грызуны происходят от одного предка, который переселился сюда из *Индии*. Если так, то родство с двумя африканскими грызунами означает, что позднее грызуны переправлялись на плотках из Мадагаскара в Африку. То есть предки африканских видов приплыли из Индии через Мадагаскар. Похоже, плавать на плотках по Индийскому океану можно было лишь в западном направлении. И, напоминая, Индостан в то время был ближе к Мадагаскару, чем сейчас.

Шесть из восьми современных видов баобабов растут только на Мадагаскаре, а пальм на Мадагаскаре больше, чем во всей Африке: 130 видов. Некоторые ученые считают, что именно на Мадагаскаре появились хамелеоны. Ведь две трети всех видов хамелеонов – коренные мадагаскарцы. Существует также исключительно мадагаскарское семейство похожих на землероек тенреков. Когда-то их относили к отряду насекомоядные, однако сегодня включают в группу афротериев, с которой мы познакомимся на рандеву № 13. Они, по-видимому, прибыли на Мадагаскар из Африки в виде двух различных популяций-основателей, опередив всех остальных млекопитающих. Теперь их 27 видов. Некоторые из них похожи на ежей, другие – на землероек. Есть и такие, которые живут в основном под водой, подобно водяной землеройке. Но это сходство развилось конвергентно, то есть независимо. Это типично для Мадагаскара. На острове никогда не было “настоящих” ежей или водяных землероек, и тенреки, оказавшись на Мадагаскаре, эволюционировали в подобие ежей и водяных землероек.

На Мадагаскаре нет обезьян, и остров безраздельно принадлежит лемурам. По счастливой случайности, около 63 млн лет назад популяция-основатель ранних мокроносых

приматов попала на Мадагаскар. Мы не знаем, как это произошло. Эволюционное расхождение (рандеву № 8 около 63 млн лет назад) произошло позднее, чем отделение Мадагаскара от Африки (165 млн лет назад) и Индостана (88 млн лет назад). Поэтому мы не можем сказать, что предки лемуру с самого начала жили на Гондване. Я уже несколько раз использовал словосочетание “переправа на плотках” для обозначения “статистически маловероятной переправы через море неизвестным нам способом, которое должно было произойти всего один раз и которое, судя по последствиям, действительно произошло по меньшей мере один раз”. Как мы видели (рандеву № 6), “переправа на плотках” – в целом обычное событие. Классический пример – стремительная повторная колонизация того, что осталось от острова Кракатау после извержения там вулкана в 1883 году. Об этом замечательно рассказал Эдвард Осборн Уилсон в книге “Разнообразие жизни”.

На Мадагаскаре последствия удачной переправы поистине впечатляющи: там появились лемуры, большие и маленькие – от карликового мышиноного лемура, который меньше хомяка, до недавно вымершего *Archaeomdms*, который был тяжелее самца гориллы и напоминал медведя. Там появились обыкновенные лемуры, например кошачий (кольцехвостый) лемур с длинным полосатым хвостом, который с поразительной легкостью перемахивает с ветки на ветку, а также танцующий лемур (сифака Верро) из семейства индриевые, который в искусстве передвижения на двух ногах уступает, пожалуй, только человеку.

И, конечно, нельзя забывать о айе-айе, главной героине этой истории. Наш мир станет гораздо более унылым местом, если айе-айе вымрет, а я подозреваю, это вполне может случиться. Но мир без Мадагаскара стал бы не просто более унылым – он стал бы просто убогим. Утратив Мадагаскар, мы лишились бы около тысячной доли суши – и 4 % видов животных и растений.

Мадагаскар для биолога – настоящий рай. На нашем пути это первый из пяти больших (в некоторых случаях огромных) островов, изоляция которых в ключевые моменты развития Земли принципиально изменила состав фауны млекопитающих. И не только млекопитающих: примерно то же произошло с насекомыми, птицами, рыбами, а также растениями. Ближе к концу путешествия к нам присоединятся самые дальние из родственников, и мы увидим, что есть другие, подобные Мадагаскару, острова – и не все они представляют собой участки суши. Из “Рассказа Цихлиды” мы узнаем, что любое крупное африканское озеро – это самый настоящий Мадагаскар, где аналогами лемуру являются цихлидовые рыбы.

Вот острова или континенты, определившие ход эволюции млекопитающих (в порядке нашего знакомства с ними): Мадагаскар, Лавразия (северный континент, который был когда-то изолирован от южного – Гондваны), Южная Америка, Африка и Австралия. Гондвану тоже можно внести в этот список, потому что, как мы увидим на рандеву № 15, на этом материке тоже существовала уникальная фауна – до тех пор, пока Гондвана не раскололась на континенты Южного полушария. “Рассказ Айе-айе” продемонстрировал нам своеобразие флоры и фауны Мадагаскара. Что касается Лавразии, то это родина и эволюционный полигон для огромного числа пилигримов, с которыми мы познакомимся на рандеву № 11. На рандеву № 12 к нам присоединятся неполнозубые. Начальные этапы их эволюции проходили в Южной Америке. На рандеву № 13 мы встретим афротериев, другую чрезвычайно разнообразную группу млекопитающих, появившуюся в Африке. Затем, на рандеву № 14, придет черед Австралии и сумчатых. Мадагаскар – это образцовый микромир, достаточно большой для того, чтобы служить репрезентативной моделью, и достаточно

маленький для того, чтобы можно было его исчерпывающе описать.

Великая меловая катастрофа

Рандеву № 8, где мы встречаемся с лемурами, происходит 63 млн лет назад. Это наше последнее рандеву перед тем, как мы преодолеем барьер в 65 млн лет. Это так называемая мел-третичная или мел-кайнозойская граница, которая отделяет кайнозой (эпоху млекопитающих) от предшествующего ему мезозоя (эпохи динозавров)^[30]. Мел-третичная граница стала переломным моментом в истории млекопитающих. До этого они были мелкими, похожими на землероек ночными насекомоядными существами и не могли развернуться под гнетом рептилий, которые господствовали на Земле более 100 млн лет. Однако внезапно господству рептилий пришел конец, и потомки землероек стремительно (по геологическим меркам) заняли экологические ниши, оставленные динозаврами.

Что вызвало катастрофу? Трудно сказать. В то время на Индостане наблюдалась повышенная вулканическая активность: лава разлилась на 1 млн км² (Деканские траппы). Это радикально изменило климат. Однако многочисленные данные указывают на то, что смертельный удар, нанесенный по флоре и фауне мелового периода, был внезапным и разрушительным. Есть мнение, что Землю поразил метеорит или комета. Как известно, следователи умеют восстанавливать картину событий по сигаретному пеплу и отпечаткам обуви. Пеплом в данном случае служит рассеянный по миру слой иридия, который находят в соответствующих геологических пластах. Иридий редко встречается в земной коре, но часто входит в состав метеоритов. В результате гипотетического удара метеорит должен был превратиться в пыль, которая рассеялась в атмосфере и в конечном счете выпала бы дождем. А отпечаток – в данном случае гигантский (около 180 км диаметром и 20 км в глубину) метеоритный кратер Чиксулуб на полуострове Юкатан.

В космосе много объектов, которые перемещаются в случайных направлениях с разной скоростью. При этом объектов, которые движутся быстрее нас, гораздо больше, чем тех, что движутся медленнее. Поэтому большинство небесных тел, которые сталкиваются с нашей планетой, движутся с огромной скоростью. К счастью, обычно они небольшие и сгорают в атмосфере. Некоторые из космических объектов достаточно велики, чтобы на пути к поверхности планеты разрушиться лишь частично. И только раз в несколько десятков миллионов лет с Землей сталкивается по-настоящему крупный метеорит. Вследствие высокой скорости относительно Земли эти массивные объекты при столкновении выделяют огромное количество энергии. Летящая пуля из-за высокой скорости обжигает плоть. Однако скорость метеорита или кометы при столкновении, вероятно, превышает скорость самой быстрой пули. И если пуля весит несколько граммов, то масса небесного тела, которое положило конец меловому периоду и господству динозавров, измерялась в гигатоннах. Звук от удара, облетевший планету со скоростью тысяча километров в час, должен был оглушить всех существ, не сгоревших при взрыве, не погибших от ударной волны, не утопленных 150-метровым цунами и не сгинувших при землетрясении, в тысячу раз более сильном, чем землетрясение в районе разлома Сан-Андреас. И это было только начало. Затем пришли лесные пожары, дым, пыль и пепел, затмившие Солнце и вызвавшие двухлетнюю зиму, которая погубила большинство растений и нарушила пищевые цепочки по всему миру.

Неудивительно, что динозавры, за исключением птиц, погибли – и не только динозавры, но и около половины остальных видов животных, особенно морских^[31].

Удивительно, что кто-то вообще пережил ту катастрофу. Тут следует заметить, что катастрофа, положившая конец мелу и динозаврам, не самая крупная в истории Земли. Эта “честь” принадлежит массовому вымиранию, которое ознаменовало конец пермского периода около 250 млн лет назад. В тот раз с лица Земли исчезли около 95 % видов. Согласно последним данным, причиной глобального вымирания также стала комета или метеорит, только гораздо большего размера. Довольно неприятно осознавать, что такая катастрофа ждет нас в любой момент. Но все-таки нам повезло немного больше, чем динозаврам в меловом периоде или пеликозаврам в пермском периоде, ведь астрономы могут предупредить нас за несколько лет или хотя бы месяцев. Впрочем, это никого не спасет, потому что на современном уровне развития техники мы ничего не можем сделать для предотвращения катастрофы. К счастью, ее вероятность в течение жизни конкретного человека близка к нулю. В то же время вероятность того, что это случится при жизни *какого-нибудь* человека, близка к единице. Страховые компании просто не заглядывают так далеко в будущее. А несчастные, с которыми это случится, возможно, будут уже не людьми, а кем-то еще. Потому что с высокой вероятностью мы к тому времени уже вырем.

Разумно уже сейчас подумать о том, как защититься. Современного уровня развития нашей техники хватило бы только на то, чтобы свести ущерб к минимуму: создать запас семян, домашних животных, машин, включая компьютеры и базы данных с накопленным человеческим знанием. Все это должно храниться в подземных бункерах, где также получит убежище группа избранных (тут, правда, нам придется решить этическую проблему). Но этого, конечно, мало: лучше найти способ предотвратить катастрофу, отклонив метеорит от курса либо разрушив его. Впрочем, пока мы можем об этом только мечтать. Политики выдумывают угрозы, исходящие от иностранных государств, чтобы получить финансирование или голоса избирателей. Вместо этого они могли бы использовать потенциальное столкновение с метеоритом, которое отвечает их низменным целям ничуть не хуже, чем “империя зла” или загадочный “терроризм”. Кроме того, угроза метеорита заставит страны объединиться. Сама технология борьбы с метеоритами должна быть чем-то вроде “Звездных войн” и включать механизмы, которые используются для космических исследований. Единодушное осознание опасности может как ничто другое способствовать сплочению людей – а не их разобщению, как сейчас.

Если мы существуем, значит, наши предки пережили и пермское, и меловое вымирание. Ясно, что обе эти катастрофы, а также другие, о которых мы здесь не упоминаем, были для них малоприятным событием. Но каким-то чудом они выжили: пусть оглохшие и ослепшие, но все же способные к размножению – иначе нас бы не было. Возможно, в то время они впали в спячку и не просыпались, пока не закончилась ядерная зима, которая, как принято считать, должна наступать после таких катастроф. Зато потом, в ходе эволюции, они были сполна вознаграждены за терпение. Пережившие меловую катастрофу уже могли не бояться динозавров. Кроме того, им больше не нужно было конкурировать с динозаврами за ресурсы. Вы можете возразить, что у этой медали была и обратная сторона: у млекопитающих не осталось динозавров, которыми можно было питаться. Однако это не такая уж серьезная потеря: динозавры в среднем были крупнее млекопитающих. Ни у кого нет сомнений, что расцвет млекопитающих наступил после мел-третичной границы. Однако вопрос, как именно шло развитие млекопитающих и как оно соотносилось с датами наших рандеву, является спорным. Для описания этих событий есть три модели. Они во многом пересекаются, и для простоты я представлю их в крайних формах. Кроме того, я поменяю их

обычные названия на следующие: модель большого взрыва, модель замедленного взрыва, модель без взрыва. Некоторые их аспекты находят отражение в спорах по поводу так называемого кембрийского взрыва, о котором мы поговорим в “Рассказе Онихофоры”.

Модель большого взрыва. Согласно крайней версии этой модели, меловую катастрофу пережил всего один вид млекопитающих, который стал своего рода палеоценовым Ноем. Сразу после катастрофы его потомки приступили к взрывному размножению и расселению. В данной модели большинство рандеву происходят сразу после катастрофы, по нашу сторону мел-третичной границы.

Модель замедленного взрыва предполагает, что сразу после катастрофы наблюдался взрыв разнообразия млекопитающих. Согласно этой теории, млекопитающие произошли не от одного только Ноя, поэтому в данной модели большая часть рандеву предшествует мел-третичной границе. После внезапного исчезновения динозавров многочисленные линии мелких, похожих на землероек млекопитающих заполнили экологические ниши динозавров. Одни “землеройки” стали плотоядными, другие – приматами, и так далее. Эти линии “землероек”, которые, впрочем, были довольно похожи, имели каждая свою родословную, а их общий предок жил еще в меловом периоде, при динозаврах. До мел-третичной границы линии эволюционировали независимо. Затем, после вымирания динозавров, в линиях более или менее одновременно произошло нечто вроде взрывного видообразования. Суть данной модели в том, что общие предки современных млекопитающих жили задолго до мел-третичной границы, хотя до исчезновения динозавров они слабо отличались друг от друга внешним видом и образом жизни.

Модель без взрыва. Здесь мел-третичная граница вообще не рассматривается как событие, нарушившее непрерывность эволюции млекопитающих. Согласно этой модели, млекопитающие эволюционировали как ни в чем не бывало и до мел-третичной границы, и после. Как и в модели замедленного взрыва, общие предки современных млекопитающих жили до мел-третичной границы. Но в этой модели ко времени вымирания динозавров различные ветви млекопитающих успели довольно сильно разойтись.

Молекулярные (в основном) и геологические (все чаще) данные свидетельствуют в пользу модели замедленного взрыва. Большинство основных точек ветвления на филогенетическом древе млекопитающих датируются меловым периодом. Однако большинство млекопитающих в эпоху динозавров были очень похожи. Так было до тех пор, пока вымирание динозавров не предоставило млекопитающим возможность ворваться в эпоху млекопитающих – кайнозой. Некоторые представители основных линий млекопитающих не очень изменились с тех времен и поэтому до сих пор похожи друг на друга – несмотря на то, что их общие предки жили в глубокой древности. Так, обыкновенные землеройки и длиннохвостые, или землеройковые, тенреки внешне очень сходны. Судя по всему, это сходство возникло не в результате конвергентной эволюции, а сохранилось с давних времен. Их общий предок (сопредок № 13) жил, как принято считать, около 105 млн

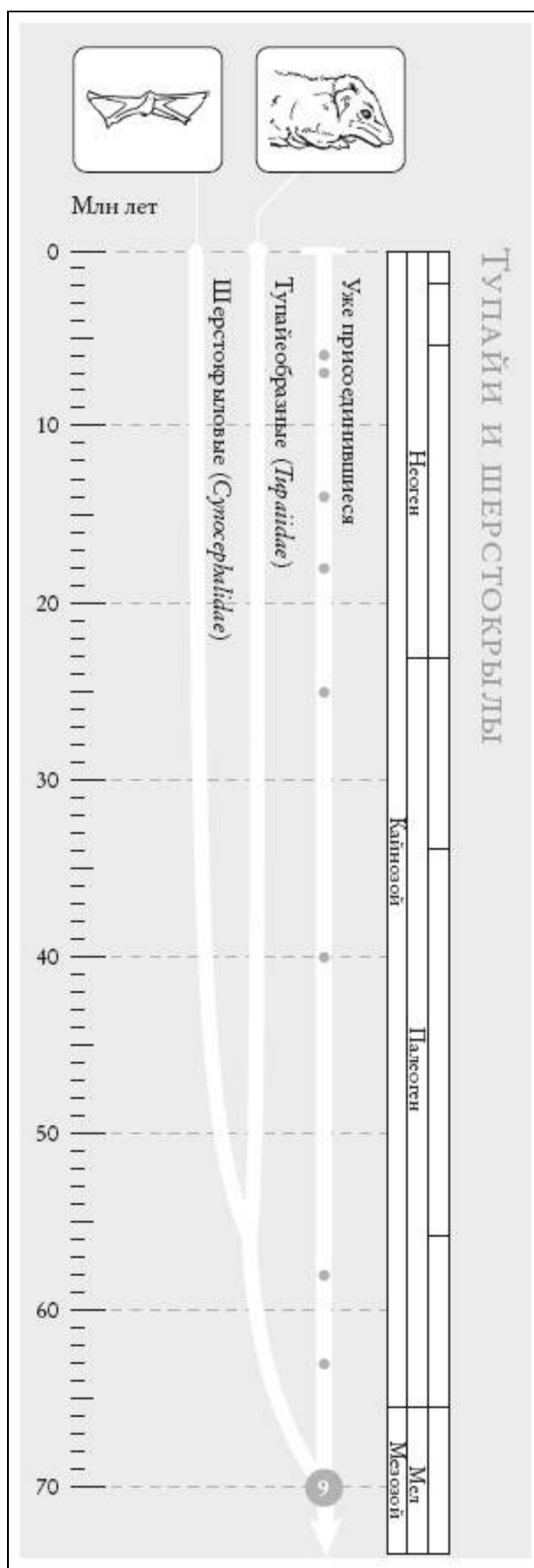
лет назад, то есть от мел-третичной границы его отделяло примерно то же время, как от мел-третичной границы – от современности.

Рандеву № 9

Шерстокрылы и тупайи

Рандеву № 9 назначено 70 млн лет назад. Это эпоха динозавров, и расцвет млекопитающих еще не начался. Кстати, именно тогда начался расцвет цветковых растений. Несмотря на то, что они уже давно были разнообразными, их распространение сдерживало постоянное разрушение ландшафта: неуклюжие динозавры вырывали растения с корнем, пожары уничтожали леса. Однако к рандеву № 9 цветковые растения все-таки успели эволюционировать и уже включали ряд деревьев верхнего яруса, а также многочисленные кустарники подлеска. Сопредок № 9 – наш прародитель примерно в десятиллионном поколении – объединяет нас с двумя группами похожих на белок млекопитающих. Точнее, представители первой группы похожи на белок, а второй – скорее на белок-летяг. Сейчас известно восемнадцать видов тупай и два вида шерстокрылов, или “летающих лемурув”. Все они обитают в Юго-Восточной Азии.

Все тупайи похожи друг на друга и относятся к семейству тупайевые (*Tupaiaidae*). Большинство их, подобно белкам, живет на деревьях. Некоторые виды тупай настолько похожи на белок, что даже имеют такие же длинные и пушистые хвосты. Это сходство, однако, поверхностно. Белки – грызуны, тупайи – определенно нет. Кто же они? Землеройки?^[32] Или приматы, как считают некоторые ученые? Или ни то, ни другое? Поскольку это спорные вопросы, ученые выделили их в отряд тупайеобразные – *Scandentia* (от лат. *scandere* – лазать). На филогенетическом древе он занимает неопределенное положение. Однако мы не можем просто вынести эту проблему за скобки. В “Рассказе Шерстокрыла” я объясню свое решение объединить шерстокрылов и тупай в точку, предшествующей нашей с ними встрече.



Тупайи и шерстокрылы. Это одно из самых спорных в книге филогенетических деревьев (см. «Рассказ Шерстокрыла»). Приведенную схему, где 16 видов тупай группируются с двумя видами шерстокрылов, образуя сестринскую по отношению к приматам группу, поддерживают некоторые специалисты по молекулярной систематике. Датировка этого (и следующего) рандеву остается спорной.

На рис. (слева направо): малайский шерстокрыл (*Suroscerphus variegatus*), малайская тупайя (*Tupaia belangeri*).

Шерстокрылов долго называли летающими лемурами. Можно справедливо возразить, что они и не “летающие”, и не “лемуры”. Впрочем, последние данные указывают, что они даже ближе к лемурам, чем думали те, кто дал им это название. И хотя шерстокрылы, в отличие от летучих мышей или птиц, не способны к активному полету, они искусно планируют по воздуху. Филиппинский шерстокрыл (*Cynocephalus volans*) и малайский шерстокрыл (*C. variegatus*) образуют отряд *Dermoptera* (кожистокрылые). У этих шерстокрылов имеется большая кожистая перепонка (патагий), напоминающая парашют. Она имеется и у белок-летяг Америки и Евразии, а также у далеких родственников шерстокрылов – африканских шипохвостых летяг – и у сумчатых планирующих животных Австралии и Новой Гвинеи. В отличие от других планирующих млекопитающих, у шерстокрылов перепонка охватывает не только конечности, но и хвост, и простирается до кончиков пальцев. Кроме того, шерстокрылы с “крыльями” 70 сантиметров в размахе являются самыми крупными из всех планирующих млекопитающих. Шерстокрылы могут преодолеть по воздуху более 70 метров, почти не потеряв при этом высоту.

Тот факт, что перепонка у шерстокрылов тянется до кончика хвоста и пальцев, указывает на то, что они специализированы сильнее других планирующих животных. И действительно, на земле они довольно беспомощны. Этот недостаток они с лихвой восполняют в воздухе. Это требует бинокулярного зрения: не так-то просто в темноте взять курс на нужное дерево и опуститься на него. И в самом деле, у шерстокрылов большие глаза, которые обеспечивают бинокулярное зрение и способность хорошо видеть в темноте.

У шерстокрылов и тупай необычные репродуктивные системы, причем совершенно разные. Шерстокрылы в этом отношении похожи на сумчатых: их детеныши появляются на свет на ранней стадии эмбрионального развития. Не имея сумки, мать использует для этой цели свою перепонку. Хвостовая часть перепонки заворачивается вперед, образуя сумку, в которой сидит детеныш (обычно единственный). Мать при этом нередко висит вниз головой, и тогда ее перепонка превращается в подобие люльки.

Думаю, довольно приятно быть детенышем шерстокрыла. Детенышам тупай повезло меньше: мать заботится о них, пожалуй, меньше любого другого млекопитающего. У самки тупайи (по крайней мере, у нескольких видов этих животных) два гнезда: в первом живет она сама, во втором – ее детеныши. Мать навещает их один раз в 48 часов для кормления, да и то не задерживается дольше пяти-десяти минут. Поскольку у детенышей под боком нет матери, им приходится получать тепло из пищи. Молоко тупай чрезвычайно питательное.

Родственные отношения тупай с шерстокрылами и другими животными пока не установлены. Этот факт говорит о многом.

Рассказ Шерстокрыла

Шерстокрыл из Юго-Восточной Азии мог бы рассказать нам, каково это – парить во воздухе ночного леса. Но для нас, пилигримов, у него приготовлена гораздо более приземленная история. Мораль ее в том, что составленная нами схема с сопредками, рандеву и строгой последовательностью присоединения различных групп животных, – схема, которая казалась нам такой стройной, – на самом деле весьма спорна. Вполне возможно, что по мере исследований эту схему придется пересмотреть. Филогенетическое древо, представленное в этой главе, отражает одну из современных точек зрения, которую я условно поддерживаю. Согласно этой схеме, пилигримы, с которыми мы встречаемся на рандеву № 9, представляют собой команду шерстокрылов и тупай. Еще несколько лет назад на этой схеме шерстокрылов не было бы. Согласно традиционной классификации, на этом рандеву к приматам должны присоединиться лишь тупайи, а шерстокрылы примкнуть к ним гораздо позднее.

Нет гарантий, что и эта схема не подвергнется пересмотру. Свежие данные могут поддержать прежнюю точку зрения или привести к появлению новой. Так, некоторые ученые даже считают, что шерстокрылы ближе к приматам, чем тупайи. Если так, на рандеву № 9 приматы встречаются лишь с шерстокрылами, а встреча с тупайями переносится на рандеву № 10. В этом случае к номерам всех сопредков, начиная с этого момента, нужно добавить единицу. Но я эту точку зрения не разделяю.

Неопределенность – не самая приятная мораль для рассказа, однако здесь содержится важная мысль, которую мы должны усвоить, прежде чем продолжить путь в прошлое. Это касается не только данного рандеву, но и многих других. Свои сомнения я мог бы выразить, поместив на филогенетические деревья ветвления с более чем двумя ветвями (см. “Рассказ Гиббона”). Именно это сделали некоторые авторы, например, Колин Тадж в замечательном филогенетическом обзоре “Многообразие жизни”. Но политомия в некоторых точках ветвления опасна тем, что создает ложную уверенность в других точках ветвления. Революция в области систематики млекопитающих, в ходе которой были выделены группы лавразиотериев и афротериев (рандеву №№ 11, 13), произошла уже после публикации книги Таджа в 2000 году, и некоторые части классификации, которые он считал бесспорными, сейчас изменены. Если бы он решил выпустить новое издание, оно бы, конечно, было совершенно другим. Возможно, то же случится с этой книгой, и не только в отношении шерстокрылов и тупай. Спорно также положение долгопятов (рандеву № 7) и группировка миног с миксинами (рандеву № 22). Вызывает сомнения и родство афротериев (рандеву № 13) и целакантов (рандеву № 19). А последовательность рандеву, где мы встречаем медуз и гребневигов (№№ 28, 29), может оказаться обратной.

Другие рандеву (например то, где мы встречаем орангутанов) сомнений почти не вызывают. Существует и несколько пограничных случаев. Сейчас, в 2004 году, я не буду высказывать субъективных суждений о том, для каких групп можно построить полную филогению, а для каких – нет. Я рассказываю о существующих точках зрения и выражаю свои сомнения – там, где это возможно (кроме рандеву № 37, где порядок ветвления настолько ненадежен, что и самые опытные ученые не решаются строить догадки). Боюсь, со временем от некоторых (надеюсь, немногих) рандеву и соответствующих филогенетических деревьев придется отказаться в свете новых данных [\[33\]](#).

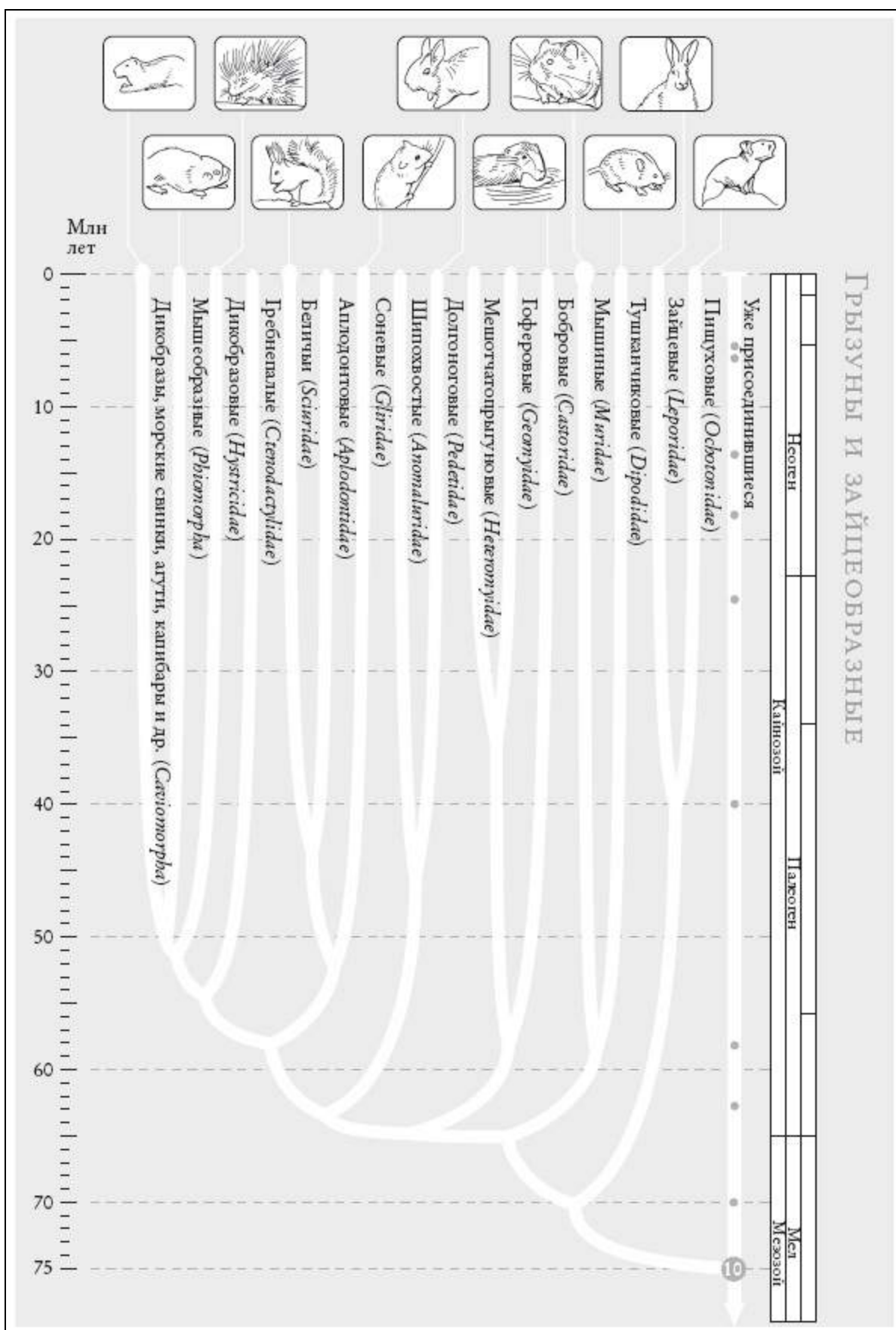
Более ранние классификации, которые не были привязаны к эволюционным стандартам, могли быть спорными – в том смысле, в каком могут быть спорными вкусы и суждения. Однако специалист по систематике всегда мог заявить, что для удобства демонстрации музейной коллекции тупай нужно объединить с землеройками, а шерстокрылов – с белками-летягами. В таких спорах единственно верного ответа просто нет. Что касается филогенетической систематики, которую я использую в этой книге, то единственное верное древо жизни существует – просто мы не знаем, какое оно [\[34\]](#). Правда, и в такой систематике остается место для субъективных суждений. Но в данном случае они касаются лишь того, каким окажется единственно верный ответ. Мы пока не знаем истину потому, что еще не проанализировали достаточно данных – особенно молекулярных. Истина ждет. Этого нельзя сказать о систематике, которая основана на вкусах или удобстве расположения экспонатов в музее.

Рандеву № 10

Грызуны и зайцеобразные

Это рандеву назначено 75 млн лет назад. Именно здесь пилигримов останавливает и окружает орда грызунов. Здесь мы приветствуем кроликов, родственных им зайцев и чуть менее близких пищух. Прежде кроликов относили к грызунам, потому что у них тоже есть выступающие вперед резцы (в этом отношении они даже превзошли грызунов и обзавелись дополнительной парой резцов). Теперь кролики вошли в отряд зайцеобразные (*Lagomorpha*), а грызунов ученые относят к отряду *Rodentia*. Однако сейчас зайцеобразных и грызунов объединяют в “когорту” грызунообразные (*Glires*). В этой книге зайцеобразные пилигримы и пилигримы-грызуны объединяются “до того”, как всем скопом присоединяются к нашему паломничеству. Сопредок № 10 – наш прародитель примерно в пятнадцатимиллионном поколении. Это наш с мышью последний общий предок. Правда, саму мышь отделяет от него куда более длинная цепочка прародителей из-за меньшей продолжительности жизни поколений.

История грызунов – пример успеха млекопитающих. Более 40 % видов млекопитающих – грызуны, и считается, что грызунов в мире больше, чем всех остальных млекопитающих. Крысы и мыши извлекли для себя немало пользы из нашей аграрной революции и, переплывая с нами моря и океаны, проникли во все уголки планеты. Они опустошают наши амбары и вредят нашему здоровью. Крысы и их наездницы-блохи повинны в распространении Черной смерти (некоторые считают, что это была бубонная чума) и тифа. Во II тысячелетии н. э. крысы забрали больше человеческих жизней, чем все войны и революции. Когда настанет апокалипсис и даже четыре его всадника падут, крысы догложут их кости. Да, именно крысы, подобно леммингам, будут копошиться на руинах цивилизации. Лемминги, кстати, тоже грызуны, – полярные полевки. Периодически их популяции по непонятным пока причинам достигают поистине чудовищных размеров и лемминги пускаются в самоубийственные массовые миграции. Хотя, вопреки распространенному мнению, преднамеренного самоубийства тут нет.



Грызуны и зайцеобразные. Ученые сходятся в том, что следует объединить ок. 70 видов зайцеобразных и ок. 2 тыс. видов грызунов (две трети относятся к семейству мышиные). Генетики считают эту группу сестринской по отношению к приматам, шерстокрылам и тупаям. Порядок ветвления в группе грызунов точно не установлен, однако подобная филогения поддерживается большей частью молекулярных данных.

На рис. (слева направо): капибара (*Hydrochaeris hydrochaeris*), капский землекоп (*Georychus capensis*), южноафриканский дикобраз (*Hystrix africae australis*), белка

обыкновенная (*Sciurus vulgaris*), орешниковая соня (*Muscardinus avellanarius*), капский долгоног (*Pedetes capensis*), бобр обыкновенный (*Castor fiber*), рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*), лесная мышовка (*Sicista betulina*), арктический беляк (*Lepus arcticus*), американская пищуха (*Ochotona princeps*).

Грызуны представляют собой грызущие устройства. Спереди у них пара сильно выступающих резцов, которые постоянно растут, чтобы компенсировать быстрое стачивание. Жевательные мышцы развиты исключительно хорошо. Клыков у грызунов нет, а между резцами и коренными зубами имеется небольшой промежуток, диа-стема, благодаря которому грызть еще удобнее. Грызуны грызут почти все. Бобры валят деревья. Землекоповые живут под землей, буквально прогрызая туннели, – они не копают передними лапами, как кроты^[35]. Грызуны заселили пустыни (гунди, песчанки), высокогорья (сурки, шиншиллы), кроны деревьев (белки, в том числе и белки-летяги), реки (водяные полевки, бобры, капибары), нижний ярус тропического леса (агути), саванны (мары) и тундру (лемминги).

Большинство грызунов величиной с мышь, но встречаются и крупные – начиная с сурков, бобров, агути, мар и заканчивая капибарами (они размером с овцу). Капибар ценят за их мясо. Как ни странно, католическая церковь наградила их почетным званием рыб, разрешив есть их мясо по пятницам, – видимо, потому, что живут капибары в воде. Однако современные капибары кажутся карликами по сравнению с не столь давно вымершими гигантскими грызунами Южной Америки. Гигантская капибара (*Protohydrochoerus*) была размером с осла. *Telicomys* был еще крупнее – с небольшого носорога. Как и гигантская капибара, он исчез во времена Великого межамериканского обмена: тогда из-за возникновения Панамского перешейка Южная Америка перестала быть островом. Эти две группы не были близкими родственниками и, судя по всему, гигантские размеры приобрели независимо.

Мир без грызунов был бы совершенно иным. Вероятность существования мира, в котором царят грызуны и нет людей, гораздо выше, чем мира без грызунов. Если ядерная война уничтожит человечество и большую часть всего живого, в краткосрочной перспективе можно смело делать ставку на выживание крыс, в долгосрочной – на их дальнейшую эволюцию. Вот как мне видится мир после Армагеддона. Ни нас, ни других крупных животных нет. Грызуны превратились в падальщиков. Они прокладывают себе путь через Нью-Йорк, Лондон, Токио, поглощают содержимое кладовых и супермаркетов, переваривают наши трупы и превращают все это в новые поколения крыс и мышей, чьи стремительно растущие популяции, выплескиваясь из городов, наводняют сельскую местность. А когда с остатками нашего бывшего изобилия покончено, грызуны бросаются друг на друга, а также на тараканов, с которыми до поры до времени делят отбросы. В период острой конкуренции небольшая продолжительность жизни поколений, сочетаясь, возможно, с повышенной в результате радиоактивного излучения скоростью мутаций, обеспечивает грызунам быструю эволюцию. С исчезновением кораблей и самолетов острова вновь становятся островами, и популяции изолируются друг от друга, не считая редких случаев обмена. Идеальные условия для эволюционной дивергенции! Спустя 5 млн лет новые виды заменят известные нам. На стада гигантских травоядных крыс охотятся саблезубые крысы^[36]. Интересно, возникнет ли по прошествии некоторого времени вид разумных крыс? Будут ли крысиные ученые проводить раскопки (разгрызки?) в культурных

слоях наших спрессованных временем городов? Смогут ли воссоздать неповторимые, нередко трагические обстоятельства, позволившие крысиной цивилизации увидеть свой звездный час?

Рассказ Мыши

Из тысяч грызунов домашняя мышь (*Mus musculus*) может поведать кое-что особенное: ни один другой вид млекопитающих, кроме нашего собственного, мы не изучали так интенсивно. Именно на мышах, а не на пресловутых морских свинках держатся медицинские, физиологические и генетические лаборатории. Мышь – одно из немногих млекопитающих, не считая нас самих, чей геном целиком прочитан.

При недавней расшифровке этих геномов выяснились несколько удивительных фактов. Во-первых, геномы млекопитающих совсем невелики: около 30 тыс. генов, даже меньше. А во-вторых, они так похожи! А ведь нам казалось, что в интересах человеческого достоинства наш геном должен быть намного больше, чем геном какой-то мышки. По крайней мере, побольше, чем 30 тыс. генов!

Последнее заблуждение привело к тому, что люди (включая тех, кто мог бы и не попадаться в эту ловушку) заключили, что роль “окружающей среды”, по-видимому, гораздо важнее, чем прежде думали – так как одних генов недостаточно для того, чтобы определить строение тела. Потрясающая наивность! На основании чего, интересно, мы можем установить, сколько генов нужно, чтобы определить строение тела? Такого рода рассуждения основаны на ошибочном подсознательном убеждении в том, что геном – что-то вроде схемы, где каждый ген отвечает за определенный участок тела. Из “Рассказа Дрозофилы” мы узнаем, что это не схема, а скорее нечто вроде кулинарного рецепта, компьютерной программы или инструкции по сборке.

Если представлять геном как схему, то у вас – большого, сложно устроенного животного – генов должно быть больше, чем у мыши: у нее и клеток меньше, и мозг не настолько развит. Но гены действуют не так. Даже аналогия с кулинарным рецептом или инструкцией по сборке может ввести в заблуждение, если ее неверно истолковать. Мой коллега Мэтт Ридли проводит другую аналогию, и она кажется мне замечательно уместной. Большая часть генома, который мы расшифровываем, – не сборник инструкций и не основная программа для построения человека или мыши, хотя часть его, конечно, такова. Если это было бы так, следовало бы ожидать, что наша программа будет длиннее, чем у мыши. Но основная часть генома скорее похожа на словарь, с помощью слов которого можно написать сборник инструкций, – или набор подпрограмм, которыми управляет основная программа. Ридли пишет, что в “Дэвиде Копперфильде” набор слов примерно такой же, как и в “Над пропастью во ржи”. Обе книги опираются на словарный запас образованного носителя английского языка. Принципиальная разница между ними – в порядке слов.

При “сборке” как человека, так и мыши эмбриология пользуется одним и тем же “словарем” генов: обыкновенным “словарем” эмбриологии млекопитающего. Различия между человеком и мышью обусловлены различным порядком, в котором выбираются и запускаются гены из “словаря”, различными участками тела, в которых это происходит, и временными паттернами их работы. Все это находится под контролем особых генов, обязанность которых – включать другие гены, входящие в состав сложных, изящно скоординированных каскадов. Но среди генов в геноме такие регуляторы составляют меньшинство.

Не поймите неправильно слово “порядок”: это не порядок, в котором гены расставлены вдоль хромосомы. С некоторыми исключениями, о которых мы узнаем из “Рассказа

Дрозофилы”, порядок генов на хромосоме произволен. Конечно, слова в словаре обычно расставляют в алфавитном порядке, но иногда, особенно в разговорниках, слова расположены в порядке удобства: слова, которые пригодятся в аэропорту, при посещении врача, в магазине и так далее. Порядок, в котором гены расположены на хромосомах, неважен. Важно то, что клеточные механизмы умеют находить нужный ген в нужное время и делают это способами, которые понятны нам все лучше. В “Рассказе Дрозофилы” мы вернемся к особым и очень любопытным случаям, где порядок расположения генов на хромосоме скорее напоминает порядок слов в разговорнике. А пока запомним: главное, что отличает мышь от человека, – не столько гены и не столько их порядок в хромосомном “разговорнике”, сколько порядок, в котором они включаются: точно так же, как Диккенс и Сэлинджер выбирали слова и составляли из них предложения.

Однако кое в чем приведенная аналогия может ввести в заблуждение. Поскольку слова короче генов, некоторые авторы уподобляют ген предложению. Но аналогия с предложением неудачна: перестановкой конечного набора предложений нельзя получить разные книги. Большинство предложений уникально. Гены же, как и слова (но не как предложения), используются снова и снова в различных контекстах. Более удачная, чем слово или предложение, аналогия для гена – набор подпрограмм в компьютере.

В “Макинтоше”, например, есть набор стандартных подпрограмм, хранящийся в *ROM (Read Only Memory)* или в “Системных файлах”, которые всегда загружаются во время запуска. Существуют тысячи подпрограмм, и каждая выполняет конкретную операцию, которая с высокой вероятностью будет многократно востребована различными программами, использующими ее каждая по-своему. Например, *ObscureCursor* прячет курсор до следующего движения “мыши”. Невидимый “ген” *ObscureCursor* вызывается всякий раз, когда вы начинаете печатать. За функциями, общими для программ “Мака” и их аналогов на компьютерах с “Виндоус” (разворачиваемое меню, полоса прокрутки, сворачиваемые окна, которые можно таскать по экрану с помощью “мыши”, и многими другими), стоит набор подпрограмм.

Причина, по которой у всех программ “Мака” одинаковый “внешний вид” (это сходство, как известно, было предметом судебных разбирательств), заключается как раз в том, что все программы “Мака”, написаны ли они “Эппл”, или “Майкрософт”, или кем-либо еще, вызывают один и тот же набор подпрограмм. Если вы программист и хотите переместить целую область экрана, например, с помощью “мыши”, вы только тратили бы время, если бы не вызвали подпрограмму *ScrollRect*. Или, если вы хотите поставить галочку в раздел разворачиваемого меню, было бы безумием писать специальный код. Просто вызовите *CheckItem*, и все будет сделано за вас. Когда вы смотрите код программы “Мака” – кем бы, на каком языке и для какой цели она ни была написана, – первое, что бросается в глаза – то, что она состоит в основном из вызовов знакомых встроенных стандартных подпрограмм. Такой набор стандартных подпрограмм доступен всем программистам. Различные программы в разных комбинациях и последовательностях сочетают вызовы этих стандартных подпрограмм.

Геном в ядре каждой клетки представляет собой набор подпрограмм ДНК, которые могут выполнять стандартные биохимические функции. Ядро клетки напоминает *ROM “Мака”*. Различные клетки, например клетки печени, костные и мышечные клетки, в разных комбинациях и последовательностях сочетают “вызовы” этих подпрограмм для выполнения конкретных функций клетки: рост, деление, выработку гормонов и так далее. Костные

клетки мышцы сильнее похожи на костные клетки человека, чем на клетки мышинной печени: они выполняют очень похожие операции и для этого вызывают одни и те же наборы стандартных подпрограмм. Этим и объясняется, почему геномы млекопитающих примерно одного размера: всем нужен примерно одинаковый набор подпрограмм.

Тем не менее костные клетки мышцы ведут себя не так, как костные клетки человека. Это также выражается в различных вызовах подпрограмм в ядре. Сам набор подпрограмм у мышцы и человека не идентичен, хотя вполне мог бы быть таковым без угрозы для основных различий между двумя видами. Чтобы сделать мышь не похожей на человека, важны не столько различия в стандартных подпрограммах, сколько различия в их вызовах.

Рассказ Бобра

“Фенотип” – это то, что находится под влиянием генов. В целом под фенотипом понимают все, что относится к телу. Но есть тонкости, вытекающие из этимологии. *Phano* по-гречески означает “показывать”, “обнаруживать”, “выявлять”, “выражать”, “раскрывать”. Фенотип – это внешнее, видимое проявление скрытого генотипа. Оксфордский словарь английского языка определяет его как “совокупность всех поддающихся наблюдению признаков индивида, рассматриваемых как следствие взаимодействия его генотипа с окружающей средой”, но предваряет это определение еще одно: “Тип организма, отличающийся от других поддающимися наблюдению признаками”.

Дарвин рассматривал естественный отбор как выживание и размножение определенных типов организмов за счет других, конкурирующих с ними. Под типами здесь не подразумеваются группы, породы или виды. Фраза “сохранение благоприятствуемых пород” из подзаголовка “Происхождения видов”, так часто понимаемая неверно, никоим образом не подразумевает породы в обычном смысле этого слова. Дарвин писал это еще до того, как генам дали имена, до того, как кто-то понял, что это такое, но, выражаясь современным языком, под “благоприятствуемыми породами” он имел в виду “носителей благоприятствуемых генов”.

Отбор направляет эволюцию лишь в той степени, в которой альтернативные типы обязаны генам своими различиями: если различия не наследуются, то избирательное выживание никак не влияет на будущие поколения. Для дарвиниста фенотипы – это проявления, по которым естественный отбор оценивает гены. Когда мы говорим, что хвост бобра уплощен, чтобы служить веслом, мы имеем в виду, что гены, фенотипическое проявление которых обеспечило уплощение хвоста, выживали благодаря преимуществам такого фенотипа. Отдельные бобры с плоскохвостым фенотипом выживали потому, что лучше плавали, а в них выживали отвечающие за это гены, которые затем передавались новым поколениям плоскохвостых бобров.

Вместе с этим выживали также гены, проявлявшиеся в острых резцах. Бобры получают за счет перетасовок генов в генофонде. Гены выживали в ряду поколений боровых предков благодаря тому, что хорошо зарекомендовали себя в сотрудничестве с другими генами из генофонда бобра и смогли обеспечить фенотипы, преуспевающие в тех условиях жизни, в которых живет бобр.

В то же время в других генофондах сохранялись альтернативные кооперации генов, создающие тела, которые выживали, занимаясь другими “ремеслами”: тигриная кооперация, верблюжья кооперация, тараканья кооперация, морковная кооперация. Моя первая книга “Эгоистичный ген” вполне могла бы называться “Кооперативный ген”, причем в самой книге при этом не нужно было бы менять ни слова. Более того, это могло бы предотвратить некоторые недоразумения (отдельные литературные критики довольствуются чтением одного только заголовка). Эгоизм и кооперация – это две стороны дарвиновской медали. Каждый ген действует в своих интересах; кооперируясь с другими генами в генофонде, который тасуется в результате полового размножения и служит для гена окружающей средой, гены строят новые тела.

Но гены бобров создают фенотипы, сильно отличающиеся от фенотипов тигров, верблюдов и моркови. Фенотип бобра – это запруда, обусловленная фенотипом плотины.

Запруда – *расширенный фенотип*, особый род фенотипа [37]. Это интересно не только само по себе, но и потому, что так легче понять, как развиваются фенотипы в обычном понимании этого слова. Мы увидим, что между расширенным фенотипом, таким как запруда, и обычным фенотипом, таким как уплощенный хвост, разница не так уж и велика.

Как можно использовать одно и то же слово – фенотип – для обозначения, с одной стороны, хвоста, а с другой – массива стоячей воды, образованного плотиной в русле реки? Дело в том, что и то, и другое – проявления генов бобра. И то, и другое эволюционировало, чтобы как можно лучше сохранять эти гены. И то, и другое связано с генами, которые они экспрессируют, сходными цепочками эмбриологических причинно-следственных связей.

Эмбриологические процессы, с помощью которых гены бобра создают хвосты, изучены пока не очень подробно, но мы понимаем, какого рода вещи там происходят. Гены в каждой клетке бобра ведут себя так, как будто “знают”, в какой они клетке. В клетках кожи те же гены, что и в костных клетках, однако в каждой ткани “включаются” разные гены (см. “Рассказ Мыши”). Во всех клетках бобрового хвоста гены ведут себя, будто “знают”, где они, и заставляют соответствующие клетки взаимодействовать так, что хвост в итоге становится плоским и лысым. Невероятно трудно выяснить, откуда гены “знают”, в какой части хвоста они находятся, но мы понимаем, как можно преодолеть эти трудности. Решение этих проблем и сами проблемы в общих чертах одинаковы, рассматриваем ли мы развитие тигриных лап, верблюжьего горба или морковных листьев.

Они примерно одинаковы и при развитии нейронных и нейрохимических механизмов, управляющих поведением. Копуля-тивное поведение бобров инстинктивно. Посредством выделения в кровь гормонов, а также с помощью нервов, контролирующих мышцы, которые двигают искусно сочлененными костями, мозг самца бобра дирижирует симфонией движений. Результат – точная координация действий с самкой. Можно с уверенностью сказать, что эта безупречная нейромышечная музыка усовершенствована поколениями естественного отбора. А это подразумевает отбор генов. В генофонде бобров выживали гены, фенотипические проявления которых в мозге, нервах, мышцах, железах, костях и органах чувств увеличивали шансы этих генов дожить до современности.

“Гены поведения” выживают точно так же, как и “гены костей” или “гены кожи”. Вы возразите, что нет генов поведения, а есть лишь гены нервов и мышц, из движений которых складывается поведение. Значит, вы еще одурманены грезами. Анатомические структуры не обладают особым статусом по сравнению с поведенческими структурами в отношении “прямого” влияния генов. Гены “фактически” или “напрямую” отвечают только за белки и другие непосредственные биохимические реакции. Все остальное (будь то влияние на анатомические или поведенческие фенотипические проявления) – косвенное. Но провести границу между прямым и косвенным влиянием невозможно. В дарвинистском смысле важно только, что *различия* между генами приводят к *различиям* фенотипов. Естественному отбору интересны лишь различия. Примерно в том же смысле генетикам интересны лишь различия.

Помните “более тонкое” определение фенотипа: “Тип организма, отличающийся от других поддающимися наблюдению признаками”? Ключевое слово здесь – “отличающийся”. “Ген карих глаз” – это не ген, непосредственно кодирующий синтез коричневого пигмента. Да, так бывает, но дело не в этом. А в том, что обладание “геном карих глаз” обеспечивает *различия* в цвете глаз по сравнению с другой, альтернативной версией гена – “аллелем”. Причинно-следственные цепочки, приводящие в итоге к различиям между одним фенотипом и другим – скажем, между карими и голубыми глазами, – обычно длинны и извилисты. Ген

производит белок, который отличается от белка, производимого альтернативным геном. Этот белок оказывает ферментативный эффект на клеточные химические процессы, которые влияют на икс, который влияет на игрек, который влияет на... длинную цепочку промежуточных факторов, которые влияют на... интересующий нас фенотип. Аллель обеспечивает *различия* при сравнении данного фенотипа с соответствующим фенотипом другого альтернативного аллеля, возникающим в конце длинной цепочки причинно-следственных связей, которую запускает этот аллель. Различия в генах приводят к различиям фенотипов. Изменения в генах приводят к изменениям фенотипов. В эволюции выбор аллелей происходит на основе различий их фенотипических проявлений.

Вот что хочет сказать нам бобр: сравнение фенотипов может происходить в любом месте причинно-следственной цепочки. Все промежуточные звенья представляют собой настоящие фенотипы, и любой может обеспечивать эффект, на основании которого и выбирается ген: он просто должен быть “заметен” для естественного отбора, причем не важно, заметен ли он при этом для нас. В цепочке нет “последнего звена”: не существует никакого итогового, конечного фенотипа. Любое следствие изменений аллелей, всегда и везде, какой бы длинной ни была цепочка причинно-следственных связей, представляет для естественного отбора законную добычу, пока он обеспечивает выживание данного аллеля относительно его конкурентов.

А теперь рассмотрим цепочку эмбриологических причинно-следственных связей, приводящую к тому, что бобры строят плотины. Строительство плотин – это сложный поведенческий стереотип, встроенный в мозг подобно хорошо настроенному часовому механизму. Или, если проследить историю часов до эпохи электроники, строительство плотин “зашиито” в мозг. Я видел замечательный фильм о бобрах, которых запустили в необорудованную клетку без воды и древесины. Бобры впустую проигрывали все стереотипные движения, которые они обычно совершают в природе, где есть настоящие деревья и вода. Они помещали воображаемое дерево в воображаемую стену плотины, трогательно пытаясь построить призрачную стену из призрачных веток, и все это на твердом, сухом, плоском полу своей тюрьмы. Их можно пожалеть: они как будто отчаянно стараются использовать свой ненужный здесь механизм.

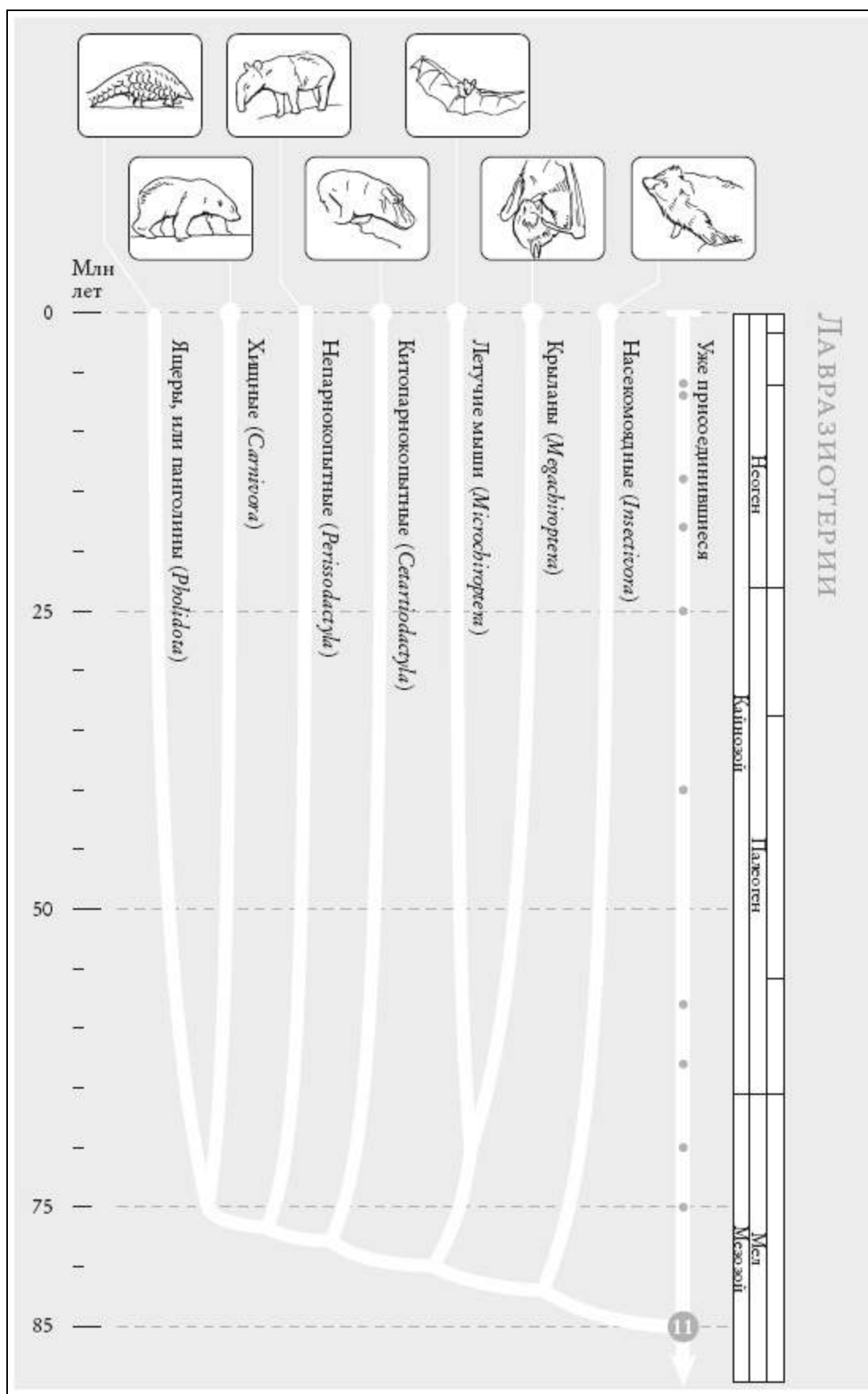
Такой мозговой механизм есть лишь у бобров. У других видов есть механизмы для копуляции, чесывания и драк. У бобров они тоже есть. Но лишь бобры имеют механизм для постройки плотин, который должен был постепенно эволюционировать у бобровых предков. А эволюционировал он потому, что запруды, создаваемые плотинами, очень полезны. Для чего именно, пока не слишком понятно, но ясно, что они полезны и нашим современникам-бобрам, а не только древним бобрам. Вероятнее всего, запруды образуют безопасные места для постройки хатки, недостижимые для большинства хищников, и безопасные каналы для фуражировки. Какой бы ни была эта польза, она должна быть существенной, иначе бобры не тратили бы столько времени и сил на строительство плотин. Хочу снова обратить ваше внимание на то, что естественный отбор – это предсказательная теория. Дарвинист может уверенно предсказать, что если бы плотины были бесполезными, бобры-конкуренты, воздержавшиеся от их строительства, выживали бы чаще и передавали потомкам свою генетическую нелюбовь к плотинам. Тот факт, что бобры стремятся к строительству плотин, – веское доказательство того, что их предки извлекали из этого пользу.

Как и любая другая полезная адаптация, мозговой механизм строительства плотин

должен был эволюционировать путем отбора генов. В системе проводки мозга, отвечающей за строительство плотин, должны были существовать генетические варианты, обеспечивавшие строительство плотин повышенного качества, которые с более высокой вероятностью выживали в генофонде бобров. То же происходит со всеми остальными дарвиновскими адаптациями. Но что из этого есть фенотип? На каком звене в цепочке причинно-следственных связей мы можем сказать: здесь генетические различия проявили свой эффект? Ответу снова: на любом звене, где различие это заметно. Система проводки мозга? Да, наверняка. Клеточные химические процессы, которые в ходе эмбриологического развития создают такую систему? Конечно. А также *поведение* – симфония мышечных сокращений, которая и составляет поведение, – это самый настоящий фенотип. Различия в строительном поведении – это, без сомнения, проявления различий в генах. И, точно так же, следствия этого поведения вполне можно назвать фенотипом генов. Какие следствия? Плотины, конечно, а также запруды, поскольку они являются следствиями плотин. На различия между запрудами влияют различия между плотинами, как на различия между плотинами влияют различия между поведенческими паттернами, которые, в свою очередь, следствия различий между генами. Можно сказать, что свойства плотин или запруд – это настоящие фенотипические проявления генов.

Обычно биологи рассматривают фенотипические проявления гена как нечто, ограниченное кожей особи, несущей этот ген. Но из “Рассказа Бобра” видно, что это необязательно так. Фенотип гена может выходить за пределы организма. Птичьи гнезда – это расширенные фенотипы. Их формы и размеры, вычурные трубы и воронки, которые строят некоторые птицы, – дарвиновские адаптации, которые должны были эволюционировать за счет избирательного выживания альтернативных генов. Гены строительного поведения? Да. Гены, создающие систему проводки в мозге так, чтобы мозг умел строить гнезда правильной формы и размера? Да. Гены гнезд правильной формы и размера? Да. Но ведь гнезда строят из травы, веток или грязи, а не из клеток птицы? Да, но это неважно, когда мы говорим, влияют ли различия между генами на различия между гнездами. Если влияют, то гнезда – настоящие фенотипы генов. А различия между генами, несомненно, влияют на различия между гнездами, иначе как они совершенствовались бы в ходе естественного отбора?

Такие вещи, как гнезда или плотины (и запруды), – вполне очевидные примеры расширенных фенотипов (*см. вкладку*). Но есть и другие примеры, где логика немного более... ну, широкая. Например, можно сказать, что гены паразита фенотипически проявляются в телах хозяев. Это утверждение верно и тогда, когда паразиты не живут в телах хозяев, как, например, кукушки. Многие примеры коммуникации у животных – например, когда самец канарейки поет для самки и ее яичники растут, – можно переписать на языке расширенного фенотипа. Но это уведет нас слишком далеко от бобра, чей рассказ мы завершим так: в благоприятных условиях запруда может простираться на несколько километров, и это делает ее самым большим в мире фенотипом гена.



Лавразиотерии. В начале XXI века генетические исследования совершили переворот в систематике млекопитающих. Сейчас выделяют четыре основных группы плацентарных млекопитающих. Одна из них – группа, к которой относимся мы сами (она состоит в основном из грызунов и приматов). Ближайшая родственная нам группа включает ок. 2 тыс. видов лавразиотериев. Представленную здесь филогению лавразиотериев сторонники новой систематики млекопитающих считают достаточно надежной.

Нарис. (слева направо): саванный панголин, или степной ящер (*Manis temminckii*);

белый медведь (*Ursus maritimus*); чепрачный тапир (*Tapirus indicus*); обыкновенный бегемот, или гиппопотам (*Hippopotamus amphibius*); австралийский ложный вампир (*Macroderma gigas*); индийская летучая лисица (*Pteropus giganteus*); обыкновенный, или европейский, еж (*Erinaceus europaeus*).

Рандеву № 11

Лавразиотерии

Около 85 млн лет назад, в тепличном мире верхнего мела, мы встречаем сопредка № 11 – нашего прародителя примерно в 25-миллионном поколении. Здесь к нам присоединяется группа гораздо более пестрая, чем грызуны и кролики. Специалисты по систематике признают общность происхождения входящих в нее животных, объединяя их в группу лавразиотериев. Впрочем, используется это название редко: слишком разношерстная подобралась компания. Все грызуны похожи друг на друга: эта схема оказалась удачной и позволила им расселиться по Земле и дать огромное разнообразие видов. Что касается лавразиотериев, то эта группа настолько же нескладная, насколько нескладно ее название. Лавразиотерии – это совершенно не похожие друг на друга млекопитающие, которых объединяет лишь одно: они встретились друг с другом “раньше”, чем с нами. Все они возникли в Лавразии.

Удивительно пестрая группа: одни летают, вторые плавают, третьи бегают – и при этом поглядывают друг на друга с опаской. Они принадлежат к семи отрядам: панголины (*Pholidota*), *Carnivora*, или хищные (собаки, кошки, гиены, медведи, ласки, тюлени и так далее), *Peris-sodactyla*, или непарнокопытные (лошади, тапиры и носороги), *Cetar-tiodactyla*, киты вместе с парнокопытными (антилопы, олени, коровы, верблюды, свиньи, гиппопотамы и кое-кто еще), *Microchiroptera* и *Megachiroptera*, или рукокрылые (мелкие и крупные летучие мыши соответственно), и *Insectivora*, или насекомоядные (кроты, ежи и землеройки, но не прыгунчики или тенреки: с ними мы встретимся на рандеву № 13).

Название *Carnivora* означает просто-напросто “мясоеды”. Однако мясоедение в животном мире независимо возникало сотни раз. Далеко не все плотоядные относятся к отряду хищные (например, пауки плотоядны, как и вымершее копытное *Andrewsarchus*, самое крупное плотоядное животное со времен гибели динозавров), и не все, относящиеся к отряду хищные, плотоядны (вспомните большую панду, которая ест почти исключительно бамбук). Среди млекопитающих хищные, судя по всему, образуют настоящую монофилетическую группу, представители которой произошли от одной предковой формы. Кошки (включая львов, гепардов и саблезубых), собаки (включая волков, шакалов и гиеновидных собак), ласки и их родственники, мангусты и их родственники, медведи (включая панд), гиены, россомахи, тюлени, морские львы и моржи: все они входят в отряд хищные и происходят от предкового вида, который, живи он сейчас, относился бы к тому же отряду.

Хищникам и их жертвам приходится соревноваться друг с другом в скорости, и неудивительно, что они эволюционировали в сходном направлении. Для бега нужны длинные ноги, поэтому крупные хищные и травоядные лавразиотерии независимо и разными способами удлиннили свои конечности, используя для этого кости, которые у нас скрыты в кистях (пястная кость) или в стопах (плюсневая кость). Длинная кость средней части лошадиной ноги – это увеличенная третья пястная (плюсневая) кость, сросшаяся с грифельной и сесамовидной костями, а те, в свою очередь, представляют собой рудименты второй и четвертой пястных (плюсневых) костей. У антилоп и других парнокопытных животных длинная кость ноги образовалась в результате сращения третьей и четвертой пястных (плюсневых) костей. У хищных пясть и плюсна также удлиннены, однако пять

костей в их составе остаются свободными – в отличие от лошадей, коров и остальных копытных животных, у которых указанные кости либо сливаются друг с другом, либо исчезают.

Unguis – по-латыни “коготь” или “ноготь”, а *Ungulates* (“копытные”) – животные, которые ходят на когтях, то есть копытах. Однако в истории жизни копыта независимо появлялись несколько раз, поэтому “копытные” – описательный термин, а не полноценное таксономическое название. Лошади, носороги и тапиры – непарнокопытные. Лошади ходят на одном пальце ноги – среднем, а носороги и тапиры – на трех средних (как древние лошади и современные лошади с атавистическими признаками). Парнокопытные животные ходят на третьем и четвертом пальцах. Конвергентное сходство между парнокопытными и непарнокопытными кажется незначительным по сравнению со сходством обеих групп с двумя группами вымерших южноамериканских травоядных. Липоптерны независимо от лошадей – и при этом раньше – научились ходить на одном (среднем) пальце. Скелет их ног почти идентичен лошадиному. Другие южноамериканские травоядные (нотонгуляты) независимо научились ходить на третьем и четвертом пальцах, как коровы и антилопы. Это сходство в XIX веке сбilo с толку маститого аргентинского зоолога, решившего, что многие из основных групп млекопитающих возникли в Южной Америке. Он решил, что липоптерны – древние родственники настоящих лошадей (возможно, он, считая Аргентину колыбелью этого благородного животного, испытывал гордость за свою страну).

Группа лавразиотериев включает и мелких животных, и крупных копытных, и хищников. Летучие мыши замечательны во всех отношениях. Это единственные современные позвоночные, которые в виртуозности полета могут соревноваться с птицами. Летучих мышей около тысячи видов – то есть гораздо больше, чем остальных млекопитающих (кроме грызунов). Кроме того, летучие мыши довели эхолокатор (звуковой аналог радара) до никем (включая тех из нас, кто проектирует подводные лодки) не достижимого совершенства.

Другая любопытная группа мелких лавразиотериев – насекомоядные. Отряд насекомоядные (*Insectivora*) включает землероек, кротов, ежей и других мелких роющих животных, которые питаются насекомыми и наземными беспозвоночными (черви, слизни, многоножки и так далее). Увы, в старину специалисты по систематике совершили ошибку, назвав отряды “насекомоядными” и “хищными”: эти названия лишь приблизительно отражают пищевые пристрастия животных. Так, панголин питается насекомыми, но не относится к насекомоядным.

Рассказ Гиппопотама

В школе, изучая греческий, я узнал, что “гиппос” означает “лошадь”, а “потамос” – “река”. Выходило, что гиппопотамы – “речные лошади”. Позднее, забросив греческий и занявшись зоологией, я узнал, что гиппопотамы не имеют отношения к лошадям. В пределах отряда парнокопытные (*Artiodactyla*) они группируются со свиньями. А недавно мне стало известно, что ближайшие из живущих родственников гиппопотамов – киты! Киты относятся к парнокопытным (см. вкладку)! Не нужно вам напоминать, что у китов *нет* копыт – ни парных, ни непарных. А если так, проще пользоваться здесь научным названием *Artiodactyla* (“парнокопытные” по-гречески). Замечу также, что греческое название отряда непарнокопытные – *Perissodactyla* (“непарнокопытные”). Киты, согласно молекулярным данным, относятся к парнокопытным. Но поскольку раньше их относили к отряду китообразные (*Cetacea*), а парнокопытные (*Artiodactyla*) – это прочно устоявшееся название, для китов придумали новое составное название: “китопарнокопытные” (*Cetartiodactyla*).

Киты удивительны. Это крупнейшие из всех подвижных существ. Они плавают с помощью вертикальных движений позвоночника. Такой способ передвижения произошел от галопа млекопитающих и отличается от поперечных волнообразных движений плывущей рыбы или бегущей ящерицы. Передние конечности при этом используются для управления и стабилизации. Снаружи задние конечности у китов не видны (но у некоторых есть рудиментарный таз и кости ног).

Не так уж трудно поверить, что киты ближе к парнокопытным, чем к другим млекопитающим. Это, конечно, странно, но вообще-то нет ничего невозможного в том, что одни потомки далекого предка дали начало китам, а другие – парнокопытным. Удивительно другое: согласно молекулярным данным, киты находятся в *середине* филогенетического дерева парнокопытных. Гиппопотамы ближе к китам, чем к кому-либо, включая других парнокопытных, например свиней^[38]. На пути в прошлое гиппопотамы и киты объединяются “перед” тем, как присоединиться к жвачным, а затем и к другим парнокопытным, например свиньям. Киты – это и есть сюрприз, на который я намекал, когда знакомил вас с парнокопытными на рандеву № 11.

Представление о родстве китов и гиппопотамов (*Whippo Hypothesis*^[39]) основано на молекулярных данных^[40]. А как насчет ископаемых? К моему удивлению, в эту теорию они неплохо вписываются. История большинства крупных отрядов млекопитающих (но не составных таксономических единиц) уходит далеко в эпоху динозавров. Рандеву № 10 (где мы встретили грызунов и зайцеобразных) и № 11 (на которое мы только что явились) назначены в меловом периоде, когда господствовали динозавры. Однако в те дни млекопитающие были мелкими и походили на землероек. Настоящий рост разнообразия млекопитающих начался сразу после вымирания динозавров. Именно тогда, 65,5 млн лет назад, млекопитающие заняли экологические ниши, освобожденные динозаврами. Увеличение размера тела было лишь одной из открывшихся возможностей. Дивергентная эволюция шла очень быстро, и млекопитающие всех форм и размеров наводнили Землю всего за 5 млн лет. Еще 5—10 млн лет спустя, в позднем палеоцене или в раннем эоцене, появляются многочисленные ископаемые остатки парнокопытных.

Еще 5 млн лет спустя, в раннем и среднем эоцене, появилась группа археоцетов – “древних китов”, и большинство ученых сходятся во мнении, что предков китов следует

искать среди этих животных. Пакицет (*Pakicetus*) из Пакистана, один из древнейших археоцетов, судя по всему, хотя бы часть времени проводил на суше. К поздним археоцетам относится базилозавр (*Basilosaurus*), которому досталось не самое удачное имя. Неудачна не часть *basilo* – “царский”, а *saurus* – “ящерица”: когда базилозавра обнаружили, его сочли морской рептилией, а систематика строго подчиняется правилу приоритета, даже если обнаруживаются новые данные^[41]. У базилозавра чрезвычайно длинное тело, и он мог быть кандидатом на роль легендарного морского змея, если бы давно не вымер. Примерно в то время, когда жил базилозавр, предки гиппопотамов, судя по всему, входили в группу антракотериев. На некоторых реконструкциях они похожи на гиппопотамов.

Вернемся к китам. Что представляли собой предшественники археоцетов до перехода к водному образу жизни? Если молекулярные данные верны и киты действительно ближе всего к гиппопотамам, их предков следовало бы искать среди ископаемых травоядных животных. Но ведь ни один современный кит или дельфин не является травоядным! Впрочем, не родственные им дюгоны и ламантины доказывают, что морское млекопитающее может питаться исключительно растениями. Что до китов, то они питаются либо планктоном (усатые киты), либо рыбой и кальмарами (дельфины и большинство зубатых китов). Они могут охотиться и на крупную дичь, например на тюленей (косатки). Из-за этого ученые, начиная с самого Дарвина, долго искали предков китов среди хищных наземных млекопитающих. Вот фрагмент из “Происхождения видов”, над которым иногда смеются (чего я, кстати, никогда не понимал):

В Северной Америке черный медведь, по наблюдениям Херна (*Heagne*), плавает часами с широко разинутой пастью и ловит водных насекомых, почти подобно киту. Даже в столь чрезвычайном случае как этот, если ресурсы насекомых постоянны, и при отсутствии в данной местности лучше приспособленных конкурентов, я не вижу трудностей для превращения представленных медведей с помощью естественного отбора во все более водных в своем строении и привычках, со все большими ртами, пока не явится существо столь же чудовищное, как кит.

Кстати, это предположение иллюстрирует важное свойство эволюции. Медведь, которого видел Херн, явно был животным предприимчивым: он питался необычным для своего вида способом. Подозреваю, что крупнейшие перемены в ходе эволюции часто начинаются так: некое существо с нестандартным мышлением изобретает полезный навык. Если его перенимают другие животные (включая, возможно, детенышей первооткрывателя), возникает новое направление давления отбора. Отныне естественный отбор будет благоприятствовать генетической предрасположенности к успешному обучению новому трюку, а это, в свою очередь, вызовет множество других последствий. Подозреваю, что примерно так появляются “инстинктивные” особенности пищевого поведения, как у дятлов, которые долбят дерево в поисках личинок, или дроздов, или каланов, раскалывающих раковины.

Ученые, искавшие среди ископаемых кандидата в предки археоцетов, долго отдавали предпочтение мезонихидам. Это крупная группа наземных млекопитающих, живших в палеоцене, сразу после вымирания динозавров. Мезонихиды, судя по всему, были преимущественно хищными или всеядными (как дарвиновский медведь). Они вполне

соответствовали тому представлению о предках китов, которое преобладало в научном мире до теории о родстве их с гиппопотамами. Самая замечательная черта мезонихид заключалась в том, что у них были копыта. То есть они были копытными хищниками: что-то вроде волков с копытами! Но могли ли они в таком случае быть предками одновременно парнокопытных и китов? Увы, нет: это не согласуется с теорией. И хотя мезонихиды, похоже, все-таки родственники современных парнокопытных (на это указывает не только наличие копыт), к гиппопотамам они не ближе, чем к остальным парнокопытным. Здесь мы возвращаемся к удивительному открытию, сделанному благодаря молекулярным исследованиям: киты – не просто родственники всех парнокопытных, но и глубоко внедрены в эту группу. Киты ближе к гиппопотамам, чем гиппопотамамы – к свиньям и коровам.

Согласно молекулярным данным, верблюды и ламы разошлись с остальными парнокопытными 65 млн лет назад – примерно тогда, когда вымерли последние динозавры. Кстати, не стоит думать, будто общий предок был сколько-нибудь похож на верблюда: в те времена все млекопитающие были более или менее похожи на землероек. Однако 65 млн лет назад “землеройки”, от которых произошли верблюды, отделились от “землероек”, породивших всех остальных парнокопытных. Свиньи отделились от остальных парнокопытных (преимущественно жвачных) 60 млн лет назад. Жвачные и гиппопотамамы разделились около 55 млн лет назад. Линии китов и гиппопотамамов разошлись около 54 млн лет назад – таким образом, у примитивных китов, например у полуводного пакицета (*Pakicetus*), имелось в запасе 50 млн лет. Линии зубатых и усатых китов разделились гораздо позднее, около 34 млн лет назад. Примерно к этому времени относят древнейших ископаемых усатых китов.

Я, пожалуй, преувеличил, сказав, что классические зоологи вроде меня должны огорчиться, узнав о родстве китов и гиппопотамамов. Но позвольте объяснить, почему я смутился, когда прочитал об этом несколько лет назад. Встревожило меня (и немного тревожит до сих пор) то, что это, как мне казалось, подрывало все существующие представления о систематике животных. Жизнь специалиста по молекулярной систематике слишком коротка, чтобы он мог себе позволить сравнивать попарно все виды. Вместо этого ученые берут два-три вида, например китов, и рассматривают их как представителей группы. Это равносильно предположению, что киты представляют собой кладу с единым общим предком, у которого нет других потомков, кроме китов. Иными словами, предполагается, что достаточно будет любого кита. Точно так же, если у нас нет времени на то, чтобы изучить все виды какой-либо группы (например грызунов или парнокопытных), мы можем взять кровь лишь у крысы и коровы ^[42]. Неважно, какое из парнокопытных животных мы выбираем для сравнения с китами: мы предполагаем, что парнокопытные представляют собой настоящую кладу. И в этом случае неважно, выберем мы корову, свинью, верблюда или гиппопотама.

Но теперь-то мы понимаем, что это важно. Кровь верблюда и гиппопотама в сравнении с кровью кита дадут разные результаты, потому что гиппопотамамы ближе к китам, чем к верблюдам. Если мы не можем быть уверены, что парнокопытные – целостная группа, которую может представлять любой из ее членов, как мы можем быть уверены в целостности той или иной группы? Можем ли мы быть уверены хотя бы в том, что гиппопотамамы – такая группа, что мы можем взять любого ее представителя, обыкновенного или карликового гиппопотама, для сравнения с китами? А что если киты ближе к карликовому гиппопотама, чем к обыкновенному? Впрочем, этот вариант, мы, судя по

всему, можем исключить: изучение ископаемых остатков указывает на то, что два рода гиппопотамов разделились не так давно – примерно в то время, когда разделились линии человека и шимпанзе. Поэтому времени на эволюцию у различных видов китов и дельфинов оставалось немного.

Труднее вопрос, объединяются ли в единую группу все киты. Если судить лишь по внешним признакам, может показаться, что зубатые и усатые киты – две независимо эволюционировавшие группы. Такую точку зрения поддерживали многие ученые. Специалисты по молекулярной систематике, продемонстрировавшие родственные связи гиппопотама, предусмотрительно использовали для анализа ДНК и зубатых, и усатых китов. Они установили, что эти две группы действительно ближе друг к другу, чем к гиппопотамам. Но откуда нам знать, что *зубатые киты* – это единая группа? То же касается *усатых китов*. А вдруг все усатые киты близки к гиппопотамам, кроме малого полосатика, который близок к хомяку? Конечно, я в это не верю. Я считаю, что усатые киты – настоящая кладка, состоящая из всех потомков единого предка. Но видите, как поколебало нашу уверенность установление родственных связей гиппопотамов и китов?

Снова обрести уверенность нам поможет понимание того, почему киты особенные. Киты – не просто парнокопытные: это парнокопытные, которые в эволюционном отношении “обогнали” других представителей группы. Их ближайшие родственники, гиппопотамы, почти не изменились, оставшись почтенными и совершенно типичными представителями парнокопытных. С китами же произошло нечто, заставившее их сделать эволюционный рывок. Они эволюционировали настолько быстрее остальных парнокопытных, что мысль об их родстве с этой группой просто никому не приходила в голову – пока этим вопросом не занялись специалисты по молекулярной систематике. Итак, что же особенного в истории китов?

Они покинули сушу и перешли к полностью водному образу жизни – а это все равно, что выход в открытый космос. Выходя в космос, мы становимся невесомыми (и не потому, кстати, что выходим из зоны действия земной гравитации, а потому, что оказываемся в состоянии свободного падения, как парашютист до раскрытия парашюта). Кит плавает. В отличие от тюленей или черепах, которые все равно выходят на сушу для размножения, кит не покидает воду. Ему не приходится испытывать силу тяжести. Гиппопотам проводит много времени в воде, но чтобы передвигаться по суше, ему нужны мощные столпообразные ноги с сильными мышцами. А киту ноги не нужны, и поэтому у него нет ног. Представьте, что кит – это гиппопотам, которому не пришлось бороться с силой тяжести. И конечно, кроме отсутствия силы тяжести, в жизни в воде много особенного. Так что ничего удивительного, что эволюция китов шла так стремительно. В общем, я зря паниковал.

А за 300 млн лет до этого наши предки-рыбы вышли на сушу. И если киты – это добившиеся крупного успеха гиппопотамы, то мы – добившиеся крупного успеха двоякодышащие рыбы. Появление среди парнокопытных безногих китов, оставивших позади остальных парнокопытных, не должно удивлять нас сильнее, чем появление четвероногих наземных животных, оставивших позади своих предков-рыб. Во всяком случае, именно так я вижу логическое обоснование родства китов с гиппопотами, которое возвращает мне веру в систематику.

Эпилог к рассказу Гиппопотама

Заканчивая эту книгу, я обратил внимание на следующий факт. В 1866 году великий немецкий зоолог Эрнст Геккель построил генеалогическую схему для млекопитающих (см. вкладку). Я часто видел это изображение в книгах по истории зоологии, однако не обращал внимания на положение китов и гиппопотамов. Так вот, китов, объединенных, как и сегодня, в группу *Cetacea*, Геккель пророчески поместил рядом с парнокопытными. Но сильнее всего меня поразило положение гиппопотамов. Геккель, наделив их нелестным именем *Obesa*, поместил их не к парнокопытным. Он отвел им крошечный отросток на ветви, ведущей к китообразным ^[43]. То есть Геккель классифицировал гиппопотамов как сестринскую группу по отношению к китам: в его понимании гиппопотамы ближе к китам, чем к свиньям, а все эти три группы ближе друг к другу, чем к коровам.

...и нет ничего нового под солнцем. Бывает нечто, о чем говорят: “Смотри, вот это новое”; но это было уже в веках, бывших прежде нас (*Екклесиаст 1:9-10*).

Рассказ Тюленя

В большинстве естественных популяций число самцов и самок примерно одинаково. На то есть эволюционные причины, и о них рассказал замечательный специалист по статистике и эволюционной генетике Рональд Э. Фишер. Представьте себе популяцию, количество в которой самцов и самок неодинаково. В такой популяции особи менее многочисленного пола в среднем будут иметь репродуктивное преимущество перед особями противоположного пола – и не только потому, что на них выше спрос или им легче найти партнера. Фишер предложил объяснение с экономическим уклоном. Допустим, в популяции самцов вдвое больше, чем самок. Поскольку у детеныша один отец и одна мать, у среднестатистической самки в этом случае будет вдвое больше детей, чем у среднестатистического самца. (И наоборот – если соотношение полов в популяции обратное.) Таким образом, все сводится к распределению потомства среди родителей. Тенденции, при которой родители отдают предпочтение детенышам одного пола, будет противодействовать естественный отбор. Единственное эволюционно устойчивое соотношение полов составляет 1: 1.

Но все не так просто. Фишер обратил внимание на то, что у проблемы есть экономический аспект. Допустим, воспитание сына обходится вдвое дороже, чем дочери – потому, например, что самцы вдвое крупнее самок. Тогда ход наших рассуждений меняется. Теперь родитель задается не вопросом, родить сына или дочь, а – родить сына или (за ту же “цену”) двух дочерей. Во втором случае равновесное соотношение полов в популяции составит 2: 1 (в пользу самок). А родители, отдавшие предпочтение сыновьям на том основании, что самцы более редки, обнаружат, что это преимущество не оправдывает повышенные расходы. Фишер предположил, что истинное соотношение полов, поддерживаемое естественным отбором, представляет собой не просто соотношение числа самцов и самок. Это соотношение экономических затрат на воспитание сыновей и дочерей. А что означают затраты в данном случае? Пищу? Время? Риск? Да, важны все эти факторы. По Фишеру, все расходы несут родители. У экономистов есть критерий оценки стоимости – так называемые затраты (издержки) упущенных возможностей. Для родителя истинная стоимость выращивания детеныша выражается в потерянных возможностях воспитать других детей. Эти издержки Фишер назвал *родительскими расходами*. Роберт Триверс, другой блестящий ученый, использовал понятие “родительский вклад”. Триверс первым объяснил конфликт отцов и детей. Его теорию позднее доработал не менее замечательный Дэвид Хейг.

Здесь я рискую наскучить читателям, знакомым с философией. Но я все-таки подчеркну, что написанное нельзя понимать буквально. Конечно, родители не садятся за стол для обсуждения вопроса, кого им родить: сына или дочь. Естественный отбор благоприятствует или не благоприятствует определенной генетической склонности к “инвестированию” пищи и других ресурсов. В конечном счете это приводит к равным или неравным родительским затратам на сыновей и дочерей в популяции. На практике это чаще всего выражается в том, что в популяции число самцов и самок оказывается одинаковым.

А как же случаи, когда самцов в популяции меньше и они держат гаремы – противоречит ли это теории Фишера? Или виды с так называемой лековой структурой, в которых самцы демонстрируют себя на специальных участках – леках, а самки выбирают их

по своему вкусу? Что касается второго случая, надо сказать, что большинство самок всегда выбирает одного и того же самца, поэтому в итоге складывается тот же гарем (или полигиния, когда небольшая группа привилегированных самцов имеет доступ к большой группе самок). В результате самцы из этой небольшой группы становятся отцами большей части следующего поколения, а остальные самцы так и остаются холостяками. Противоречит ли полигиния теории Фишера? Как ни странно, нет. Ведь Фишера интересует равенство родительских расходов на сыновей и дочерей, и он совершенно прав. Самцы в целом размножаются с меньшей вероятностью, но уж если они размножаются, то по полной. Самки, наоборот, с высокой вероятностью оставляют потомство, но его величина при этом в среднем невелика. Таким образом, равновесие достигается даже в условиях крайней полигинии, и принцип Фишера не нарушается.

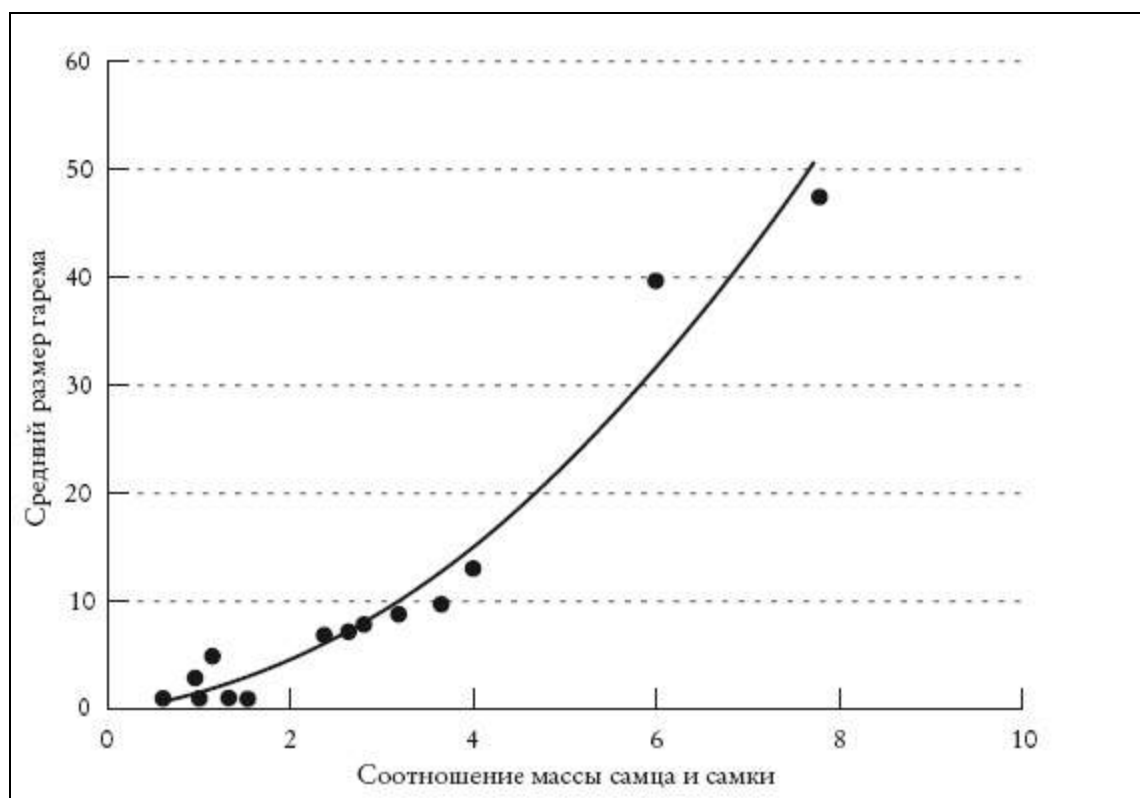
Крайние случаи полигинии встречаются среди тюленей. Они выходят на берег для размножения, часто составляя огромные лежбища. Здесь наблюдается высокий уровень агрессии и половой активности. Согласно известной работе калифорнийского зоолога Берни Лебефа о морских слонах, в 88 % спариваний участвовали лишь 4 % самцов. Неудивительно, что остальных самцов это положение дел не устраивает, и поединки морских слонов – самые жестокие среди животных.

Названием морские слоны обязаны не только своим хоботам (по меркам сухопутных слонов они коротковаты и нужны лишь в социальной жизни): в той же мере эти животные заслуживают названия слонов из-за своего размера. Вес южных морских слонов может достигать 3,7 тонны. Такой массы достигают лишь самцы тюленей. Масса самки морского слона обычно не превышает четверти массы самца, и самцы в пылу битв давят самок и детенышей^[44].

Почему самцы крупнее самок? Потому что большие размеры помогают завоевывать гаремы. Большинство молодых тюленей обоих полов рождаются от отца-гиганта, приобретшего гарем. Самец помельче, который оказался не в состоянии это сделать, потомства не оставит. В то же время большинство молодых тюленей обоих полов рождаются от сравнительно мелкой самки, размер которой оптимизирован для воспитания потомства, а не для поединков.

Независимая эволюция мужских и женских признаков идет путем отбора генов. Люди часто удивляются, узнав, что соответствующие гены присутствуют у обоих полов. Естественный отбор благоприятствовал так называемым ограниченными полом генам. Ограниченные полом гены присутствуют у обоих полов, но “включаются” лишь у одного. Гены, говорящие молодому тюленю: “Если ты самец, становись большим и дерись”, поддерживаются отбором в той же степени, что и гены, диктующие: “Если ты самка, оставайся маленькой и не дерись”. Оба класса генов передаются как сыновьям, так и дочерям, но каждый экспрессируется лишь у одного пола.

Если взглянуть на млекопитающих в целом, становится заметна закономерность. Половой диморфизм (заметные различия между самцами и самками) отчетливее всего проявляется у полигинных видов, особенно с гаремной структурой. Как мы видели, это явление теоретически обосновано. Также мы знаем, что тюлени и морские львы в этом отношении зашли дальше остальных млекопитающих.



Связь полового диморфизма и размера гарема. Каждой точке соответствует один вид тюленя или морского льва. Alexander et al. [5].

Приведенный график я взял из исследования выдающегося зоолога Ричарда Д. Александера и его коллег из Мичиганского университета. Каждая точка на графике обозначает один вид тюленя или морского льва. Здесь четко видна связь между половым диморфизмом и размером гарема. В крайних случаях, например у южных морских слонов и северных морских котиков (две точки в верхней части графика), вес самцов может более чем вшестеро превышать вес самок. И уж конечно у этих видов успешные самцы (их меньшинство) имеют огромные гаремы. Разумеется, на основе двух этих крайних вариантов нельзя делать общие выводы. Но статистический анализ данных для остальных видов тюленей и морских львов подтверждает эту тенденцию (вероятность того, что этот эффект не случаен, более 5000: 1). Сходная, но гораздо слабее выраженная тенденция наблюдается у копытных и у обезьян.

Итак, сражаясь друг с другом, самцы могут получить огромную выгоду или понести огромные убытки. Большинство особей обоих полов являются потомками длинного ряда самцов, которым удалось завоевать гарем, и длинного ряда самок, которые попадали в эти гаремы. Поэтому большинство особей — самцов и самок, победителей и проигравших — наследует генетические признаки, позволяющие самцам завоевывать гаремы, а самкам — попадать в них. Размер здесь имеет первостепенное значение, и успешные самцы могут быть поистине гигантами. Самки, напротив, ничего не выигрывают от соперничества с другими самками, и размер их тела ровно такой, какой нужен для выживания и успешного размножения — не больше и не меньше. Особи обоих полов наследуют гены, которые заставляют самок избегать поединков и концентрироваться на воспитании потомства. Особи обоих полов наследуют гены, которые заставляют самцов сражаться друг с другом — несмотря даже на то, что они тратят на это время, которое можно было бы потратить на потомство. Если бы самцы договорились улаживать споры, бросая монету, они, скорее всего, постепенно уменьшились бы в размерах и стали не крупнее самок, а может, и мельче их. От

этого была бы сплошная выгода. Кроме того, самцы смогли бы посвятить время заботе о детенышах. Избыточная масса, которая требует огромных затрат на ее наращивание и поддержание, – вот цена конкурентоспособности.

Конечно, не все виды похожи на тюленей. Многие моногамны, и у таких видов самцы и самки похожи сильнее. Виды, у которых самцы и самки по размеру одинаковы, как правило (за исключением, например, лошадей), не знают гаремов. А виды, у которых самцы значительно крупнее самок, чаще всего имеют гаремы или практикуют какую-либо иную форму полигинии. Большинство видов либо полигинные, либо моногамные – по-видимому, это определяется “экономическими” аспектами. Полиандрия же (самка спаривается с несколькими самцами) встречается редко. Среди наших ближайших родственников полигинная система размножения, основанная на гаремах, встречается у горилл, а строго моногамная – у гиббонов. Внешне это проявляется в наличии или отсутствии полового диморфизма. Крупные самцы гориллы весят вдвое больше самки, в то время как у гиббонов самцы и самки по размеру не отличаются. Что касается шимпанзе, то они в половых связях совершенно не стеснены.

Поможет ли “Рассказ Тюленя” понять, какой была наша естественная, исходная система размножения – до того, как ее следы стерли традиции и цивилизация? Половой диморфизм у человека довольно умеренный, но он есть. Да, многие женщины выше многих мужчин, но самые высокие мужчины выше самых высоких женщин. Да, есть женщины, которые лучше мужчин бегают, поднимают тяжести, метают копье или играют в теннис. Но у людей, в отличие от скаковых лошадей, половой диморфизм не позволяет проводить общие для мужчин и женщин спортивные соревнования высокого класса – это касается почти любого вида спорта. В большинстве видов спорта любой мужчина из сотни мировых лидеров победит любую женщину из сотни мировых лидеров.

Но все равно половой диморфизм у нас, по сравнению с тюленями и многими другими животными, выражен очень слабо – слабее, чем у горилл, но отчетливее, чем у гиббонов. Так что, вероятно, наши предки женского пола жили моногамно или в небольших гаремах. Современные социумы настолько сильно различаются в этом отношении, что можно найти пример для иллюстрации любого предположения. Джордж П. Мердок в своем “Этнографическом атласе” (1967) описал 849 обществ. На основе этих данных можно подсчитать общества с гаремной структурой и общества с моногамией. Однако не всегда понятно, какие варианты считать независимыми. Автор атласа сделал все, что было в его силах. Из 849 сообществ 137 (около 16 %) имеют моногамную структуру, 4 (менее 1 %) полиандрическую и 708 сообществ (83 %) имеют полигинную структуру (у мужчины больше одной жены). Примерно половину 708 полигинных обществ составляют такие, в которых многоженство дозволено, но редко встречается. Во второй половине многоженство является нормой. Под нормой подразумевается принадлежность к гаремам у женщин и стремление мужчин к обладанию гаремом. В этом случае, учитывая одинаковое число мужчин и женщин в популяции, получается, что большинство мужчин оказывается не у дел. Гаремы некоторых китайских императоров и турецких султанов превосходили самые большие гаремы морских слонов и морских котиков. Однако у человека половой диморфизм выражен очень слабо по сравнению с тюленями и, вероятно (это спорное утверждение), с австралопитеками. Значит ли это, что у австралопитеков гаремы были больше, чем у китайских императоров?

Нет. Корреляция между степенью полового диморфизма и численностью гарема довольно слаба. И размер тела – лишь один из индикаторов конкурентоспособности. Для

морских слонов-самцов размер имеет значение потому, что они завоевывают гаремы в поединках. Судя по всему, размер имеет значение и у гоминид. Но вместо физической силы могут применяться любые другие виды силы, позволяющие самцам контролировать много самок. Во многих обществах эту роль играет политическое влияние. Человек, который является другом лидера – а лучше самим лидером, – обладает значительными возможностями: он может запугивать соперников так же, как крупный самец тюленя запугивает мелкого. Неравенство может быть экономическим. В этом случае сражаться за самок не нужно: их можно купить. Или заплатить солдатам, которые завоюют их для вас. Султан или император мог быть человеком невзрачным, но он все равно ухитрялся заполучить такой гарем, какого нет и у самого крупного тюленя. Я вот о чем: даже если у австралопитеков половой диморфизм был выражен сильнее, чем у нас, то после австралопитеков эволюция человека не обязательно подразумевала отказ от многоженства. Возможно, мужчины для поединков с соперниками просто выбрали другое оружие и вместо гигантского размера и физической силы стали использовать экономическое влияние и политическое запугивание. Однако, возможно, мы действительно двинулись в сторону подлинного равенства полов.

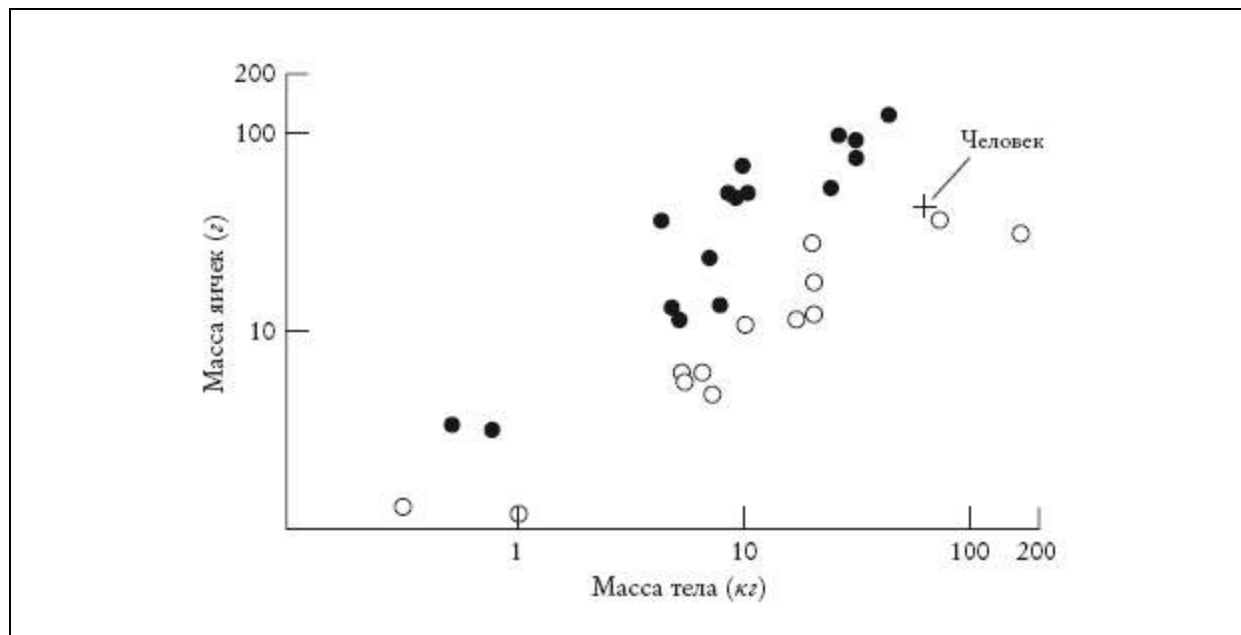
Те, кто питает отвращение к гендерному неравенству, могут тешить себя надеждой, что от “культурного” многоженства, пожалуй, избавиться проще, чем от многоженства, основанного на грубой силе. На первый взгляд кажется, что именно это и произошло в таких обществах, как христианские (кроме мормонов), которые официально стали моногамными. Я говорю “на первый взгляд” и “официально” потому, что, судя по некоторым данным, внешне моногамные общества не совсем таковы. Лаура Бетциг, историк с умом дарвинистского склада, обнаружила доказательства того, что внешне моногамные общества, например древнеримское и средневековое европейское, были по существу полигинными. Может, у богатого аристократа или феодала и была всего одна законная жена, но де-факто у него был гарем из рабынь или служанок, жен и дочерей арендаторов. Бетциг приводит и данные, касающиеся священников – даже тех, которые, как предполагалось, давали обет безбрачия.

По мнению некоторых ученых, эти исторические и антропологические данные наряду с умеренным половым диморфизмом у человека говорят о том, что мы эволюционировали в условиях полигинной системы размножения. Однако половой диморфизм – не единственная подсказка из биологии. Другая интересная зацепка – размер.

У самцов шимпанзе и бонобо, наших ближайших родственников, яички чрезвычайно крупные. Эти виды не полигинны, как гориллы, но и не моногамны, как гиббоны. Самки шимпанзе в период течки нередко совокупляются с несколькими самцами. Такое беспорядочное спаривание (промискуитет) нельзя назвать полиандрией, потому что полиандрия – это устойчивая связь одной самки с несколькими самцами. Промискуитет не предполагает определенной схемы полового диморфизма. Английский биолог Роджер Шорт так объяснил феномен крупных яичек: гены шимпанзе передавались от поколения к поколению в сперматозоидах, которым приходилось конкурировать со спермой других самцов в теле одной и той же самки. В такой ситуации важно располагать как можно большим числом сперматозоидов, а для этого необходимы крупные яички. У самца гориллы, напротив, яички маленькие, зато у него могучие плечи и огромная, как барабан, грудь. Гены гориллы конкурируют посредством поединков между самцами и демонстрационных ударов в грудь. Это помогает самцам завоевывать самок и предотвращает конкуренцию спермы

внутри тела самки. Шимпанзе же соперничают через посредничество сперматозоидов. И поэтому у горилл мы наблюдаем выраженный половой диморфизм и маленькие яички, а у шимпанзе – крупные яички и умеренный половой диморфизм.

Мой коллега Пол Харви и его коллеги, в том числе Роджер Шорт, проверили эту идею. Они сравнили различных представителей человекообразных обезьян и обезьян Старого и Нового Света, взвесив яички приматов двадцати видов (то есть пошли в библиотеку и проанализировали соответствующие данные), сделав поправку на то, что у крупных животных и яички в среднем крупнее. Они действовали так же, как ученые из “Рассказа Человека умелого”, изучавшие мозги.



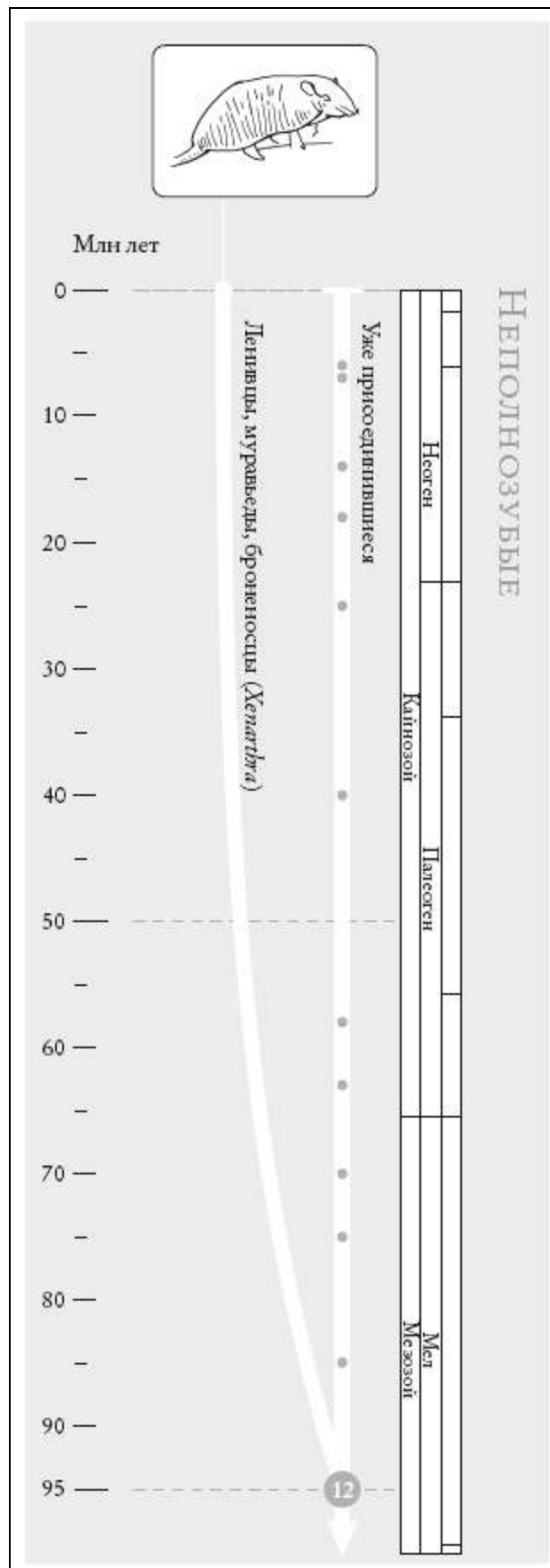
Логарифмическое соотношение массы яичек у самцов и массы тела. Каждой точке соответствует один вид приматов. Harvey and Pagel [132].

Каждый род они поместили на график массы яичек относительно массы тела и по причинам, указанным в “Рассказе Человека умелого”, и взяли логарифмы. Точки на графике оказались сгруппированы по прямой линии: внизу оказались игрунки, а сверху – гориллы.

Результаты эти весьма любопытны. Черными точками на схеме обозначены животные, у которых, как у шимпанзе, самки спариваются с несколькими самцами. У таких животных, скорее всего, наблюдается конкуренция спермы. Сами шимпанзе оказались вверху на графике. Пустыми кружками обозначены животные с такими системами размножения, при которых конкуренции спермы не происходит. Это либо гаремные животные, например гориллы (пустой кружок далеко справа), либо строго моногамные виды, например гиббоны.

Разрыв между пустыми и закрашенными кружками впечатляет^[45]. Похоже, гипотеза о конкуренции спермы подтвердилась. И теперь нам, разумеется, хочется знать, где на графике мы сами. Видите крестик? Судя по всему, мы относимся скорее к группе пустых кружков, чем к группе черных кружков. Мы не похожи на шимпанзе, и, по всей вероятности, в нашей эволюции не было этапов, на которых нам приходилось прибегать к конкуренции спермы. Но график ничего не говорит о том, была ли наша система размножения такой, как у горилл (гарем), или как у гиббонов (строгая моногамия). Здесь можно вспомнить о степени нашего полового диморфизма и антропологических данных: все указывает на умеренную полигинию, то есть легкую склонность к образованию гаремов.

Не знаю, есть ли безусловные доказательства того, что наши недавние предки были умеренно полигинными. Если они существуют, то, надеюсь, не стоит напоминать, что это нельзя использовать как оправдание той или иной моральной или политической позиции. “Нельзя получить то, что должно быть, из того, что есть”. Эту фразу [философа Давида Юма] повторяют так часто, что я рискую показаться банальным. И все-таки она не перестает быть верной.



Неполнозубые. Из пяти основных групп плацентарных млекопитающих, выделяемых исходя из молекулярных данных, две древнейшие – это афротерии (рандеву № 13) и южноамериканские неполнозубые (ок. 30 видов ленивцев, муравьедов и броненосцев). Возможно, новые данные заставят поменять местами рандеву №№ 12, 13.

На рис.: шестипоясный броненосец (Euphractus sexcinctus).

Рандеву № 12

Неполнозубые

Рандеву № 12 назначено около 95 млн лет назад: тогда жил наш прародитель в 35-миллионном поколении. Здесь мы встречаемся с неполнозубыми из Южной Америки. В то время она только-только отделилась от Африки и представляла собой очень большой остров – то, что нужно для эволюции уникальной фауны. Неполнозубые – довольно странная группа млекопитающих, состоящая из броненосцев, ленивцев и муравьедов, а также их вымерших родственников. Латинское название *Xenarthra* означает “чужеродные суставы” и объясняется особым способом сочленения позвонков этих животных: между поясничными позвонками у них отростки, укрепляющие позвоночник. Это нужно для роющего образа жизни, который ведут многие неполнозубые.

Среди млекопитающих, которые едят муравьев, к неполнозубым относят лишь обитателей Южной Америки. Есть и другие млекопитающие, питающиеся муравьями: панголины и трубкозубы. Кстати, муравьедов вполне можно было бы назвать и “термитоедами”.

Рассказ Броненосца

С зоологической точки зрения Южная Америка сродни Мадагаскару: как и Мадагаскар, она откололась от Африки – но не с восточной, а с западной стороны. Произошло это примерно тогда же или чуть позднее. Как и Мадагаскар, в течение почти всего времени эволюции млекопитающих Южная Америка была изолирована от мира. Длительная изоляция, которая закончилась лишь около 3 млн лет назад, привела к тому, что Южная Америка превратилась в огромный полигон для эволюционных экспериментов. Самым ярким результатом этих экспериментов стала уникальная фауна млекопитающих. В Южной Америке, как и в Австралии (но не на Мадагаскаре), много сумчатых, причем сумчатые здесь заняли большинство экологических ниш хищных млекопитающих. В отличие от Австралии, в Южной Америке также было много плацентарных (несумчатых) млекопитающих, включая броненосцев и других неполнозубых, а также уникальных “копытных”. Эти “копытные”, сейчас полностью вымершие, эволюционировали независимо от парнокопытных и непарнокопытных из других регионов.

Мы уже знаем, что обезьяны и грызуны приплыли сюда на “плотах” много позже разделения Южной Америки и Африки. Они нашли материк, густо заселенный фантастическим зверьем. Эти старожилы, как их назвал великий американский зоолог Дж. Симпсон в книге “Великолепная изоляция”, принадлежали к трем группам: неполнозубые, сумчатые и копытные. Как мы увидели на рандеву № 11, копытные – это не таксономическая группировка. Так вот, те южноамериканские старожилы занимались теми же травоядными делами, что и лошади, верблюды, носороги, но появились и эволюционировали независимо от них.

В отличие от Мадагаскара и Австралии, изоляция Южной Америки прекратилась естественным путем – еще до того, как перемещения человека по планете положили конец зоологической изоляции. Возникновение Панамского перешейка (около 3 млн лет назад) привело к Великому межамериканскому обмену. Это обогатило и североамериканскую, и южноамериканскую фауну, однако впоследствии произошло вымирание (по крайней мере отчасти обусловленное конкуренцией между видами).

В результате Великого межамериканского обмена из Северной Америки в Южную попали непарнокопытные тапиры и парнокопытные пекари (причем в Северной Америке тапиры вымерли, а численность пекари сильно уменьшилась), а также ягуары. Прежде в Южной Америке не было кошачьих и вообще представителей отряда хищные, однако обитали плотоядные сумчатые – некоторые из них напоминали саблезубых тигров, своих североамериканских современников. После Великого межамериканского обмена в Северной Америке появились броненосцы, в числе которых был и гигант глиптодонт. Глиптодонтам – со смешной “кепкой” на голове и грозной костной булавой на хвосте – требовалась защита и от сумчатых, и от плацентарных. Увы, они быстро вымерли – как и гигантские наземные ленивцы – родственники современных древесных ленивцев. На рисунках наземных ленивцев часто изображают стоящими на задних лапах и объедающими кроны деревьев. Возможно, они могли и валить деревья, подобно современным слонам. Этих ленивцев действительно можно сравнить со слонами: длина их тела достигала 6 метров, а весили они 3–4 тонны. Наземные ленивцы (кроме самых крупных) населяли Северную Америку до самой Аляски.

Ламы, альпака, гуанако и викунии, принадлежащие к семейству верблюдовые, пришли

другим путем. Сейчас ареал их обитания ограничен Южной Америкой, однако верблюды впервые появились в Северной Америке. Они расселились в Азии, а в Аравию и Африку пришли совсем недавно. Путь их, по-видимому, проходил через Аляску, где они дали начало двугорбым верблюдам монгольских степей и дромадерам пустынь. Эволюция семейства лошадиные также в основном происходила в Северной Америке. Однако потом североамериканские лошади вымерли. Поэтому индейцы с недоумением смотрели на лошадей, которых повторно завезли из Евразии печально известные конкистадоры.

В Северной Америке муравьедов, судя по всему, никогда не было, зато три их рода сохранились в Южной Америке. Это очень необычные млекопитающие. Зубов у них вообще нет, а череп, особенно у большого наземного муравьеда *Myrmecophaga*, представляет собой длинную изогнутую трубку. С помощью нее, а также длинного липкого языка муравьеды извлекают из гнезд муравьев и термитов. У муравьедов есть еще одна удивительная особенность. У большинства млекопитающих (в том числе у нас) в желудке образуется соляная кислота, нужная для переваривания пищи. Южноамериканские муравьеды обходятся без нее. Взамен они используют муравьиную кислоту, которую получают непосредственно из муравьев. Это типичный пример оппортунизма, свойственного естественному отбору.

Из сумчатых, тоже “старожилов” Южной Америки, до современности дожили лишь опоссумы (теперь распространившиеся и в Северной Америке), не похожие на них “голохвостые опоссумы” (ареал их обитания ограничен Андами) и единственный вид чилоэского (соневидного) опоссума, похожего на мышь (который, судя по всему, почему-то вернулся в Южную Америку из Австралии). Мы ближе познакомимся с ними на рандеву № 14.

Все древние южноамериканские “копытные” вымерли – а жаль. Они эволюционировали так же долго, как и млекопитающие Старого Света, более близкие нам. Многие из них процветали вплоть до Великого межамериканского обмена, а некоторые и после него. Литоптерны разделились на “лошадиные” и “верблюжьи” формы задолго перед этим, причем у “верблюжьих” форм, судя по положению костей носа, был хобот. Он имелся, видимо, и у представителей другой группы, пиротериев. Возможно, пиротерии напоминали слонов и в других отношениях. Они, вне всякого сомнения, были очень крупными. Для южноамериканской фауны млекопитающих вообще были характерны массивные, похожие на носорога формы. Окаменелости некоторых из этих животных впервые обнаружил Дарвин. Нотоунгуляты – это и огромные, похожие на носорогов токсодоны, и более мелкие формы, напоминающие кроликов или грызунов.

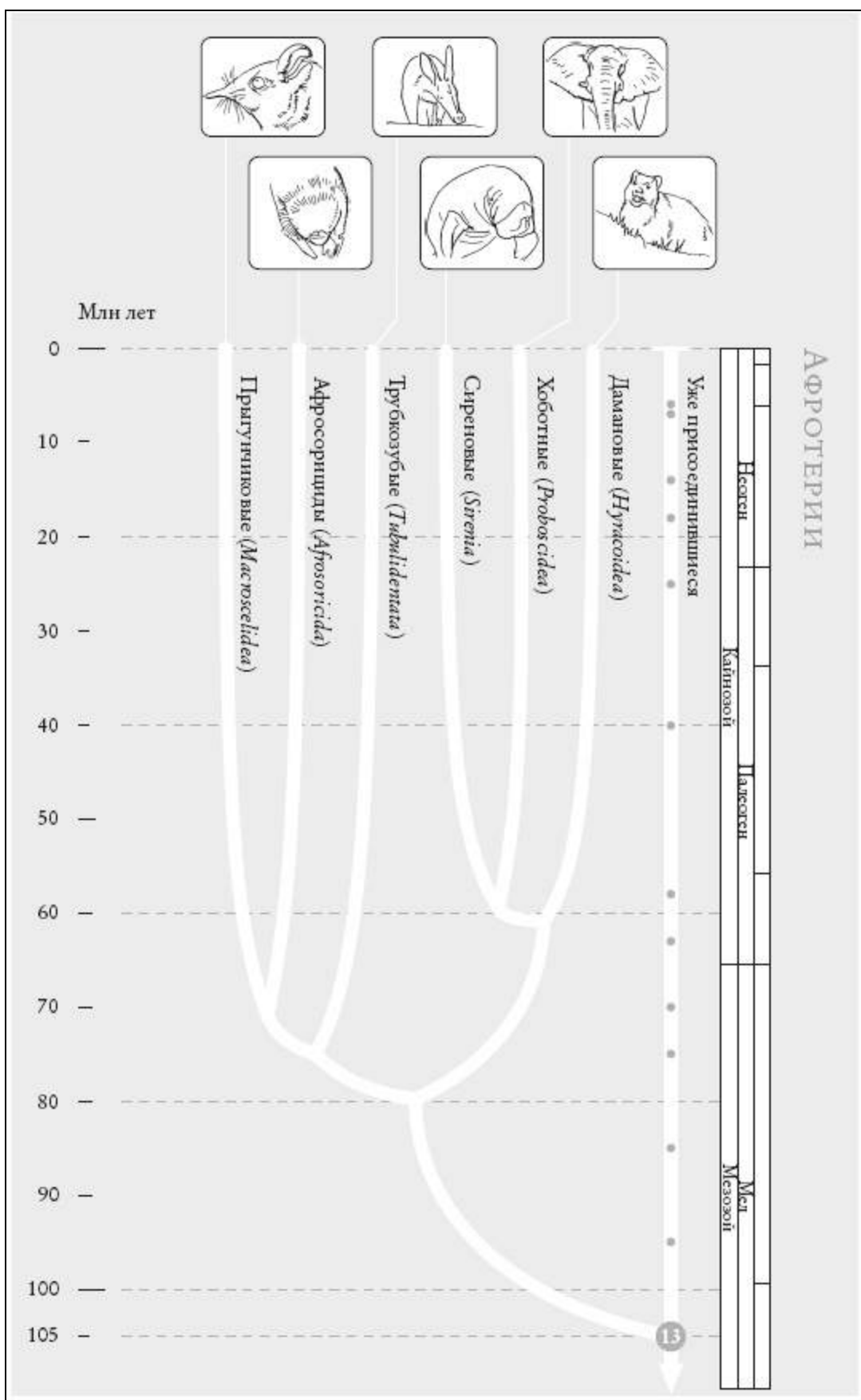
В “Рассказе Броненосца” речь шла о Южной Америке при млекопитающих. Тогда огромные массивы суши – Мадагаскар, Австралия, Индостан – откалывались от Гондваны. О Мадагаскаре мы говорили в “Рассказе Айе-айе”. Австралия станет темой “Рассказе Сумчатого крота”. Индостан мог бы стать еще одним полигоном для эволюции, но он быстро переместился к северу и довольно скоро достиг Азии, так что индийская фауна интегрировалась с азиатской уже во второй половине эпохи млекопитающих.

Африка во времена расцвета млекопитающих тоже была гигантским островом. Но ее изоляция по сравнению с Южной Америкой была не столь полной, да и длилась недолго. Однако этого времени хватило, чтобы многочисленная и очень пестрая группа млекопитающих развивалась в изоляции. Ее представители ближе друг к другу, чем к остальным млекопитающим, хотя, глядя на них, об этом трудно догадаться.

Афротерии – последние плацентарные млекопитающие, которых мы встречаем на своем пути. Они, как видно из их названия, появились в Африке. К афротериям относятся слоны, прыгунчики, дюгони и ламантины, даманы, трубкозубы и (предположительно) мадагаскарские тенреки и южноафриканские златокроты. Следующая группа пилигримов, которую мы встретим, – наши дальние родственники, сумчатые. Таким образом, афротерии – наши самые дальние плацентарные родственники. Сопредок № 13, наш прародитель примерно в 45-миллионном поколении, жил 105 млн лет назад и был похож на сопредков №№ 12 и 11, напоминавших землеройку.

Впервые я увидел прыгунчиков, уже взрослым вернувшись в прекрасную страну Малави, где прошло мое детство (тогда она называлась Ньясаленд). Мы с женой побывали в национальном парке Ливонде, к югу от крупнейшего из озер Восточно-Африканской рифтовой долины – озера Ньяса. На песчаных берегах этого озера я когда-то играл с ведерком и лопаткой. В заповеднике у нас был замечательный гид-африканец, обладавший энциклопедическими знаниями о животных, острым зрением и очаровательной манерой речи. При виде прыгунчиков он повторял: “Один из ‘малой пятерки’” (см. вкладку)^[46].

Прыгунчики, или слоновые землеройки, называются так из-за своих удлинённых, похожих на хоботки носов. Прыгунчики крупнее европейских землероек и бегают на длинных ногах, напоминая миниатюрных антилоп. Из пятнадцати видов прыгунчиков представители лишь одного – самого мелкого – прыгают, а не бегают. Прежде эти животные были гораздо многочисленнее. Имелись не только насекомоядные виды, сохранившиеся до сих пор, но и несколько растительноядных. Прыгунчики предусмотрительны: они посвящают немало времени и сил протаптыванию тропинок, по которым уходят от хищников.



АФРОТЕРИИ. Согласно новой филогении плацентарных млекопитающих, самым ранним ветвлением на древе является расхождение ветви афротериев (ок. 70 видов) и всех остальных плацентарных. Однако порядок рандеву №№ 12, 13 неясен. Порядок отделения слонов, сирен и даманов до сих пор является спорным, как и положение трубнозуба, тенреков и златокротов.

На рис. (слева направо): прыгунчик Эдварда (*Elephantulus edwardii*), пустынный златокрот (*Eremitalpa granti*), африканский трубнозуб (*Orycteropus afer*), американский

ламантин (*Trichechus manatus*), африканский слон (*Loxodonta africana*), капский даман (*Procavia capensis*).

Несмотря на хоботки, никто долго не догадывался, что прыгунчики – родственники слонов. Их считали африканским аналогом европейских землероек. Однако молекулярные данные говорят о том, что прыгунчики ближе к слонам, чем к землеройкам. Поэтому теперь их все реже называют слоновыми *землеройками*. Кстати, “хоботы” прыгунчиков почти наверняка не имеют отношения к слоновьим. А теперь перейдем от “малой пятерки” к “большой”.

Сейчас на планете только два рода слонов: *Elephas*, индийский, и *Loxodonta*, африканский. Но в свое время почти на всех континентах, кроме Австралии, жило множество разных слонов, включая мастодонтов и мамонтов. Возможно, они были и в Австралии: во всяком случае, здесь найдены фрагменты скелетов ископаемых слонов. Мастодонты и мамонты жили в Америке еще 12 тыс. лет назад. Их, видимо, истребили люди культуры Кловис. В Сибири мамонты вымерли совсем недавно. До последнего времени их находили в вечной мерзлоте и даже, по словам поэта, варили из них суп.

Их доньне находят в тайге иногда,
Вмерзших в глыбы прозрачные вечного льда
На пространствах Восточной Сибири.
Как известно кочующим там дикарям,
Замороженных мамонтов можно “ням-ням”,
Лишь котел надо выбрать пошире:
Важно, чтобы никто из туземцев тайком
Не прельстился еще не готовым куском,
Потому-то в котел их кладут целиком
И отваривают в мундире^[47].

Хилэр Беллок

Африка – родина слонов, мастодонтов и мамонтов. Здесь протекала их эволюция, и здесь наблюдается наибольшее их разнообразие. Кроме того, Африка стала домом для множества других млекопитающих, например антилоп, зебр и охотящихся на них хищников. Но все эти животные – лавразиотерии, они заселили Африку вторично, перебравшись сюда с севера, из Лавразии. А настоящие африканские старожилы – афротерии.

Отряд слонов называется хоботные – *Proboscidea* (от лат. *proboscis* – хобот) из-за их сильно удлинённого носа. Хобот много для чего годится, включая питье (возможно, именно это и было его исходной функцией). При высоком росте, таком как у слона или жирафа, питье может быть проблемой. Пища слонов и жирафов растет в основном на деревьях, и это может частично объяснять их высокий рост. Однако пить при таком росте неудобно. Один из вариантов – вставать на колени (так поступают верблюды). Но, напившись, нужно встать, а это тяжело, особенно для слонов и жирафов. И те и другие решили эту проблему, научившись втягивать воду через “сифон”. У жирафов голова оказалась на конце “сифона” – и поэтому она маленькая. У слонов же голова осталась у основания “сифона”, поэтому они

могут позволить себе иметь крупный череп с относительно большим мозгом. Их “сифон”, то есть хобот, годится и для многого другого. Выше я цитировал слова Ории Дуглас-Гамильтон о слоновьем хоботе. Большую часть жизни она вместе с мужем Иэном посвятила изучению и охране диких слонов. Вот ее реакция на жуткую картину “выбраковки” слонов в Зимбабве:

Я смотрела на один из выброшенных хоботов и задавалась вопросом, сколько миллионов лет понадобилось на то, чтобы создать это чудо эволюции. Оснащенный пятьюдесятью тысячами мускулов и управляемый мозгом соответствующей сложности, он может тянуть и толкать, двигая тонны груза. В то же время им можно выполнять самые тонкие операции, например срывать стручок и класть его в рот. Этот универсальный орган является сифоном, в котором слон может удерживать четыре литра воды – чтобы выпить ее или обрызгать себя. Он выступает в роли пальца и громкоговорителя. У хобота есть и социальные функции: ласки, ухаживание, утешение, приветствия и объятия... И вот он лежит, отрезанный, как тысячи других слоновьих хоботов по всей Африке.

Еще у хоботных есть бивни – сильно увеличенные резцы. У современных слонов бивни лишь на верхней челюсти, но у некоторых вымерших хоботных в дополнение к ним (или вместо них) имелись бивни на нижней челюсти. Так, дейнотерий (*Demotherium*) обладал крупными, загнутыми вниз бивнями на нижней челюсти, на верхней у него бивней не было. А у амелелодона (*Amebelodon*), североамериканского представителя гомфотериев, большой группы ранних хоботных, на верхней челюсти имелись бивни слоновьего типа, а на нижней – плоские, похожие на лопаты. Возможно, животные и вправду выкапывали ими клубни. Это предположение, кстати, не противоречит гипотезе об эволюции хобота как сифона для питья. Нижняя челюсть амелелодона с двумя плоскими лопатками была настолько длинной, что он мог стоя копать в земле.

Чарльз Кингсли писал в повести “Дети вод”, что слон “приходится ближайшим родственником маленькому мохнатому кролику (*coneу*) Священного писания.” Первое значение слова *coneу* – кролик. Это слово встречается в Библии четырежды, и в двух случаях объясняется, почему кролик не является кошерным: “Он жует жвачку, но копыта у него не раздвоены, нечист он для вас” (Левит 11:5; и очень похожий отрывок во Второзаконии 14:7). Но Кингсли не мог иметь в виду кролика, потому что чуть ниже он утверждает, что слон – это тринадцатияродный или четырнадцатияродный кузен кролика (*rabbit*). Две других библейских ссылки относятся к животному, обитающему в скалах: псалом 104 (“Высокие горы – сернам, каменные утесы – убежище кроликам”) и Книга притчей Соломоновых 30:26 (“кролики, народ слабый – но ставят дома свои на скале”). Принято считать, что под кроликом здесь подразумевается даман. Таким образом, Кингсли, замечательный проповедник с дарвинистскими взглядами, был прав.

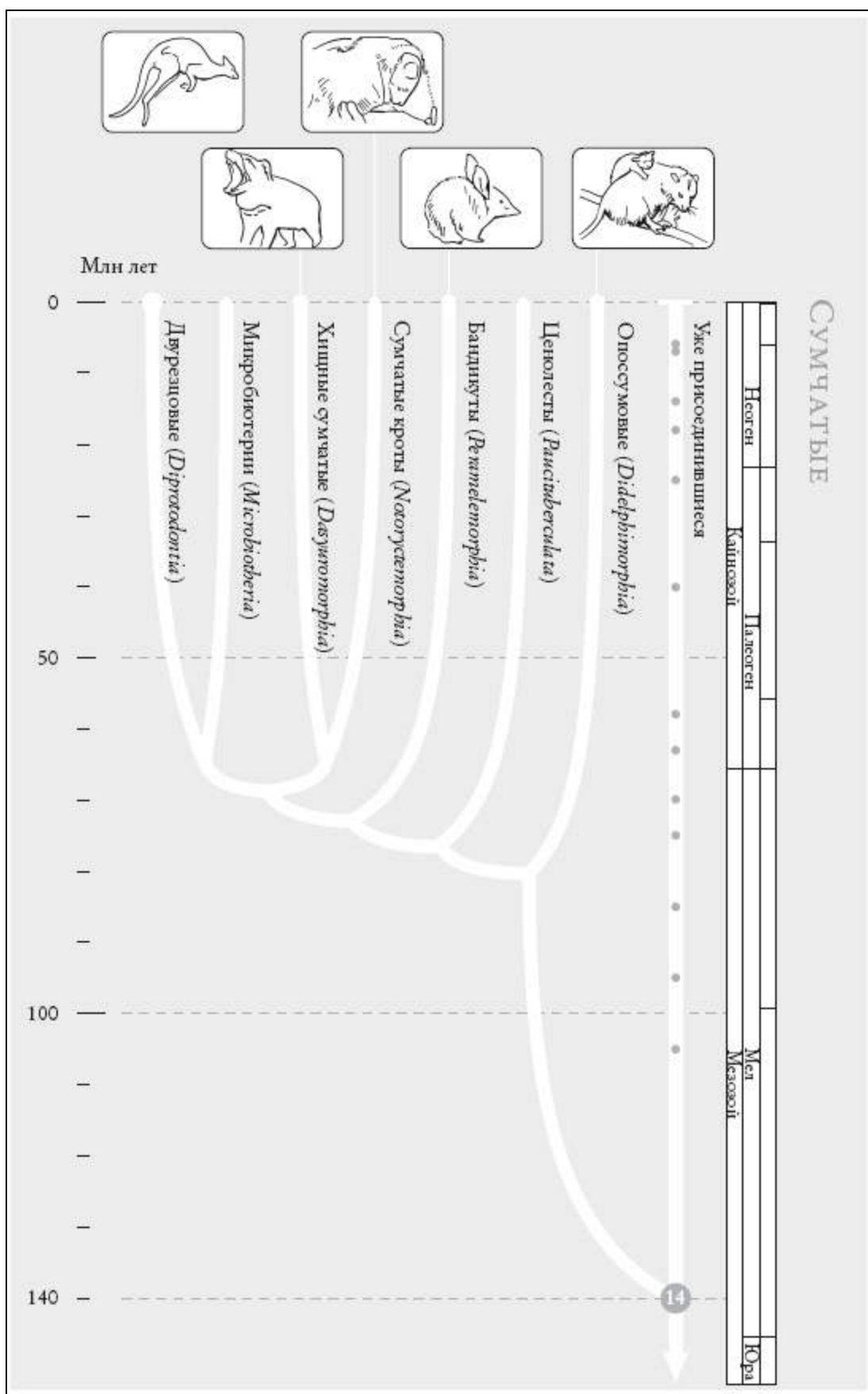
Точнее, он был прав – пока не вмешались современные специалисты по систематике. В учебниках говорится, что ближайшие из ныне живущих родственников слонов – даманы, и это согласуется с мнением Кингсли. Однако, согласно последним данным, к близким (или даже ближайшим) родственникам слонов следует отнести дюгоней и ламантинов, а даманов рассматривать в качестве сестринской группы. Дюгони и ламантины – морские млекопитающие, которые никогда не выходят на берег, и похоже, мы тут были сбиты с толку, как и в случае гиппопотамов и китов. Исключительно морские млекопитающие

свободны от ограничений, налагаемых гравитацией, и могут быстро эволюционировать в собственном направлении. Даманы и слоны, оставшиеся на суше, сохранили большее сходство друг с другом, как и гиппопотамы со свиньями. Теперь кажется, что хоботообразные носы дюгоней и ламантинов и крошечные глаза на морщинистой морде придают им некоторое сходство со слонами, но это, скорее всего, случайное совпадение.

Дюгони и ламантины относятся к отряду сирены (*Sirenia*). Называются они так из-за предполагаемого сходства с мифическими сиренами – впрочем, звучит это, по-моему, не очень убедительно. Возможно, медленное плавание у кого-то ассоциировалось с русалками. Кроме того, дюгони и ламантины кормят детенышей парой молочных желез, которые находятся под плавниками. Но нельзя удержаться от мысли, что моряки, которые первыми усмотрели сходство, возможно, просто слишком долго пробыли в море. Сирены и киты – единственные млекопитающие, которые никогда не выходят на сушу. Один вид, амазонский ламантин, – пресноводный; другие два вида ламантина обитают в море. Дюгони живут исключительно в море. Все четыре вида находятся под угрозой исчезновения. Моя жена придумала надпись для футболки: *Dugong Dugong Dugone*^[48]. Судьба пятого вида – стеллеровой коровы, обитавшей в Беринговом проливе и весившей около пяти тонн, – ужасна. На нее охотились до тех пор, пока она полностью не исчезла – всего 27 лет спустя после того, как ее открыла в 1741 году экспедиция Беринга. Эта история показывает, как уязвимы сирены.

Верхние конечности у сирен, как и у китов и дельфинов, превратились в плавники, а задние отсутствуют. Сирен иногда называют морскими коровами, но к коровам они не имеют отношения – как и к жвачным. Их растительная диета требует очень длинного кишечника и низких энергозатрат. По сравнению со стремительными хищниками дельфинами видно, как ленивы дюгони: все равно что сравнивать ракету с воздушным шаром.

Кроме крупных, есть и мелкие афротерии. Златокроты и тенреки, похоже, родственны друг другу, и большинство современных авторитетов относят их к афротериям. Златокроты живут в Южной Африке и занимаются тем же, чем кроты в Евразии: “плавают” в песке, будто в воде. Тенреки живут в основном на Мадагаскаре. А полуводные “выдровые землеройки” фактически являются тенреками Западной Африки. Из “Рассказа Айе-айе” мы узнали, что среди мадагаскарских тенреков есть формы, похожие на землеройку, на ежа, и водные виды, которые, вероятно, вернулись в воду независимо от африканских.



Сумчатые. По способу размножения выделяют три группы млекопитающих: яйцекладущие (однопроходные), сумчатые и плацентарные (включая нас). И морфологические, и молекулярные данные группируют сумчатых и плацентарных. Поэтому рандеву № 14 – это момент отделения ок. 270 видов сумчатых от 4,5 тыс. видов плацентарных. Считается, что сумчатые делятся на семь отрядов. Их соотношение остается спорным. Особенно проблематично положение южноамериканского соневидного (чилоэского) опоссума.

На рис. (слева направо): большой рыжий кенгуру (*Macropus rufus*), тасманийский дьявол (*Sarcophilus harrisii*), сумчатый крот (*Notoryctes typhlops*), кроличий бандикут (*Macrotis lagotis*), виргинский опоссум (*Didelphus virginiana*).

Вначале мелового периода, около 140 млн лет назад, сопредок № 14, наш прародитель примерно в 80-миллионном поколении, прозябал в тени динозавров. В то время Южная Америка, Антарктида, Австралия, Африка и Индостан начали откалываться от южного суперконтинента Гондваны (см. вкладку). Из-за перемены климата мир ненадолго (по геологическим меркам) окутал холод. В зимние месяцы на полюсах лежали снег и лед. В хвойных лесах умеренной зоны и папоротниковых долинах росло лишь несколько видов цветковых растений. Эти леса покрывали северные и южные области планеты. Поскольку цветковые тогда были немногочисленны, было сравнительно мало и насекомых-опылителей. И в таких декорациях плацентарные млекопитающие – лошади и кошки, ленивцы и киты, летучие мыши и броненосцы, верблюды и гиены, носороги и дюгоны (все представленные одним мелким насекомоядным зверьком) – встретились с другой крупной группой млекопитающих – с сумчатыми.

Marsupium – по-латыни “сумка”. Анатомы используют этот термин для обозначения любой сумки, включая мошонку человека. Но самые знаменитые в животном мире сумки – те, в которых кенгуру и другие сумчатые носят детенышей. Сумчатые появляются на свет в виде крошечных зародышей, которые умеют только карабкаться. Это они и делают: пробираются через заросли материнской шерсти в сумку, где припадают к соску.

Другая крупная группа млекопитающих называется плацентарными, так как они кормят эмбрион с помощью плаценты: крупного органа, в котором километры капилляров детеныша связаны с километрами капилляров матери. Эта замечательная система обмена (она служит и для кормления плода, и для удаления продуктов его обмена) позволяет детенышу появляться на свет на более позднем этапе развития. Он находится под защитой материнского тела до тех пор, пока не научится, например, не отставать от стада и даже убежать от хищников. У сумчатых все иначе. Их сумка – это нечто вроде наружной матки, и крупный сосок выполняет функцию пуповины. Позднее детеныш открепляется от соска и сосет его периодически, как и детеныш плацентарного млекопитающего. Вылезая из сумки, он все равно что рождается вторично и со временем все реже пользуется сумкой как убежищем. У кенгуру сумки открываются вперед, а у многих сумчатых – назад.

Итак, сумчатые – одна из двух главных групп ныне живущих млекопитающих. Обычно они ассоциируются с Австралией, к которой (в отношении фауны) можно для удобства причислить и Новую Гвинею. К сожалению, нет общепризнанного названия для этих двух участков суши. “Меганезия” и “Сахул” не очень выразительны. “Австралазия” тоже не годится: оно включает Новую Зеландию, у которой с Австралией и Новой Гвинеей в зоологическом отношении мало общего. Я буду пользоваться термином “Австралинея” [\[49\]](#). Австралинейское животное – это животное из Австралии, Тасмании или Новой Гвинеи, но не из Новой Зеландии. С точки зрения зоолога, Новая Гвинея – нечто вроде тропического филиала Австралии. Фауна млекопитающих и Австралии, и Новой Гвинеи представлена в основном сумчатыми. Кроме того, у сумчатых давняя связь с Южной Америкой (см. “Рассказ Броненосца”). Они до сих пор обитают там и представлены главным образом несколькими десятками видов опоссумов.

Хотя сейчас американских сумчатых, кроме опоссумов, почти не осталось, прежде все было иначе. Наибольшее разнообразие сумчатых наблюдалось в Южной Америке. Более древние ископаемые найдены в Северной Америке. Но древнейшие ископаемые сумчатые обнаружены в Китае. Сумчатые вымерли в Лавразии и сохранились в Южной Америке и в Австралии – двух крупнейших осколках Гондваны. И в Австралии сейчас наибольшее разнообразие сумчатых. По общему мнению, сумчатые пришли в Австралию из Южной Америки через Антарктиду. Правда, ископаемые сумчатые, найденные в Антарктиде, не похожи на предковые австралийские формы. Но это, видимо, потому, что антарктических ископаемых вообще найдено мало.

Большую часть истории Австралии (с тех пор, как она откололась от Гондваны) плацентарных млекопитающих там не было. Поэтому вполне правдоподобно предположение, что все австралийские сумчатые появились в результате однократного переселения похожего на опоссума животного из Южной Америки через Антарктиду. Мы не знаем точно, когда это произошло – но вряд ли позднее 55 млн лет назад: примерно тогда Австралия (точнее, Тасмания) отошла достаточно далеко от Антарктиды и стала недоступной для млекопитающих, “прыгающих” с острова на остров. Переселение могло произойти и раньше: это зависит от того, насколько непривлекательной тогда была Антарктида для млекопитающих. Американские опоссумы связаны с животными, которых австралийцы зовут поссумами, ничуть не больше, чем со всеми остальными австралийскими сумчатыми. Другие американские сумчатые, сохранившиеся в основном в виде ископаемых, являются, судя по всему, еще более далекими родственниками австралийских. Иными словами, большинство главных ветвей сумчатых – американские, и это одна из причин, по которым мы считаем, что сумчатые возникли в Америке и мигрировали в Австралию, а не наоборот. Однако австралийская ветвь сумчатых дала огромное разнообразие форм после изоляции Австралии. Изоляция подошла к концу около 15 млн лет назад, когда Австралия (точнее, Новая Гвинея) подошла так близко к Азии, что оттуда смогли мигрировать летучие мыши и грызуны (которые предположительно “скакали” с острова на остров). Затем, гораздо позднее, в Австралии появились динго (видимо, на торговых каное) и – вместе с европейцами – другие животные, такие как кролики, верблюды и лошади.

Вместе с однопроходными, которые присоединятся к нам на следующем рандеву, эволюционирующие австралийские сумчатые оказались на огромном плоту, который отправился на юг Тихого океана. Следующие 40 млн лет Австралия находилась в полном распоряжении сумчатых и однопроходных. Вначале [50] там и были другие млекопитающие, но они скоро вымерли. Экологические ниши, оставшиеся от динозавров, ждали новых хозяев – как в Австралии, так и во всем остальном мире. На мой взгляд, Австралия удивительна тем, что она долго пребывала в изоляции, а также тем, что популяция-основатель австралийских сумчатых была совсем маленькой и, возможно, даже состояла из одного-единственного вида.

К чему это привело? Примерно три четверти ныне живущих видов сумчатых (всего их около 270) составляют австралийские сумчатые. Все остальные виды обитают в Америке: в основном опоссумы, а также несколько других видов, например загадочный чилоэский опоссум. Двести австралийских видов (плюс-минус несколько, в зависимости от того, являемся ли сторонниками объединения или разделения видов [51]) разветвились и заняли ниши различных динозавров. В остальном мире эти ниши независимо заполнили другие

млекопитающие.

Рассказ Сумчатого крота

Подземный образ жизни знаком нам благодаря семейству кротовые (*Talpidae*), живущих в Евразии и Северной Америке. Кроты – это специализированные роющие устройства: их передние конечности превратились в лопаты, а глаза, бесполезные под землей, почти атрофировались. В Африке нишу кротов занимают златокроты (семейство златокротовые, *Chrysochloridae*). Внешне они очень похожи на евразийских кротов, и много лет подряд их относили к тому же отряду – насекомоядные. В Австралии, как и следовало ожидать, эту нишу занимают сумчатые кроты (*Notoryctes*) [\[52\]](#).

Сумчатые кроты похожи на настоящих кротов (*Talpa*) и златокротов. Они питаются червями и личинками насекомых, как обычные кроты и златокроты. По способу рытья они похожи на обычных кротов и еще больше на златокротов. Обычные кроты, роя землю в поисках добычи, оставляют за собой пустой туннель. Златокроты же, по крайней мере живущие в пустыне, “плывут” сквозь песок, который осыпается позади них. Сумчатые кроты делают то же самое. У обыкновенных кротов эволюция превратила в “лопату” все пять пальцев передних конечностей, а сумчатые кроты и златокроты пользуются лишь двумя когтями (некоторые златокроты – тремя). У обыкновенных и сумчатых кротов хвост короткий, у златокротов он и вовсе незаметен. Все трое ничего не видят, а их уши не видны снаружи. У сумчатых кротов есть сумка, в которую попадают недоношенные (по меркам плацентарных животных) детеныши.

Сходство трех “кротов” конвергентно: их признаки эволюционировали независимо, в связи с их образом жизни. Исходные данные и нероющие предки у всех троих были разными. Поэтому в данном случае мы наблюдаем тройную конвергенцию. Хотя златокроты и евразийские кроты ближе друг к другу, чем к сумчатым кротам, их общий предок все-таки не был специализированным роющим животным. Кстати, пока не найден динозавр-“крот”. Окаменелые ходы и органы, приспособленные для рытья, описаны для звероящеров (синапсидов). Но убедительных доказательств роющего образа жизни самих динозавров еще нет.

Австралинея – дом для впечатляющего числа сумчатых. Каждое из них играет примерно ту же роль, что и плацентарные млекопитающие на другом континенте. Бывают сумчатые “мыши” (точнее, “сумчатые землеройки”, потому что они едят насекомых), сумчатые “кошки”, “собаки”, “белки-летяги” и ряд других “двойников”. В некоторых случаях сходство поразительно. Белки-летяги, например американская летяга (*Glaucomys volans*), выглядят и ведут себя в точности как жители австралийских эвкалиптовых лесов, например сахарный летающий поссум (*Petaurus breviceps*) или изящная сумчатая летяга (*Petaurus gracilis*). Американские белки-летяги – это настоящие белки, родственные привычным для нас древесным белкам. Интересно, что в Африке нишу белки-летяги занимают так называемые шипохвостые летяги (*Anomaluridae*), которые, хотя и относятся к грызунам, настоящими белками не являются. Среди австралийских сумчатых также есть три линии планирующих по воздуху видов, у которых эта способность эволюционировала независимо. Вспомним плацентарных планирующих животных, которых мы встретили на randevу № 9: загадочных “летающих лемуров” или шестокрылов, которые отличаются от белок-летяг и их сумчатых двойников тем, что планирующая мембрана у них охватывает хвост и все четыре конечности.

Тасманийский (сумчатый) волк (*Thylacinus*) – один из самых известных примеров

конвергентной эволюции. Тилацинов иногда называют тасманийскими тиграми из-за полосатой спины, но название это не самое удачное. Гораздо больше они похожи на волков или собак. Когда-то тасманийские волки были распространены в Австралии и Новой Гвинее, а в Тасмании они сохранялись вплоть до недавнего времени. До 1909 года существовала премия за их скальпы. В 1930 году была застрелена последняя дикая особь, а в 1936 году в зоопарке Хобарта умер последний содержащийся в неволе сумчатый волк. Во многих музеях есть чучела этих животных. Их легко отличить от собаки по полосам на спине. А вот их скелет отличить не так-то просто. Когда я учился в Оксфорде, студенты-зоологи на выпускном экзамене должны были идентифицировать сто образцов. Распространился слух, что если на экзамене дают череп собаки, лучше говорить, что это тасманийский волк – потому что такая очевидная вещь, как череп собаки, – скорее всего, ловушка. Но экзаменаторы пошли на двойной блеф: они предложили череп собаки. (Если вам интересно, скажу, что проще всего обнаружить разницу по двум заметным отверстиям в небной кости, которые характерны для всех сумчатых.) Динго – это, конечно, не сумчатые, а собаки, которых, видимо, завезли аборигены. Возможно, причиной вымирания тасманийского волка в Австралии отчасти стала конкуренция с динго. В Тасмании динго не появлялись, и, может быть, именно поэтому тасманийские волки сохранились там до прихода европейцев. Однако ископаемые указывают на то, что в Австралии были и другие виды тилацина, которые вымерли слишком рано, чтобы вину можно было возложить на людей или динго.

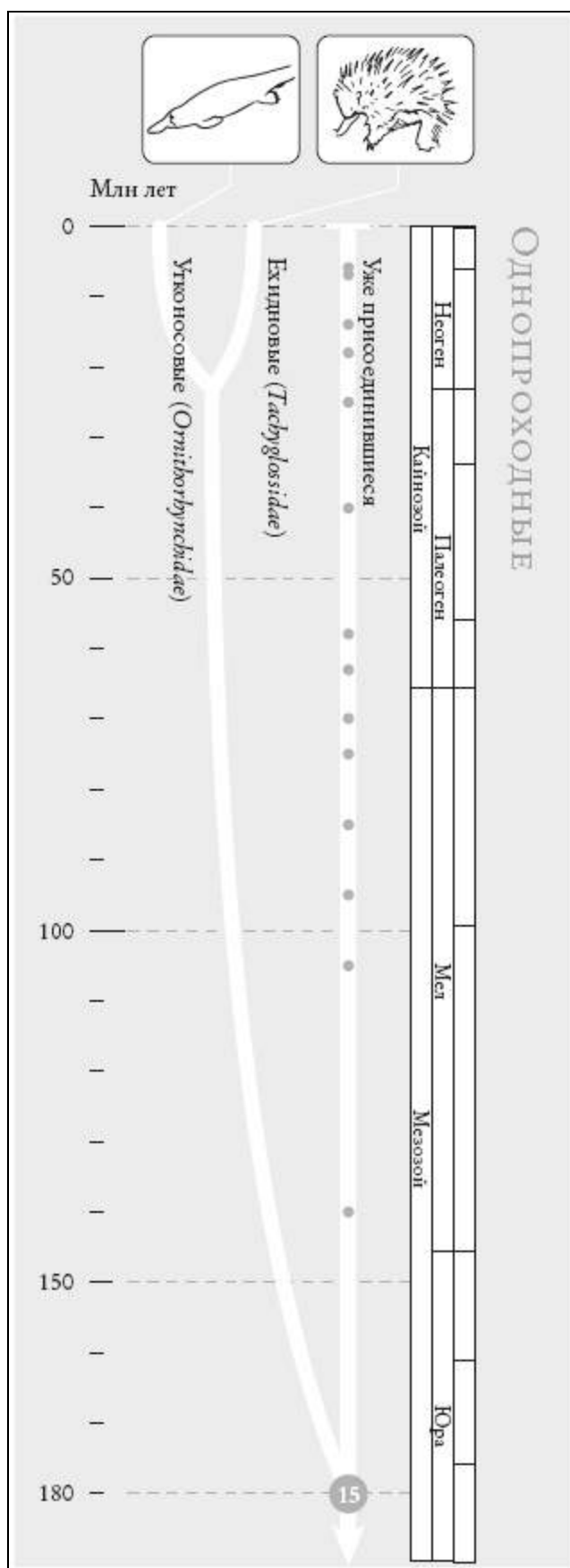
“Естественный эксперимент” с австралийскими “альтернативными млекопитающими” часто иллюстрируют парными картинками, на которых австралийское сумчатое сравнивается с его плацентарным двойником. Но не все экологические двойники похожи друг на друга. Например, плацентарного эквивалента поссума-медоеда не существует. Нет и сумчатого двойника китов, и нетрудно понять, почему: ведь помимо неудобства обращения с сумкой под водой, “киты” не могли оказаться в изоляции, которая позволила австралийским сумчатым эволюционировать независимо. По той же причине не существует и сумчатых летучих мышей. И хотя кенгуру можно считать сумчатым двойником антилоп, они все-таки выглядят по-другому: строение тела кенгуру определяется в основном их способом передвижения. Однако по питанию и образу жизни 68 видов австралийских кенгуру и кенгуру-валлаби вполне соответствуют 72 видам антилоп и газелей. Конечно, перекрываются они не полностью. Некоторые кенгуру время от времени едят насекомых. Кроме того, найдены ископаемые остатки крупного хищного кенгуру. За пределами Австралии есть плацентарные млекопитающие, которые прыгают, как кенгуру, но в основном это мелкие грызуны (например тушканчики). Африканский долгоног – единственное плацентарное млекопитающее, которого можно принять за кенгуру (скорее, за маленького валлаби). Однажды мой коллега д-р Стивен Кобб, читавший лекцию по зоологии в Университете Найроби, был очень удивлен возмущенными возгласами студентов в ответ на сообщение, что кенгуру живут лишь в Австралии и Новой Гвинее.

Рандеву № 15

Однопроходные

Рандеву № 15 назначено около 180 млн лет назад – в полумуссонном-полузасушливом мире нижней юры. Тогда южный континент Гондвана только начал сходить с северным континентом Лавразией – впервые за время путешествия мы видим основные массивы суши соединенными в Пангею. Раскол Пангеи стал решающим событием в судьбе потомков сопредка № 15, нашего вероятного прародителя примерно в 120-миллионном поколении. Пилигримы, которые присоединяются здесь к остальным млекопитающим, представлены всего тремя родами: утконос (*Ornithorhynchus anatinus*), живущий в Восточной Австралии и Тасмании; австралийская ехидна (*Tachyglossus aculeatus*), обитающая в Австралии и Новой Гвинее; проехидна (*Zaglossus*), чей ареал ограничен высокогорьями Новой Гвинее [\[53\]](#). Эти три рода известны как однопроходные.

Выше мы затрагивали тему островов-континентов как колыбелей крупных групп животных: Африка для афротериев, Лавразия для лавразиотериев, Южная Америка для неполнозубых, Мадагаскар для лемурув, Австралия для большинства современных сумчатых. Однако все больше данных говорит о том, что млекопитающие претерпели еще один раскол, более ранний. Согласно одной из теорий, млекопитающие задолго до гибели динозавров разделились на две крупные группы: австралосфениды и бореосфениды. (Приставка *австрало-* означает “южный”, *борео-*, соответственно, – “северный”.) Австралосфениды – древние млекопитающие, эволюционировавшие на южном континенте – Гондване. Бореосфениды, в свою очередь, эволюционировали на северном континенте – Лавразии – задолго до эволюции лавразиотериев, которых мы знаем сейчас. Однопроходные – единственные сохранившиеся представители австралосфенид. Все остальные млекопитающие звери (*Theria*), включая сумчатых (которые ассоциируются с Австралией), произошли от бореосфенид. Те животные, которые позднее расселились по осколкам Гондваны (например афротерии Африки и сумчатые Южной Америки), были бореосфенидами, мигрировавшими на юг, в Гондвану.



Однопроходные. Тело современных млекопитающих (ок. 5 тыс. видов) покрыто шерстью, они выкармливают детенышей молоком. Уже повстречавшиеся нам плацентарные и сумчатые млекопитающие возникли, как считается, в Северном полушарии в юрском периоде. Пять видов однопроходных – немногие представители некогда пестрой группы млекопитающих Южного полушария, сохранивших обыкновение откладывать яйца.

На рис. (слева направо): утконос (*Ornithorhynchus anatinus*), австралийская ехидна (*Tachyglossus aculeatus*).

Теперь об однопроходных. Ехидны живут на суше и питаются муравьями и термитами. Утконос живет преимущественно в воде и выскивает в тине мелких беспозвоночных. Его “клюв” и вправду похож на утиный. У ехидны клюв не такой плоский, он похож на трубку. Кстати, согласно молекулярным данным, общий предок ехидн и утконосов жил позднее ископаемого утконоса (*Obdurodon*), который по образу жизни и внешнему виду очень напоминал современного (за тем исключением, что его клюв был снабжен зубами). Это, по-видимому, означает, что ехидны суть утконосы, которые покинули воду не менее 20 млн лет назад, утратили перепонки между пальцами, сменили клюв на трубку для всасывания муравьев и приобрели защитные иглы.

У однопроходных есть свойство, объединяющее их с рептилиями и птицами, и именно оно дало им название. *Monotreme* – по-гречески “одно отверстие”. У однопроходных, как и у рептилий и птиц, анус, мочевыводящий канал и репродуктивные пути открываются в единый проход – клоаку. Еще одно “рептильное” свойство однопроходных: из клоаки появляются не детеныши, а яйца. И не крошечные яйцеклетки, как у других млекопитающих, а настоящие двухсантиметровые яйца с прочной белой шершавой скорлупой. В яйцах содержатся питательные вещества, которыми пользуется детеныш до вылупления. Вылупление происходит точно так же, как у рептилий или птиц, – с помощью яйцевого зуба на конце клюва.



Возможно, наш предок выглядел так. Генкелотерий (*Henkelotherium*), представитель эупантотериев. Рис. Э. Гренинг.

У однопроходных есть и другие типичные для рептилий признаки: например межключичная кость, которая есть у рептилий, но не у зверей. Однако в скелете однопроходных есть и признаки, характерные для млекопитающих. Так, нижняя челюсть у них представлена одной костью. У рептилий же в нижней челюсти (рядом с сочленением с черепом) три дополнительных кости. В ходе эволюции у млекопитающих эти кости переместились из нижней челюсти в среднее ухо. Это молоточек, наковальня и стремечко,

передающие звук от барабанной перепонки к внутреннему уху. Делается это хитрым способом, который физики называют согласованием по импедансу. По этому признаку однопроходные группируются с млекопитающими. Правда, само внутреннее ухо однопроходных больше похоже на ухо рептилии или птицы: улитка (трубка во внутреннем ухе, улавливающая звуки различной тональности) у них почти не изогнута – в отличие от млекопитающих, у которых улитка закручена в спираль (отсюда и ее название).

Однопроходных объединяет с млекопитающими и то, что они выделяют молоко для кормления детенышей: это самый известный признак млекопитающих. Впрочем, у однопроходных нет выраженных сосков, и молоко сочится из пор на обширном участке кожи на брюшной стороне тела. Там его и слизывают детеныши, цепляющиеся за волосы на животе матери. Наши предки, вероятно, делали то же самое. Конечности однопроходных расставлены немного шире, чем у типичных млекопитающих. Это заметно по необычной, вразвалку, походке ехидны: она ходит уже не как ящерица, но еще не как млекопитающее. В целом однопроходные кажутся переходными формами между рептилиями и млекопитающими.

Как выглядел сопредок № 15? Думать, что он был похож на утконоса или ехидну, нет оснований. Ведь это был *наш* предок в той же степени, что и *их* собственный, и с тех пор прошло очень много времени. Юрские ископаемые подходящего возраста принадлежат различным типам мелких животных, похожих на землероек или грызунов. Это, например, морганукодон (*Morganucodon*) и крупная группа многобугорчатых (*Multituberculata*).

Рассказ Утконоса

Старое латинское название утконоса – *Ornithorhynchus paradoxus* [“парадоксальный птицеклюв”]. Когда его обнаружили, он показался ученым настолько нелепым, что присланный в музей экземпляр сочли чучелом из сшитых вместе частей тела млекопитающего и птицы. Кое-кто решил, что у Бога, когда он сотворил утконоса, выдался паршивый день. Господь, видимо, нашел на полу мастерской лишние детали и решил их не выбрасывать, а слепить какое-нибудь животное. Есть и такие ученые (и эти уже не шутят), которые называют однопроходных “примитивными”: как будто быть примитивными – основное занятие этих существ. (В “Рассказе Утконоса” мы поставим под сомнение эту точку зрения.)

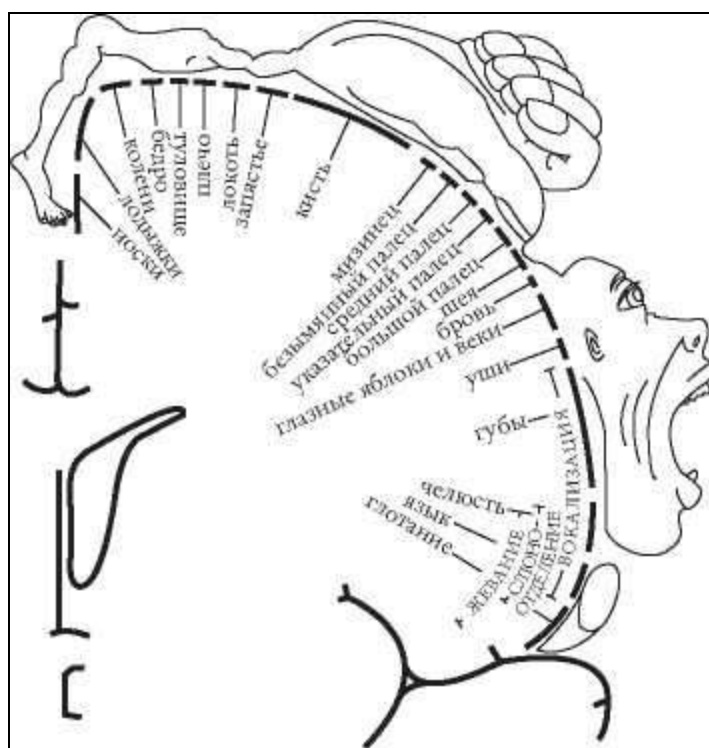
После сопредка № 15 утконос располагал ровно таким же количеством времени на развитие, что и остальные млекопитающие. Так зачем считать одну группу “примитивнее” другой (примитивный, напомним, означает “похожий на предка”)? Конечно, в некоторых отношениях однопроходные *примитивнее* нас – это касается, например, откладывания яиц. Но нет оснований полагать, что примитивность в одном отношении обуславливает примитивность во всех.

Нет “духа древности”, который проникал бы в кровь и впитывался в кости. Примитивная кость – это кость, мало изменившаяся за долгое время. Не существует правила, согласно которому соседняя кость тоже обязана быть примитивной. По крайней мере, сегодня на этот счет нет данных. И лучшая иллюстрация тому – нос самого утконоса: он менялся очень сильно, а другие части тела этого животного – слабо.

Клюв утконоса кажется смешным. Мало того, что он похож на утиный – он еще и непропорционально велик. Но смеяться над этим удивительным приспособлением не стоит. Если говорить о странных конструкциях, утки тут ни при чем. Более подходящая аналогия – нос старого самолета-разведчика “Нимрод”. Американский эквивалент – система дальнего радиолокационного обнаружения и управления (*AWACS*) – знаком нам лучше, однако в этом случае “трансплантат” сверху фюзеляжа, а не спереди.

Клюв утконоса – это не просто пара челюстей для еды и питья. Конечно, он годится и для этого (хотя, в отличие от утиного клюва, он не роговой, а эластичный). Клюв – это разведывательное устройство. Утконосы охотятся на ракообразных, личинок насекомых и других мелких животных в тине на дне ручьев. От глаз в мутной воде мало проку, и утконосы во время охоты зажимают глаза. Более того, они закрывают ноздри и уши. Они не видят добычу, не слышат ее, не чувствуют запаха добычи – и тем не менее съедают в день корм весом в половину своего собственного.

Как бы вы поступили, если бы пришлось проводить эксперименты с человеком, утверждающим, что он обладает “шестым чувством”? Завязали бы ему глаза, закрыли уши, ноздри и предъявили задание на сенсорное восприятие. Утконосы приложили все усилия, чтобы помочь провести подобный эксперимент. Они отключили три наиболее важных для нас (и, возможно, для них тоже – на суше) чувства и сконцентрировались на чем-то ином. Ключ к разгадке – в одной из особенностей их охотничьего поведения. Во время плавания утконосы поворачивают клюв из стороны в сторону, осуществляя так называемые саккадические движения. Очень похоже на рефлектор радиолокационной антенны.



Карта человеческого мозга. Penfield and Rasmussen [222].

Одно из первых научных описаний утконоса принадлежит сэру Эверарду Гому (Хому). Оно опубликовано в “Философских трудах Королевского общества” за 1802 год. Гом, словно глядя в будущее, заметил, что ветвь тройничного нерва, иннервирующая лицо,

необычно велика. Это обстоятельство наводит на мысль о том, что чувствительность различных участков клюва очень велика, что он выполняет функции руки и способен тонко улавливать эти ощущения.

Но сэр Эверард Гом не знал главного. Великий канадский нейрохирург Уайлдер Пенфилд опубликовал карту человеческого мозга, на которой отображено представительство в нем различных частей тела. Здесь вы видите карту участка мозга, который обеспечивает управление мышцами в различных частях тела. Подобную карту Пенфилд составил для участков мозга, отвечающих за осязание. Самое замечательное в обеих картах – огромные руки. Очень крупным выглядит и лицо, особенно его участки, управляющие челюстями.

Но при взгляде на гомункула Пенфилда мы в первую очередь обращаем внимание на руку. Ниже схема представлена в ином виде.

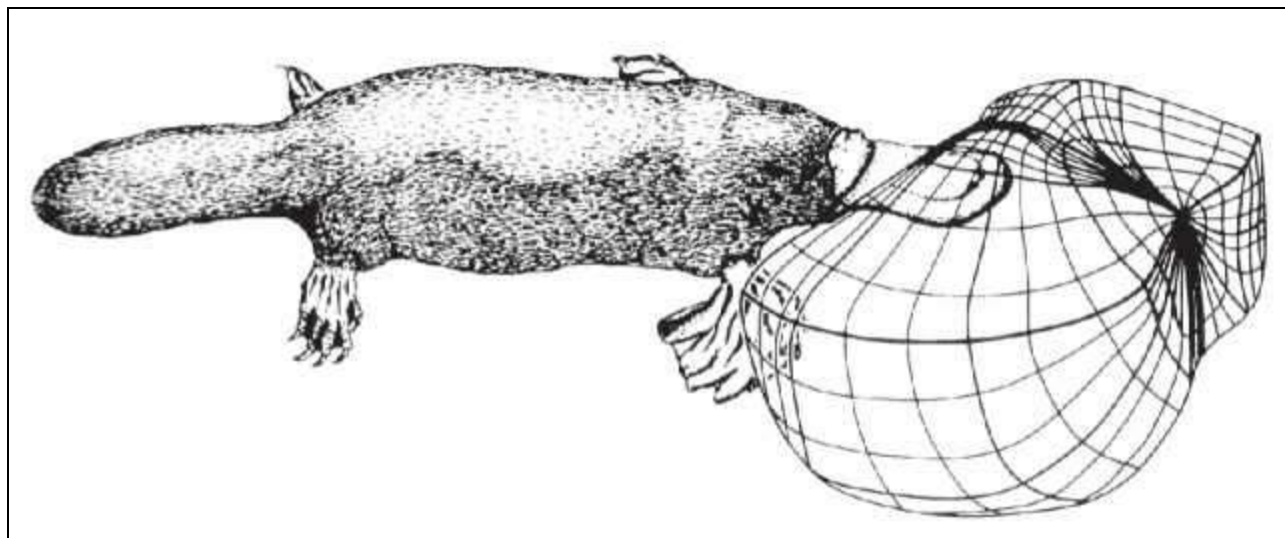
Части тела гротескного человечка пропорциональны их представительству в мозге.

К чему я веду? “Рассказ Утконоса” не был бы написан, если бы не работа австралийского нейробиолога Джека Петтигрю и его коллег, например Пола Мэнгера. Один из их интереснейших экспериментов – это модель “утконункула”, аналог гомункула Пенфилда. Утконункул выполнен гораздо тщательнее гомункула, реконструированного на основе очень скудных данных. Утконункул – результат обстоятельной работы. В верхней части мозга – три маленьких карты: это представления сенсорной информации, получаемых различными областями мозга. Для животного важна упорядоченность пространственного соответствия между частью тела и участком мозга.

Обратите внимание: размер лап, окрашенных на всех трех картах в черный цвет, примерно соответствует их реальному размеру, в отличие от Пенфилдова гомункула с его

непропорционально большими руками. У утконоска непропорционально велики не лапы, а клюв. Клюв на схемах представлен обширными областями. Если в человеческом мозге больше всего места занимают руки, то в мозге утконоса – клюв. Похоже, сэр Эверард Гом высказал верное предположение. Но, как мы сейчас увидим, кое в чем клюв даже лучше рук: он может “ощупывать” предметы, не прикасаясь к ним. Делает он это с помощью электричества.

Когда животное, например пресноводный рачок (обычная пища утконоса), задействует мышцы, его тело неизбежно генерирует слабое электрическое поле. При наличии чувствительной аппаратуры эти поля можно обнаружить, особенно в воде. А при наличии вычислительной мощности для обработки сигналов от множества датчиков можно найти и источник. Утконос, конечно, делает это не так, как сделал бы математик или компьютер. Но все же некий участок его мозга выполняет необходимые вычисления, так что утконосу в результате добыча обеспечена.



Электросенсорный мир утконоса. Manger and Pettigrew [181].

По обеим поверхностям клюва утконоса расположено около 40 тыс. электрических датчиков, и значительная часть мозга занимается обработкой данных этих сенсоров. Однако кроме этих электрических датчиков, у утконоса около 60 тыс. механических сенсоров. Эти рецепторы давления (*push rods*) распределены по поверхности клюва. Петтигрю и его коллеги обнаружили в мозге утконоса нейроны, принимающие сигналы от этих сенсоров. Кроме того, они нашли клетки мозга, отвечающие одновременно на электрические и механические сигналы (клеток, которые бы принимали лишь электрические сигналы, пока не обнаружено). Сенсорные клетки обоих видов занимают определенное положение на пространственной карте клюва. Они накладываются друг на друга и образуют аналог зрительной коры мозга человека, слоистость в которой обеспечивает бинокулярное зрение. Петтигрю предполагает, что утконос комбинирует информацию от электрических и механических сенсоров примерно так же, как наш мозг сочетает данные от двух глаз для построения стереоскопической картинки. Как это происходит?

Петтигрю и его коллеги предложили аналогию с громом и молнией. Вспышка молнии и звук грома возникают одновременно. Однако вспышку мы видим сразу, а гром слышим немного погодя, потому что звук перемещается относительно медленно (и, кстати, звук грома становится раскатистым из-за эха). Проследив, сколько времени проходит между

вспышкой молнии и раскатом грома, можно вычислить, насколько далеко ударила молния. Возможно, для утконоса электрические разряды, исходящие от мышц жертвы, – аналог молнии, а волны возмущений в воде, вызванные движениями жертвы, – аналог грома. Тогда мозгу утконоса остается оценить временной интервал между двумя этими явлениями и вычислить расстояние до жертвы. Что ж, звучит правдоподобно.

Что касается точного местонахождения добычи, его можно отыскать, сравнив сигналы от разных рецепторов. Предположительно этому помогают движения клюва из стороны в сторону – по аналогии с рефлектором радиолокационной антенны. Имея огромное количество датчиков, которые проецируются на мозг, утконос, вероятно, способен составить детальную трехмерную картину электрических возмущений вблизи себя.

Петтигрю с коллегами составил карту, на которую нанесены изолинии электрочувствительности клюва утконоса. Забудьте об утках: лучше вспомните “Нимрод”. Представьте себе огромную руку, ощупывающую предметы, не прикасаясь к ним, или вообразите вспышки молний и раскаты грома в австралийской тине.

Утконос – не единственное животное, обладающее электрической чувствительностью. То же самое умеют многие рыбы, включая веслоноса (*Polyodon spathula*). Формально костистая рыба, веслонос – как и его родственники, осетровые рыбы, – вторично приобрел хрящевой скелет, как у акул. Однако, в отличие от акул, веслоносы живут в пресной воде, часто в мутных реках, где от глаз мало пользы. “Весло” напоминает верхнюю челюсть клюва утконоса (хотя это не челюсть, а вырост черепа). Это “весло” может быть чрезвычайно длинным – до трети длины тела. Оно напоминает мне нос “Нимрода” даже сильнее, чем клюв утконоса.

Очень заметное “весло” явно играет важную роль в жизни рыбы. И действительно, оно выполняет ту же функцию, что и клюв утконоса, то есть улавливает электрические поля, исходящие от добычи. Как у утконоса, электрические сенсоры веслоноса находятся в порах, расположенных линиями вдоль “весла”. Однако возникли эти системы независимо. Электрические поры утконоса – это модифицированные слизистые железы. У веслоноса электрические поры очень похожи на поры, которыми пользуется акула. У нее эти поры называются *ампулами Лоренцини*, так что поры веслоноса назвали так же. Но если у утконоса чувствительные поры расположены примерно в дюжине узких линий вдоль клюва, у веслоноса две широкие линии по обеим сторонам от срединной линии “весла”. Пор у веслоноса даже больше, чем у утконоса. И оба животных гораздо чувствительнее к электричеству, чем любой из их сенсоров в отдельности. Видимо, они производят нечто вроде сложного суммирования сигналов, поступающих от сенсоров.

У молодых веслоносов электрическое восприятие играет более важную роль, чем у взрослых. Взрослых особей, которые по каким-то причинам теряли “весло”, находили после этого живыми и вполне здоровыми. А молодых рыб, которые выжили бы без “весла”, никто не видел. Возможно, молодые веслоносы, как и взрослые утконосы, выслеживают каждую жертву индивидуально. А взрослые веслоносы питаются скорее как планктоноядные усатые киты, выцеживая пищу из тины. На такой диете они вырастают очень крупными. Конечно, не такими крупными, как киты, но все же веслоносы достигают размеров человека, превышая по массе и длине тела большинство пресноводных животных. Судя по всему, для выцеживания планктона взрослым не особенно нужен локатор, который необходим молодым рыбам, преследующим жертву индивидуально.

Таким образом, утконос и веслонос независимо пришли к одному решению (см.

вкладку). Есть ли еще какие-то животные, которые придумали то же самое? Мой ассистент Сэм Терви, собирая в Китае материал для своей диссертации, столкнулся с крайне необычным трилобитом *Reedocalymene*. В остальном заурядное животное (похожее на *Calymene*, “жука из Дадли”, изображенного на гербе этого города) имеет уникальную особенность: громадный уплощенный рострум, похожий на клюв веслоноса, выдающийся вперед на длину тела. Этот рострум явно был нужен не для придания телу обтекаемой формы, поскольку этот трилобит, в отличие от многих других, не умел плавать над морским дном. Защитная его функция также маловероятна. Как и “весло” веслоноса, рыло осетра и клюв утконоса, рострум трилобита усеян образованиями, которые очень похожи на рецепторы и, видимо, используются для поиска добычи. Сэм Терви знает, что среди современных членистоногих ни у кого еще не обнаружена электрическая чувствительность (это само по себе интересно, учитывая огромное разнообразие членистоногих). Но он уверен, что *Reedocalymene* – это очередной “веслонос” или “утконос”. И надеется вскоре начать с ним работать.

Другие рыбы, хотя у них нет “антенны”, обладают еще более сложным электрическим чувством. Им мало принимать электрические сигналы, исходящие от добычи: эти рыбы сами генерируют электрические поля. Они ориентируются в пространстве и выслеживают добычу, считывая искажения своего электрического поля. Этой способностью обладают различные хрящевые скаты и две группы костистых рыб: южноамериканское семейство гимнотиды и африканское семейство мормириды.

Как эти рыбы генерируют электричество? Точно так же, как рачки, личинки насекомых и другие жертвы утконосов: с помощью мускулатуры. Но если рачки генерируют немного электричества, то электрические рыбы объединяют мышцы в блоки, которые работают как электрические батареи^[54]. У гимнотидных и мормиридных рыб “батареи” из мускульных блоков расположены вдоль хвоста. Каждый блок генерирует слабый ток. Объединяясь, они генерируют сильный сигнал. Электрический угорь (не настоящий угорь, а южноамериканская пресноводная гимнотида) усовершенствовал это изобретение. У него очень длинный хвост, в который упаковано гораздо больше “батарей”, чем поместится в обычный хвост. Рыба оглушает добычу током, который нередко превышает 600 вольт и может быть смертелен для человека. Другие пресноводные рыбы, например африканский электрический сом *Malapterurus* и морской электрический скат *Torpedo*, также могут генерировать ток, достаточный для того, чтобы убить или хотя бы оглушить жертву.

Так радар превратился в смертельное оружие. Слабоэлектрические рыбы, например южноамериканский гимнотус (*Gymnotus*) и неродственный ему африканский гимнарх (*Gymnarchus*), обладают такими же электрическими органами, как электрические угри. Но эти органы у них меньше по размеру, и мускульные батареи состоят из небольшого количества модифицированных мышечных пластин. Слабоэлектрические рыбы обычно генерируют ток с напряжением меньше одного вольта. Рыба удерживает свое тело в воде неподвижно, и электрический ток течет по искривленным линиям, которые привели бы в восторг Фарадея. По бокам тела рыбы располагаются поры, содержащие электрические сенсоры – крошечные вольтметры. Препятствия, которые встречаются на пути тока, искажают поле, и изменения считываются вольтметрами. Сравнивая показания вольтметров и сопоставляя их корреляции с колебаниями поля (синусоидальными у одних видов и импульсными у других), рыбы определяют положение препятствия или добычи. Кроме того, электрические органы и сенсоры используются для коммуникации.

Южноамериканские электрические рыбы, например гимнотус, очень похожи на своих африканских коллег – гимнархов. Но есть существенное отличие. И те, и другие имеют длинный плавник, проходящий по всему телу, и используется он с одной и той же целью. Эти рыбы не могут позволить себе изгибать тело волнообразными движениями, как обычные рыбы: это расстроит их поле. Электрическим рыбам приходится держать тело неподвижно, поэтому плавают они с помощью движений продольного плавника. Он волнообразно изгибается, выполняя функцию тела обычной рыбы. Плавают электрические рыбы медленно – но, судя по всему, выгода от получения четкого сигнала того стоит. Интересно, что у гимнарха продольный плавник расположен на спине, а у гимнотуса и других южноамериканских электрических рыб – на брюхе. Это именно тот случай, когда исключение подтверждает правило.

Вернемся к утконосу. Приятное впечатление, которое произвело на нас это славное животное, омрачается когтями на задних лапах самцов утконоса. У многих групп беспозвоночных есть ядовитые иглы для подкожных “инъекций”. Среди позвоночных такие иглы обнаружены у рыб и рептилий. У птиц и млекопитающих таких приспособлений нет. Исключение составляет утконос (если не принимать во внимание токсичную слюну некоторых землероек, делающую их укусы слегка ядовитыми). Среди млекопитающих самцы утконосов составляют особую категорию – и среди ядовитых животных тоже.

Тот факт, что ядовитое жало обнаружено лишь у самцов, позволяет предположить, что это оружие направлено не против хищников (как у пчел) или добычи (как у змей), а против конкурентов своего же вида. Укол утконоса не опасен, но очень болезнен, причем морфин в этом случае бесполезен. Похоже, яд утконоса воздействует непосредственно на болевые рецепторы. Если бы ученые узнали, как он действует, они, возможно, научились бы подавлять боль, вызываемую злокачественными опухолями.

Этот рассказ я начал с упрека тем зоологам, которые называют утконоса примитивным – как будто это что-то объясняет. Примитивный означает “похожий на предка”, и во многих отношениях такое описание утконоса справедливо. Клюв и жало – любопытные исключения. Но мораль в том, что самое примитивное животное примитивно по некоторой причине. Предковые признаки зачем-то нужны ему, и он не собирается от них отказываться. Профессор Артур Кейн из Ливерпульского университета говорил: животное таково, каково оно есть, потому что ему нужно быть таким.

Что сказал Звездонос Утконосу

Звездонос (он присоединился к паломничеству вместе с другими лавразиотериями на randevу № 11) внимательно выслушал Утконоса. В его рудиментарных глазках отразилось понимание. “Да! – пропищал он так тонко, что самые крупные из пилигримов его не услышали, и взволнованно захлопал лапами. – То же самое происходит и со мной... Очень, очень похоже”.

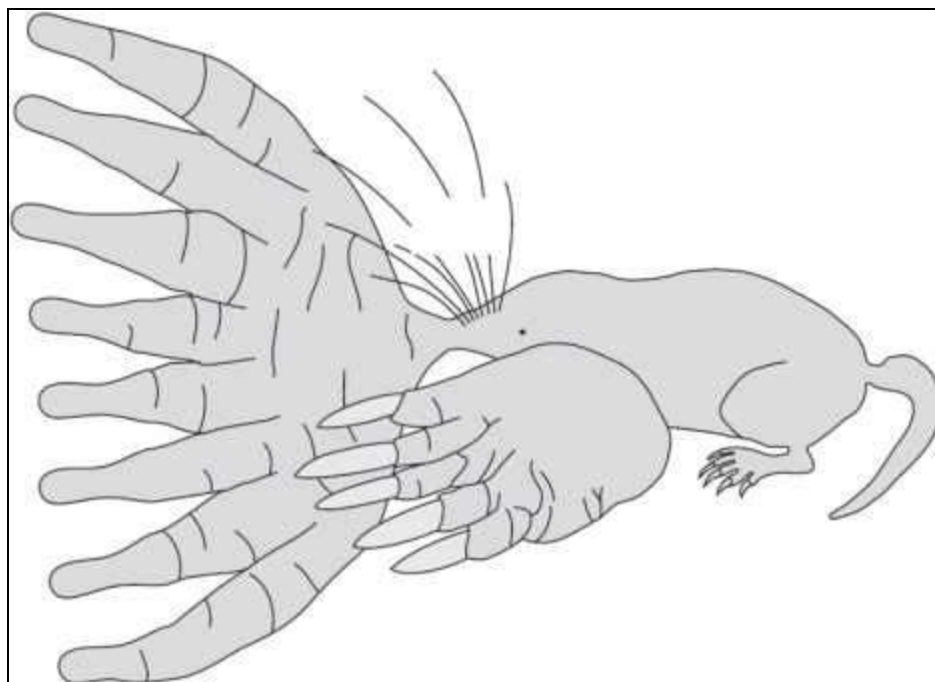
Но нет. Я хотел было вслед за Чосером посвятить хотя бы одну главу разговорам пилигримов друг с другом, но лучше вернусь к рассказу от своего лица. Брюс Фогл (“101 вопрос, который задала бы ваша собака ветеринару, если бы умела говорить”) или Оливия Джадсон (“Доктор Татьяна”) с этим бы справились, я – нет.



Звездонос (*Condylura cristata*).

Звездонос (*Condylura cristata*) – североамериканский крот, который не только ведет роющий образ жизни и охотится на червей, как и остальные кроты, но и отлично плавает. Он ловит водных животных и прокладывает туннели в речных берегах. На земле звездонос также чувствует себя комфортнее, чем другие кроты, хотя и предпочитает влажные места. Передние конечности у него преобразованы в лопаты, как и у других кротов.

Звездоноса от сородичей отличает замечательный нос: направленные вперед ноздри окружает кольцо мясистых щупалец, похожее на маленькую актинию с 22 руками. Однако эти щупальца не для того, чтобы хватать. И не для обоняния – хотя это было бы логично. И электричество здесь тоже ни при чем. Истинную природу этих щупалец выявили Кеннет Катания и Йон Каас из Университета им. Вандербильта в Теннесси. “Звезда” – это орган осязания, похожий на человеческую руку, но лишенный хватательной функции. Однако о таком осязании мы можем лишь мечтать. Такой чувствительности, которой обладает кожа на его рыльце, нет больше ни у кого из млекопитающих.



Звездонункул”. Catania and Kaas [41].

Итак, вокруг каждой ноздри звездоноса располагаются одиннадцать расположенных дугой щупалец. Щупальце № 11, которое находится близко к средней линии и немного ниже уровня ноздри, отличается от остальных. Щупальца двигаются – отдельно или группами. По поверхности каждого щупальца равномерно рассеяны круглые бугорки – органы Эймера. Каждый представляет собой единицу тактильной чувствительности и соединен с нервными волокнами: от четырех (большинство щупалец) до семи (щупальце № 11).

Плотность органов Эймера одинакова для всех щупалец. На щупальце № 11, самом маленьком, этих органов, соответственно, меньше. Катания и Каас смогли нанести щупальца на карту мозга. И обнаружили в коре головного мозга по меньшей мере два независимых представительства носовой “звезды”. В обоих участках в строгом порядке располагаются области, обслуживающие каждое щупальце. Однако щупальце № 11, самое чуткое, и здесь ведет себя иначе. Как только одно из щупалец натывается на предмет, животное поворачивается так, чтобы № 11 могло тщательнее его обследовать. И лишь тогда звездонос принимает решение, съедобен ли предмет. Катания и Каас сравнивают щупальце № 11 с центральной ямкой сетчатки глаза^[55]:

Хотя нос звездоноса действует как осязательная сенсорная поверхность, между сенсорной системой крота и зрительной системой других млекопитающих есть анатомическое и поведенческое сходство.

Если “звезда” – не электрический датчик, что связывает звездоноса с утконосом? Катания и Каас построили модель относительного количества мозговой ткани, обслуживающей различные участки поверхности тела звездоноса – “звездонункул” (по аналогии с гомункулом Пенфилда и утконункулом Петтигрю). Только взгляните!^[56]

Теперь мы можем почувствовать мир звездоноса. Да, *почувствовать* – это подходящее слово. Это животное живет в мире осязания. Большую часть информации оно получает от щупалец, еще кое-что – от усов и больших лопатообразных передних конечностей.

Каково это – быть звездоносом? Мне приходит в голову аналогия с летучими мышами.

Летучие мыши живут в мире звука, но ушами они пользуются примерно так же, как насекомоядные птицы вроде ласточек пользуются глазами. И тем, и другим приходится строить мысленную трехмерную модель мира, которая помогает им перемещаться и охотиться. Эта модель должна быть всегда одинаковой, независимо от того, построена ли она с помощью света или звуковых волн. Я предполагаю, что летучая мышь “видит” мир с помощью звуковых волн примерно так же, как ласточка или человек – с помощью света.

Я даже предположил, что летучие мыши слышат в цвете. Оттенки цвета, которые мы видим, не имеют прямой связи с длиной световых волн. Зрительное ощущение, которое я называю красным (при этом никто не знает, является ли мой красный таким же, как ваш), – произвольное обозначение для длинноволнового света. Это обозначение можно использовать для коротких (синих) волн и наоборот: зрительное ощущение, которое я называю синим, использовать для длинных волн. Эти ощущения мозг может связывать с чем угодно во внешнем мире. В мозге летучей мыши эти *квалиа* – связанные со светом первичные ощущения – теряют смысл. И поэтому, вероятно, они используются как ярлыки, привязанные к определенным свойствам звука – например, к определяемым текстурой поверхности препятствий или добычи.

Что касается звездноноса, то, полагаю, он “видит” носом. Моя гипотеза такова: он пользуется теми же ощущениями, которые мы называем цветом, в качестве ярлыков для тактильных ощущений. Я предполагаю также, что утконос “видит” клювом, пользуясь ощущениями, которые мы именуем цветами, как ярлыками для электрических сигналов. Может быть, поэтому утконосы зажимают глаза во время охоты? Возможно, представительства глаз и клюва в мозге утконоса конкурируют за ощущения, и использование обоих чувств одновременно сбивает животное с толку.

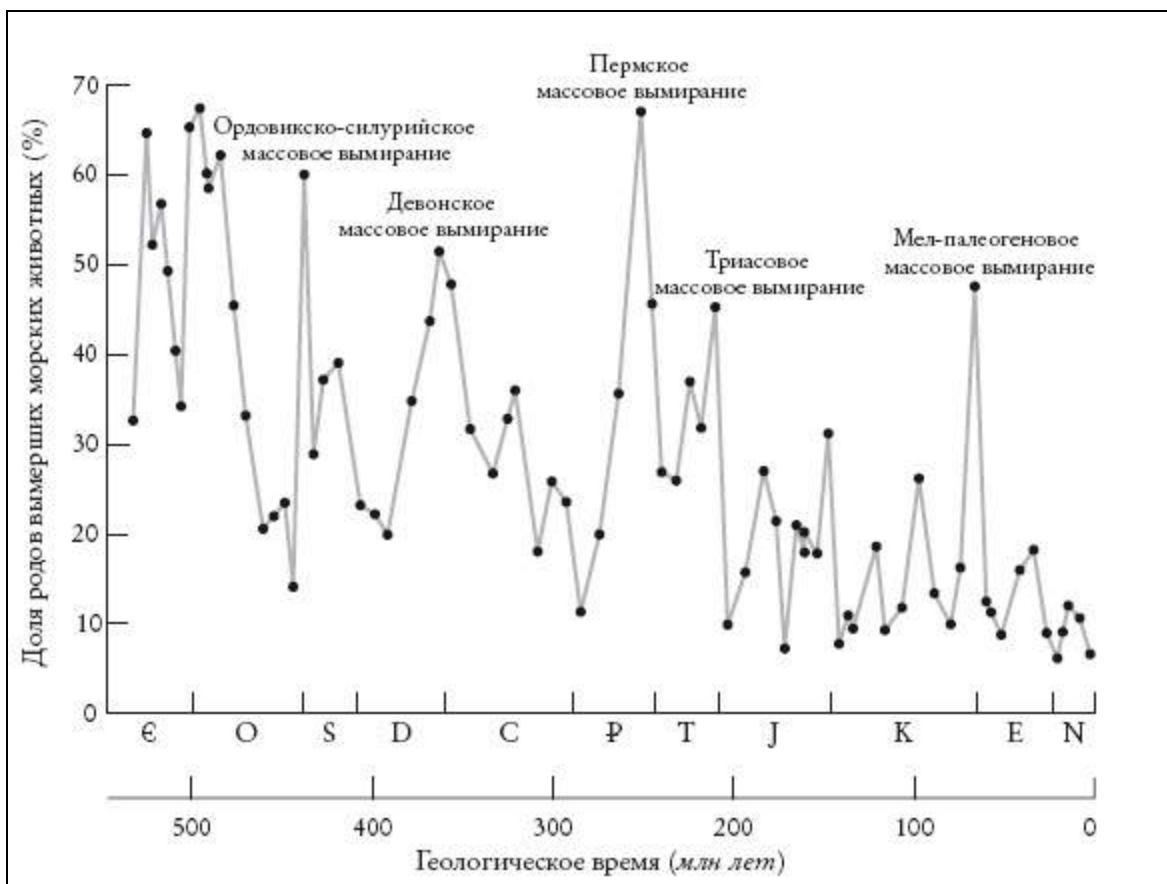
Звероящеры

После того, как к нам присоединились однопроходные, мы отправляемся в путь – и преодолеваем без остановки 130 млн лет. Это самый длинный переход. Далее мы встретим группу пилигримов более многочисленную, чем наша. Это завропсиды: рептилии и птицы, то есть почти все позвоночные, которые откладывают на суше крупные яйца с водонепроницаемой скорлупой. “Почти” – это потому, что однопроходные тоже откладывают яйца. Даже черепахи (во всех других отношениях морские животные) выходят на берег, чтобы отложить яйца. Плезіозавры, возможно, делали то же самое. Ихтиозавры же были настолько специализированными пловцами, что, по-видимому, не могли выбираться на берег – как и дельфины, их современные двойники. Они независимо “изобрели” живорождение – об этом мы узнали благодаря матерям-ихтиозаврам, окаменевшим в процессе родов^[57].

Я сказал, что мы прошли без остановки 130 млн лет. Но, разумеется, “без остановки” – это допущение, поскольку остановкой мы признаем только встречи с ныне живущими пилигримами. Линия наших предков в течение этих 130 млн лет бурно развивалась, давая ветви. Об этом мы знаем из богатой палеонтологической летописи. Но ни одну из этих ветвей нельзя считать “рандеву”: представителей этих ветвей, которые могли бы стать пилигримами и “отправиться” из современности в прошлое, не осталось. Столкнувшись с подобной проблемой в отношении гоминид, мы решили наделить некоторые ископаемые почетным статусом “призрачных пилигримов”. И, поскольку мы ищем предков и хотим знать, как выглядел наш прародитель в 100-миллионном поколении, мы не можем игнорировать звероящеров и перейти прямо к сопредку № 16. Он был похож на ящерицу. Промежуток между ним и сопредком № 15, который был похож на землеройку, слишком велик, чтобы можно было оставить его без внимания. Нам придется встретиться со звероящерами, “призрачными пилигримами” – хотя рассказов от них мы, конечно, не дождемся. Но сначала – справка об интересующем нас отрезке времени.

Он охватывает половину юрского периода, весь триас, всю пермь и последние 10 млн лет каменноугольного периода. Сначала пилигримы перемещаются из середины юрского периода в сухой мир триаса – один из самых жарких периодов в истории планеты. Тогда вся суша соединилась, образовав Пангею. Здесь мы наблюдаем массовое вымирание конца триаса, во время которого исчезли три четверти видов. Но это ничто по сравнению со следующим переходом, в конце которого мы перемещаемся из триаса на один период назад: в пермь. На границе пермского и триасового периодов вымерло 90 % видов. Все они, включая трилобитов и несколько других крупных групп животных, не оставили потомков. Справедливости ради заметим, что трилобиты довольно давно находились на грани исчезновения. Но все же вымирание конца перми было самым разрушительным в истории. В Австралии сохранились некоторые свидетельства того, что это вымирание, как и меловая катастрофа, было вызвано столкновением массивного небесного тела с Землей. Даже насекомые тогда понесли серьезные потери – единственный раз в истории. В море сообщества придонных организмов были уничтожены почти полностью. На суше роль Ноя среди звероящеров досталась листрозавру (*Lystrosaurus*). Сразу после катастрофы приземистый короткохвостый листрозавр расселился по миру, быстро захватив освободившиеся экологические ниши.

Неизбежно возникают ассоциации с апокалипсисом. Но не стоит драматизировать. Вымирание неизбежно случается почти со всеми видами. Вероятно, 99 % видов, когда-либо живших на Земле, вымерли. Однако доля вымираний видов на миллион лет непостоянна и лишь иногда превышает 75 %: это значение принято считать границей *массовых* вымираний. Таким образом, массовые вымирания – это пики на графике скорости вымираний.



Доля родов морских животных, вымерших в фанерозое. Sepkoski [260].

На графике показано количество вымираний на миллион лет [58]. Видно, что пикам соответствуют явно не самые приятные события. Возможно, это катастрофы – как, например, столкновение с небесным телом 65 млн лет назад, которое привело к гибели динозавров. Вероятно, в некоторых случаях вымирание не было внезапным. Ричард Лики и Роджер Левин говорят о “шестом вымирании”, причиной которого стал *Homo sapiens* или, как говорил Уильям Картрайт, мой учитель немецкого [59], *Homo insipiens* [человек неразумный].

Прежде чем перейти к звероящерам, разберемся с терминами. Термины “рептилия” и “млекопитающее” могут относиться как к кладам, так и к градам – это не взаимоисключающие понятия. *Клада* – это группа, состоящая из всех потомков одного предка. Например, птицы – это клада. “Рептилии” в традиционном понимании не являются настоящей кладой, потому что в эту группу не входят птицы. Поэтому биологи называют рептилий *парафилетической* группой. Некоторые рептилии (например, крокодилы) ближе к нерептилиям (птицам), чем к другим рептилиям (черепахам). То общее, что есть у всех рептилий, объединяет их в граду – но не в кладу. *Града* – это группа животных, которые достигли сходного уровня эволюционного развития.

Еще один пример грады – так называемый герп. Герпетология – это наука о рептилиях (кроме птиц) и амфибиях. “Герп” – необычная грамматическая конструкция: это

сокращение, для которого нет полной формы. Герп – это животное, которое изучает герпетолог. Разумеется, это не самый правильный способ описания животного. Самое близкое по значению слово – библейские “гады”.

“Рыбы” – это акулы, различные вымершие животные, костистые рыбы (форель, щука и другие) и целаканты. Форель на самом деле ближе к человеку, чем к акулам (а целаканты – еще более близкие родственники людей, нежели форель). Таким образом, “рыбы” – это не клад, потому что в нее не включен человек (и вообще все млекопитающие, птицы, рептилии и амфибии). Рыбы – это града, объединяющая животных, похожих на рыб. Но предложить точное определение грады почти невозможно. Например, ихтиозавры и дельфины похожи на рыб и, вполне возможно, напоминают рыб по вкусу. Но они не считаются членами грады “рыбы”, поскольку вернулись к “рыбьему” образу жизни, пройдя “нерыбью” стадию эволюции.

Понятие грады очень полезно, если вы твердо верите, что эволюция идет только в одном направлении – в сторону прогресса, следуя параллельными путями от одной отправной точки. Если вы, например, считаете, что все родственные линии независимо и параллельно эволюционировали от амфибийных форм к рептильным и затем к млекопитающим, можно говорить о том, что после грады рептилий животные попадают в граду млекопитающих. Возможно, подобное действительно происходило. Именно эта точка зрения стала первой, с которой я познакомился, – благодаря моему уважаемому преподавателю палеонтологии позвоночных Гарольду Пьюзи.

Если мы перейдем к другой крайности и будем мыслить в терминах строгой кладистики, то слово “рептилия” будет иметь право на существование лишь в том случае, если мы включим в эту группу птиц. Этой точки зрения придерживаются участники проекта “Древо жизни”, который был организован братьями Мэдисон^[60]. Об этом проекте можно говорить долго – как и о замене термина “звероящер” на “ящерозверь”. Но слово “рептилии” настолько привычно, что, боюсь, попытка что-то изменить приведет к неразберихе. Кроме того, иногда строгие кладистские принципы могут приводить к нелепым результатам. Вот пример. У сопредка № 16 должны быть прямые потомки и на ветви млекопитающих, и на ветви ящериц, динозавров, крокодилов. Эти потомки неизбежно были практически идентичны друг другу. То есть в течение некоторого времени они были способны скрещиваться друг с другом. И все же строгий кладист будет настаивать, чтобы одного из этих потомков называли завропсидом, а другого – млекопитающим. К счастью, на практике редко приходится сталкиваться с такими крайностями. Этот пример можно использовать в беседах с кладистами-радикалами, когда они задирают нос.

Мы привыкли к тому, что млекопитающие – преемники динозавров. Поэтому тот факт, что звероящеры процветали и до появления динозавров, может показаться удивительным. Звероящеры занимали те же ниши, которые позднее захватили динозавры, а после тех – млекопитающие. Фактически они занимали эти ниши не однажды, а в несколько подходов, разделенных вымираниями. В отсутствие рандеву с ныне живущими пилигримами я буду говорить о трех встречах с “призрачными пилигримами”. Эти встречи заполняют промежуток между сопредком № 15 (который похож на землеройку и объединяет нас с однопроходными) и сопредком № 16 (который похож на ящерицу и объединяет нас с птицами и динозаврами). Здесь я привожу рисунок, выполненный моим коллегой Томом Кемпом, одним из ведущих специалистов по звероящерам. На рисунке изображены некоторые из этих животных и их родственные связи.

Наш прародитель в 150-миллионном поколении, возможно, немного напоминал тринаксодона (*Thrinaxodon*), который жил в середине триасового периода. Его окаменелости найдены в Африке и Антарктиде – изначально частях Гондваны. Конечно, не стоит надеяться, что нашим предком был сам тринаксодон или другое конкретное ископаемое, которое нам посчастливилось найти. Тринаксодона, как и любое другое ископаемое, стоит считать скорее родственником нашего предка. Он относился к цинодонтам – одной из групп звероящеров. Цинодонты были настолько похожи на млекопитающих, что трудно удержаться от соблазна назвать их млекопитающими. Впрочем, не все ли равно? Цинодонты – почти идеальный пример промежуточного звена. А поскольку эволюция не стояла на месте, было бы странно, если бы не существовало промежуточных звеньев вроде цинодонтов.

Цинодонты – одна из нескольких групп, которые произошли от ранних звероящеров – терапсидов. Наш прародитель в 160-миллионном поколении был, вероятно, терапсидом и жил в пермском периоде. К сожалению, довольно трудно выбрать конкретное ископаемое, которое можно считать представителем терапсидов. Эти животные господствовали на суше до триаса, когда на смену им пришли динозавры. Но и в триасовом периоде они составляли серьезную конкуренцию динозаврам. Среди терапсидов были огромные животные: травоядные трехметровой длины и охотящиеся на них крупные хищники.

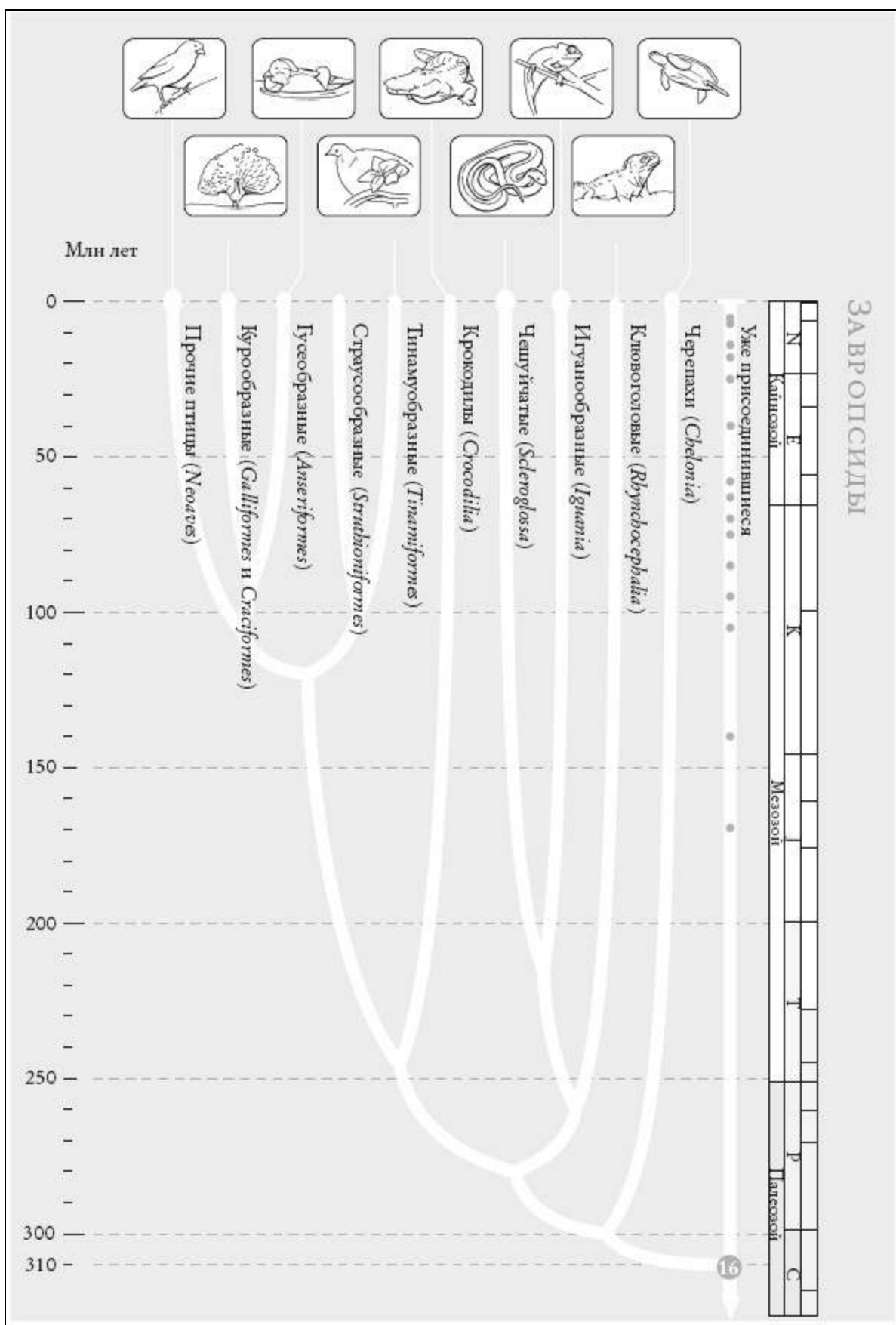
Наш предок-терапсид вряд ли был таким устрашающим животным. Как правило, крупные специализированные животные, например горгонопсиды с клыками-саблями или травоядные цинодонты (см. вкладку), не имеют эволюционного будущего. Чаще всего они относятся к 99 % видов, обреченных на вымирание. А 1 % видов – Нои, от которых происходят все остальные (независимо от того, какими крупными или необычными они становятся), – чаще всего маленькие.

Ранние терапсиды были не так похожи на млекопитающих, как их преемники цинодонты. Но все же они напоминали млекопитающих сильнее, чем их предшественники пеликозавры, которые обеспечили раннюю радиацию звероящеров. Предшественником терапсид в ряду предков – нашим прародителем в 165-миллионном поколении – почти наверняка был пеликозавр. Правда, в этом случае выбрать конкретный вид в качестве предка также не представляется возможным. Пеликозавры были древнейшей группой маммалоподобных рептилий. Они процветали в каменноугольном периоде. Самый известный из пеликозавров – это диметродон, тот, что с большим “парусом” на спине. Никто не знает, зачем диметродону был нужен этот “парус”. Возможно, он был чем-то наподобие солнечной батареи, которая помогала животному нагреваться до температуры, необходимой для работы мышц. А может, это был радиатор. Или же он мог использоваться для брачной демонстрации, выступая аналогом павлиньего хвоста. Почти все пеликозавры вымерли в пермском периоде – кроме пеликозавра-Ноя, который дал начало второй группе звероящеров – терапсидам. И все начало триасового времени переоткрывали формы, утраченные в поздней перми.

Пеликозавры были гораздо меньше похожи на млекопитающих, чем терапсиды. Например, пеликозавры ползали на брюхе, как ящерицы, с расставленными в стороны ногами. Походка у них, скорее всего, была виляющая, с рыбообразными движениями тела из стороны в сторону. Терапсиды, цинодонты и млекопитающие постепенно поднимались с земли: постановка ног становилась вертикальной, а походка все меньше напоминала движения рыбы на суше. Среди других признаков “маммализации” (которые, возможно,

кажутся прогрессивными лишь самым млекопитающим) – следующие. Нижняя челюсть уменьшилась до единственной нижнечелюстной кости, а остальные ее кости перешли в ухо. В некоторый момент у наших предков возникли шерсть и способность к терморегуляции. Кроме того, появились молоко и родительская забота о детенышах, а также сложные специализированные зубы.

Рассматривая эволюцию звероящеров – “призрачных пилигримов”, – мы обсудили три группы этих животных, сменивших друг друга: пеликозавров, терапсидов и цинодонтов. Млекопитающие – четвертая группа. Но знакомые нам экотипы в группе млекопитающих появились гораздо позднее: спустя 150 млн лет. А до тех пор на Земле властвовали динозавры, которые прожили вдвое дольше, чем три волны звероящеров вместе.



Завропси́ды. Революцией в развитии наземных позвоночных стало появление амниона – непроницаемой для воды, но проницаемой для воздуха оболочки яйца. Имеются две рано разошедшиеся линии амниот: синапсиды (представлены млекопитающими) и завропси́ды (17 тыс. живущих ныне видов «рептилий» и птиц). Филогения здесь достаточно устойчива.

На рис. (слева направо): средний земляной вьюрок (*Geospiza fortis*), обыкновенный павлин (*Pavo cristatus*), мандаринка (*Aix galericulata*), тинаму-пустынный (*Tinamus solitarius*), нильский крокодил (*Crocodylus niloticus*), африканский коралловый аспид

(*Thamnophis sirtalis parietalis*), обыкновенный хамелеон (*Chamaeleo chamaeleon*), гаттерия (*Sphenodon punctatus*), зеленая черепаха (*Chelonia mydas*).

Рандеву № 16

Завропсиды

Сопредок № 16, наш прародитель примерно в 170-миллионном поколении, жил около 310 млн лет назад, во второй половине каменноугольного периода. Землю тогда покрывали обширные болота и заросли гигантских плаунов (источник большей части запасов каменного угля). Южный полюс скрывала ледяная шапка.

Завропсиды – самая крупная группа из всех, что мы до сих пор встречали. После сопредка № 16 завропсиды долго доминировали на Земле – в форме динозавров. Даже сегодня, когда динозавры исчезли, число видов завропсидов втрое больше, чем млекопитающих. На рандеву №² 16 около 4600 видов млекопитающих встречаются с 9600 видами птиц и 7770 видами остальных рептилий: крокодилов, змей, ящериц, гаттерий и черепах. Это основная группа наземных позвоночных. И если я говорю, что *они присоединяются к нам*, то только потому, что мы рассматриваем путешествие с точки зрения человека.

С точки зрения завропсидов, последними, кто присоединился к ним “до” рандеву с нами, были черепахи (сухопутные, морские и пресноводные). Таким образом, завропсиды – это черепахи и все остальные. “Остальные” объединяются в две крупные группы: ящероподобные рептилии (к ним относятся змеи, хамелеоны, игуаны, комодские вараны и гаттерии) и динозавроподобные рептилии, или архозавры, к которым относятся птеродактили, крокодилы и птицы. Крупные водные рептилии, например ихтиозавры и плезиозавры, ближе к ящероподобным рептилиям, чем к динозаврам. Птеродактили имеют меньше прав называться динозаврами, чем птицы. Птицы – побочная ветвь одного из отрядов динозавров – ящеротазовых (*Saurischia*). Ящеротазовые динозавры, к которым относятся тираннозавр и гигантские зауроподы, ближе к птицам, чем к другому отряду динозавров, неудачно названному птицетазовыми (*Ornithischia*). К птицетазовым динозаврам относятся игуанодоны, трицератопсы и гадрозавры. Хотя *Ornithischia* означает “птичий тазобедренный сустав”, это сходство поверхностно и вводит в заблуждение.

Связь птиц с ящеротазовыми динозаврами удалось установить благодаря недавним находкам пернатых динозавров в Китае. Тираннозавры – более близкие родственники птицам, чем другим ящеротазовым, например диплодоку или брахиозавру.

Итак, встречайте завропсидов: черепах, ящериц и змей, крокодилов и птиц, а также толпу призрачных пилигримов – летающих птерозавров, водных ихтиозавров, плезиозавров и мозазавров и, конечно, наземных динозавров. Поскольку эта книга в основном посвящена ныне живущим пилигримам, было бы неуместно слишком распространяться о динозаврах, которые так долго господствовали на Земле – и продолжали бы, если бы не жестокий (точнее, равнодушный) астероид. Но игнорировать динозавров, мне кажется, вдвойне жестоко. В некотором смысле они живы до сих пор: ведь они сохранились в виде птиц. Поэтому выслушаем четыре рассказа птиц. Но сначала я процитирую знаменитую оду Перси Биши Шелли:

Рассказывал мне странник, что в пустыне,
В песках, две каменных ноги стоят
Без туловища с давних пор поныне.

У ног – разбитый лик, чей властный взгляд
Исполнен столь насмешливой гордыни,
Что можно восхититься мастерством,
Которое в таких сердцах читало,
Запечатлев живое в неживом.
И письмена зывают с пьедестала;
“Я Озимандия. Я царь царей.
Моей державе в мире места мало.
Все рушится. Нет ничего быстрее
Песков, которым словно не пристало
Вокруг развалин медлить в беге дней”[\[61\]](#).

Пролог к рассказу Галапагосского вьюрка

Воображение пасует перед древностью: масштабы геологического времени многократно превосходят фантазию и поэтов, и археологов. Но геологическое время кажется бесконечным не только по человеческим меркам. Оно огромно и в масштабе эволюции. Это не должно удивлять тех, кто жалуется (начиная с критиков Дарвина) на недостаточное время для достижения изменений при помощи естественного отбора. Если проблема и существует, то лишь зеркально отраженная. Времени было не слишком мало, а слишком много! Если измерить число эволюционных изменений за короткий период и экстраполировать их, скажем, на миллион лет, количество изменений окажется гораздо меньше потенциального. Складывается впечатление, что большую часть времени эволюция топчется на месте. Или бесцельно прохаживается, так что изменения, происходящие в краткосрочной перспективе, скрывают долгосрочные тенденции.

На это указывают различные доказательства и теоретические выкладки. Дарвиновский отбор, если заставить его работать в полную силу, может привести к эволюционным изменениям гораздо быстрее, чем в природе. Убедиться в этом можно на примере того, как предки, пусть не до конца понимая, что они делают, много столетий занимались селекцией животных и растений (см. “Рассказ Земледельца”). Во всех случаях впечатляющие эволюционные изменения проявлялись всего за несколько столетий или тысячелетий. Это гораздо быстрее, чем самые быстрые перемены в палеонтологической летописи. Неудивительно, что Чарльз Дарвин уделял столько внимания вопросу одомашнивания.

Мы можем сделать то же самое в контролируемых условиях. Прямой способ проверить гипотезу о природе – это провести эксперимент. Так, чтобы проверить гипотезу, не лучше ли растут растения в почве, богатой нитратами, мы не ограничимся изучением почвы, чтобы понять, есть ли там нитраты. Мы будем добавлять нитраты в образцы почвы. То же и с отбором. Наша гипотеза заключается в том, что неслучайное выживание со временем приводит к направленному изменению среднего значения признака. Эксперимент заключается в моделировании такого неслучайного выживания, которое направило бы эволюцию в нужном нам направлении. Так действует искусственный отбор. В наиболее аккуратных экспериментах выбирают одновременно две противоположные линии, направленные из одной точки: например, в первой животные должны становиться крупнее, во второй – мельче. Ясно, что если вы хотите получить приличный результат, прежде чем умрете от старости, нужно выбирать организмы с жизненным циклом короче, чем у человека.

Продолжительность жизни поколения плодовых мушек или мышей составляет несколько недель или месяцев, а не десятилетий, как у человека. В одном эксперименте дрозофил разделили на две линии. В первой за несколько поколений вывели положительную реакцию на свет: в каждом поколении размножение разрешали лишь особям, стремящимся к свету. Во второй линии, напротив, вывели особей, склонных избегать света. Всего за двадцать поколений в обоих направлениях ученые достигли впечатляющих эволюционных изменений. Но могло бы это расхождение продолжаться вечно с одной и той же скоростью? Нет – уже потому, что запас доступных генетических вариаций в конце концов был бы исчерпан и нам пришлось бы ждать новых мутаций. Но еще до того можно получить очень серьезные изменения.

У кукурузы продолжительность жизни поколения больше, чем у дрозофилы. В 1896 году Опытная сельскохозяйственная станция Иллинойса начала отбор на содержание масла в кукурузе. В первой линии отбирали кукурузу с высоким содержанием масла, во второй – с низким. К счастью, этот эксперимент продолжался гораздо дольше, чем обычно длится научная карьера. Поэтому примерно за девяносто поколений мы можем видеть, как почти линейно увеличивается содержание масла в первой линии. Содержание масла во второй линии уменьшалось не так быстро – видимо, потому, что был достигнут низ графика: содержание масла не может быть меньше нуля.

Этот эксперимент, как и эксперимент с дрозофилами, а также многие другие такого рода, демонстрирует потенциальную способность отбора к чрезвычайно быстрым эволюционным изменениям. Если перевести 90 поколений кукурузы, 20 поколений дрозофилы или даже 20 поколений слонов в реальное время, полученная величина в геологическом масштабе окажется ничтожной. Миллион лет – промежуток, почти незаметный в палеонтологической летописи. И тем не менее это в 20 тыс. раз дольше, чем время, за которое можно втрое увеличить содержание масла в кукурузе. Разумеется, это не значит, что за миллион лет отбора содержание масла увеличилось бы в 60 тыс. раз, не говоря уже о том, что за это время ресурс генетических вариаций будет исчерпан. Но эти эксперименты показывают, что не стоит искать тенденции, неизменно сохраняющиеся миллионы лет, и наивно интерпретировать их как ответ на стабильное давление отбора.

Надо понимать, что давление отбора не бывает непрерывным и однородным на всем протяжении тех длительных временных периодов, с которыми мы обычно имеем дело при изучении ископаемых. Мораль рассказа о кукурузе и дрозофилах в том, что естественный отбор может блуждать, давая тысячи форм в пределах временного отрезка, который мы можем измерить с помощью окаменелостей. Держу пари, именно так и происходит.

И все же нельзя отрицать наличие некоторых долгосрочных тенденций. Представьте себе пробку, которую уносят волны от атлантического побережья Америки. Гольфстрим заставляет пробку двигаться на восток, и в конце концов ее выбросит на европейский берег. Но если ежеминутно оценивать направление движения пробки, когда ее швыряет из стороны в сторону, покажется, что на запад она плывет так же часто, как на восток. Мы не заметим смещения к востоку, пока не изберем для оценки более длительной временной промежуток.

Волны и водовороты эволюции обычно слишком медленны, чтобы за свою короткую жизнь мы могли их заметить – или уложиться во временные рамки, определяемые обычным исследовательским грантом. Но есть несколько исключений. Школа Эдмунда Форда (эксцентричного и требовательного ученого, у которого оксфордские зоологи моего поколения учились генетике) ведет многолетние непрерывные наблюдения за судьбой определенных генов в природных популяциях дневных и ночных бабочек, а также улиток. В некоторых случаях результаты, похоже, можно объяснить с точки зрения дарвиновских позиций. В других случаях шум случайных “волн” заглушает сигнал “Гольфстрима”, который, возможно, борется с глубинным противотечением. И тогда результаты загадочны. С этим может столкнуться любой дарвинист – даже с такой долгой научной карьерой, как у Форда. Один из выводов, которые он сам сделал, заключается в том, что давление отбора в природе не прямое и оно гораздо сильнее, чем кажется даже самым оптимистичным неodarвинистам. Это возвращает нас к вопросу, почему эволюция идет не так быстро, как может?

Рассказ Галапагосского вьюрка

Галапагосские острова имеют вулканическое происхождение. Возраст архипелага составляет не более 5 млн лет. За это недолгое время благодаря эволюции здесь появились на удивление разнообразные животные. Самый известный пример – вьюрки 14 видов, которых принято считать (возможно, ошибочно) главным источником вдохновения Дарвина^[62]. Галапагосские вьюрки – одни из самых изученных диких животных. Питер и Розмари Грант посвятили себя многолетнему наблюдению за судьбой этих птиц. А между Чарльзом Дарвином и Питером Грантом (он, кстати, тоже носит бороду) вьюркам нанес визит другой великий орнитолог – гладко выбритый Дэвид Лэк^[63].

Питер и Розмари Грант, их коллеги и студенты 25 лет ежегодно возвращались на Галапагосские острова, ловили вьюрков, метили их, измеряли клювы и крылья, а в последние годы брали у птиц кровь на анализ ДНК, чтобы определить родственные отношения. Возможно, это было единственное настолько полное исследование особей и генов в природной популяции. Гранты в мельчайших деталях знают, что происходит с “пробками, плывущими по волнам”, то есть с популяциями вьюрков, когда давление отбора, меняющееся каждый год, швыряет их из стороны в сторону в море эволюции.

В 1977 году на Галапагосских островах случилась сильнейшая засуха, и запасы пищи резко сократились. С января по декабрь численность вьюрков всех видов на островке Дафна-Майор упала с 1300 до менее чем 300 особей. Численность популяции доминантного вида – среднего земляного вьюрка (*Geospiza fortis*) – упала с 1200 до 180 особей, а кактусового земляного вьюрка (*G. scandens*) – с 280 до 110 особей. Для вьюрков остальных видов 1977 год также выдался тяжелым. Состоявшая из дарвинистов группа Грантов не просто подсчитывала количество погибших и выживших птиц, а оценивала показатели *селективной смертности* для каждого вида. Ученые пытались понять, имели ли особи с определенными признаками больше шансов выжить, чем другие. Привела ли засуха к изменению состава популяции?

Оказалось, что привела. В популяции *G. fortis* выжившие особи были в среднем на 5 % крупнее погибших, а средняя длина клюва вьюрков после засухи составила 11,07^{мм} (до засухи – 10,68 мм). Средняя высота клюва также увеличилась – с 9,42 до 9,96 мм. Эти различия могут показаться мизерными, однако, согласно правилам статистики, они слишком закономерны, чтобы быть случайными. Почему засуха привела к изменениям? У группы Грантов уже имелись данные, указывающие на то, что крупные птицы с соответствующими клювами успешнее, чем птицы средних размеров, управляют с большими жесткими и колючими семенами травянистого растения якорец (*Tribulus*). Эти семена оказались практически единственной пищей, доступной в разгар засухи. Другой вид, большой земляной вьюрок (*G. magnirostris*), всегда специализировался на поедании семян якорца. Но выживание самых приспособленных касается избирательного выживания особей в пределах вида, а не избирательного выживания одного вида по сравнению с другим. И в популяции среднего земляного вьюрка лучше всего выживали крупные особи с большими клювами. В итоге средний *G. fortis* стал немного похож на *G. magnirostris*. Таким образом, Гранты и их коллеги всего за год увидели локальный эпизод действия естественного отбора.

После засухи они стали очевидцами другого эпизода, который подтолкнул популяции вьюрков в том же эволюционном направлении, но по другой причине. Как у многих видов

птиц, самцы *G. fortis* крупнее самок, а их клюв больше. По-видимому, это помогло самцам лучше пережить засуху. До засухи в популяции было около 600 самцов и 600 самок. Из 180 уцелевших особей 150 оказались самцами. Дожди, наконец пролившиеся в январе 1978 года, создали очень благоприятные условия для размножения. Но теперь на каждую самку приходилось пять самцов, и среди самцов возникла жестокая конкуренция. Самцы, побеждавшие в брачных состязаниях – победители среди и так крупных самцов, переживших засуху, – оказывались самыми крупными самцами с самыми большими клювами. Естественный отбор во второй раз привел к тому, что в популяции увеличились размеры тела и клюва – но уже по другой причине. А о причинах предпочтения самками крупных самцов мы говорили в “Рассказе Тюленя”: самцы вьюрков – участвующий в соревнованиях пол – всегда крупнее самок.

Если крупный размер полезен, почему птицы не были крупны изначально? А потому, что в незасушливые годы естественный отбор благоприятствовал более мелким особям с небольшими клювами. Гранты сами наблюдали это после наводнения 1982–1983 года, вызванного Эль-Ниньо (Южной осцилляцией). Из-за наводнения соотношение семян в природе изменилось. Крупные, жесткие семена таких растений, как якорец, стали попадаться реже, чем небольшие мягкие семена таких растений, как *Sacabus*. И тогда пришло время мелких вьюрков с небольшими клювами. И дело не в том, что крупные птицы не могут поедать мелкие и мягкие семена, а в том, что им нужно больше этих семян. Поэтому мелкие птицы получили небольшое преимущество. И соотношение размеров в популяции среднего земляного вьюрка стало обратным. Эволюционная тенденция засушливых годов развернулась в противоположную сторону.

Различия в размере клюва успешных и неуспешных птиц в год засухи кажутся ничтожными, не правда ли? Джонатан Вайнер пересказывает показательный случай с Питером Грантом:

Однажды, как только я начал лекцию, биолог из аудитории прервал меня: “Какие различия, вы говорите, были между клювом выжившего вьюрка и клювом погибшего?”

“В среднем полмиллиметра”, – ответил я.

“Не верю, – сказал тот человек, – что полмиллиметра могут быть так важны”.

“Однако это факт, – возразил я. – Оцените мои данные, а после задавайте вопросы”.

Вопросов он больше не задавал.

Грант подсчитал: чтобы превратить *Geospiza fortis* в *G. magnirostris*, нужно всего 23 засушливых года наподобие 1977-го. Конечно, это не будет в точности *G. magnirostris*. Но это отличный способ показать, как – и насколько быстро – происходит процесс видообразования. Едва ли Дарвин, когда он впервые увидел этих вьюрков и не смог их классифицировать, знал, что они окажутся самыми верными защитниками его теории^[64].

Рассказ Павлина

Павлиний хвост с точки зрения морфологии не является настоящим хвостом (настоящий хвост птицы – это крошечная “гузка”). Это просто веер из длинных задних перьев. Темой рассказа станет, конечно, половой отбор. Важнейшие преобразования в эволюции гоминид, о которых я говорил, – переход к двуногости и последующее увеличение мозга. Добавим и третью особенность – может быть, менее важную, но чисто человеческую: отсутствие волос на теле. Почему мы превратились в “голую обезьяну”?

В позднем миоцене в Африке обитало много видов человекообразных обезьян. Почему один из них вдруг начал стремительно эволюционировать в направлении, отличном от остальных – причем не только обезьян, но и млекопитающих? Что заставило этот вид отделиться от всех родственников и эволюционировать сначала в сторону двуногости, а затем в сторону увеличения мозга (при этом в некоторый момент утратив большую часть волос на теле)?

Стремительные и на первый взгляд необъяснимые рывки эволюции, приводящие к появлению причудливых признаков, выдают влияние полового отбора. Здесь мы начнем рассказ. Зачем павлину шлейф, по сравнению с которым тело кажется крошечным, который переливается великолепными оттенками пурпура и изумруда? А затем, что самки поколениями предпочитали тех самцов, которые щеголяли предковыми вариантами этой крикливой “рекламы”. Почему у самцов нитчатой райской птицы красные глаза и черный гребень с переливчатой зеленой окантовкой, а вильсонова райская птица щеголяет алой спиной, желтой шеей и синей головой (см. вкладку)? Совсем не потому, что такой окраске благоприятствует их питание или среда обитания. Нет, эти признаки, так выделяющие все виды райских птиц, произвольны, причудливы и не имеют никакого значения ни для кого, кроме самок райских птиц. Все это – результат действия полового отбора. Именно он запускает эволюцию, которая идет произвольным на первый взгляд путем, порождая дикие взлеты фантазии.

В то же время половой отбор все сильнее подчеркивает различия между полами, приводя к половому диморфизму (см. “Рассказ Тюленя”). Любая теория, объясняющая половым отбором строение человеческого мозга, двуногость или отсутствие волос, сталкивается с трудностью. Нет доказательств того, что один пол является более “умным” или “двуногим”, чем другой. Зато очевидно, что один пол, как правило, по сравнению со вторым более волосат. Чарльз Дарвин воспользовался этим фактом при формулировании теории, согласно которой человек утратил волосы в результате полового отбора. Дарвин предположил, что в древности самцы, выбиравшие самок (а не наоборот, как обычно в животном мире), предпочитали безволосых особей. Когда эволюция одного пола опережает эволюцию другого (в данном случае эволюция самок в направлении безволосости), второй пол как бы догоняет. Такого рода гипотезу можно (с натяжкой) применить для объяснения наличия у мужчин сосков. И безволосость, пусть и неполную, мужчин вполне можно объяснить как возникшую в результате “догоняющего развития”. Однако в случае мозга и двуногости эта теория работает не так хорошо. Очень трудно себе представить двуногого представителя одного пола, прогуливающегося вместе с четвероногим представителем другого. Однако теория “догоняющего развития” все же имеет право на существование.

Встречаются условия, в которых половой отбор не благоприятствует половому

диморфизму. Я предполагаю (Джеффри Миллер со мной согласен), что у людей выбор полового партнера, в отличие от павлинов, идет в обоих направлениях. Более того, наши критерии отбора могут различаться в зависимости от того, ищем ли мы долгосрочного партнера или связь на одну ночь.

Вернемся в незатейливый мир павлинов, где выбор делают самки, а самцы лезут из кожи вон, чтобы выбрали именно их. Предполагается, что выбор партнера (в данном случае он остается за самками) произволен, в отличие, например, от выбора пищи или среды обитания. Но возникает вопрос: а почему? Рональд Э. Фишер – выдающийся специалист по генетике и статистике, автор одной из основных теорий полового отбора – полагает, что на то имеется веская причина. Теорию Фишера я подробно пересказал в гл. 8 книги “Слепой часовщик” [\[65\]](#) и не буду здесь повторяться. Суть в том, что облик самца и предпочтения самки эволюционируют совместно, образуя нечто вроде взрывной цепной реакции. Новые предпочтения, возникающие у самок, и соответствующие им изменения облика самцов неконтролируемо усиливаются в ходе синхронной эволюции, которая ведет в одном направлении. Особого повода для выбора этого направления нет. Когда-то самки павлинов сделали шаг в сторону самцов с длинным хвостом. Этого оказалось достаточно для запуска механизма полового отбора. Лишь только он вступил в действие, павлины за краткое (по эволюционным меркам) время “отпустили” длинные радужные хвосты. А самкам хотелось еще и еще, и хвосты становились все длиннее.

Все виды райских птиц и многие другие птицы, рыбы и лягушки, жуки и ящерицы под влиянием полового отбора приобрели яркую расцветку и причудливые формы. Для нас важно, что половой отбор способен направлять эволюцию в произвольном направлении и вести к непрактичным излишествам. При рассмотрении эволюции человека возникает предположение, что согласно именно этому сценарию у человека стремительно увеличился мозг. То же касается быстрой потери волос на теле и даже быстрого перехода к двуногости.

“Происхождение человека” Дарвина во многом посвящено половому отбору. Пространный обзор полового отбора у животных предваряется обсуждением полового отбора как основной силы в недавней эволюции нашего вида. Разговор об отсутствии волос у человека Дарвин начинает с опровержения (оно кажется современным дарвинистам слишком поспешным) теории утраты волос по каким-либо утилитарным причинам. Его вера в половой отбор подкрепляется знанием того факта, что у женщин всех человеческих рас на теле меньше волос, чем у мужчин. Дарвин считал, что древним мужчинам волосатые женщины казались непривлекательными. Мужчины охотнее выбирали партнерш среди “голых” женщин. У самих же мужчин эволюционная тенденция к безволосости следовала за безволосостью женщин, но до сих пор ее не догнала. Поэтому мужчины волосатее женщин.

Для Дарвина предпочтения, приводящие в действие половой отбор, были аксиомой: мужчины предпочитают женщин с гладкой кожей – и точка. Альфред Рассел Уоллес, соавтор теории естественного отбора, презирал произвольность дарвиновского полового отбора. Ему хотелось, чтобы женщины выбирали мужчин по заслугам. Уоллесу хотелось, чтобы яркие перья павлинов и райских птиц были признаками приспособленности. По Дарвину, самки павлинов выбирают самцов просто потому, что те кажутся им симпатичными. Расчеты Фишера подвели под дарвиновскую теорию прочный математический фундамент. У последователей Уоллеса самки выбирают самцов не потому, что они симпатичные, а потому, что их яркие перья – признак здоровья и приспособленности.

На языке последователей Уоллеса самка судит о генах самца по их внешним проявлениям, сигнализирующим об их “доброкачественности”. И вот потрясающий вывод из сложных неоуоллесовских теорий: самцы изо всех сил стараются облегчить самкам суждение об их качестве – даже если качество так себе. Этой теории (точнее, ряду теорий) мы обязаны А. Захави, У. Д. Гамильтону и А. Графену. Теория интересная, но она может увести нас в сторону. (Самая удачная моя попытка разъяснить эту теорию – в примечаниях ко второму изданию “Эгоистичного гена”^[66].)

Здесь мы возвращаемся к первому из трех вопросов об эволюции человека. Почему был утрачен волосяной покров? Марк Пейджел и Уолтер Бодмер выдвинули необычное предположение: для защиты от эктопаразитов, например вшей, а также чтобы продемонстрировать свободу от паразитов, которая поддерживается половым отбором. Пейджел и Бодмер поддержали дарвиновское представление о половом отборе, но в неоуоллесовской версии Гамильтона.

Дарвин не пытался объяснить предпочтения самок – он просто принимал их как данность, объясняющую облик самцов. Последователи Уоллеса ищут эволюционное объяснение половых предпочтений. Любимое объяснение Гамильтона основано на демонстрации здоровья. Выбирая себе партнеров, животные предпочитают тех особей, у кого нет паразитов – или, по крайней мере, тех, кто способен бороться с паразитами. Поэтому особи, желающие быть выбранными, демонстрируют свое здоровье таким образом, чтобы тем, кто выбирает, было проще их оценить. Участки голой кожи у индюков и обезьян сродни рекламным щитам. На этих участках сквозь кожу можно даже разглядеть цвет крови.

У людей кожа голая не только на ягодицах: она голая везде, за исключением верхней части головы, подмышек и лобка. Когда мы заражаемся эктопаразитами, например вшами, обычно они ограничиваются именно перечисленными участками. Лобковая вошь (*Phthirus pubis*) главным образом живет в области лобка, но также заражает подмышки, бороду, даже брови. Головная вошь (*Pediculus humanus capitus*) живет в волосах на голове. Платяная вошь (*P. h. humanus*) является подвидом того же вида, что и головная вошь. Любопытно, что она, как принято считать, эволюционировала от нее лишь после того, как мы начали носить одежду. Немецкие ученые изучили ДНК головных и платяных вшей, чтобы выяснить, когда разошлись их ветви, и понять, когда изобретена одежда. Они считают, что это произошло 72 тыс. лет \pm 42 тыс. лет.

Вшам для жизни нужны волосы, и основное предположение Пейджела и Бодмера заключается в том, что благодаря утрате волос на теле человека осталось меньше участков, доступных вшам. Возникает два вопроса. Если потеря волос – хорошая идея, почему их сохранили другие млекопитающие, также страдающие от эктопаразитов? Волосы утратили лишь такие млекопитающие, как слоны и носороги: благодаря размеру своего тела они могут сохранять тепло и без волос. Пейджел и Бодмер предполагают, что человек смог обходиться без волос благодаря огню и одежде. Но почему мы сохранили волосы на голове, подмышках и лобке? Должно быть, имелись преимущества, перевешивавшие недостатки. Весьма вероятно, что волосы на голове защищают от солнечного удара: в Африке, где мы эволюционировали, это вполне реальная опасность. Что касается подмышек и лобковых волос, то они, возможно, помогают распространять феромоны (пахучие сигналы). Наши предки определенно пользовались ими (как и мы, хотя многие этого не сознают).

Итак, основная идея Пейджела и Бодмера такова: эктопаразиты, например вши, опасны (вши переносят сыпной тиф и другие серьезные заболевания) и предпочитают волосы голой

коже, а избавление от волос – хороший способ испортить жизнь этим неприятным и опасным существам. Кроме того, если на теле нет волос, искать на себе эктопаразитов, например клещей, гораздо легче. Приматы тратят очень много времени на выискивание паразитов у себя и других. Груминг даже приобрел социальную роль.

Но самый интересный аспект теории Пейджела и Бодмера, как мне кажется, – тот, который они в своей работе обсуждают мимоходом. Речь, разумеется, о половом отборе – иначе мы не обсуждали бы эту теорию в “Рассказе Павлина”. Отсутствие волос – это не только неприятность для вшей и клещей. Это очень удобно для тех, кто выбирает партнера и пытается понять, есть ли у того вши или клещи. Теория Гамильтона – Захави – Графена предполагает, что половой отбор усиливает те признаки, которые помогают определить, есть ли у потенциальных партнеров паразиты. Отсутствие волос – вот замечательный пример того, как такая схема может работать. В заключение разговора о теории Пейджела и Бодмера приведу известные слова Гексли: как необыкновенно глупо было не подумать об этом раньше!

Но отсутствие волос – еще пустяк. Как я и обещал, мы возвращаемся к вопросу двуногости и увеличения мозга. Может, и здесь павлин поможет понять причины этих двух важнейших событий эволюции человека? Начнем с двуногости. (В “Рассказе *Stw 573*” я упомянул различные теории ее возникновения, включая недавнюю теорию питания на корточках Джонатана Кингдона, которая кажется мне очень убедительной. А изложить собственные предположения я пообещал в “Рассказе Павлина”.)

Половой отбор и его способность создавать непрактичные, произвольно выбранные признаки – первая составляющая моей теории эволюции двуногости. Вторая – предрасположенность животных к подражанию. Среди обезьян именно люди – чемпионы по подражанию, но этим заняты и шимпанзе, и нет оснований думать, что этого не делали австралопитеки. Третья составляющая – широко распространенная среди человекообразных обезьян привычка вставать на задние лапы, в том числе во время брачной и агрессивной демонстраций. Гориллы бьют себя в грудь. Самцы шимпанзе – также, а еще у них есть замечательная демонстрация, включающая прыжки на задних лапах – так называемый танец дождя. Шимпанзе по кличке Оливер, живущий в неволе, чаще всего ходит на задних лапах. Я видел фильм о нем, и там видно, насколько прямо он держится при ходьбе: это не неуклюжее шатание, а почти строевой шаг. Оливер передвигается настолько необычно для шимпанзе, что он оказался предметом странных спекуляций. Пока тесты ДНК не показали, что он является обыкновенным шимпанзе (*Pan troglodytes*), многие думали, что он гибрид человека и шимпанзе, или гибрид шимпанзе и бонобо, или даже реликтового австралопитека. К сожалению, восстановить биографию Оливера довольно сложно, и, похоже, мы так и не узнаем, откуда у него такая походка. Возможно, его обучили этому для цирковых или ярмарочных представлений, или же это его личная особенность: например, он мутант. Если же не считать Оливера, то, как правило, орангутаны на задних лапах ходят немного лучше шимпанзе, а дикие гиббоны могут даже перебежать поляны на задних ногах, причем такой способ передвижения не слишком отличается от того, как они передвигаются по веткам.

И я делаю следующее предположение о возникновении человеческой двуногости. Наши предки, как и другие человекообразные обезьяны, передвигались по земле на четырех лапах, но время от времени приподнимались на задние: при демонстрациях типа “танца дождя”, или чтобы сорвать фрукты с нижних веток, или, кормясь на корточках, перейти с места на

место, или переходя вброд реку, или для демонстрации пенисов. В общем, можно выбрать любую комбинацию действий, которые мы наблюдаем у современных обезьян. А затем с одним из видов (от которого произошли мы) случилось нечто необыкновенное. Среди представителей этого вида стало *модно* ходить на двух ногах – и эта мода возникла так же произвольно, как и любая другая. Это стало своего рода щегольством. Аналогию можно усмотреть в легенде о том, что испанская шепелявость возникла в результате подражания некоему важному придворному (по другой версии – королю или инфанте из династии Габсбургов) с дефектом речи.

Будет проще, если я изложу теорию несколько односторонне: допустим, самки выбирают самцов. Но могло быть и наоборот. Например, особь вроде плиоценового Оливера стала сексуально привлекательной и приобрела высокий социальный статус благодаря необычному умению держаться на двух ногах. Возможно, то был древний эквивалент “танца дождя”. Другие обезьяны в том регионе подхватили моду. Точно так же – через подражание – в популяциях обезьян распространяется навык колки орехов или ловли термитов.

Когда я был подростком, в ходу была дурацкая песенка с припевом: “Все говорят о новой походке!” Очень верно: походка – вещь заразная, необычной походкой восхищаются и подражают ей. В Аундловской школе-пансионе в Центральной Англии, где я учился, была традиция, в соответствии с которой старшие ученики шли в часовню после того, как остальные уже заняли свои места. Сочетание самодовольства и развязности (теперь я, как ученый-этолог и коллега Десмонда Морриса, называю это демонстрацией доминирования) было настолько необычным, что мой отец, однажды в родительский день увидевший шествие, назвал его “аундловской качкой”. Писатель Том Вулф, внимательно следящий за общественными поветриями, писал о походке вразвалку, модной в определенных кругах. Он называл эту походку американских пижонов “сутенерской”. А недавний британский премьер-министр своим заискиванием перед президентом США заслужил прозвище “пудель Буша”. И некоторые журналисты замечали, что премьер, особенно находясь в компании Буша, подражает его развязной “ковбойской” походке с расставленными в стороны руками, будто готовыми выхватить два револьвера.

Вернемся к последовательности событий в эволюции предков человека. Мы предполагаем, что в некоторой популяции самки, повинуясь капризу моды, предпочитали спариваться с самцами, научившимися новой походке. Они отдавали им предпочтение по той же причине, по которой люди приобщаются к моде: просто потому, что в социальной группе такой походкой принято восхищаться. Следующий шаг в нашей теории очень важен. Самцы, лучше остальных усвоившие новомодную походку, имели больше шансов заполучить партнершу и оставить потомство. Но эволюционное значение эта тенденция могла иметь лишь в том случае, если у нее была генетическая составляющая. А это весьма вероятно. Мы говорим, напомним, об изменении количества времени, которое тратится на определенную активность. А количественный сдвиг в какой-либо переменной редко не имеет генетической составляющей.

Следующий этап эволюции соответствует стандартной теории полового отбора. Те самки, вкусы которых совпадали со вкусами большинства, заводили детей, которые от своих отцов наследовали способность к модной походке. А дочери наследовали предпочтения своих матерей. Этот двойной отбор – отбор самцов на обладание неким признаком и отбор самок на предпочтение этого признака – является, согласно теории Фишера, важным компонентом стремительной, взрывоподобной эволюции. Суть в том, что направление

взрывоподобной эволюции произвольно и непредсказуемо. Оно вполне могло бы быть обратным. Возможно, в какой-либо другой популяции эволюция действительно была направлена в обратную сторону. Стремительное движение эволюции в произвольном и непредсказуемом направлении – именно то, что нам нужно для объяснения, почему одна группа обезьян (наши предки) внезапно эволюционировала в направлении двуногости, а другая (предки шимпанзе) этого не сделала. Еще одно достоинство теории в том, что описанный эволюционный бросок мог быть чрезвычайно быстрым. А это, в свою очередь, единственное объяснение того, почему сопредок № 1 жил так близко к времени предположительно двуногих Тумая и оррорина.

А теперь поговорим о другом великом достижении эволюции: увеличении мозга человека. В “Рассказе Человека умелого” мы обсудили различные теории, отложив половой отбор до “Рассказа Павлина”. Джеффри Миллер утверждает, что в мозге экспрессируется до 50 % человеческих генов. Здесь снова будет проще вести рассказ с точки зрения самок, выбирающих самцов (но следует помнить, что все могло быть наоборот, а также одновременно в двух направлениях). Самка, которая пытается оценить “доброкачественность” генов самца, преуспеет в этом, уделив пристальное внимание его мозгу. Но поскольку она не может заглянуть прямо в мозг, ей остается только наблюдать за тем, как он работает. Самцы же, согласно теории полового отбора, будут стараться облегчить самке задачу, демонстрируя свои достоинства. Они будут выставлять их напоказ: танцевать, петь, изобретать комплименты, шутить, сочинять музыку или стихи, играть или декламировать, украшать стены пещеры или потолок Сикстинской капеллы. (Да-да, знаю, Микеланджело вряд ли стремился произвести впечатление на женщин. Однако его мозг в результате естественного отбора оказался приспособлен для того, чтобы их впечатлять, а его пенис, что бы там ни говорили, – чтобы их оплодотворять.) Человеческий ум с этой точки зрения аналогичен павлиньему хвосту. И увеличение мозга происходило под влиянием полового отбора, который привел и к увеличению хвоста павлина. Миллер предпочитает теории Фишера версию Уоллеса, но вывод от этого не меняется: мозг увеличивается, причем стремительно.

Сьюзан Блэкмор в книге “Машина, творящая мемы” предлагает еще более смелую теорию полового отбора применительно к человеческому уму. Она основана на идее мемов – единиц культурного наследования. Мемы – это аналоги генов: если гены передаются через оплодотворенную яйцеклетку (или вирусы), то мемы передаются посредством подражания. Если я покажу вам, как сложить из бумаги китайскую джонку, этот мем перейдет от моего мозга к вашему. Теперь и вы сможете обучить этому двух других людей, а они обучат еще двух, и так далее. Мемы распространяются по экспоненте, как вирусы. При условии, что все участники цепочки – хорошие учителя, поздние “поколения” мемов не будут слишком сильно отличаться от ранних. И у каждого будет один и тот же “фенотип” ^[67]. Некоторые джонки выйдут аккуратнее других – например потому, что их авторы прилежнее. Со сменой “поколений” качество работы не будет ухудшаться. Мем передается целым и невредимым, как и ген, хотя в деталях его фенотипическое проявление может варьировать. Тот пример мема, который я привел, – хороший аналог гена, особенно такого, который передается с помощью вируса. Манера речи или умение плотничать не так хорошо подходят на роль мема, поскольку, надо полагать, более поздние “поколения” достигнут некоторого прогресса.

Сьюзан Блэкмор (как и Дэниел Деннет) полагает, что мемы сыграли решающую роль в

процессе, который сделал нас людьми. Вот что пишет Деннет:

Пристанищем, в которое стремятся попасть все мемы, является человеческая психика, однако она сама по себе – артефакт и организуется по мере того, как мемы изменяют человеческий мозг, чтобы приспособить эту среду обитания для себя. Пути входа и выхода изменяются, чтобы удовлетворять местным условиям, и усиливаются различными искусственными устройствами, которые повышают точность и достоверность воспроизведения. Психика уроженца Китая кардинально отличается от психики уроженца Франции, а психика грамотного человека отличается от психики неграмотного^[68].

С точки зрения Деннета, главное различие между мозгом до Великого культурного скачка и после него в том, что “поздний” мозг кишит мемами. Блэкмор идет еще дальше. С помощью теории мемов она объясняет увеличение мозга у человека. Конечно, одних мемов недостаточно, потому что мы говорим об анатомии. Мемы могут проявляться в фенотипе обрезанного пениса (который иногда передается квазигенетическим способом от отца к сыну) или даже в форме тела (вспомните о моде на худобу или удлинение шеи с помощью колец). Но увеличение размера мозга вдвое – это уже серьезно. Оно должно происходить вследствие изменения генофонда. Какую роль Блэкмор отдает мемам в эволюционном увеличении человеческого мозга? Здесь снова вступает в дело половой отбор.

Люди чаще всего перенимают мемы у тех, кем восхищаются. Этим и пользуются рекламодатели: они платят футболистам, кинозвездам и супермоделям за то, чтобы они рекомендовали другим некие товары – хотя на самом деле они могут совершенно не разбираться в том, что рекламируют. Привлекательные, уважаемые, талантливые или еще чем-то известные люди – эффективные “доноры” мемов. Эти же люди обычно сексуально привлекательны и вследствие этого (по крайней мере, в полигамном обществе, в котором, вероятно, жили наши предки) являются мощными донорами генов. В каждом поколении именно такие люди передают следующему поколению большую часть генов и мемов. Блэкмор предполагает, что одна из составляющих привлекательности человека – его психика, способная генерировать мемы: творческий, артистический, живой ум. А гены помогают создавать мозги, которые способны генерировать привлекательные мемы. Итак, квазидарвинистский отбор мемов в мемофонде идет рука об руку с настоящим дарвинистским половым отбором генов в генофонде. И это еще один рецепт стремительной эволюции.

Какую роль, с этой точки зрения, играют мемы в эволюционном увеличении человеческого мозга? Думаю, лучше всего смотреть на это так. Существуют генетические вариации мозга, которые остались бы никем не замеченными, если бы их не выявили мемы. Например, доказано, что у музыкальных способностей есть генетическая составляющая. Музыкальный талант членов семьи Баха, судя по всему, во многом определялся генами. В мире, наполненном музыкальными мемами, генетические различия в музыкальных способностях ярко проявляются и служат потенциальным материалом для полового отбора. Прежде чем музыкальные мемы попали в мозг, генетические различия в музыкальных способностях если и существовали, то никак не проявлялись – по крайней мере, в такой форме.

И поэтому они были недоступны для полового отбора – или обычного отбора.

Меметический отбор не может изменить размер мозга, но способен помочь его проявить. Это можно рассматривать как генетическую вариацию, которая иначе бы осталась скрытой.

В “Рассказе Павлина” мы рассмотрели изящную дарвиновскую теорию полового отбора при обсуждении человеческой эволюции. Почему у нас на теле нет волос? Почему мы ходим на двух ногах? Почему у нас большой мозг? Я бы не рискнул назвать половой отбор универсальным ответом на нерешенные вопросы о человеческой эволюции. Например, в случае двуногости теория “питания на корточках” Джонатана Кингдона, на мой взгляд, ничуть не хуже. Но мне очень нравится современная мода на половой отбор – после долгого периода пренебрежения к нему наконец-то снова стали относиться серьезно. И теория полового отбора действительно дает ответ на вопрос, который часто скрывается за основным: если двуногость (или большой мозг, или отсутствие волос на теле) – это такая хорошая идея, то почему мы не видим всего этого у других обезьян? Половой отбор замечательно отвечает на этот вопрос, потому что допускает внезапные эволюционные скачки в произвольном направлении. С другой стороны, отсутствие полового диморфизма по признаку величины мозга или умения ходить на двух ногах также требует объяснения. Но пока оставим этот вопрос.

Рассказ Дронта

Наземным животным по очевидным причинам трудно добраться до далеких островов вроде Галапагосского архипелага или Маврикия. Если же, по стечению обстоятельств, на мангровом “плоту” они попадали на остров вроде Маврикия, их ждала беззаботная жизнь. Ведь на остров так трудно попасть, и конкуренция и хищничество там обычно не столь жесткие, как на материке. Похоже, именно так обезьяны и грызуны заселили Южную Америку.

Когда я говорю, что остров *трудно* колонизировать, я рискую оказаться неверно понятым. Тонущее животное может отчаянно пытаться достичь суши, но ни один вид не будет *пытаться* колонизировать остров. Вид вообще не *пытается* делать что-либо. Отдельные особи вида могут случайно колонизировать остров, где прежде не жили подобные им животные. После этого такие особи могут воспользоваться преимуществом незаселенного острова – и тогда, в перспективе, можно сказать, что вид колонизировал остров. Впоследствии потомки этого вида могут эволюционировать и приспособиться к незнакомым островным условиям.

В этом суть “Рассказа Дронта”. Наземным животным трудно попасть на остров. Но задача упрощается, если у животных есть крылья: как, например, у предков галапагосских вьюрков или у предков дронтов, кем бы они ни были. Положение летающих животных совершенно особое. Им не нужен мангровый “плот”. Им достаточно крыльев, которые переносят их – возможно, случайно (например в бурю) – на далекий остров. Но, прилетев туда, они нередко обнаруживают, что больше не нуждаются в крыльях – особенно если на острове нет хищников. Вот почему островные животные, как заметил Дарвин, побывавший на Галапагосских островах, бывают удивительно доверчивы. Это делает их легкой добычей людей. Самый известный пример – дронт (*Raphus cucullatus*), которого отец систематики Линней безжалостно назвал *Didus tectus* [дронт глупый].

Само название “дронт” образовано от португальского слова “глупый”. Но называть этих птиц глупыми несправедливо. В 1507 году, когда португальцы прибыли на Маврикий, дронты были совершенно ручными. Да и почему дронтам было не доверять морякам, если предки этих птиц несколько тысяч лет не сталкивались с хищниками? Однако кончилось это печально. Несчастных дронтов забивали сначала португальцы, а после голландцы, хотя мясо жертв и считалось невкусным. Видимо, это было нечто вроде спорта. Дронты вымерли менее чем за двести лет. Как нередко бывает, это произошло из-за сочетания истребления с другими, косвенными причинами. На остров попали собаки, свиньи, крысы и религиозные диссиденты. Представители первых трех групп разоряли гнезда, а последние принялись выращивать на Маврикии сахарный тростник, чем разрушили среду обитания дронтов.

Идея охраны природы очень молода. Сомневаюсь, что в XVII веке хоть кто-нибудь задумывался о вымирании видов и защите животных. Вот печальная история Оксфордского дронта – последнего, из которого в Англии сделали чучело. Его владелец, таксидермист Джон Традескант, был вынужден завещать свою обширную коллекцию скандально известному Элиасу Эшмолу. Поэтому Эшмоловский музей в Оксфорде не называется Традескантским, как должен бы (по мнению некоторых). Позднее кураторы Эшмоловского музея решили сжечь как мусор дронта Традесканта, оставив лишь клюв и одну ногу. Теперь они хранятся там, где я работаю: в Университетском музее естествознания. Именно они

вдохновили когда-то Льюиса Кэрролла, а также Хилэра Беллока:

Любил гулять среди травы,
Любил он солнца свет...
Вновь светит солнце – но увы!
Додо на свете нет.

Он больше не взмахнет крылом,
Теплу и солнцу рад.
Стоит в музее за стеклом
Научный экспонат^[69].

Белого дронта (*Raphus solitarius*), обитавшего на соседнем острове Реюньон, постигла та же участь^[70]. А Родригес, третий остров Маскаренского архипелага, стал местом жизни и смерти более далекого родственника остальных дронтов – родригесского дронта-отшельника (*Pezophaps solitaria*).

У предков дронтов имелись крылья. Это были летающие голуби, которые попали на Маскаренские острова при помощи летательных мышц – и, возможно, ветра необычного направления. После того, как они прибыли на острова, им уже не нужно было летать – не от кого было спасаться, – и они утратили эту способность. Маскаренские острова, подобно Галапагосским и Гавайским, имеют вулканическое происхождение и сравнительно молоды – они не старше 7 млн лет. Молекулярные данные указывают на то, что дронты и дронты-отшельники скорее всего прибыли на Маскаренские острова с востока, а не из Африки или с Мадагаскара, как считалось прежде. Дронт-отшельник, видимо, расстался с родственниками еще до прибытия на Родригес – но при этом он умел летать и смог добраться с Маврикия.

Но зачем было лишать себя крыльев? Ведь эволюции понадобилось так много времени, чтобы их создать – так почему бы не оставить их на всякий случай? Но, к сожалению (для дронтов), эволюция думает не так. Она вообще не думает, и уж точно не думает наперед. Если бы она это делала, дронты сохранили бы крылья и не были бы перебиты.

Дугласа Адамса тронула история дронтов. В одной из серий “Доктора Кто”, сценарии к которому он сочинял в 70-х годах, кембриджский кабинет престарелого профессора Хронотиса служит машиной времени. Но профессор использует ее лишь с одной целью: он снова и снова возвращается на Маврикий XVII века, чтобы *оплакать дронтов*. Из-за забастовки на Би-би-си эта серия не вышла в эфир. Позднее Адамс переработал преследовавшую его тему дронта в романе “Холистическое детективное агентство Дирка Джентли”. Считайте меня сентиментальным, но я прошу минуты молчания: в память о Дугласе, Хронотисе и тех, кого он оплакивал.

Ни эволюция, ни ее движущая сила – естественный отбор – не обладают даром предвидения. В каждом поколении особи каждого вида, лучше всех приспособленные для выживания и воспроизводства, вносят в размножение самый большой вклад. И это самая высокая степень предвидения, которую допускает природа. Возможно, крылья пригодятся дронту через миллион лет, когда на острова явятся моряки с палками. Но здесь и сейчас крылья не помогут птице иметь потомство и передавать гены. Напротив, крылья и особенно крупные грудные мышцы требуют много энергии и являются дорогим удовольствием.

Уменьшив размер крыльев, можно потратить ресурсы на что-нибудь более полезное в данный момент – например на яйца: они нужны для выживания и воспроизведения тех самых генов, которые программируют уменьшение крыльев.

Именно этим и занимается естественный отбор. Он вечно что-нибудь латает: здесь сократит, там расширит – и все во имя репродуктивного успеха. О выживании через несколько веков естественный отбор не думает и вообще не делает никаких расчетов. Просто некоторые гены в генофонде выживают, а другие – нет.

Печальный конец Оксфордского дронта (Додо из “Алисы в Стране чудес”, Дронта Беллока) отчасти смягчило современное продолжение истории. Группа оксфордских ученых из лаборатории моего коллеги Алана Купера получила разрешение взять пробу из кости ноги дронта. Кроме того, они достали бедренную кость дронта-отшельника, найденную в пещере на Родригесе. Количество митохондриальной ДНК в костях оказалось достаточно, чтобы провести побуквенное сравнение последовательностей ДНК двух вымерших видов дронта и большого количества современных птиц. Дронты, как и предполагали ученые, оказались видоизмененными голубями. Не так уж удивительно, что в семействе голубиные ближайшие родственники дронтов – дронты-отшельники, и наоборот. Удивительнее вот что: два вымерших нелетающих гиганта сидят на филогенетическом древе глубоко внутри семейства голубиные. Иными словами, дронты ближе к некоторым летающим голубям, чем эти голуби – к другим летающим голубям. А ведь кажется, что все летающие голуби должны быть близкими родственниками, а дронт – представлять побочную ветвь. Среди голубиных дронты ближе всего к гривистому голубю (*Caloenus nicobarica*) – красивой птице из Юго-Восточной Азии. В свою очередь, группа, включающая гривистого голубя и дронтов, ближе всего к веероносному венценосному голубю (*Goura victoria*), обитателю Новой Гвинеи, и редкому зубчатоклювому голубю (*Didunculus*), который живет на Самоа и выглядит почти как дронт: даже его название означает “маленький дронт” [\[71\]](#).

Оксфордские ученые утверждают, что кочевой образ жизни гривистого голубя делает его идеальным кандидатом для колонизации далеких островов. Ископаемые остатки птиц, похожих на гривистого голубя, находят на тихоокеанских островах вплоть до Питкэрна. Венценосные и зубчатоклювые голуби – крупные наземные, редко летающие птицы. Похоже, что все голуби этой группы колонизируют острова, после чего теряют способность к полету, увеличиваются в размерах и начинают походить на дронта. Сами же дронты и дронты-отшельники довели эту тенденцию до крайности.

Сюжет “Рассказа Дронта” в том или ином виде повторился на островах по всему миру. Многие семейства птиц, в большинстве которых преобладают летающие виды, в изоляции эволюционировали в нелетающие формы. На том же Маврикии жил крупный нелетающий пастушок (*Aphanapteryx bonasia*), ныне вымерший, и его иногда путали с дронтом. На Родригесе обитал родственный ему вид *A. leguati*. Пастушки, судя по всему, поступали так же, как дронты: перемещались с острова на остров, после чего теряли способность к полету. Помимо форм на островах Индийского океана, нелетающие пастушки есть и на островах Тристанда-Кунья в южной части Атлантического океана. На большинстве тихоокеанских островов также живут (или жили) другие виды нелетающих пастушков. До того, как человек разрушил птичью фауну Гавайских островов, на архипелаге обитало более десятка видов нелетающих пастушков. Представители более четверти известных видов (их около 60) пастушков не умеют летать, и все они обитают на островах (в том числе крупных, например на Новой Гвинее и в Новой Зеландии). После знакомства с человеком на тропических

тихоокеанских островах исчезло около 200 видов нелетающих птиц.

На Маврикии обитал также крупный маврикийский чубатый попугай (*Lophopsittacus mauritianus*), ныне вымерший. Он был неважным летуном и, судя по всему, занимал ту же нишу, что в Новой Зеландии пока занимает какапо (совиный попугай). Новая Зеландия остается домом для множества нелетающих птиц, принадлежащих к различным семействам. Одной из самых эффектных птиц был апторнис (*Aptornis*) – дальний родственник журавлей и пастушков. На северных и южных островах жили разные виды *Aptornis*, но ни на одном из островов не было млекопитающих, кроме летучих мышей (понятно почему). Нетрудно представить, что апторнис вел “млекопитающий” образ жизни, занимая свободную экологическую нишу.

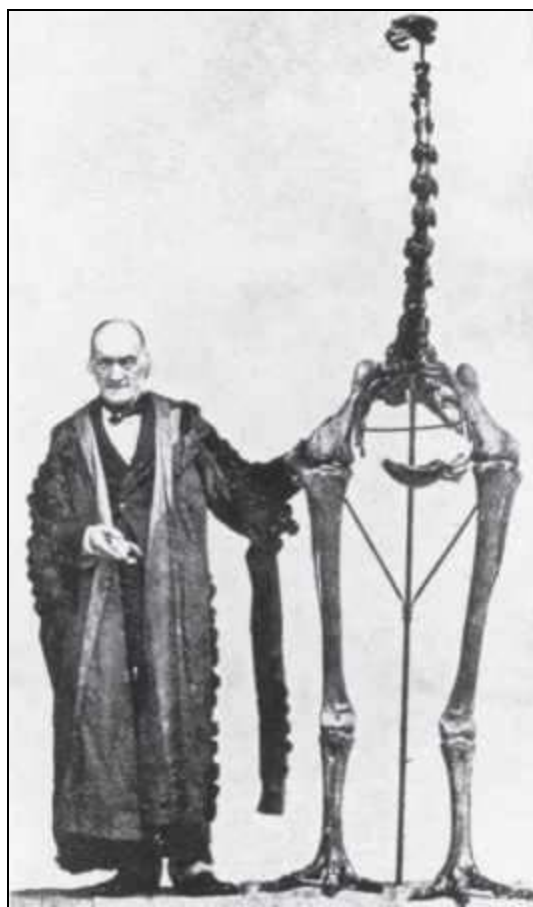
Во всех этих случаях эволюционная история – одна из версий “Рассказа Дронта”. Крылья перенесли предков нелетающих птиц на далекий остров, где в отсутствие млекопитающих те смогли жить на земле. Теперь крылья им были больше не нужны, и птицы прекращали летать, а крылья и энергозатратные летательные мышцы редуцировались. Однако есть одно исключение. Это одна из самых древних и известных групп нелетающих птиц: страусы из отряда страусообразные. Эволюционная история страусов кардинально отличается от истории остальных нелетающих птиц.

Рассказ Эпиорниса

Когда я был ребенком, в сказках “Тысячи и одной ночи” меня сильнее всего впечатлял рассказ о птице, заслоняющей Солнце:

И я вспомнил одну историю, которую давно рассказывали люди странствующие и путешествующие, а именно: на неких островах есть птица, называемая Рухх, которая кормит своих детей слонами.

Легенда о птице Рухх появляется в нескольких сказках: в двух с участием Синдбада-морехода и в двух с участием купца Абдар-Рахмана. Марко Поло писал, что птица Рухх живет на Мадагаскаре, а послы тамошнего правителя, по слухам, привезли в подарок китайскому богдыхану ее перо. Майкл Дрейтон (1563–1631) писал: “Все крылатые существа, известные людям, от огромной птицы Рухх до маленького крапивника”.



Ричард Оуэн со скелетом моа (*Dinornis*). Оуэн (которому мы обязаны термином «динозавр») первым описал это животное.

Каково происхождение легенды о птице Рухх? И если это чистая фантазия, то почему в мифе упоминается Мадагаскар?

Окаменелости, найденные на Мадагаскаре, говорят о том, что прототип Рухх – вероятно, эпиорнис (*Aepyornis maximus*), живший на острове, согласно некоторым данным, еще в XVII веке ^[72] (хотя вероятнее, что он вымер уже к 1000 году). Эпиорнис не устоял – отчасти, возможно, из-за людей, крадущих его яйца, которые достигали метра в обхвате и весили как 200 куриных яиц. Сам эпиорнис был трехметрового роста и весил почти

полтонны – как пять страусов. В отличие от птицы Рухх (которая на крыльях размахом в 16 метров уносила в небо Синдбада и слонов), эпиорнис не умел летать, и его крылья были относительно малы – как у страуса. Однако, несмотря на их родство, эпиорнис не был страусом-переростком. То был своего рода пернатый танк с большой головой и толстой шеей, не похожей на напоминающую перископ шею страуса.

Эпиорнис скорее всего был вегетарианцем, в отличие от птицы Рухх и ранних групп гигантских птиц, например представителей семейства фороракосовые из Нового Света. Эти птицы могли достигать роста эпиорниса. У них был крючковатый клюв, который, как будто в оправдание их прозвища “пернатый тираннозавр”, выглядел так, словно был способен целиком проглотить адвоката средних размеров. На первый взгляд, эти чудовищные птицы лучше подходят на роль птицы Рухх. Но они вымерли слишком давно, к тому же арабы (даже Синдбад) не посещали Америку.

Мадагаскарский эпиорнис – самая тяжелая из когда-либо живших птиц, но не самая высокая. Рост некоторых видов моа мог достигать 3,5 метра – правда, с вытянутой шеей, как реконструкции Ричарда Оуэна. На самом деле они, похоже, обычно немного приподнимали голову над уровнем спины. Но моа не мог стать прототипом птицы Рухх: Новая Зеландия находилась вне досягаемости Синдбада. В Новой Зеландии обитало около десяти видов моа, и по размеру они варьировали от индейки до увеличенного вдвое страуса^[73]. Моа представляют собой крайний случай среди нелетающих птиц: от их крыльев не осталось даже рудиментарных косточек. Они процветали в Новой Зеландии до прихода маори (около 1250 года) и стали легкой добычей человека – по той же причине, что и дронты. Кроме также вымершего орла Хааста, самого большого в мире, они десятки миллионов лет не знали хищников. Поэтому маори истребили их, съедая самые вкусные части туши и выбрасывая остальное, что опровергает (не впервые!) миф о благородном дикаре, живущем в гармонии с природой. Всего через несколько веков, когда в Новую Зеландию прибыли европейцы, моа уже вымерли. До сих пор можно услышать, что якобы кто-то видел моа, но надежды на это почти нет. Как поется в печальной песне (исполняется с новозеландским акцентом):

Нету моа, нету моа
В старой Ао-теа-роа.
Не найдешь их. Съели их;
Они исчезли, нету моа!

Эпиорнисы и моа (но не хищные фороракосы и другие вымершие бескрылые гиганты) относились к бескилевым птицам – древнему семейству птиц, включающему сейчас южноамериканских нанду, австралийских эму, казуаров Новой Гвинеи и Австралии, киви Новой Зеландии и страусов Африки и Аравии, прежде распространенных в Азии и даже в Европе.

Меня восхищает могущество естественного отбора, и я бы с радостью сообщил вам, что бескилевые птицы, обитающие в различных частях мира, утратили крылья независимо. Иными словами, мне хотелось бы, чтобы бескилевые оказались искусственной группой, представители которой приобрели в различных регионах внешнее сходство путем параллельного отбора. Но, увы, это не так. Настоящая история бескилевых птиц, о которой я расскажу на примере эпиорниса, иная. И я должен признать, что в конечном счете этот

рассказ оказался даже увлекательнее. “Рассказ Эпиорниса” с эпилогом – это рассказ о Гондване и континентальном дрейфе, или движении литосферных плит.

Бескилевые птицы – естественная группа. Страусы, эму, казуары, нанду, киви, моа и эпиорнисы связаны друг с другом более близким родством, чем с любыми другими птицами. И общий предок этих птиц тоже не летал. Возможно, он утратил крылья после перелета с Гондваны на некий остров. Но это было еще до того, как бескилевые птицы разделились на ветви, потомки которых теперь живут на континентах и островах Южного полушария. Более того, расхождение бескилевых с остальными птицами произошло чрезвычайно давно. Бескилевые – очень древняя группа. Современные птицы делятся на две группы. К первой относятся бескилевые и тинамовые (группа летающих южноамериканских птиц). Ко второй – все остальные ныне живущие птицы. Поэтому, если вы птица, вы относитесь либо к бескилевым или тинамовым, либо ко всем остальным. И разделение этих двух групп – самое древнее среди птиц.

Так что бескилевые – это естественная группа, имеющая общего бескилевого и бескрылого предка. Но это не опровергает того, что более древний предок бескилевых птиц умел летать. Конечно, умел! Иначе откуда у большинства из них рудиментарные крылья? Существует даже ископаемое доказательство этого: *Lithornis*, летающие родственники бескилевых птиц, которые жили в Северной Америке в палеоценовую и эоценовую эпохи. Но у последнего общего предка современных бескилевых птиц от крыльев остались лишь коротенькие культы, а жил он задолго до того, как его потомки разделились на ветви, которые мы знаем сейчас. Поэтому мы не увидим здесь знакомого по “Рассказу Дронта” сценария, согласно которому птицы улетали на далекие острова и там теряли крылья. Бескилевые заселили свои территории, не используя преимущества полета. А как?

Пешком. Всю дорогу они шли пешком^[74]. Теперь мы знаем, что в то время континенты были объединены, и крупные нелетающие птицы могли дойти куда хотели, буквально не замочив ног.

Когда я был маленьким и жил в Африке, отец баловал нас с сестрой сказками на ночь. Мы лежали под противомоскитными сетками, разглядывая его светящиеся наручные часы, и слушали про “бронкозавра”, который жил далеко-далеко, в месте под названием “Гонвонкилэнд”. Я забыл обо всем этом, пока не узнал о Гондване – много лет спустя.

Гондвану составляли (150 млн лет назад) массивы суши, которые мы теперь знаем как Южную Америку, Африку, Аравийский полуостров, Антарктиду, Австралию и соседние острова, Мадагаскар и Индостан. Южная оконечность Африки касалась Антарктиды и была наклонена вправо. Поэтому между восточным побережьем Африки и северным побережьем Антарктиды существовал треугольный промежуток. Его занимал Индостан. Этот полуостров был отделен от остальной части Азии (Лавразии) океаном Тетис, центр которого располагался примерно на месте современного Индийского океана, а западная часть превратилась в Средиземное море. Мадагаскар приютился между Индией и Африкой, с обеих сторон соединяясь с ними. Австралия с Новой Гвинеей и зачаточной Новой Зеландией также соединялась с Антарктидой (см. вкладку).

Скоро Гондвана распалась. Понимаете, к чему я клоню? Бескилевые птицы, населявшие Гондвану, могли пешком прийти в любое из мест, где они стали жить позднее. Ископаемые остатки бескилевых птиц находили даже в Антарктиде, которую, как мы знаем по ископаемым растениям, в то время покрывал субтропический лес. Бескилевые птицы бродили по всей Гондване, не подозревая, что вскоре их родина расколется на куски,

разделенные тысячами километров воды. Распад Гондваны разделил и бескилевых птиц. Они успешно переправились на плотках в новые места обитания. Только их “плоты” оказались не фрагментами мангровых зарослей, а просто землей под ногами. И после этого у них в распоряжении оказалась масса времени на развитие.

Раскол произошел стремительно по меркам геологического времени. Около 150 млн лет назад Индостан (еще соединенный с Мадагаскаром) начал отходить от Африки. По мере увеличения разрыва между Африкой и Индостаном (плюс Мадагаскар) между Антарктидой и другой стороной Индостана начало формироваться открытое водное пространство. Это было около 140 млн лет назад. Чуть позднее Южная Америка оторвалась от западной части Африки, и около 120 млн лет назад их уже разделял длинный и узкий канал. Последний “мост” находился в месте узкого перешейка между Западной Африкой и нынешней территорией Бразилии. К тому времени длинный и узкий канал возник между Антарктидой и нынешним южным побережьем Австралии. Около 80 млн лет назад Мадагаскар откололся от Индии, оставшись приблизительно на том же месте, что и сегодня. А Индостан в то же время начал стремительно смещаться к северу и в конце концов врезался в южное побережье Азии. В результате этого столкновения возникли Гималаи. Одновременно продолжали расходиться и другие осколки Гондваны, и каждый из них нес собственных бескилевых пассажиров. Так предки нанду оказались в Южной Америке, эпиорнисов – в Индии и на Мадагаскаре, эму – в Австралии, а страусов... Нет, об этом позднее.

Ископаемая флора свидетельствует, что в меловом периоде в Антарктиде был субтропический климат. Это было покрытое пышной растительностью место, очень удобное для животных. Небольшое количество найденных ископаемых не значит, что ему соответствовало небольшое количество животных. Столь богатая флора наверняка поддерживала не менее богатую фауну. Как я уже говорил, среди немногих ископаемых животных, которых удалось обнаружить, есть крупные бескилевые птицы – некоторые по размеру не меньше моа. Судя по всему, таких птиц в Антарктиде мелового периода было много. Хотя Антарктида и не была для бескилевых птиц центром вселенной, она все-таки представляла собой удобный для жизни “мост”, соединявший Африку и Южную Америку с одной стороны с Австралией, а с другой – с Новой Зеландией, а также с Индией и Мадагаскаром.

Для кочующего предка бескилевых птиц не имело особенного значения отделение крупного фрагмента Гондваны. Важнее то, что это была последняя возможность уйти по суше. Так, 100 млн лет назад Африка уже довольно далеко отошла от Антарктиды. С этой точки зрения Африка стала островом. Она уже далеко отстояла и от Южной Америки, однако сохранялся еще “мост” между южным краем Западной Африки и тем, что мы сейчас знаем как Бразилию. То были последние дни связи с Гондваной.

Совпадает ли время расхождения континентов и островов и время эволюционного расхождения соответствующих ветвей бескилевых птиц? Совместимы ли эти две системы отсчета времени? Да, совместимы. Однако они несовместимы (кроме киви и, в некотором отношении, страуса) с альтернативной гипотезой, согласно которой бескилевые птицы расселились уже после расхождения массивов суши.

Алан Купер и его коллеги, с которыми мы познакомились в “Рассказе Дронта”, сравнили молекулярную генетику всех бескилевых птиц. Для ныне живущих птиц сделать это довольно легко. Нужно пойти в зоопарк и взять образцы крови у страусов, эму и остальных. Опубликовано множество последовательностей ДНК этих птиц. Но команда

Купера этим не ограничилась и, воспользовавшись старыми костями из музеев, секвенировала участки митохондриальной ДНК двух родов моа и эпиорниса. Особенно примечательно, что ученые сумели собрать весь митохондриальный геном обоих родов моа, хотя те вымерли не менее семисот лет назад. Образцы эпиорнисов сохранились не так хорошо, но ученым удалось секвенировать немного их ДНК. Потом они сравнивали образцы древней ДНК друг с другом и с образцами ныне живущих бескилевых птиц. А затем с помощью “молекулярных часов” определили примерные даты эволюционных расхождений в группе.

Мне очень хотелось бы сообщить вам, что молекулярные расхождения среди бескилевых птиц совпали по времени с географическими расхождениями их местообитаний. Но, к сожалению, датирование не было достаточно точным. Не стоит забывать и о том, что в течение некоторого времени после расхождения континентов сохранялась возможность “прыжков” с острова на остров – это могли делать даже нелетающие животные. Поэтому точная дата расхождения осколков Гондваны не так важна. Ведь нелетающие птицы являются не более нелетающими, чем млекопитающие, например обезьяны и грызуны, которые как-то переправились из Африки в Южную Америку, или игуаны, которых принесло на Ангию. Дело осложняется тем, что Гондвана раскололась очень быстро (плюс-минус несколько миллионов лет). Единственное, что мы можем точно установить на основе молекулярных данных – группа бескилевых птиц разошлась на ветви достаточно давно для того, чтобы их предки ко времени расхождения осколков Гондваны уже расселились по своим будущим ареалам.

И вот самый вероятный сценарий произошедшего. Представьте себе Антарктиду, от которой откалывались другие континенты. Конечно, эти континенты откалывались и друг от друга. Но в данном случае удобно иметь точку отсчета, а Антарктида как раз в центре. Более того: в интересующий нас период (меловой) Антарктида не была ледяной пустыней, как сейчас. Она располагалась лишь немного севернее своего нынешнего положения, однако климат там был теплым потому, что очертания континентов направляли теплые течения от тропиков к высоким южным широтам. Аналогичным образом Гольфстрим обогревает западное побережье Шотландии: там даже растут пальмы. Одним из последствий раскола Гондваны было то, что теплое течение уже не достигало южных широт. Климат Антарктиды стал холодным, соответствующим ее широте, и остался таким.

Итак, в Антарктиде жили бескилевые птицы. Что дальше – несложно догадаться. Южная Америка к тому времени уже была заселена предками нанду. Новая Зеландия откололась от Антарктиды около 70 млн лет назад и унесла с собой предков моа. Молекулярные данные указывают на то, что моа отделились от других бескилевых примерно 80 млн лет назад. Австралия потеряла контакт с Антарктидой около 56 млн лет назад. Это согласуется с молекулярными данными, которые говорят, что моа отошли от других бескилевых птиц раньше (82 млн лет назад), чем австралийские эму и казуар (около 30 млн лет назад). Видимо, киви – единственное исключение. Они не являются близкими родственниками моа и сближаются с австралийским бескилевыми. Судя по всему, они прыгали от Австралии до Новой Зеландии (через Новую Каледонию). Что касается эпиорниса, то он остался на Мадагаскаре после того, как около 75 млн лет от этого острова отделился Индостан, и жил там до появления человека.

Я обещал вернуться к страусам. Около 90 млн лет назад стало невозможно перейти по суше из Африки в другие части бывшей Гондваны. Поэтому то был последний момент, когда

страус, живущий в Африке, мог отделиться от бескилевых птиц. Однако молекулярные данные говорят о том, что ветвь страусов отделилась позднее – около 75 млн лет назад.

Разгадка может показаться замысловатой, поэтому позвольте мне еще раз сформулировать проблему. Географические данные говорят о том, что 90 млн лет назад Африка уже откололась от Гондваны. Однако этому противоречат молекулярные данные, указывающие на то, что страусы отделились от фауны Гондваны около 75 млн лет назад. Где же 15 млн лет находились предки страусов? По-видимому, не в Африке. Они могли находиться в любой другой части Гондваны, потому что остальные ее осколки (Южная Америка, Австралия, Новая Зеландия и Индостан с Мадагаскаром) еще сохраняли связь друг с другом.

Но как тогда современные страусы очутились в Африке? У Алана Купера на этот счет есть остроумная теория. Индостан и Мадагаскар оставались связаны с Антарктидой широким “мостом” – Кергеленским плато (сейчас оно покрыто водой) – еще 75 млн лет назад, когда оторвалась нынешняя Шри-Ланка. До того момента предки страуса и эпиорниса сохраняли контакт с Антарктидой и, следовательно, с остальной Гондваной (кроме Африки). Купер полагает, что предки страусов и эпиорнисов во время этого разделения находились в Индии и на Мадагаскаре. Если так, то мы можем рассматривать рубеж в 75 млн лет как последнюю возможность отделения ветвей страусов и эпиорнисов от других бескилевых птиц. (Эта точка зрения согласуется с молекулярными данными.) Затем, около 5 млн лет спустя, Индостан оторвался от Мадагаскара и унес с собой предков страусов. На Мадагаскаре остались предки эпиорнисов.

Но если предки страуса остались на “острове” Индостан, как они попали в Африку? Как вы помните, Индостан после отделения от Мадагаскара уплыл на север, где пребывает и поныне. Купер полагает, что Индостан унес предков страусов, которые после столкновения Индостана с Азией расселились по материку. Уже в Азии страусы распространились далеко на север. На Аравийском полуострове страусы живут до сих пор, а в Азии, включая Индию, и даже в Европе находят их ископаемые остатки. Тогда, как и сегодня, Африка соединялась с Азией через Аравийский полуостров, и именно так страусы попали в Африку (около 20 млн лет назад). Согласно Куперу, предки страусов не были единственными животными, которые переправились в Азию на пароме-Индостане. Он считает, что животные из Гондваны сыграли главную роль в повторном заселении Азии после катастрофы, погубившей динозавров.

Легенда о птице Рухх, способной поднять слона, поражала мое детское воображение. Но разве реальная история о перемещении континентов – не большее чудо, достойное восхищения взрослых?

Эпилог к рассказу Эпиорниса

В 30-х годах, когда мой отец учился в Оксфорде, теорию тектоники плит (она называлась тогда теорией континентального дрейфа) высмеивали, хотя не повсеместно. Ее связывали с именем немецкого метеоролога Альфреда Вегенера (1880–1930), хотя и до него предлагалось нечто подобное. Некоторые исследователи обращали внимание на точное соответствие линий восточного побережья Южной Америки и западного побережья Африки, но чаще всего видели в этом случайность. Кое-кто замечал еще более поразительные совпадения в распределении животных и растений, которые приходилось объяснять существованием в древности “мостов” между континентами. Но большинство ученых считало, что карта мира менялась в результате колебаний уровня моря, а не горизонтального дрейфа континентов. Название “Гондвана” изначально относилось к континенту, сложенному из Африки и Южной Америки в их нынешних положениях, но с пересохшей Южной Атлантикой посередине. Идея Вегенера о том, что дрейфовали сами континенты, казалась крайне спорной.

Даже в 60-х годах, когда я стал студентом, эта теория не была общепринятой. Чарльз Элтон, заслуженный оксфордский эколог, прочитал нам лекцию о дрейфе континентов и провел голосование: по-моему, аудитория разделилась почти поровну (к сожалению, демократия – не лучший способ поиска истины). Все изменилось вскоре после моего выпуска. Вегенер оказался гораздо ближе к истине, чем большинство смеявшихся над ним современников. Ошибся он лишь в одном. Вегенер считал, что массивы суши “плавают” по полужидкой мантии, будто плиты. В современной тектонике вся поверхность Земли – и океаническое дно, и континенты – рассматривается как комплекс литосферных плит. Континенты – это утолщенные части плит, которые на поверхности формируют горы, а нижней частью уходят в мантию. Границы плит, как правило, скрыты.

Плиты скользят по мантии и иногда погружаются под другие плиты – этот процесс называется субдукцией. Когда плита движется, она не оставляет позади разлом, как считал Вегенер. Эта “брешь” непрерывно заполняется породами из глубинных слоев мантии, которые включаются в состав плиты в ходе так называемого спрединга океанического дна. Плита – это в некотором смысле слишком жесткий образ: гораздо лучше подходит сравнение с лентой конвейера или со столом с выдвижной крышкой.

Рассмотрим Срединно-Атлантический хребет. Это S-образный подводный каньон длиной 16 тыс. км в центральной части Атлантического океана. Хребет представляет собой зону вулканического поднятия, где расплавленная порода поднимается из глубин мантии и выливается на восток и запад. Это можно уподобить двум столам с выдвижной крышкой. Та крышка, которая выдвигается на восток, отталкивает Африку от середины Атлантики. А крышка, выдвигающаяся на запад, толкает Южную Америку в противоположном направлении. Поэтому континенты удаляются друг от друга со скоростью около сантиметра в год. Кто-то остроумно заметил: примерно с той же скоростью растут ногти, хотя скорость литосферных плит может сильно варьировать. Здесь действуют те же силы, которые когда-то раскололи Гондвану. Существуют сходные области вулканического поднятия на дне Тихого и Индийского океанов и в некоторых других местах (иногда их называют поднятиями, а не хребтами). Эти расширяющиеся хребты приводят плиты в движение.

Однако говорить, что плиты нечто “толкает”, не совсем верно. Разве континент можно

толкнуть? Конечно, нет. Скорее нужно говорить о том, что кора и верхняя часть мантии перемещаются благодаря циркулирующим под ними потокам расплавленной породы. Плиту не толкает, а тащит жидкая порода, в которую та погружена.

Доказательства тектоники плит изящны и убедительны, и сегодня никто уже не сомневается в истинности этой теории. Если мы измерим возраст пород с любой стороны Срединно-Атлантический хребта, мы заметим вот что: породы, которые находятся ближе всего к хребту – самые молодые. По мере удаления от хребта породы становятся старше. Если нанести на карту изохроны (линии, проходящие через породы равного возраста), они окажутся параллельными хребту. Изохроны на одной стороне хребта – почти зеркальное отражение изохрон на другой его стороне.

Представьте, что мы собираемся пересечь дно Атлантики на тракторе, направившись на восток вдоль десятой параллели – от бразильского порта Масейо к мысу Барраду-Кванза в Анголе, по дороге миновав остров Вознесения. По пути мы будем собирать образцы пород под гусеницами (пневматическое колесо с шиной не выдержало бы давления). Поскольку мы следуем теории вулканического расширения океанического дна, нас будет интересовать вулканический базальт под осадочными породами. Именно эти магматические породы, согласно теории, образуют стол с выдвигной крышкой или ленту конвейера, из-за которых Южная Америка движется на запад, а Африка – на восток. Нужно пробурить осадочные отложения – местами очень толстые, потому что они накапливались миллионы лет – и собрать образцы плотных вулканических пород.

Первые полсотни километров нашего путешествия на восток мы находимся на континентальном шельфе. С нашей точки зрения он вообще не морское дно. Мы еще не покинули южноамериканский континент. Чтобы лучше понять тектонику, на воду мы просто не будем обращать внимания. Затем мы быстро спускаемся на настоящее морское дно, берем первый образец и радиометрически датируем базальт. Здесь, на западном краю Атлантики, он относится к нижнему мелу (ему около 140 млн лет). Мы продолжаем двигаться на восток, собирая образцы вулканических пород, и обнаруживаем, что они все моложе. Пройдя 500 км, мы оказываемся глубоко в верхнем меловом периоде – это соответствует возрасту менее 100 млн лет. Примерно через 730 км мы пересекаем границу между мелом и палеогеном (65 млн лет назад) – именно тогда вымерли динозавры. Мы, конечно, не заметим этой границы, потому что собираем образцы лишь вулканических пород. Возраст пород продолжает меняться: по мере продвижения на восток они становятся все моложе. Около 1600 км от исходной точки мы попадаем в плиоцен и любуемся молодыми породами – ровесницами мамонтов в Европе и африканки “Люси”.

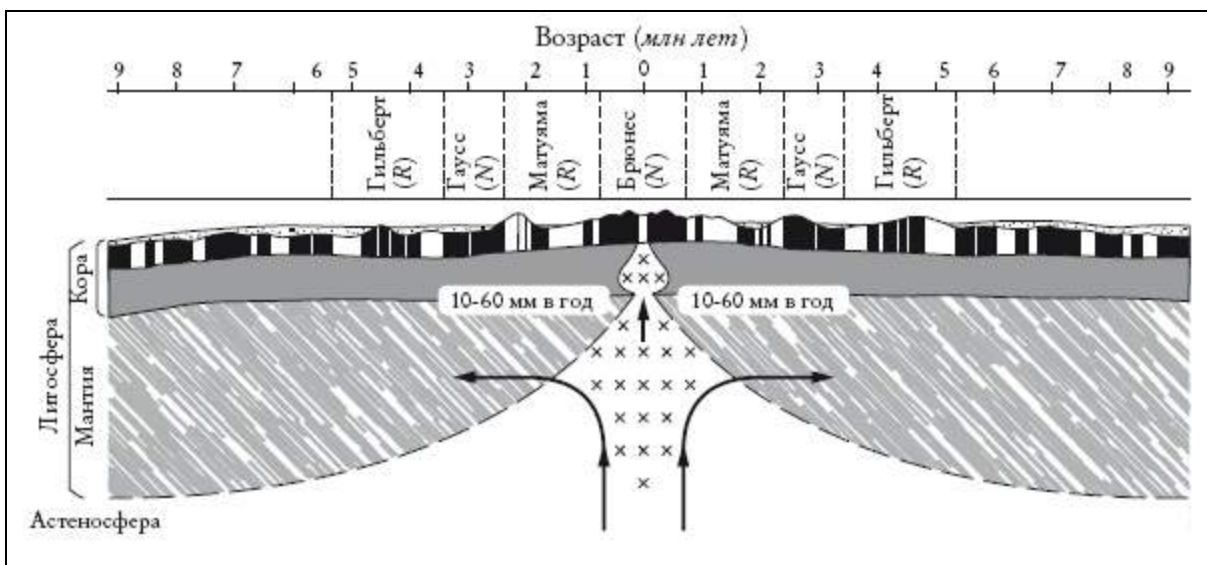
Наконец мы достигаем Срединно-Атлантического хребта, который находится примерно в 1620 км от Южной Америки и чуть дальше (на этой же широте) от Африки. Здесь мы видим, что образцы пород стали совсем молодыми: эти породы относятся к нашему времени. Они только что возникли из глубин морского дна. И, если повезет, мы сможем увидеть извержение на Срединно-Атлантическом хребте. Но нам должно очень повезти, потому что, несмотря на представление о непрерывном движении “ленты”, в реальности оно не непрерывно. Но ведь “лента” идет со скоростью сантиметр в год? Когда происходит прорыв, породы смещаются больше, чем на один сантиметр. Но при этом в каждом месте хребта извержения происходят реже, чем раз в год.

Итак, мы пересекли Срединно-Атлантический хребет и продолжаем двигаться на восток, к Африке. Теперь мы замечаем, что возраст вулканических пород представляет

собой зеркальное отражение увиденного прежде. По мере удаления от хребта породы стареют. Последний образец, который мы берем у границы африканского континентального шельфа, относится к нижнему мелу – как и его зеркальное отражение на западной стороне, вблизи Южной Америки. Вся последовательность симметрично отображается по обе стороны Срединно-Атлантического хребта, и это отображение даже точнее, чем можно судить только по радиометрическому датированию.

В “Рассказе Секвойи” мы познакомимся с оригинальным методом датирования, известным как дендрохронология. Кольца на срезе ствола образуются благодаря тому, что у деревьев годичный цикл роста. Поскольку не все годы одинаково благоприятны, на древесине появляется характерный рисунок: широкие и узкие кольца. Особенно приятно найти аналог годичных колец в вулканической лаве – в большем временном масштабе. Вот как это происходит. Когда лава жидкая, ее молекулы ведут себя как крошечные стрелки компаса и выравниваются относительно магнитного поля Земли. Когда лава затвердевает, “стрелки” застывают. Поэтому магматическая порода представляет собой слабый магнит, полярность которого отражает состояние магнитного поля Земли и положение магнитного Северного полюса в момент затвердевания. Полярность легко измерить.

Нам повезло: полярность магнитного поля Земли изменяется на противоположную нерегулярно, но (по геологическим стандартам) довольно часто – в масштабах десятков или сотен тысяч лет.



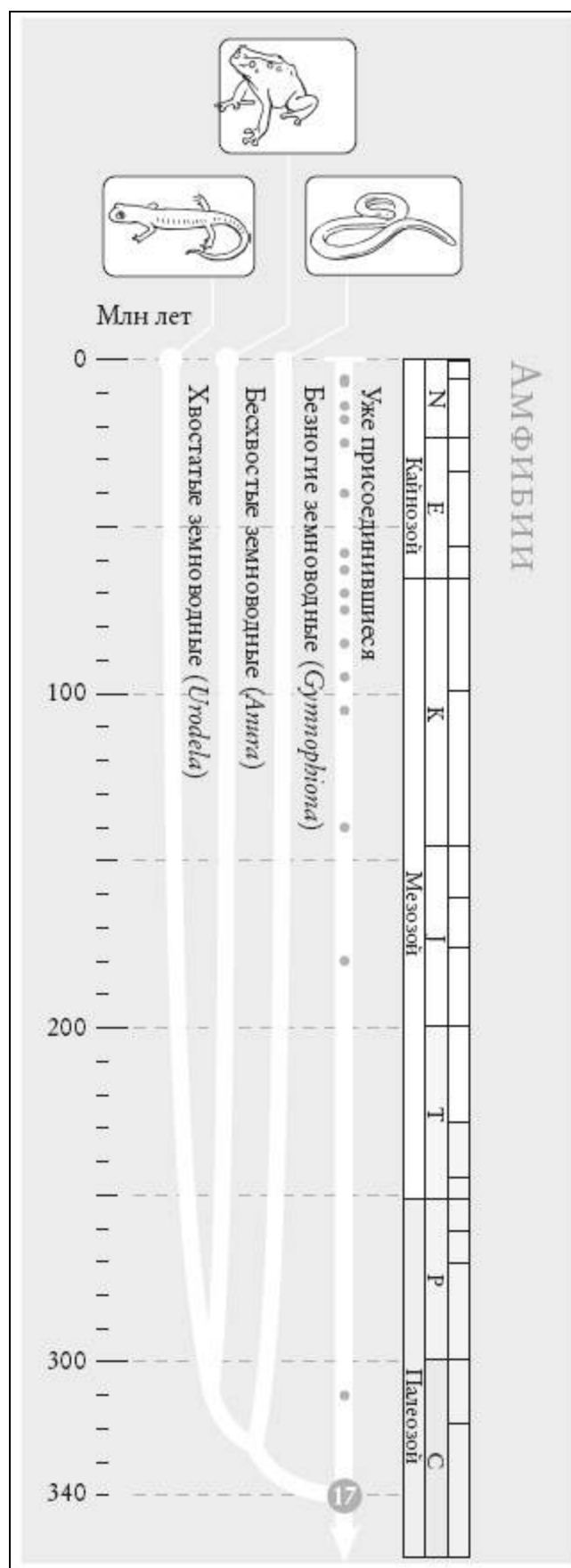
Магнитные полосы по обе стороны срединно-океанического хребта: темные соответствуют нормальной полярности, белые – обратной. Геологи объединяют их в блоки с преобладающей нормальной (N) или обратной (R) намагниченностью. Симметрия полос была впервые выявлена как доказательство спрединга Ф. Вайном и Д. Метьюзом в статье 1963 года в журнале “Нейчур” [296]. Кора и твердый верхний слой мантии, образующие литосферу, размещаются над конвекционными потоками в магме в полужидком слое мантии (астеносфере). Рисунки полос позволяют определить возраст пород на поверхности морского дна примерно до возраста 150 млн лет. Более старые породы уничтожены субдукцией.

И по мере того, как две ленты “конвейера” движутся на запад и восток от Срединно-Атлантического хребта, их магнитная полярность будет формировать линии, отражающие изменения полярности Земли. При этом рисунок линий на западной стороне хребта будет

зеркальным отражением линий на восточной, потому что те и другие породы образовались в условиях одного магнитного поля. На дне всех океанов с обеих сторон зон поднятия будет наблюдаться один и тот же узор, хотя расстояние между зеркально отображенными линиями может различаться: не все ленты “конвейера” движутся с одинаковой скоростью. Нельзя и мечтать о лучшем доказательстве!

Однако есть проблема. Узор параллельных линий не проходит по морскому дну непрерывной линией. На нем возникают многочисленные разломы. Для нашего путешествия я выбрал десятую параллель к югу от экватора, поэтому на нашем пути не было разломов. На другой широте последовательность пород с постепенно изменяющимся возрастом была бы нарушена случайными отклонениями при пересечении линии разлома. Но общая картина параллельных изохрон ясно видна на геологической карте дна Атлантики.

Доказательства в пользу теории поднятия океанического дна очень убедительны, а датировка тектонических событий, например расхождения континентов, по геологическим стандартам очень точна. Революция в геологии, которая произошла благодаря тектонике плит, стала одной из самых стремительных и важных в истории науки.



Амфибии (земноводные). Генетические данные (они противоречат некоторым геологическим) объединяют ок. 5 тыс. видов амфибий в сестринскую по отношению к амниотам группу. Для построения схемы использовались молекулярные данные. Порядок ветвления трех групп амфибий остается спорным.

На рис. (слева направо): тихоокеанская саламандра (*Ensatina eschscholtzii eschscholtzii*), голубой древолаз (*Dendrobates azureus*), червяга (*Ichthyophis*).

Около 340 млн лет назад, в начале каменноугольного периода, всего за 30 млн лет до великого рубежа – рандеву № 16 – мы, амниоты (группа, объединяющая млекопитающих с рептилиями и птицами), встречаем своих родственников-амфибий. Пангея в то время еще не образовалась, и зачаточный океан Тетис окружали массивы суши. Ледяная шапка Южного полюса лишь начала формироваться, а на экваторе росли тропические леса из плаунов. Климат был примерно таким же, как сейчас, хотя флора и фауна сильно отличались.

Сопредок № 17, наш прародитель приблизительно в 175-миллионном поколении, является предком всех ныне живущих тетрапод (“четвероногих”). Хотя сейчас мы не ходим на четырех ногах, еще недавно мы передвигались именно так. То же верно в отношении птиц, но они фазу четвероногости по сравнению с нами прошли очень давно. Так или иначе, все мы тетраподы. А сопредок № 17 – прародитель множества наземных позвоночных. И, хотя выше я критиковал высокомерие ретроспективного взгляда, нельзя не признать: важнейшим событием в нашей эволюционной истории стал выход рыб на сушу.

Три основных группы современных амфибий встретились друг с другом задолго до того, как присоединились к нам, амниотам. К амфибиям относятся лягушки (и жабы: их различия в зоологическом смысле не так важны), саламандры (и тритоны: виды, которые возвращаются в воду для размножения) и червяги (влаголюбивые безногие роющие или плавающие животные, отдаленно напоминающие земляных червей или змей). У взрослых лягушек нет хвоста, однако у личинок есть сильный хвост для плавания. У саламандр длинный хвост – и у взрослых, и у личинок, – а пропорции их тела, судя по ископаемым остаткам, напоминают предковых амфибий. У червяг отсутствуют конечности – у них нет даже внутренних рудиментов плечевого и тазового поясов, которые поддерживали конечности их предков. У червяг длинное тело. Это достигается увеличением числа позвонков (до 250 штук: у лягушек, например, их двенадцать) и ребер, обеспечивающих телу поддержку и защиту. Хвост, как ни странно, у червяг очень короткий или вовсе отсутствует: если бы у них были ноги, их задние конечности находились бы на самом конце тела – там же, где у некоторых вымерших амфибий.

Многие амфибии, даже если во взрослом состоянии они живут на суше, размножаются в воде – в отличие от амниот, которые (кроме случаев вторичного возвращения в воду, как у китов, дюгоней и ихтиозавров) размножаются на суше. Амниоты могут быть живородящими и производить на свет живых детенышей – или откладывать относительно крупные яйца с водонепроницаемой скорлупой. В обоих случаях эмбрионы плавают в “личном пруду”. У амфибий же эмбрионы обычно плавают в настоящем, общественном пруду – или каком-нибудь другом водоеме. Амфибии, которые присоединяются к нам на рандеву № 17, могут проводить часть времени на суше. При этом они редко уходят от воды и, по крайней мере на определенной стадии жизненного цикла, регулярно к ней возвращаются. Те амфибии, которые размножаются на суше, стараются развести сырость.

В стволах и листьях деревьев можно найти множество укромных местечек, и лягушки научились размножаться там, не теряя жизненно важной связи с водой. Некоторые используют лужицы дождевой воды, образующиеся в розетках бромелиевых растений. Самцы восточноафриканских хватаящих лягушек (*Chiromantis xerampelma*) собираются

вместе и сбивают задними лапками густую белую пену из жидкого секрета, выделяемого самками. Эта пена снаружи затвердевает, образуя корку, которая защищает влажное внутреннее пространство, служащее гнездом для яиц всей группы. Головастики растут в пенном гнезде на дереве. Созрев (это происходит к следующему сезону дождей), они, извиваясь, выбираются на свободу и падают в лужи под деревом, где вырастают во взрослых лягушек. Другие виды тоже используют пенные гнезда, но при этом не кооперируются: самец взбивает пену из выделений одной самки.

Некоторые виды лягушек сделали шаг к настоящему живорождению. Самки южноамериканских сумчатых квакш (различные виды рода *Gastrotheca*) переносят свои оплодотворенные яйца к себе на спину, где те зарастают слоем кожи. Там головастики развиваются до вылупления, и можно легко увидеть, как они извиваются под кожей матери. Несколько других видов делают то же самое, приобретая эту особенность независимо.

Другая южноамериканская лягушка, названная *Rhmoderma darwini* в честь своего знаменитого первооткрывателя, практикует живорождение в самой необычной форме. Самец проглатывает яйца, которые он оплодотворил. Однако яйца не попадают в его желудок. Как и у многих самцов лягушек, у него есть обширный голосовой мешок, который используется в качестве резонатора для усиления голоса. Сюда и попадают яйца. Там они развиваются и в конце концов отрываются в виде полностью сформировавшихся лягушат, минуя стадию свободно плавающих головастиков.

Ключевое различие между амфибиями и амниотами состоит в том, что у амниот кожа и скорлупа непроницаемы для воды. У амфибий же кожа обычно свободно испаряет воду, причем с той же скоростью, с которой испаряется стоячая вода с равной площадью поверхности. То есть амфибии могли бы вовсе не иметь кожи. У рептилий, птиц и млекопитающих все по-другому: у них одна из основных функций кожи – это как раз барьер для воды. Среди амфибий, правда, есть исключения. Самые любопытные – различные виды пустынных австралийских лягушек. Они пользуются тем, что даже в пустыне бывают влажные периоды, пусть редкие и непродолжительные. Во время дождей каждая лягушка делает наполненный водой кокон. Залезая в него, она впадает в оцепенение, которое может продолжаться до двух лет, а по некоторым данным – и до семи. Некоторые виды лягушек могут переносить температуры гораздо ниже точки замерзания воды, используя глицерин как антифриз.

Никто из амфибий не живет в морской воде, поэтому неудивительно, что, в отличие от ящериц, они редко встречаются на далеких островах^[75]. Дарвин не раз на это указывал – как и на то, что лягушки, интродуцированные на таких островах, живут вполне успешно. Он предположил, что яйца ящерицы защищены от морской воды твердой скорлупой, тогда как лягушачья икра под воздействием морской воды погибает. Лягушки, однако, встречаются на всех континентах, кроме Антарктиды, и, судя по всему, заселили их еще до того, как континенты разошлись. Лягушки – очень преуспевающая группа.

Кое в чем лягушки напоминают мне птиц. И у тех, и у других план строения тела является причудливой модификацией предковой анатомии. Само по себе это не очень удивительно, но птицы и лягушки на основе этой причудливой анатомии создали ряд вариаций. Лягушек не так много, как птиц, но все же более 4 тыс. видов во всех частях света, – а это немало. Точно так же, как анатомия птиц приспособлена для полета (даже если птица – например, страус – не летает), тело взрослой лягушки представляет собой высокоспециализированный механизм для прыжков. Некоторые виды могут совершать

впечатляющие прыжки, прыгая на расстояние, в 50 раз превышающее длину их тела – как, например, удачно названная австралийская лягушка-ракета (*Litona nasuta*). Самая большая лягушка в мире – лягушка-голиаф (*Conraua goliath*) из Западной Африки, размером с небольшую собачку, говорят, прыгает на три метра. Конечно, не все лягушки прыгают, но все они происходят от прыгающих предков. Даже непрыгающие лягушки все равно бывшие прыгуны, точно так же, как страусы являются бывшими летунами. Некоторые древесные виды, например летающая лягушка Уоллеса (*Rhacophorus nigropalmatus*), в прыжке растопыривают длинные пальцы с перепонками. Эти лягушки планируют по воздуху почти как белки-летяги.

Саламандры и тритоны в воде плавают как рыбы. А вот ходить или бегать в привычном смысле по суше они не могут: слишком у них маленькие и слабые конечности. Вместо этого саламандры передвигаются с помощью волнообразных плавательных движений, подобных тем, что совершают рыбы, и лишь немного помогают себе ногами. Большинство современных саламандр довольно мелкие. Самые крупные могут достигать полутора метров, но это все равно гораздо меньше вымерших амфибий, которые господствовали на суше до рептилий.

На кого был похож сопредок № 17 – общий предок амфибий, рептилий и человека? Конечно, он был скорее похож на амфибию, чем на амниот, и скорее на саламандру, чем на лягушку – но все же, по-видимому, разительно отличался от них обоих. Самые хорошо сохранившиеся ископаемые найдены в Гренландии, которая в девонском периоде находилась на экваторе. Эти ископаемые, которые, возможно, представляют собой промежуточные формы, хорошо изучены^[76]. К ним относятся акантостега (*Acanthostega*) – судя по всему, полностью водная форма – и ихтиостега (*Ichthyostega*).

Сопредок № 17 мог быть похож на ихтиостегу или акантостегу, хотя и то, и другое животное крупнее, чем обычные предковые формы. Кроме того, зоологи встречаются с некоторыми другими сюрпризами. Мы привыкли думать, что пять пальцев на руках и ногах – это типичный признак тетрапод: “пятипалые” конечности – классический зоологический штамп. Однако новые данные указывают на то, что у ихтиостеги на лапах было по семь пальцев, у акантостеги восемь, а у *Tulerpeton*, третьего рода девонских тетрапод, – шесть. Напрашивается вывод, что число пальцев не имеет значения и нейтрально с точки зрения функциональности. Но я в этом сомневаюсь. Моя рабочая гипотеза такова: в те древние времена число пальцев действительно имело значение для их обладателей, то есть для эффективного плавания или ходьбы им нужно было ровно то количество пальцев, которое они имели. Позднее тетраподы остановились на пяти пальцах, вероятно потому, что это определялось некоторым эмбриологическим процессом. При этом у взрослых количество пальцев нередко меньше, чем у эмбрионов – в крайних случаях, таких как современные лошади, взрослые особи имеют всего один – средний – палец.

Группа рыб, от которой произошли амфибии, известна как лопастеперые. Единственными ныне живущими лопастеперыми являются двоякодышащие рыбы и целаканты^[77], с которыми мы встретимся на randevу №№ 18, 19. В девонском периоде лопастеперые были гораздо многочисленнее и обитали как в морской, так и в пресной воде. Тетраподы, скорее всего, эволюционировали от другой вымершей группы лопастеперых – так называемых остеолепиформ. К ним относятся *Eusthenopteron* и *Panderichthys*, жившие в позднем девоне – примерно тогда, когда тетраподы начали выходить на сушу.

Почему у рыб появились признаки, позволившие им выйти на сушу? Например, легкие?

И плавники, на которых можно ходить вместо того (или вместе с тем), чтобы плавать? Не то чтобы они пытались открыть новую эволюционную эру. Многие годы самым популярным ответом на этот вопрос была версия, воспринятая выдающимся американским палеонтологом Альфредом Шервудом Ромером от геолога Джозефа Баррела. Идея в том, что рыба любыми способами пыталась вернуться в воду. Во время засухи рыба легко может застрять в высыхающей луже. Особи, способные к ходьбе и дыханию атмосферным воздухом, в таких условиях получали огромное преимущество, поскольку могли покинуть обреченный водоем и уйти к глубокой воде.

Эта замечательная теория утратила популярность (мне кажется, безо всяких на то причин). К сожалению, Ромер опирался на господствовавшее в то время мнение, согласно которому девон был засушливым периодом. Позднее эту точку зрения поставили под сомнение. Но не думаю, что Ромеру обязательно нужен засушливый девонский период. Даже когда засухи нет, всегда найдутся мелкие водоемы, которым грозит пересыхание. Если водоем метровой глубины может пересохнуть лишь во время серьезной засухи, то водоему глубиной 30 сантиметров хватит и умеренной засухи. Для гипотезы Ромера достаточно того, что некоторые водоемы высыхают и, следовательно, некоторые рыбы могут спастись, сбежав из этих водоемов. И даже если в позднем девоне воды было достаточно, это лишь увеличивало число водоемов, которые могут высохнуть, и, соответственно, увеличивало вероятность выживания умеющей ходить рыбы – а также теории Ромера. И все же отмечу, что сейчас эта теория вышла из моды. Еще один довод против нее заключается в том, что современные рыбы, которые отваживаются выходить на сушу, живут во влажных, сырых областях – то есть в таких условиях, которые “хороши” для водных животных, а не плохи, как в теории Ромера.

Несомненно, существует множество других причин для того, чтобы рыба, временно или навсегда, вышла на сушу. Ручьи и пруды могут стать непригодными не только по причине высыхания. Они могут, например, зарости травой, и в этом случае рыба, которая может перейти по суше в более глубокий водоем, также будет иметь преимущество. Если, как указывали оппоненты Ромера, мы говорим не о девонских засухах, а о девонских болотах, то у рыбы будет много возможностей получить преимущество от ходьбы, ползания, прыжков или других способов перемещения по болотной растительности в поисках глубокой воды и, конечно, пищи. При этом основная мысль Ромера остается прежней: наши предки покинули воду не для того, чтобы поселиться на суше, а чтобы вернуться в воду.

Группа лопастеперых рыб, от которой произошли мы, тетраподы, сегодня сократилась до жалких четырех родов. Но когда-то эти рыбы господствовали в морях – почти так же, как сейчас костистые рыбы. Мы не встретим костистых рыб до рандеву № 20, но они будут участвовать в нашем разговоре, потому что некоторые из них умеют дышать воздухом, по крайней мере иногда, а некоторые даже ходят по суше. Немного позднее мы услышим историю одного из них, илистого прыгуна, который расскажет о независимом выходе на сушу.

Рассказ Саламандры

Названия – вечный камень преткновения в науке об эволюции. Ни для кого не секрет, что палеонтология противоречива, и в этой отрасли науки нередко вспыхивает вражда. (Есть по крайней мере восемь книг, озаглавленных “Кости раздора”.) Чаще всего палеонтологи ссорятся из-за имен. Что это – ископаемый *Homo erectus* или архаичный *H. sapiens*? Ранний *H. habilis* или поздний *Australopithecus*? У каждого ученого всегда есть твердое мнение, но чаще всего оказывается, что спорят палеонтологи по пустякам. Это напоминает геологические споры – и неудивительно, что кипят страсти. Одержимость названиями – пример того, что я называю тиранией дискретного мышления.

Калифорнийская долина тянется вдоль почти всего штата Калифорния. На западе она ограничена Береговыми хребтами, на востоке – горами Сьерра-Невада. Эти цепи соединяются на севере и юге долины, так что последняя со всех сторон окружена горами. В этих горах живут саламандры рода *Ensatina*. Сама Калифорнийская долина (ее ширина достигает 80 км) для саламандр некомфортна, и они там не встречаются. Однако саламандры живут в окружающих долину горах, и их ареал образует вытянутое кольцо, более или менее непрерывное. Ножки саламандры за ее недолгую жизнь не могут унести животное далеко от места рождения. Но гены, которые живут гораздо дольше, – совсем иное дело. Саламандры могут скрещиваться со своими соседями, чьи родители могли скрещиваться с собственными соседями, и так далее. Поэтому потенциально по всему кольцу существует генетический перенос. А то, что происходит на самом деле, изучили мои коллеги из Калифорнийского университета в Беркли. Это исследование начал Роберт Стеббинс и продолжил Дэвид Уэйк.

В районе исследования, в горах к югу от долины (*Camp Wolahi*), обитает два вида *Ensatina*, которые не скрещиваются между собой. У одного из них четко выраженные желтые и черные пятна. Другой вид однородно светло-коричневый, без пятен. Район находится в зоне перекрытия ареалов этих видов, однако показано, что пятнистый вид типичен для восточной части Калифорнийской долины (этот район называется долиной Сан-Хоакин). Светло-коричневый вид обитает преимущественно в западной части долины Сан-Хоакин.

Нескрещиваемость – общепризнанный показатель того, заслуживают ли две популяции разных видовых названий. Поэтому логично использовать название *Ensatina eschscholtzi* для одноцветного западного вида и *E. klauberi* – для пятнистого восточного. Но есть любопытное обстоятельство.

Если подняться в горы, которые ограничивают Калифорнийскую долину с севера (там она называется долиной Сакраменто), мы найдем лишь один вид *Ensatina*. Он представляет собой нечто среднее между пятнистым и однотонным видами: в основном коричневый, с нечеткими пятнами. При этом он не является гибридным. Чтобы понять, в чем дело, нужно совершить две экспедиции на юг, собирая образцы саламандр в популяциях, образующих вилку на запад и на восток по обеим сторонам Калифорнийской долины. С восточной стороны саламандры становятся все более пятнистыми, пока не достигают крайней формы – *E. klauberi* – далеко на юге. С западной стороны саламандры становятся все более похожими на одноцветных *E. eschscholtzi*, которые живут в зоне перекрытия.

Поэтому трудно с уверенностью считать *E. eschscholtzi* и *E. klauberi* отдельными

видами. Они образуют “кольцевой” вид. Отдельными видами их можно признать, лишь если собирать образцы на юге. Однако по мере движения на север они постепенно превращаются друг в друга. Зоологи обычно (вслед за Стеббинсом) объединяют их в один вид, *E. eschscholtzu*, который разделяют на ряд подвидов. На крайнем юге это *E. eschscholtzu eschscholtzu* (одноцветная коричневая форма). По мере движения по западной стороне долины мы встречаем *E. eschscholtzu xanthoptica* и *E. eschscholtzu onegonensis*, которые, как подсказывают их названия, также встречаются на севере, в Орегоне и Вашингтоне. В северной части Калифорнийской долины обитает полупятнистая *E. eschscholtzu picta*, о которой я упоминал. Двигаясь далее на юг по восточной стороне долины, мы встречаем *E. eschscholtzu platensis*, у которых чуть больше пятен, чем у *picta*, затем *E. eschscholtzu croceater* и, наконец, *E. eschscholtzu klauberi* (форма со множеством четких пятен, которую мы ранее назвали *E. klauberi*, считая, что это самостоятельный вид).

Стеббинс полагает, что предки *Ensatina* возникли в северной части Калифорнийской долины и по мере продвижения к югу по западной и восточной стороне эволюционировали в противоположных направлениях. Альтернативная схема предполагает, что они возникли на юге – в форме, например, *E. eschscholtzii eschscholtzii* – и эволюционировали, двигаясь по западной стороне долины на север и потом снова на юг с другой стороны. В результате на юге, на другом конце кольца, возникла форма *E. eschscholtzii klauberi*. Как бы то ни было, сейчас мы наблюдаем гибридизацию по всей длине кольца, кроме точки, где пересекаются два конца линии – далеко на юге Калифорнии.

Ситуация осложняется тем, что Калифорнийская долина, судя по всему, не является непреодолимым барьером для генов. Время от времени саламандры все-таки преодолевают его и некоторые популяции с западной стороны долины скрещиваются с популяциями на восточной стороне – например, *xanthoptica* на западе и *platensis* на востоке. Еще одна трудность заключается в том, что на юге есть небольшой разрыв кольца, где, судя по всему, саламандры не живут. Предположительно они там вымерли. Или, возможно, они живут там и сегодня, просто никто их не обнаружил: говорят, местность очень уж трудна для передвижения. И тем не менее, хотя географически кольцо и устроено не слишком просто, все же кольцо непрерывного генетического переноса – это основной паттерн генетики этого вида, как и в известных случаях с серебристыми чайками и клушами вокруг Северного полярного круга.

В Британии серебристая чайка и клуша четко различаются. Различия, которые трудно не заметить, касаются в основном цвета крыльев. У серебристых чаек они серебристо-серые, у клуш – темно-серые, почти черные. Сами птицы отлично различают друг друга и не скрещиваются, хотя иногда образуют смешанные колонии. Поэтому зоологи с чистой совестью дали им разные видовые названия: *Larus argentatus* и *L. fuscus*.

Кое в чем эти птицы напоминают саламандр. Если проследить популяцию серебристой чайки на запад к Северной Америке, через Сибирь и снова до Европы, мы заметим, что по мере движения вокруг полюса серебристые чайки все меньше напоминают серебристых чаек и становятся все сильнее похожими на клуш. Западноевропейские клуши – на самом деле продолжение кольца, которое начинается с серебристых чаек. В каждой точке кольца птицы похожи на непосредственных соседей достаточно, чтобы скрещиваться с ними – но лишь до тех пор, пока не достигнута крайняя точка, в которой кольцо замыкается. В Европе серебристая чайка и клуша не скрещиваются, хотя и связаны непрерывным кольцом скрещивания своих родственников.

Кольцевые виды, например саламандры и чайки, демонстрируют в пространственном измерении то, что обычно происходит во временном измерении. Представьте, что мы и шимпанзе – кольцевой вид. В этом нет ничего невозможного: кольцо могло идти на север с одной стороны Восточно-Африканской рифтовой долины и на юг – с другой. При этом на южном конце могли сосуществовать два вида, объединенных непрерывным континуумом скрещивания. Если бы дело и впрямь обстояло таким образом, то как это повлияло бы на наше отношение к другим видам? И вообще на наше отношение к дискретности видов?

Многие правовые и этические нормы основаны на противопоставлении *Homo sapiens* остальным видам. Многие из тех, кто считает аборт грехом (включая тех, кто убивает врачей и взрывает клиники), без зазрения совести едят мясо и не задумываются о шимпанзе, которых запирают в зоопарках и умерщвляют в лабораториях. Может быть, они призадумались бы, увидев непрерывную цепь звеньев между нами и шимпанзе, где каждое звено скрещивается с соседним (как в случае калифорнийских саламандр)? Однако, к несчастью, все промежуточные формы вымерли. И лишь поэтому ничто не мешает нам воображать, что между нашими видами (и любыми другими видами) лежит огромная пропасть.

Выше я рассказывал об озадаченном юристе, расспрашивавшем меня после лекции. Если вид А эволюционирует в вид Б, рассуждал он, то должен быть момент, когда детеныш принадлежит к новому виду Б, а его родители – к виду А. Представители разных видов не могут скрещиваться друг с другом – но ясно, что детеныш не будет настолько сильно отличаться от родителей, чтобы быть неспособным скрещиваться с представителями их вида. Не опровергает ли это основную идею теории эволюции?

Это все равно, что сказать: “Когда мы разогреваем чайник с холодной водой, нельзя уловить момент, когда вода перестает быть холодной и становится горячей – поэтому мы никогда не сможем заварить себе чаю”. Поскольку я всегда стараюсь сделать беседу конструктивной, я рассказал юристу о серебристых чайках, и, по-моему, это его заинтересовало. Он настаивал, что особи всегда должны относиться к тому или иному виду, и не допускал возможности, что какая-либо особь может находиться на полпути (или десятой части пути) от А к Б. Именно такая ограниченность мышления служит причиной нескончаемых споров о том, в какой момент развития эмбрион становится человеком (и с какого момента, соответственно, аборт приравнивается к убийству). Бесполезно говорить таким людям, что наше отношение к плоду – то, считаем ли мы его “наполовину человеком” или “на одну сотую часть человеком”, – зависит от того, какие признаки человека нас интересуют. Для ума, оперирующего абсолютными понятиями, “человек” всегда подобен “алмазу”. Такой подход не допускает промежуточных форм. Абсолютистское мышление может быть очень опасным и приводить к настоящим страданиям. Это я и называю тиранией дискретного мышления.

В некоторых случаях названия и дискретные категории полезны. Например, юристам они необходимы. Детям нельзя водить машину, взрослым – можно. Закон должен отличать ребенка от взрослого – например, устанавливая возрастной ценз. Очень показательны, что разные страховые компании по-разному определяют этот рубеж.

Некоторые вещи реальны всегда. Вы – один человек, я – другой, и наши имена – это ярлыки, указывающие на нашу самостоятельность. Монооксид углерода *на самом деле* отличается от диоксида углерода. Здесь нет перекрытия. Молекула состоит либо из одного атома углерода и одного – кислорода, либо из одного атома углерода и двух – кислорода. Нет

молекул с полутора атомами кислорода. Один газ смертельно ядовит, а другой нужен растениям, чтобы производить органические вещества, от которых все мы зависим. Золото действительно отличается от серебра. Кристаллы алмаза отличны от кристаллов графита. Оба эти вещества состоят из углерода, но атомы углерода в них расположены совершенно иначе. Здесь нет промежуточных вариантов.

Но часто дискретность совсем не очевидна. Вот что я прочитал в газете во время недавней эпидемии гриппа. Или то была не эпидемия?

Согласно официальной статистике, 144 человека из каждых 100 тысяч болеют гриппом, – сообщила представитель Министерства здравоохранения. Поскольку обычный эпидемический порог – 400 человек на 100 тысяч, правительство не оценивает ситуацию как эпидемию. Однако она добавила: “Профессор Дональдсон придерживается мнения, что это эпидемия. Он считает, что заболевших гораздо больше, чем 144 человека на 100 тысяч. Все это очень неоднозначно и зависит от определения... Профессор Дональдсон, посмотрев на свой график, заявил, что это – серьезная эпидемия”.

Мы знаем, что некоторое количество людей болеет гриппом. Неужели этого недостаточно? Нет, для представителя министерства важен вопрос о том, считать ли это эпидемией. Превысило ли количество заболевших границу – 400 человек на 100 тысяч? Это, конечно, величайшее решение, и принять его может лишь профессор Дональдсон. Можно подумать, что от этого что-нибудь изменится!

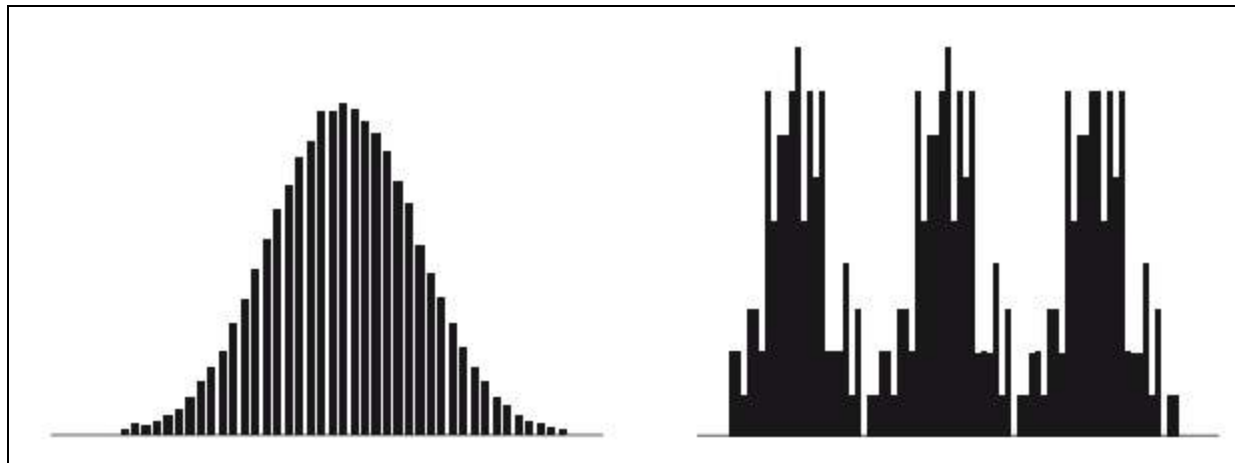
На самом деле у эпидемий существует естественная граница: критическое количество зараженных особей, по достижении которого вирус или бактерия резко начинают распространяться с повышенной скоростью. Вот почему чиновники так стараются сделать прививки – например от коклюша – большему количеству людей, чем пороговое значение. Цель не только в том, чтобы обеспечить защиту привитым людям. Это должно помешать патогену достигнуть критической массы. В случае эпидемии гриппа представителя министерства должен волновать вопрос, пересек ли вирус гриппа рубеж и увеличилась ли скорость его распространения. И вопрос этот нужно решать любым способом, но без ссылки на волшебные числа вроде 400 на 100 тысяч. Зацикленность на волшебных числах – признак дискретного мышления. Забавно, что в данном случае дискретное мышление упускает из виду подлинную дискретность – границу, после которой эпидемия набирает обороты. Обычно в природе нет дискретности, которую можно пропустить.

Многие западные страны страдают от “эпидемии ожирения”. Ее проявления очевидны, но мне не нравится манера выражать ее в цифрах. Некоторая часть населения описывается как “клинически тучные” (*clinically obese*). Тут снова дискретное мышление настаивает на делении людей на тучных и нетучных. Но в жизни все устроено не так. Тучность – не дискретная величина. Мы можем оценить тучность каждого человека и затем вычислить статистику для группы. Подсчет числа людей, которые находятся выше некоего произвольно выбранного порога тучности, совершенно не показателен – хотя бы потому, что для этого нужно устанавливать порог и, возможно, его пересматривать.

То же дискретное мышление лежит в основе официальных данных о количестве людей, живущих “за чертой бедности”. Мы можем оценить бедность семьи на основе данных о ее доходе, предпочтительно в пересчете на вещи, которые эти люди реально могут купить.

Можно сказать: “*Икс* беден, как церковная мышь” или “*Игрек* богат, как Крез” – и все поймут. Но иллюзорно точный подсчет числа людей, живущих по ту или иную сторону произвольно выбранной “черты бедности”, не имеет смысла: точность, которую предполагает подсчет процентов, противоречит бессмысленной искусственности “черты”. Черта – побочный эффект дискретного мышления. Еще деликатнее вопрос о различении “чернокожих” и “белых” в современном обществе, особенно американском (см. “Рассказ Кобылки”).

Еще пример. Английские университеты присуждают дипломы первой, второй и третьей категорий. В других странах университеты делают примерно то же: *A, B, C* и так далее. И вот что я хочу сказать. Студенты не делятся на хороших, посредственных и плохих. Не существует таких категорий. Экзаменаторы прилагают немало усилий, чтобы оценить успеваемость по шкале, выставляя оценки или баллы, которые затем добавляют к другим оценкам или обрабатывают иным способом. Баллы несут гораздо больше информации, чем классификация по одной из трех категорий. Однако в итоге оглашаются только дискретные категории.



В большой выборке распределение способностей и умений студентов образует кривую нормального распределения, где несколько студентов успевают очень хорошо, несколько – очень плохо, а большинство находится между ними. Эта кривая может не быть симметричной, но чем больше выборка, тем более гладкой будет кривая.

Некоторые экзаменаторы (особенно – надеюсь, меня простят – по гуманитарным предметам), похоже, и вправду верят в существование дискретной сущности “первоклассное мышление”. Они считают, что у студента оно либо есть, либо нет. Задача экзаменатора состоит в том, чтобы отделить первых от вторых, а вторых от третьих, – в некотором роде отделить агнцев от козлиц. Таким людям сложно понять, что в реальности существует непрерывный ряд переходных форм от чистых агнцев к чистым козлицам.

Если бы, вопреки моим ожиданиям, оказалось, что с увеличением выборки студентов распределение оценок приближается к дискретному распределению с тремя пиками, то было бы замечательно. Практика присуждения дипломов первой, второй и третьей степеней была бы оправданной. Но это не подтверждается – что неудивительно, принимая во внимание человеческое разнообразие. Разница между высшей и низшей точками одной категории сильнее, чем разница между высшими точками разных категорий. Куда справедливее было бы оглашать как-нибудь обработанные оценки. Однако дискретное мышление требует, чтобы мы помещали людей в ту или иную категорию.

Вернемся от агнцев и козлиц к эволюции, то есть к овцам и козам. Действительно ли виды дискретны – или же они переходят один в другой? Если рассматривать лишь современных животных, то ответ будет – да, виды дискретны. Исключения, например чайки и калифорнийские саламандры, встречаются редко. Но они очень показательны, потому что переводят понятие непрерывности, которое обычно относится к области времени, в пространство. Людей и шимпанзе, безусловно, связывает общий предок и непрерывная цепь промежуточных звеньев. Однако промежуточные звенья вымерли, а то, что осталось, формирует дискретное распределение. То же верно для людей и нечеловекообразных обезьян, для людей и кенгуру – за тем исключением, что промежуточные звенья вымерли раньше. Поскольку почти все промежуточные звенья уже вымерли, мы обычно с чистой совестью считаем, что виды дискретны. Однако нас интересует эволюционная история не только живых, но и мертвых. Когда мы рассматриваем всех когда-либо живших животных, а не только тех, что живут сейчас, мы видим, что любые два вида связывают непрерывные линии преемственности. Если заглянуть в историю, окажется, что даже такие очевидно дискретные современные виды, как овцы и собаки, связаны через общего предка непрерывной линией преемственности.

Эрнст Майр, выдающийся эволюционист XX века, называл иллюзию дискретности (философы называют ее эссенциализмом) главной причиной того, почему люди так поздно осознали идею эволюции. Платон, которого можно считать вдохновителем эссенциализма, полагал, что реальные вещи – это несовершенные отпечатки вечных идей. Где-то существует совершенный, идеальный кролик, который имеет такое же отношение к реальному кролику, как идеальный круг в математике – к кругу, нарисованному в пыли. И по сей день многие верят, что овцы есть овцы, а козы – это козы, и ни один вид не может дать начало другому, потому что в этом случае они должны были бы изменить свою “сущность”. Однако нет такой вещи, как сущность.

Ни один эволюционист не утверждает, что одни современные виды могут превращаться в другие. Кошки не превращаются в собак, а собаки – в кошек. Просто кошки и собаки произошли от общего предка, жившего десятки миллионов лет назад. Если бы промежуточные формы не вымерли, попытка отделить кошек от собак была бы обречена на провал, как в случае саламандр и чаек. Идеальные сущности тут ни при чем: отделение кошек от собак возможно лишь благодаря тому счастливому (с точки зрения приверженца эссенциализма) факту, что переходные формы вымерли. Платон наверняка посмеялся бы, узнав, что на самом деле именно несовершенство – случайность вымирания – позволяет отделить один вид от другого. То же относится и к отделению человека от наших родственников. Если бы мы обладали полной информацией и об ископаемых, и о современных видах, названия животных стали бы невозможными. Вместо названий нам пришлось бы использовать подвижные шкалы – как в случае слов “теплый”, “прохладный” и “холодный”, которые мы заменяем подвижными шкалами Цельсия и Фаренгейта.

Сейчас мыслящие люди принимают эволюцию как данность, и можно было бы надеяться, что эссенциализм в биологии будет наконец преодолен. Но, увы, пока этого не произошло. Эссенциализм не хочет сдавать позиции. Никто не спорит с тем, что *Homo sapiens* – это один вид (а многие скажут, что и род), а *Pan troglodytes* (шимпанзе) – другой. Но никто не спорит и с тем, что, если проследить линии человека и шимпанзе до общего предка, промежуточные формы сформируют континуум, в котором каждое поколение будет способно к скрещиванию со своими родителями и детьми.

Если следовать критерию скрещиваемости, каждая особь относится к тому же виду, что и ее родители. Это заключение кажется ожидаемым, если не сказать очевидным – пока мы не осознаем, что с точки зрения эссенциализма это недопустимое противоречие. Большинство наших предков на протяжении их эволюционной истории по всем критериям принадлежали к отличным от нас видам, и мы, разумеется, не могли бы с ними скрещиваться. В девоне, например, наши предки были рыбами. И, хотя скрещивание между рыбами и нами невозможно, мы связаны непрерывной цепочкой предков.

Теперь становится ясно, насколько бессодержательны споры о названиях ископаемых гоминид. *Homo ergaster* всеми признается предковым видом *H. sapiens*, и я буду следовать этой точке зрения. В принципе, есть определенный смысл в том, чтобы считать *H. ergaster* самостоятельным видом, даже если это невозможно проверить. Это значит, что если мы вернемся в прошлое и встретим *H. ergaster*, мы не сможем с ним скреститься [\[78\]](#). Но представьте: вместо того чтобы сразу направиться к *H. ergaster* или любому другому вымершему предковому виду, мы останавливаемся каждую тысячу лет, подбираем в машину времени молодую фертильную особь и переносим на тысячу лет назад, к следующей остановке. Там мы его (ее) высаживаем. При условии, что этот путешественник (путешественница) приспособится к новым социальным и языковым традициям (а это довольно трудно), он или она вполне смогли бы скреститься с представителем противоположного пола, жившим тысячей лет раньше. Теперь подберем женщину и перевезем ее еще на тысячу лет назад. Наша пассажирка будет способна родить ребенка от мужчины, который жил на тысячу лет раньше нее. Эта цепочка будет тянуться вплоть до времени, когда наши предки плавали в море – то есть до самых рыб. Каждый пассажир, перенесенный на тысячу лет назад, мог бы скрещиваться со своими предшественниками. Однако в какой-то момент – возможно, около миллиона лет назад – мы, современные люди, уже не смогли бы скрещиваться с предками, хотя промежуточный пассажир смог бы. И именно в этот момент мы смогли бы сказать, что встретились с другим видом.

Этот барьер возник не сразу. Нет поколения, в котором ребенок относился бы к *Homo sapiens*, а его родители – к *H. ergaster*. Можете считать это противоречием, но не бывает так, чтоб ребенок и родители относились к разным видам – хотя цепочка родителей и детей тянется назад во времени от людей до рыб и дальше. На самом деле противоречие тут видят лишь закоренелые сторонники эссенциализма. Вообще-то это не более парадоксально, чем тот факт, что ребенок, который только что был маленьким, “вдруг” становится большим. Или тот факт, что чайник перестал быть холодным и стал горячим. Юрист, конечно, захочет установить границу между ребенком и взрослым – полночь на восемнадцатый день рождения или что-то в этом духе. Но всем очевидно, что эта граница иллюзорна (хотя и нужна для некоторых целей). Если бы только люди могли понять, что то же самое относится и к, например, эмбриону, который в один прекрасный момент “становится” человеком!

Креационисты очень любят “пробелы” в палеонтологической летописи. Однако им невдомек, что у биологов есть собственные причины любить эти пробелы. Без них систематика просто развалится. Мы бы не смогли давать имена ископаемым, и нам пришлось бы оперировать числами или точками на графике. И вместо споров о том, является ли ископаемое ранним *H. ergaster* или поздним *H. habilis*, мы называли бы их *H. habigaster*. Об этом можно долго говорить. Однако наш мозг эволюционировал в мире, где большинство вещей принадлежат к дискретным категориям – и где большинство промежуточных форм между современными видами уже вымерли. Поэтому нам удобнее наделять каждую вещь

своим названием. Я не исключение, и вы тоже. Я не буду лезть из кожи вон, стараясь избегать дискретных названий видов. Но “Рассказ Саламандры” объясняет, почему дискретность – это скорее свойство человеческого мышления, чем свойство природы. Давайте использовать названия так, будто они отражают дискретную реальность, но не забывать, что (по крайней мере в отношении эволюции) это условность, обусловленная ограниченностью нашего сознания.

Рассказ Узкорота

Microhyla (иногда их путают с *Gastrophryne*) – род маленьких узкоротых лягушек. Существует несколько видов этого рода, в том числе в Северной Америке: восточный узкорот (*Microhyla carolinensis*) и оливковый узкорот (*Microhyla olivacea*). Эти виды настолько близкородственны, что иногда скрещиваются. Ареал восточного узкорота простирается на юг вдоль восточного побережья – от Северной и Южной Каролины до Флориды, на запад – до центральной части Техаса и Оклахомы. Оливковый узкорот обитает на западе от Калифорнии до Восточного Техаса и Восточной Оклахомы, на севере – до севера штата Миссури. Таким образом, ареал оливкового узкорота представляет собой зеркальное отражение ареала восточного узкорота – так что оливкового узкорота можно было бы назвать западным. Интересно, что их ареалы пересекаются в середине: зона перекрывания охватывает восточную половину Техаса и Оклахому. В этой зоне встречаются гибриды. Но чаще всего лягушки различают виды не хуже герпетологов. Это оправдывает их разделение на два вида.

Как в случае с любыми двумя видами, когда-то они были едины. Потом предковый вид претерпел “видообразование” и превратился в два новых. Именно это происходит в каждой точке ветвления эволюционного древа. Процесс видообразования начинается с разделения (изоляции) двух популяций одного вида, причем изоляция не всегда обусловлена географически. Из “Рассказа Цихлиды” мы узнаем, что предварительная изоляция приводит к различному статистическому распределению генов в двух популяциях. Это, в свою очередь, обычно приводит к эволюционному расхождению внешних признаков: формы тела, цвета, поведения. В случае узкоротых лягушек западный вид приспособился к более сухому климату. Но самое заметное их различие – брачные крики. Представители обоих видов издают скрипучее “блеяние”, но скрип западного вида продолжается примерно вдвое дольше (две секунды), чем скрип восточного, и его основной тон заметно выше: 4000 Гц против 3000 Гц. Иными словами, основной тон западного узкорота – примерно верхнее *до* (самая правая клавиша на пианино), тогда как основной тон восточного узкорота – примерно *фа диез*. Однако это не чистые тона: крики обоих видов содержат звуки выше и ниже основного тона. Просто диапазон восточного вида ниже. Крик западного вида длиннее и начинается с отчетливого писка, который повышается в тоне и затем переходит в скрип. У восточного же вида крик сразу начинается со скрипа.

Зачем я подробно это описываю? А затем, что эти данные верны лишь в зоне перекрывания, где сходство видов наибольшее. В этом суть. Уильям Ф. Блэр записал на пленку крики лягушек из большой выборки в разных штатах США и получил замечательные результаты. В областях, где два вида не встречаются – во Флориде для восточного вида и в Аризоне для западного, – их крики очень похожи: частота основного тона для обоих видов составляет около 35⁰⁰ Гц (верхнее *ля*). В областях, близких к зоне перекрывания, но не лежащих в ней, крики двух видов различаются сильнее. Однако самой заметной разницей становится именно в зоне перекрывания.

Итак, в зоне перекрывания некая сила заставляет представителей двух видов кричать по-разному. Блэр объясняет это тем, что так выбраковываются гибриды. Естественный отбор поддерживает признаки, которые помогают лягушкам различать виды и избегать неправильного спаривания. Поэтому в области, где это наиболее актуально, различия криков

усиливаются. Выдающийся специалист по эволюционной генетике Феодосий Добржанский назвал это “усилением” репродуктивной изоляции. С Добржанским согласны не все, но “Рассказ Узкорота”, похоже, говорит в пользу его точки зрения.

Есть еще причина, по которой близкородственные виды в зоне перекрывания стараются максимально разойтись: конкуренция за ресурсы. В “Рассказе Галапагосского вьюрка” мы увидели, как вьюрки специализируются на поедании разных видов семян. Виды с большими клювами питаются крупными семенами, с маленькими клювами – маленькими семенами. Там, где виды не пересекаются, они могут есть и крупные, и маленькие семена. Однако в зоне перекрывания возникает конкуренция, заставляющая виды эволюционировать в противоположных направлениях. У видов с большим клювом клюв становится еще больше, с маленьким – меньше. Здесь я снова должен напомнить, что фраза “заставляет эволюционировать” – просто метафора. На самом деле происходит следующее: в зоне перекрывания преимущество получают те особи, которые сильнее всего отличаются от особей вида-конкурента.

Такое явление называют “смещением признака” или “обратным градиентом”. Эту схему можно спроецировать на все случаи, в которых два класса организмов в условиях совместной жизни отличаются сильнее, чем в условиях взаимной изоляции. Конечно, у меня возникает искушение провести параллель с человеческим обществом, но я этому искушению не поддаюсь. Как часто говорят авторы, предлагаю читателю самому поразмыслить над этим.

Рассказ Аксолотля

Мы привыкли думать, что детеныши – это маленькие взрослые. Но это отнюдь не общее правило. У большинства животных все устроено по-другому. Молодые особи живут по-своему, и их образ жизни отличен от родительского. Планктон в основном состоит из плавающих личинок, которые во взрослом состоянии (если доживут; это статистически маловероятно) будут совсем иными. У многих насекомых питание и наращивание тела происходит в основном в личиночной стадии, которая позднее подвергается метаморфозу и превращается во взрослое насекомое, чьей единственной функцией является расселение и размножение. В крайних случаях, например поденки, взрослая форма вообще не питается и (природа всегда скупа) не имеет кишечника и других органов пищеварения.

Гусеница – специализированное на питании устройство. Вырастая до подходящего размера на растительной пище, она фактически перерабатывает собственное тело и превращается в бабочку, которая летает, сосет нектар, выполняющий роль авиатоплива, и размножается. Взрослые пчелы также обеспечивают свои летательные мышцы нектарным “топливом”, когда собирают пыльцу (а это совсем другой вид пищи) для своих червеобразных личинок. Многие личинки насекомых живут под водой до тех пор, пока не превратятся во взрослых особей, летающих по воздуху и распространяющих свои гены по другим водоемам. Очень многие морские беспозвоночные имеют взрослые стадии, живущие на дне и иногда постоянно прикрепленные к одному месту. Но их личиночные стадии сильно отличаются от взрослых: они распространяют свои гены, плавая среди планктона. К таким животным относятся моллюски, иглокожие (морские ежи, морские звезды, морские огурцы, офиуры), оболочники, разнообразные черви, крабы, омары и усконогие рачки. Паразиты обычно проходят ряд личиночных стадий, у каждой из которых характерный образ жизни и способ питания. Часто паразитическими бывают различные стадии, но паразитируют они каждая на своем хозяине. У некоторых паразитических червей пять совершенно разных ювенильных стадий.

Это означает, что особь должна нести в себе полный набор генетических инструкций для каждой личиночной стадии со своим образом жизни. Гены гусеницы “знают”, как сделать бабочку, а гены бабочки “знают”, как сделать гусеницу. Весьма вероятно, что в создание этих радикально разных тел вовлечены одни и те же гены. Другие гены “спят” в теле гусеницы и “включаются” в теле бабочки. Третьи активны в теле гусеницы, но “выключаются”, оказавшись в теле бабочки. Но оба тела несут весь набор генов, который передают следующему поколению. И не стоит удивляться тому, что такие разные животные, как гусеницы и бабочки, время от времени превращаются друг в друга.

Сказки населены лягушками, превращающимися в принцесс, и тыквами, оборачивающимися каретами, и белыми мышами, становящимися белыми лошадьми. Это противоречит идее эволюции. Но это невозможно не по биологическим причинам, а по математическим. Вероятность таких преобразований настолько низка, что может сравниться, скажем, с идеальным раскладом в бридже. Поэтому мы можем пренебречь этой вероятностью. Но гусеница без усилий превращается в бабочку: это происходит постоянно, по правилам, которые складывались под давлением естественного отбора. И хотя еще никто не видел, чтобы бабочка превращалась в гусеницу, это событие не так маловероятно, как превращение лягушки в принцессу. У лягушек нет генов принцесс. Зато у них есть гены

головастика.

Джон Гердон, мой бывший коллега из Оксфорда, продемонстрировал это в 1962 году, превратив взрослую лягушку (точнее, клетку взрослой лягушки) в головастика. Есть мнение, что это первое экспериментальное клонирование позвоночного, которое заслуживает Нобелевской премии. Точно так же у бабочек есть гены для превращения в гусениц. Не знаю, какие именно эмбриологические трудности нужно преодолеть, чтобы заставить бабочку превратиться в гусеницу. Это наверняка очень трудно. Но задача вполне реальна, в отличие от превращения лягушки в принцессу. Если бы биолог объявил, что сумел превратить бабочку в гусеницу, я бы с интересом его выслушал. Но если бы он сказал, что превратил лягушку в принцессу, я бы решил, что он мошенник.

Головастики – это личинки лягушек или саламандр. Водные головастики радикально меняются в процессе метаморфоза, превращаясь во взрослую лягушку или саламандру. Головастик не так сильно отличается от лягушки, как гусеница от бабочки, но это неважно. Типичный головастик живет как рыба: плавает с помощью хвоста, дышит жабрами и питается растительной пищей. Типичная лягушка ведет наземный образ жизни: она не плавает, а прыгает, дышит не растворенным в воде кислородом, а атмосферным воздухом, и является хищником. Но, несмотря на несходство, легко представить, как похожий на лягушку взрослый предок эволюционирует в похожего на головастика взрослого потомка. Ведь у всех лягушек есть гены головастика. На генетическом уровне лягушка “знает”, как создать головастика, а головастик “знает”, как превратиться в лягушку. То же справедливо в отношении саламандр, которые похожи на свои личинки гораздо сильнее, чем лягушки на свои. У взрослых саламандр сохраняется хвост, который, правда, теряет килеобразную форму, свойственную хвосту головастика, и становится округлым в сечении. Личинки саламандр нередко плотоядны, как и взрослые особи. И, как у взрослых, у них есть ноги. Самое заметное различие двух стадий следующее: у личинок длинные перистые внешние жабры. Но, помимо жабр, есть множество менее очевидных различий. Фактически превратить саламандру одного вида в саламандру другого, чья взрослая стадия была бы головастиком, просто: для этого нужно раннее созревание репродуктивных органов и подавление метаморфоза. И все же, если бы в виде ископаемых сохранялись лишь взрослые стадии, это бы выглядело как очень значительное, на первый взгляд “невероятное” эволюционное преобразование.

Итак, пришло время поговорить об аксолотле. Родина этого странного существа – горное мексиканское озеро. Очень трудно сказать точно, кто такой аксолотль. Саламандра? В некотором роде да. Видовое название аксолотля – *Ambystoma mexicanum*, и он близкий родственник тигровой саламандры (*Ambystoma tigrinum*), обитающей в той же области, что и аксолотль, а также в Северной Америке. Тигровая саламандра, названная так за свою окраску, представляет собой обычную саламандру с цилиндрическим хвостом и сухой кожей. Аксолотль же совершенно не похож на взрослую саламандру. Он похож на личинку саламандры. Собственно, аксолотль и есть личинка саламандры, однако он не превращается в саламандру и никогда не покидает воду. Он размножается, но выглядит и ведет себя как личинка. (Я чуть не сказал, что аксолотль размножается, оставаясь при этом личинкой, но это утверждение не соответствовало бы определению личинки.)

Едва ли есть сомнения относительно того, что произошло в эволюции современного аксолотля. Его недавний предок был обычной саламандрой – возможно, очень похожей на тигровую. Она имела плавающую личиночную стадию с внешними жабрами и килевидным

хвостом. В конце личиночной жизни она превращалась, как и полагается, в саламандру. Но в определенный момент произошло необычное эволюционное изменение. Видимо, под контролем гормонов в эмбриологическом календаре что-то сместилось, и половые органы и половое поведение стали созревать раньше (возможно, это изменение произошло внезапно). Эта эволюционная регрессия продолжалась до тех пор, пока половая зрелость не стала наступать у особи, которая во всех остальных отношениях была настоящей личинкой. А взрослая стадия оказалась как бы отрезана от жизненного цикла. В качестве альтернативы можно рассматривать эти изменения не как ускоренное созревание половых органов относительно остальных частей тела (прогенез), а как замедленное формирование тела относительно половых органов (неотения)^[79].

Эволюционные последствия неотении и прогенеза называют *педоморфозом*. Это весьма вероятное событие. Замедление или ускорение одних процессов развития по отношению к другим в эволюции случается очень часто. Это явление называют гетерохронией, и оно, по-видимому, лежит в основе многих, если не всех, изменений анатомии. Когда созревание половой системы гетерохронно отклоняется от созревания остальных частей тела, это может привести к появлению нового вида, у которого отсутствует прежняя взрослая стадия. Судя по всему, это и произошло с аксолотлем.

Аксолотль – просто крайний случай. Похоже, среди саламандр немало педоморфных – по крайней мере, в некоторой степени – видов. У других видов также могут наблюдаться интересные проявления гетерохронии. Различные виды саламандр, которых в обыденной речи именуют “тритонами”, имеют очень показательный жизненный цикл. Сначала тритон (в виде личинки с жабрами) живет в воде. Затем он выходит из воды и, утратив жабры и киль на хвосте, два-три года живет на суше в виде своего рода саламандры. Но, в отличие от других саламандр, тритоны на суше не размножаются. Для этого они возвращаются в воду, снова приобретая некоторые личиночные признаки. В отличие от аксолотлей, у тритонов нет жабр, и им приходится всплывать, чтобы глотнуть атмосферного воздуха. Это имеет конкурентное значение при ухаживании за самками, которое происходит под водой. Во всех отношениях, кроме отсутствия жабр, тритоны становятся похожи на собственную личинку – например, они снова приобретают килеобразный хвост. Но, в отличие от типичной личинки, они имеют половые органы и могут спариваться под водой. Особи же в наземной стадии не размножаются и в этом смысле не являются настоящими “взрослыми” животными.

Но зачем тритоны выходят на сушу, если они возвращаются в воду для размножения? Почему они не ведут себя как аксолотли, проводящие всю жизнь в воде? Судя по всему, есть преимущество в размножении во временных водоемах, которые образуются во влажный сезон. Чтобы добраться до этих водоемов, нужно уметь передвигаться по суше (вспомним теорию Ромера). Когда тритон достигает водоема, ему нужно вернуть себе органы, необходимые для жизни в воде. На помощь приходит гетерохрония особого рода, которая разворачивает развитие в обратном направлении после того, как “наземный взрослый” добрался до временного водоема.

На примере тритонов видно, насколько гибкой может быть гетерохрония. Они напоминают о том, что гены одной стадии жизненного цикла “знают”, как создать другие стадии. Гены саламандр “знают”, как создать водную форму, потому что “помнят”, как жили в воде. И тритоны – живое тому доказательство.

Аксолотли в этом смысле более прямолинейны. Они “отсекли” наземную фазу своего жизненного цикла, но гены саламандры сохранили. В классической работе Лауфбергера и

Хаксли, о которой я упоминал в “Рассказе *Stw 573*”, показано, что эти гены можно активировать в лаборатории с помощью правильно подобранной дозы гормонов. Под воздействием тироксина аксолотли теряют жабры и превращаются в саламандр – точно так же, как когда-то превращались естественным образом. Вероятно, того же эффекта можно достичь в ходе эволюции, если естественный отбор будет этому благоприятствовать. Одним из способов могло бы стать генетически обусловленное увеличение естественной выработки тироксина (или повышение чувствительности к имеющемуся тироксину). Может быть, аксолотли в ходе эволюции неоднократно претерпевали пedomорфные и реверсивно-педоморфные изменения. Возможно, эволюционирующие животные вообще постоянно, хотя и не так радикально, как аксолотль, перемещаются туда-обратно по оси “педоморфоз – реверсивный педоморфоз”.

Однажды узнав про педоморфоз, начинаешь видеть его примеры повсюду. Подумайте, на кого похож страус? Во время Второй мировой войны мой отец служил офицером в полку Королевских африканских стрелков. Его денщик Али, как и многие африканцы в то время, никогда не видел крупных диких животных, которыми знаменита его родина. Когда Али в первый раз увидел страуса, бегущего по саванне, он издал удивленный вопль: “Большая курица, БОЛЬШАЯ КУРИЦА!” Али верно уловил суть, хотя точнее было бы: “Большой цыпленок!” Крылья страуса представляют собой обрубки, которые выглядят как крылья недавно вылупившегося цыпленка, а перья не имеют прочного ствола, как у летающих птиц: они скорее похожи на пушок цыпленка. Педоморфоз проливает свет на эволюцию нелетающих птиц, например страуса и дронта. Да, экономичность естественного отбора благоприятствовала пушистым перьям и малым крыльям у тех птиц, которым не было нужды летать (см. “Рассказ Эпиорниса” и “Рассказ Дронта”). Естественный отбор воспользовался для достижения своих целей педоморфозом. Страус – это птенец-переросток.

А пекинесы – это щенки-переростки. У взрослых пекинесов выпуклый лоб и детская походка и даже обаяние щенка. Конрад Лоренц высказывал предположение, что пекинесы и другие породы с щенячьими мордами, например спаниель короля Карла, вызывают к материнскому инстинкту несостоявшихся мамочек. Неизвестно, понимали ли заводчики этих собак, чего пытаются достичь, однако они определенно не догадывались, что делают это с помощью искусственного педоморфоза.

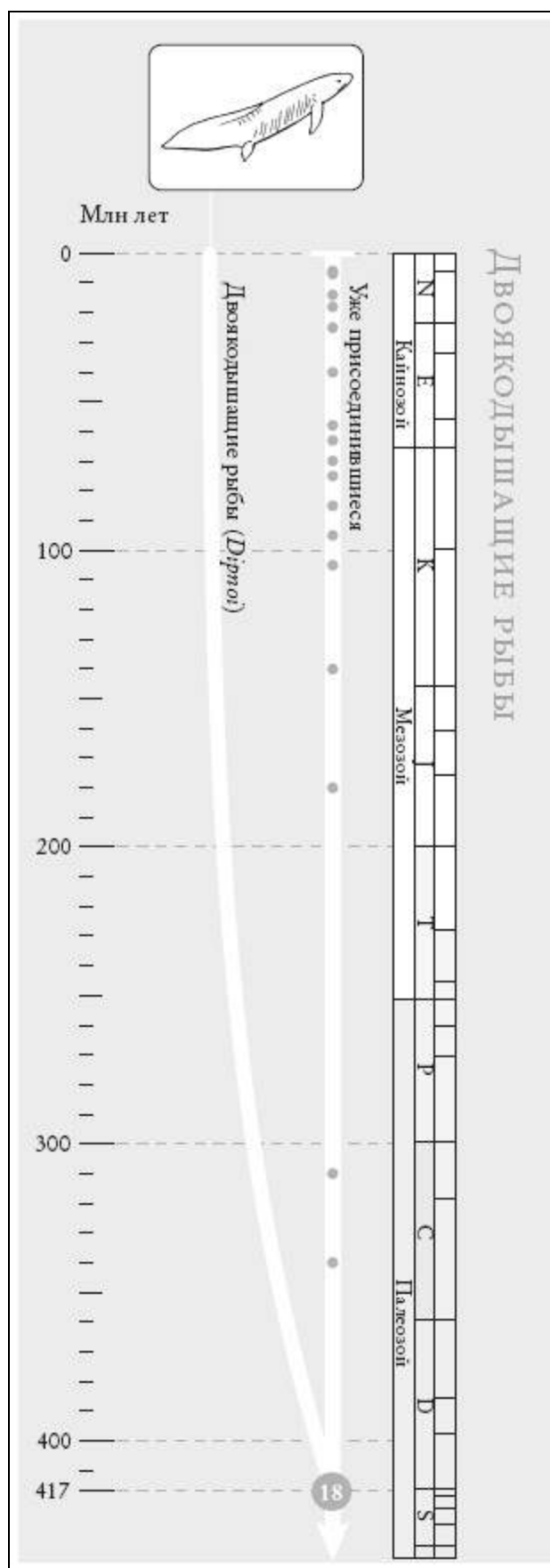
Уолтер Гарстанг, известный английский зоолог прошлого века, первым указал на важность педоморфоза. Последователем Гарстанга был его зять, Алистер Харди, который преподавал, когда я был студентом. Сэр Алистер обожал декламировать комические стихи, которые для Гарстанга были излюбленным способом выражения своих идей. Тогда они казались довольно забавными – но, боюсь, недостаточно забавными, чтобы оправдать обширный зоологический глоссарий, без которого их нельзя здесь привести (см. “Рассказ Ланцетника”). Однако идея педоморфоза, которую предложил Гарстанг, остается не менее интересной, чем тогда – это, впрочем, не обязательно означает, что она верна.

Педоморфоз можно считать своего рода эволюционным гамбитом: гамбитом Гарстанга. Теоретически он может возвещать совершенно новое направление в эволюции. Гарстанг и Харди считали, что он может даже обуславливать радикальный и, по геологическим меркам, внезапный выход из эволюционного тупика. Особенно перспективным педоморфоз кажется в тех случаях, когда жизненный цикл включает личиночную стадию, например головастика. Личинка, которая приспособилась к отличному от взрослого образу жизни, имеет все средства для того, чтобы направить эволюцию в новое русло, просто ускорив созревание

половой системы относительно остальных.

Среди родственников позвоночных животных есть оболочники, например асцидии. Такое родство может показаться странным, поскольку взрослые асцидии ведут сидячий образ жизни, прикрепляясь к скалам или водорослям и фильтруя воду. Как эти бесформенные мешки с водой могут быть родственниками энергичных рыб? Что ж, хотя взрослые асцидии похожи на мешок, их личинки выглядят как головастики. Вы сами можете представить, что сказал бы Гарстанг. Мы вернемся к этому вопросу (и, к несчастью, поставим под сомнение его теорию) на randevу № 24.

Не забывая о том, что взрослый пекинес – это щенок-переросток, представим голову молодой человекообразной обезьяны. Ничего не напоминает? Не правда ли, молодой шимпанзе или орангутан гораздо сильнее, чем взрослая особь, похож на человека? Это, конечно, спорно, но некоторые биологи считают человека обезьяной, которая так и не выросла. Обезьяной-аксолотлем. Но это мы уже обсуждали – в “Эпилоге к рассказу *Stw 573*”.



Двокодышащие рыбы. Можно сказать, что люди и другие тетраподы – это лопастеперые рыбы, у которых руки, крылья, ноги представляют собой модифицированные плавники. Две другие современные ветви лопастеперых рыб – целаканты и двокодышащие рыбы. Расхождение трех линий в конце силурийского периода произошло, как считается, очень быстро, поэтому порядок ветвления трудно установить, даже имея генетические данные. Тем не менее, генетические данные и ископаемые остатки указывают на то, что три вида двокодышащих рыб – это самые близкие из всех современных животных родственники

тетрапод.

На рис.: рогозуб (Neoceratodus forsteri).

Рандеву № 18

Двоякодышащие рыбы

На рандеву № 18 (около 417 млн лет назад) в теплых мелководных морях на рубеже девонского и силурийского периодов к нам присоединяется небольшая группа наших современников. Мы встречаемся с двоякодышащими рыбами. Для них знакомство с сопредком № 18 будет менее странным, чем для нас, потому что у них много общего. Наш прародитель примерно в 185-миллионном поколении относится к лопастеперым рыбам (*Sarcopterygii*), которые, конечно, сильнее похожи на двоякодышащих рыб, чем на четвероногих животных.

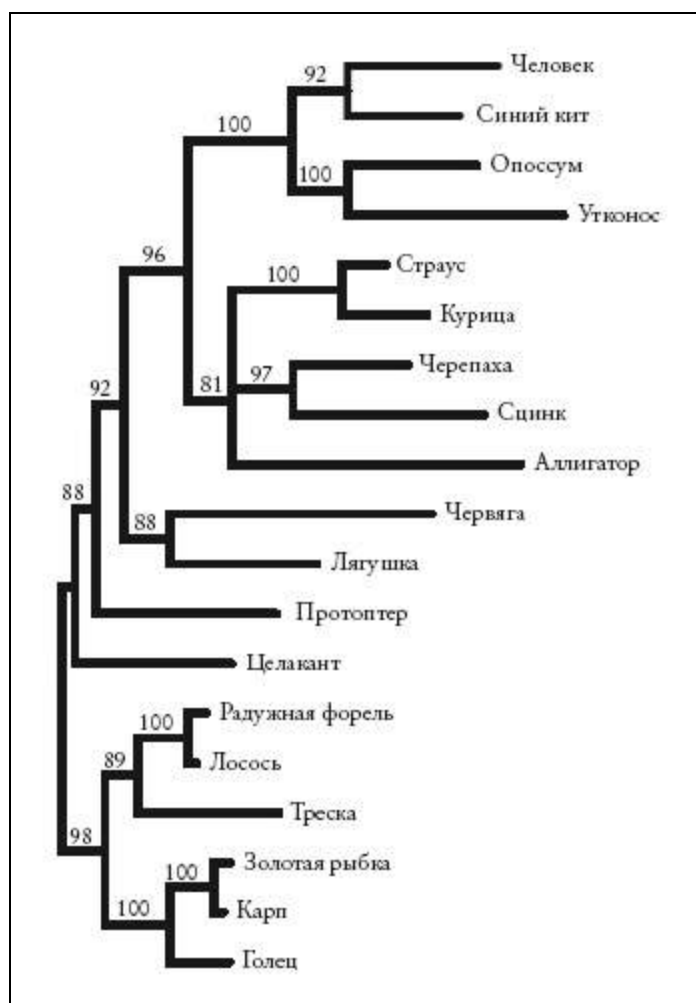
Сейчас существует шесть видов двоякодышащих рыб: рогозуб, или баррамунда (*Neoceratodus forsteri*), в Австралии, американский чешуйчатник (*Lepidosiren paradoxa*) в Южной Америке и четыре вида протоптеров (*Protopterus*) в Африке. Австралийская двоякодышащая рыба выглядит как древняя лопастеперая рыба и имеет мясистые лопасти плавников, как у целаканта. У африканских и южноамериканских видов, связанных близким родством, плавники уменьшились до длинных кисточек, и эти рыбы не так похожи на лопастеперых предков. Все двоякодышащие рыбы дышат воздухом, пользуясь легкими. У австралийских двоякодышащих одно легкое, у других видов – два. Африканским и южноамериканским видам легкие помогают пережить сезон засухи. Такие рыбы зарываются в грязь и впадают в спячку, дыша сквозь отверстие в грязи. Австралийские виды обитают в постоянных водоемах, заросших водорослями. Эти рыбы набирают воздух в легкие, чтобы помочь работе жабр в бедной кислородом воде.

Современных двоякодышащих рыб, обитающих в Квинсленде, открыли в 1870 году и объединили с ископаемыми рыбами, жившими более 200 млн лет назад. Им дали общее название – цератоды (*Ceratodus*). Это говорит о том, как мало они изменились. Работа, опубликованная в 1949 году английским палеонтологом Томасом С. Вестоллом, показала, что, хотя двоякодышащие рыбы не менялись 200 млн лет, прежде этого времени они эволюционировали очень быстро. В каменноугольном периоде, начиная с отметки около 350 млн лет, они буквально мчались вперед, пока не остановились около 250 млн лет назад, в конце пермского периода.

Живое ископаемое – это современное животное, сильно напоминающее древних предков. На линии, ведущей к живому ископаемому, происходит очень мало эволюционных изменений. Мы же, родственники двоякодышащей рыбы, за сотни миллионов лет, которые прошли со времени нашего разделения, сильно изменились. Но, несмотря на то, что тела двоякодышащих как бы застыли в исходном состоянии, этого нельзя сказать об их ДНК.

Лучеперые рыбы (наши обычные рыбы, например форель или окунь) за тот же период породили огромное разнообразие форм. То же самое сделали и знакомые нам тетраподы – мы уже говорили о лопастеперой рыбе, которая вышла на сушу. А вот тела самих лопастеперых рыб эволюционировали чрезвычайно медленно. Однако в то же время – и это будет главной темой данного рассказа – их генетический материал не оставался без дела. Иначе последовательности ДНК двоякодышащих рыб и целакантов были бы гораздо сильнее похожи друг на друга (и предположительно на последовательности ДНК их древних предков), чем на ДНК тетрапод и лучеперых рыб. Однако это не так.

Благодаря ископаемым известно примерное время расхождения двоякодышащих рыб, целакантов, тетрапод и лучеперых рыб. Первый раскол (около 440 млн лет назад) произошел между лучеперыми рыбами и всеми остальными. Следом отпали целаканты (около 425 млн лет назад). И остались двоякодышащие рыбы и все остальные. И, наконец, через 5-10 млн лет откололись двоякодышащие рыбы и мы, теперь зовущиеся тетраподами, продолжили эволюционный путь в одиночестве. По меркам эволюции все эти три раскола произошли примерно в одно и то же время – по крайней мере, по сравнению с периодом, в течение которого все четыре линии с тех пор эволюционировали.



Эволюционное древо, построенное методом максимального правдоподобия по данным изучения ДНК (см. «Рассказ Гиббона»). По материалам Zardoya and Meyer [324].

Рафаэль Сардойя (Испания) и Аксель Майер (Германия) построили эволюционное древо на основе последовательностей ДНК различных видов. Длина каждой ветви отображает количество эволюционных изменений в митохондриальной ДНК.

Если бы ДНК всех видов эволюционировала с одинаковой постоянной скоростью, концы ветвей по правому краю выстроились бы в линию. Однако это не так. При этом нельзя сказать, что организмы, претерпевшие минимум морфологических изменений, показаны самыми короткими ветвями. Похоже, ДНК и двоякодышащих рыб, и целакантов, и лучеперых рыб эволюционировала примерно с одинаковой скоростью. Позвоночные животные, колонизировавшие сушу, демонстрируют более высокую скорость эволюции ДНК, но и тут не видно четкой корреляции с морфологическими изменениями. Первое и второе место в этой молекулярной гонке занимают утконос и аллигатор. Но ни у одного из позвоночных не наблюдается такого количества морфологических изменений, как, например, у синего кита или (не могу сдержать гордости) у нас.

Этот рисунок иллюстрирует важный факт. Скорость эволюции ДНК не всегда постоянна, но она не коррелирует с морфологическими изменениями. Линделл Бромэм из Университета Сассекса и ее коллеги сравнили эволюционные схемы, построенные на основе морфологических изменений, с построенными на основе изменений ДНК. Результаты подтвердили идею «Рассказа Двоякодышащей рыбы». Общая (суммарная) скорость генетической эволюции не коррелирует с морфологическими изменениями [81]. Это, правда, не значит, что она постоянна – это было бы слишком хорошо. В некоторых линиях,

например грызунов и нематод, наблюдается довольно высокая общая скорость молекулярной эволюции по сравнению с ближайшими родственниками. В других линиях, например кишечнополостных, скорость молекулярной эволюции, напротив, ниже, чем у родственных линий.

“Рассказ Двоякодышащей рыбы” позволяет надеяться на то, о чем еще несколько лет назад зоологи не смели мечтать. Осторожно выбирая гены и используя доступные методы внесения поправок для линий с различными скоростями эволюции, мы сможем датировать видообразование (в миллионах лет). Эта прекрасная мечта носит имя “молекулярных часов”, и именно такой способ использован для определения большинства дат рандеву в этой книге. О “молекулярных часах” мы узнаем из “Эпилога к рассказу Онихофоры”.

Рандеву № 19

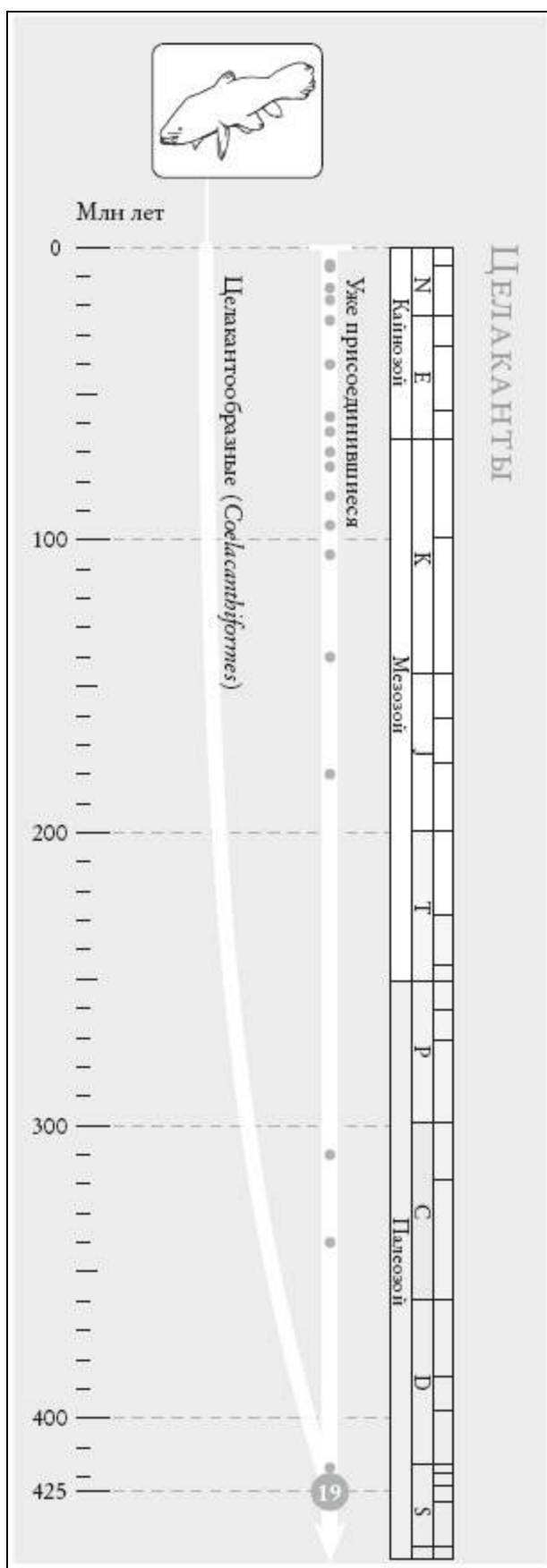
Целаканты

Сопредок № 19, наш прародитель примерно в 190-миллионном поколении, жил около 425 млн лет назад, когда растения колонизировали сушу, а в море распространились коралловые рифы. Здесь мы встречаем одну из самых редких и малочисленных групп пилигримов: известен лишь один современный род целаканта, и его открытие стало для всех огромной неожиданностью. Этот эпизод хорошо описан Китом Томсоном в книге “Живое ископаемое: история целаканта”.

Целаканты были хорошо известны из палеонтологической летописи, но считалось, что они вымерли еще до динозавров. В 1938 году живой целакант попал в сети южноафриканского траулера “Нерита”. По счастливой случайности капитан Гарри Госен дружил с Марджори Кортенэ-Латимер, молодой заведующей Ист-Лондонским музеем. Госен обычно откладывал для нее интересные находки и 22 декабря 1938 года позвонил ей. Она приехала к причалу, и старый шотландец из команды показал ей груды забракованной рыбы, которая не вызвала у нее интереса. Она уже собралась уйти, когда

заметила синий плавник. И, отодвинув других рыб, увидела рыбу – самую красивую, которую я когда-либо видела. Она была пяти футов [около полутора метров] длиной, бледного сиренево-синего цвета, с переливающимися серебряными отметинами.

Мисс Кортенэ-Латимер сделала набросок рыбы и послала его ведущему южноафриканскому ихтиологу Дж. Л. Б. Смигу. Известие его ошеломило: “Не нужен особого воображения, чтобы представить себе, какой переполох вызвало бы внезапное появление перед нами исполинского динозавра...”



Целаканты. Все больше данных указывает на то, что ветвь целакантов (известно два современных вида) раньше всех отделилась от двух других ветвей вымерших лопастеперых рыб.

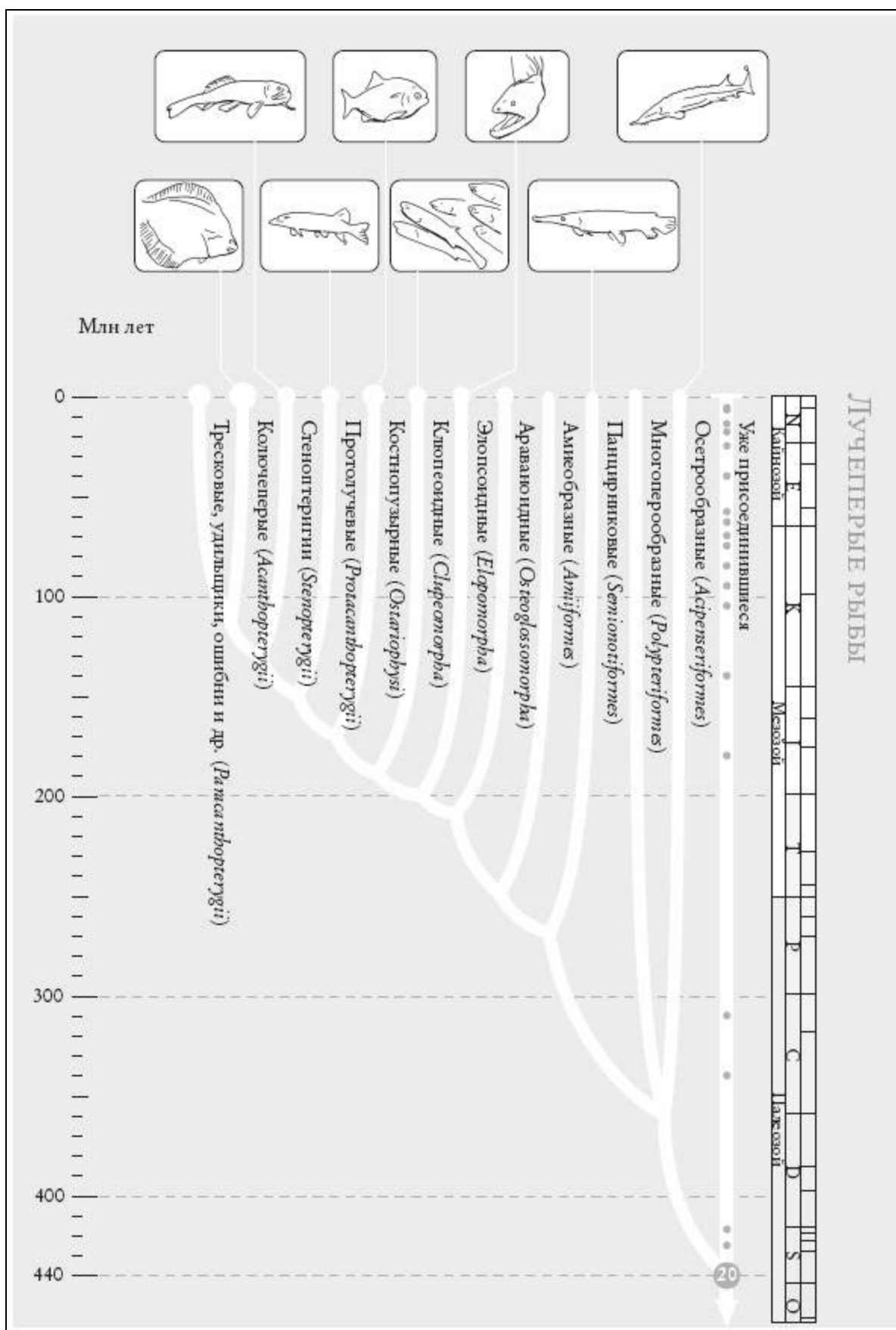
На рис.: латимерия (*Latimeria chalumnae*).

И пусть целакант ростом не с динозавра, его появление во многом еще более поразительно” (см. вкладку). К сожалению, Смит не спешил приехать на место обнаружения

рыбы. Не доверяя себе, он обратился к Бэрнэрд, коллеге из Кейптауна. Тот сначала отнесся ко всему скептически. Кажется, прошло несколько недель, прежде чем Смит добрался до Ист-Лондона и увидел рыбу. Тем временем бедная мисс Кортенэ-Латимер пыталась сберечь свою находку от разложения. Поскольку рыба была слишком крупная, она обертывала ее тканью, пропитанной формалином. Этого оказалось недостаточно, и пришлось сделать из рыбы чучело. Такой Смит, наконец, и увидел рыбу:

Силы небесные! Хотя я и был подготовлен, меня в первый миг словно ошеломило взрывом, ноги подкосились, тело стало чужим. Я будто окаменел. Да, никаких сомнений: чешуя, кости, плавники – самый настоящий целакант. Точно внезапно ожила рыба, умершая двести миллионов лет назад. Забыв обо всем на свете, я смотрел не отрываясь на чучело, потом робко подошел ближе, коснулся его, погладил. Жена молча следила за мной. Вошла мисс Латимер и тепло с нами поздоровалась. Только тут ко мне вернулся дар речи. Не помню точно, о чем я говорил, но смысл моих слов сводился к тому, что не может быть никаких сомнений – это он, да-да, целакант, совершенно точно! Даже я не мог больше сомневаться^[82].

Смит назвал рыбу латимерией (*Latimeria*) в честь мисс Марджори. С тех пор еще много таких рыб было найдено в глубоких водах у Коморских островов (недалеко от Мадагаскара), а на другом краю Индийского океана, у Сулавеси, был открыт второй вид. Теперь этот род изучен очень подробно. Как всегда, не обошлось без свар и обвинений в подделке. Это часто сопровождает важные открытия, что довольно прискорбно, но, думаю, объяснимо.



ЛУЧЕПЕРЫЕ РЫБЫ. Филогения лучеперых рыб (их ок. 25 тыс. видов) не является общепризнанной, хотя все ученые согласны с тем, что осетровые и веслоносы, многоперые, панцирниковые и ильные рыбы (амии) очень рано отделились от других рыб. Показанная здесь филогения не на сто процентов очевидна, поэтому исключены некоторые из особенно спорных групп. *На рис. (слева направо):* морская камбала (*Pleuronectes platessa*), черный астронест (*Astronesthes niger*), щука (*Esox lucius*), пиранья обыкновенная (*Serrasalmus nattereri*), калифорнийский анчоус (*Engraulis mordax*), зеленая мурена

(*Gymnothorax prasinus*), флоридская панцирная щука (*Lepisosteus platyrhincus*), сибирский осетр (*Acipenser baeri*).

Рандеву № 20

Лучеперые рыбы

Рандеву № 20 назначено 440 млн лет назад, в самом начале силурийского периода. В то время Южный полюс покрывала ледяная шапка, оставшаяся со времен холодного ордовикского периода. Сопредок № 20 (по моим оценкам, прародитель в 195-миллионном поколении) роднит нас с лучеперыми рыбами (актиноптериями), большинство которых принадлежит к группе костистых рыб. Костистые рыбы – преуспевающая группа современных позвоночных (около 23,5 тыс. видов). Они представлены на многих уровнях подводных пищевых цепей. Костистые рыбы живут и в соленой, и в пресной воде. Им удалось заселить не только горячие источники, но и арктические моря и холодные высокогорные озера. Они живут и в кислой среде, и в зловонных болотах, и в соленых озерах.

Костистых рыб называют “лучеперыми” потому, что их плавники имеют скелет, похожий на веер викторианской дамы. У лучеперых рыб в основе плавника нет мясистой лопасти, которая дала название лопастеперым, например целакантам и сопредку № 18. В отличие от человеческих рук и ног с их мышцами, плавники актиноптеригий двигаются главным образом мышцами туловища. В этом отношении мы скорее похожи на лопастеперых рыб. Собственно, мы и есть лопастеперые рыбы, приспособившиеся жить на суше. У лопастеперых рыб есть мышцы в мясистых плавниках, у нас – бицепс и трицепс в плече и соответствующие мышцы в предплечье.

Большая часть лучеперых – костистые рыбы плюс немного всякой всячины вроде осетров и веслоноса, с которым мы встречались в “Рассказе Утконоса”. Эта успешная группа заслуживает нескольких рассказов, и большую часть того, что я хочу сказать, я пока приберегу.

Рассказ Тряпичника

Когда моя дочь была маленькой, она часто просила взрослых нарисовать рыбку. Она врывается ко мне, когда я пытаюсь сочинять книгу, совала в руки карандаш и громко требовала: “Нарисуй рыбку, папа! Нарисуй рыбку!” Карикатура на рыбку, которую я быстро рисовал, чтобы стало тихо, была всегда одинаковой (а другой дочь и не желала): похожая на сельдь или окуня рыба с обтекаемым телом, заостренная спереди, с обозначенным точкой глазом, обведенным дугой жаберной крышки, с треугольными плавниками сверху и снизу, с треугольным хвостом сзади. Грудные и анальные плавники я рисовать ленился, что было, конечно, упущением, потому что они есть у всех рыб. Обычная рыба и в самом деле имеет обычную форму, которой обладают рыбы самых разных размеров – от пескаря до тарпона.

А что сказала бы Джульетта, если бы я умел рисовать и изобразил бы тряпичника (*Phycodurus eques*)? “Нет, пап! Я НЕ ХОЧУ водоросли. Нарисуй мне рыбку. РЫБКУ!” И вот суть “Рассказа Тряпичника”: жизненные формы организмов гибки и податливы, как пластилин. В ходе эволюции рыба может приобрести любую нерыбью форму, которая ей понадобится. Рыбы, похожие на любимых рыбок Джульетты, выглядят так потому, что им это подходит. Такая форма удобна для плавания в открытых водоемах. Но если для выживания нужно зависать в придонных зарослях, обычная форма рыбьего тела искажается: тело изгибается и приобретает ветвящиеся отростки, которые настолько похожи на слоевища бурых водорослей, что ботаник мог бы испытать желание выделить их в самостоятельный вид (возможно, рода *Fucus*).

Кривохвостка (*Aeoliscus strigatus*), обитающая в рифах западной части Тихого океана, тоже не заслужила бы одобрения Джульетты – слишком уж хитро она замаскировалась. Очень вытянутое тело этой рыбы дополнено длинным рылом. Эффект усиливает темная полоса, идущая через глаз к хвосту, который совсем не похож на хвост. Эта рыба напоминает длинную креветку или лезвие опасной бритвы, из-за чего ее называют также рыбой-бритвой. Она покрыта прозрачным панцирем, который (мне рассказал об этом мой коллега Джордж Барлоу, видевший ее в естественной среде) даже на ощупь похож на панцирь креветки. Однако сходство с креветкой вряд ли является частью маскировки этой рыбы. Как и многие другие костистые рыбы, кривохвостки живут сплоченными группами, маневрирующими с армейской синхронностью. Правда, в отличие от других привычных нам костистых рыб, тело кривохвостки при этом направлено строго вниз. Я не хочу сказать, что они и плавают так. Нет, плавают они горизонтально – но с вертикально ориентированным телом. Их стайка напоминает пучок водорослей или, скорее, длинные иглы гигантских морских ежей, среди которых эти рыбки часто прячутся. Однако кривохвостки плавают вниз головой не всегда. Если их потревожить, они переключаются на общепринятый способ плавания и в таком положении развивают удивительную скорость.

А что Джульетта сказала бы, если бы я нарисовал глубоководных угрей – нитехвостого угря (*Nemichthyidae*) или большерота (*Eurypharynx pelecanooides*)? Первый карикатурен: на смехотворно длинном, тонком теле располагаются похожие на птичий клюв челюсти, изогнутые вилочкой. Эти челюсти выглядят настолько нефункциональными, что я не могу удержаться от вопроса: видел ли кто-нибудь хоть одного живого нитехвостого угря? Может быть, эти ните-видные челюсти – просто искаженные от пересыхания музейные экспонаты?

Что касается большерота, то он выглядит как персонаж из ночного кошмара. Своими

нелепыми челюстями, слишком большими для его тела (по крайней мере, такое они производят впечатление), он способен целиком проглотить добычу крупнее себя. Это одна из нескольких глубоководных рыб с таким талантом. Само по себе это не так необычно: хищники нередко убивают добычу крупнее себя и съедают ее по частям. Так поступают и львы, и пауки. Но целиком проглотить животное крупнее себя? Это трудно представить. Это умеет большерот и некоторые другие глубоководные рыбы, например близкородственный ему мешкорот и неродственный черный живоглот, который не относится к угрям. Они делают это с помощью непропорционально больших челюстей и эластичного желудка, который отвисает вниз при заполнении и становится похожим на большую внешнюю опухоль. После долгого переваривания желудок сжимается. Мне не очень понятно, почему трюк с заглатыванием добычи знаком лишь змеям [\[83\]](#) и глубоководным рыбам. Большерот и мешкорот завлекают добычу при помощи светящейся приманки на хвосте.

План строения тела костистых рыб чрезвычайно гибок, он допускает любую форму, сколь угодно отличную от “стандартной”. Латинское название океанской рыбы-луны, *Mola mola*, означает “мельничный жернов”, и легко понять, почему. Сбоку эта рыба похожа на диск – до четырех метров в диаметре и весом до двух тонн. Округлость ее очертаний нарушается двумя плавниками двух метров в длину сверху и снизу.

В “Рассказе Гиппопотама” для объяснения отличия гиппопотамов от родственных им китов я ссылаюсь на освобождение от силы тяжести. Должно быть, киты наслаждались приятной легкостью, которую приобрели, порвав связи с сушей. Без сомнения, чем-то подобным можно объяснить и огромное разнообразие форм костистых рыб. Однако, в отличие, например, от акул, костистые рыбы обеспечивают плавучесть способом, о котором расскажет щука.

Рассказ Щуки

В унылом Ольстере, где “горы Морн обрываются в море”, есть красивое озеро. Однажды дети плавали там нагишом, и кто-то из них закричал, что увидел большую щуку. Тотчас все мальчики (но не девочки) выскочили на берег. Щука обыкновенная (*Esox lucius*) – серьезный хищник, который охотится на мелких рыб. У нее красивая маскировка, но нужна она не для того, чтобы спастись от хищников. Хищница, которая не особенно быстро плавает на длинные дистанции, “висит” в воде и незаметно подходит к добыче, пока не окажется на расстоянии броска. “Крадется” она, используя спинной плавник.

Такая охотничья стратегия стала возможной благодаря способности щуки “зависать”, как дирижабль: она поддерживает гидростатическое равновесие. Если бы щуке (как и многим акулам) приходилось постоянно плавать, чтобы удержаться на нужной глубине, нападать из засады она не смогла бы. Не требующее усилий поддержание гидростатического равновесия – в этом костистые рыбы искусны как никто другой. Возможно, это ключ к их успеху. Как они это делают? С помощью плавательного пузыря: модифицированного, наполненного газом легкого, которое обеспечивает эффективный контроль плавучести. Плавательный пузырь имеется не только у щук, но и у остальных костистых рыб (за исключением некоторых донных обитателей, которые вторично его утратили).

Плавательный пузырь часто уподобляют так называемому нырятьщику Декарта, но мне кажется, что это не совсем верно. “Нырятьщик Декарта” – это миниатюрный водолазный колокол, который содержит пузырь воздуха и висит в состоянии гидростатического равновесия в бутылке с водой. Когда мы увеличиваем давление (например, нажимая на пробку в горлышке), пузырь сжимается и количество воды, вытесняемое “нырятьщиком”, уменьшается. Поэтому, согласно закону Архимеда, “нырятьщик” тонет. Если же давление на пробку немного ослабить, чтобы давление в бутылке уменьшилось, пузырь в “нырятьщике” расширяется, вытесняя больше воды, и “нырятьщик” всплывает. Так, держа большой палец на пробке, вы можете точно регулировать глубину, на которой зависает “нырятьщик”.

Принципиальное свойство “нырятьщика Декарта” состоит в том, что число молекул воздуха в пузыре постоянно, а объем и давление меняются (согласно закону Бойля – Мариотта, в обратной пропорции). Если бы рыба была устроена как “нырятьщик Декарта”, она с помощью мышц сжимала или расслабляла бы плавательный пузырь, изменяя давление и объем, но сохраняя одно и то же количество молекул воздуха. Теоретически такая схема вполне могла бы работать, но в реальности все не так. Вместо того чтобы сохранять число молекул и регулировать давление, рыба регулирует число молекул. Чтобы опуститься, кровь рыбы поглощает молекулы газа из плавательного пузыря, уменьшая его объем. Чтобы всплыть, она, напротив, выпускает газ в плавательный пузырь.

Некоторым костистым рыбам плавательный пузырь помогает слышать. Тело рыбы, состоящее главным образом из воды, пропускает звуковые волны примерно в той же степени, что и вода. Однако достигая стенок плавательного пузыря, звуковые волны попадают в другую среду – газовую. Таким образом, плавательный пузырь – это своего рода барабанная перепонка. У некоторых видов рыб он расположен напротив внутреннего уха. У других он соединяется с внутренним ухом рядом мелких косточек, которые образуют так называемый Веберов аппарат. Они работают примерно как молоточек, наковальня и стремячко в нашем ухе, но не гомологичны им.

Плавательный пузырь, похоже, эволюционировал из примитивного легкого, которым до сих пор пользуются некоторые костистые рыбы, например ильные рыбы, панцирные щуки и многоперы. Это может показаться странным, ведь мы привыкли думать, что дыхание воздухом – это значительный “прогресс”, достигнутый с выходом на сушу. Можно также предположить, что легкое – модифицированный плавательный пузырь. Но на самом деле, похоже, эволюция примитивного дыхательного легкого пошла в двух направлениях. С одной стороны, легкое продолжило выполнять исходную функцию на суше, и мы до сих пор им пользуемся. А второе направление было необычным: из легкого сформировался плавательный пузырь.

Рассказ Илистого прыгуна

Я думаю, будет уместно посвятить некоторые истории, рассказанные ныне живущими пилигримами, недавним реконструкциям древних эволюционных событий. Костистые рыбы настолько разнообразны, что вполне можно ожидать от них повторения истории лопастеперых рыб и выхода на сушу. Илистый прыгун – как раз такая рыба.

Многие виды костистых рыб обитают в болотной воде, бедной кислородом. Знакомые нам аквариумные рыбки из болот Юго-Восточной Азии, например сиамская бойцовая рыбка (*Betta splendens*), часто всплывают на поверхность, чтобы глотнуть воздуха, но при этом пользуются все-таки жабрами. Поскольку жабры всегда влажные, я предполагаю, что глотание воздуха аналогично локальному насыщению кислородом мокрых жабр – наподобие того, как мы пропускаем воздух через аквариум. Однако бойцовые рыбки пошли дальше: жаберная полость у них имеет дополнительное воздушное пространство, обильно снабженное кровеносными сосудами. Но эта полость – не настоящее легкое. Настоящий гомолог легкого у костистых рыб – плавательный пузырь.

Рыбы, которые вдыхают воздух через жаберную полость, заново изобрели дыхание воздухом. Возможно, самые развитые представители рыб, вдыхающих воздух через жаберную полость, – это анабасы (*Anabas*). Они также живут в бедной кислородом воде и часто выходят на сушу в поисках воды, когда их водоем высыхает. Анабасы способны много дней обходиться без воды. Это живой пример того, о чем говорил Ромер.

Другая группа ходячих костистых рыб – илистые прыгуны (в основном *Penophthalmm*). Некоторые илистые прыгуны проводят на суше даже больше времени, чем в воде. Они едят насекомых и пауков, которых нельзя найти в море. Возможно, наши девонские предки тоже пользовались этими преимуществами, когда впервые вышли из воды, потому что на суше к тому времени уже имелись насекомые и пауки. Илистый прыгун скачет по литорали и способен ползать с помощью грудных плавников (рук), мышцы которых настолько хорошо развиты, что выдерживают вес рыбы. Ухаживание у илистых прыгунов частично проходит на суше, и самец может выполнять нечто вроде отжиманий, как самцы некоторых ящериц, чтобы продемонстрировать самкам золотистый подбородок и горло. Скелет плавника также приобрел конвергентное сходство с конечностями тетраподы, например саламандры.

Илистые прыгуны могут подпрыгивать более чем на полметра, выгибая тело вбок и резко выпрямляя его. Кроме того, у илистых прыгунов есть привычка искать добычу на мангровых деревьях. Они цепляются за деревья грудными плавниками, помогая себе своего рода присоской, образованной сведенными под телом брюшными плавниками.

Как и болотные рыбы, о которых я упоминал, илистые прыгуны дышат, набирая воздух во влажные жаберные камеры. Кроме того, они получают кислород через кожу, которая поэтому должна всегда оставаться влажной. Если илистому прыгуну грозит высыхание, он вываливается в грязи. Особенно уязвимы его глаза, и время от времени рыба протирает их влажным плавником. Глаза илистого прыгуна расположены близко друг от друга в верхней части головы, как у лягушек и крокодилов, и он, находясь под водой, пользуется ими как перископом. На суше илистый прыгун периодически втягивает глаза для увлажнения. А прежде чем покинуть воду, наполняет жаберные камеры водой.

В популярной книге о выходе животных на сушу автор приводит слова жившего в Индонезии художника XVIII века, который три дня держал у себя дома “рыбу-лягушку”:

Она следовала за мной повсюду с большим дружелюбием, совсем как маленькая собачка.

В книге есть рисунок, но изображает он не илистого прыгуна, а удильщика: глубоководную рыбу с приманкой на конце луча спинного плавника, которая висит над головой и используется для приманивания мелких рыб. Я подозреваю, что рисовальщик стал жертвой недоразумения: удильщика иногда называют рыбой-лягушкой (*frogfish*). А вот илистым прыгуном она вполне могла быть. Илистые прыгуны живут в Индонезии, и рыбы-лягушки – одно из их обыденных названий.

Мне нравится мысль, что нашим предком было некое существо, которое, хотя во многом и отличалось от илистого прыгуна, было таким же отважным и предприимчивым, как собачка. Возможно, из всех девонских животных это было самое близкое к собаке существо. Давным-давно моя девушка так объясняла, почему она любит собак: “Они такие славные”. Мне кажется, что первая рыба, отважившаяся выйти на сушу, была образцом “славного малого”. Назвать такое животное своим предком – одно удовольствие!

Рассказ Цихлиды

Озеро Виктория – третье по величине и одно из самых молодых озер мира. Ему около 100 тыс. лет. В озере обитает огромное количество эндемичных видов цихлид. “Эндемичных” означает, что эти рыбы не живут нигде, кроме Виктории, и предположительно там и возникли. Разные ихтиологи (в зависимости от того, являются ли они сторонниками объединения или разделения видов) выделяют в озере 200–500 видов цихлид. Согласно последним оценкам, число видов составляет 450. Из эндемичных видов большинство принадлежит к трибе хаплохромисов. Судя по всему, они эволюционировали в виде “группы видов” последние 100 тыс. лет или около того.

Молодой возраст озера Виктория предполагает чрезвычайно высокую скорость видообразования. Есть данные, указывающие на то, что около 15 тыс. лет назад озеро полностью пересыхало. Поэтому некоторые ученые приходят к выводу, что 450 эндемичных видов должны были развиться от единого предка-основателя за удивительно короткий промежуток времени. Как мы скоро увидим, это, скорее всего, преувеличение. Но, в любом случае, мы можем провести кое-какие вычисления, чтобы оценить этот промежуток времени в перспективе. Какой должна быть скорость видообразования, чтобы за 100 тыс. лет появилось 450 новых видов? Теоретически самой продуктивной схемой видообразования будет ряд удвоений. Согласно этой идеализированной схеме, предковый вид должен давать начало двум дочерним, каждый из которых, в свою очередь, разделяется еще на два дочерних вида, и так далее. Согласно этой “экспоненциальной” схеме, предковый вид мог бы легко дать 450 видов за 100 тыс. лет с интервалами в 10 тыс. лет между эпизодами видообразования в каждой линии (интервалы лишь кажутся длинными). Таким образом, начиная с любой современной цихлиды, при движении назад во времени мы насчитали бы всего десять пунктов рандеву за 100 тыс. лет.

Конечно, такая схема крайне маловероятна. Другую крайность представляет схема, согласно которой вид-основатель последовательно порождает один дочерний вид за другим – и при этом ни один из дочерних видов не претерпевает дальнейшее видообразование. Согласно этой наименее продуктивной схеме, для образования 450 видов за 100 тыс. лет интервал между эпизодами видообразования должен составлять несколько столетий. Однако это не так мало, как кажется. Истина, конечно, где-то между двумя этими крайностями: например, средний интервал между эпизодами видообразования в любой из линий может составлять одно или несколько тысячелетий. Тогда скорость видообразования уже не кажется высокой, особенно учитывая порядок скоростей эволюции (см. “Рассказ Галапагосского вьюрка”). И все равно это непрерывное видообразование кажется очень быстрым и продуктивным по сравнению со скоростью эволюции, к которой привыкли ученые. Именно поэтому цихлиды озера Виктория стали легендарными^[84].

Площадь озер Танганьика и Малави немного меньше площади Виктории. При этом Виктория – широкое и мелкое озеро, а Танганьика и Малави – типичные озера Восточно-Африканской рифтовой долины: длинные, узкие и очень глубокие. Они не так молоды. Озеру Малави, о котором я уже упоминал, 1–2 млн лет, а Танганьике – 12–14 млн лет. Несмотря на это, у трех озер есть общая черта: в каждом живут сотни эндемичных видов цихлид. При этом для всех трех групп, состоящих из сотен видов, характерен сходный набор форм, образовавшийся в результате конвергентной эволюции. Похоже, некогда в каждое из

зарождающихся озер попал (вероятно, из рек) один или несколько предковых видов хаплохромиса. И они в результате последовательных “эпизодов видообразования” дали сотни видов цихлид, причем набор форм во всех озерах очень близок. Такая быстрая дифференциация называется *адаптивной радиацией*. Дарвиновы выюрки – еще один пример адаптивной радиации. Однако африканские цихлиды особенно примечательны тем, что с ними это произошло трижды, причем независимо [85].

Большинство вариаций определяется питанием рыб: в каждом озере есть свои специалисты по питанию планктоном, по общипыванию водорослей со скал, свои охотники на других рыб, свои падальщики, свои “воры” и поедатели рыбьей икры. Есть даже свои аналоги рыб-чистильщиков, известных нам по обитателям тропических коралловых рифов (см. “Рассказ Полипа”). У цихлид сложно устроенные двойные челюсти. Вдобавок к “обычным” внешним челюстям, заметным снаружи, у них есть второй набор “глочных челюстей” в глубине горла. Вполне вероятно, именно это новшество стало предопределяющим для разнообразия способов питания цихлид и сделало возможной постоянную дифференциацию видов в Великих Африканских озерах.

Несмотря на то, что озера Танганьика и Малави старше, чем Виктория, видов в них не намного больше. Похоже, в каждом озере было достигнуто равновесное количество видов, которое со временем не увеличивается. Напротив, оно может даже уменьшиться. В Танганьике, самом старом из трех озер, число видов наименьшее. В озере Малави, среднем по возрасту, наибольшее число видов. Судя по всему, в каждом из озер происходило быстрое видообразование по примеру озера Виктория, когда за несколько сотен тысяч лет из пары предковых видов образовались сотни новых эндемичных видов.

В “Рассказе Узкорота” мы познакомились с теорией географической изоляции. Это не единственная теория на этот счет, и в различных случаях могут работать разные теории. В некоторых условиях может наблюдаться *симпатрическое видообразование*, при котором популяции разделяются на виды в одной и той же географической области. Особенно часто это происходит у насекомых (у них это норма). Есть некоторые доказательства симпатрического видообразования у цихлид в малых африканских кратерных озерах. Но модель географической изоляции при видообразовании является преобладающей.

Согласно теории географической изоляции, видообразование начинается со случайного географического разделения предкового вида на отдельные популяции. Они больше не могут скрещиваться и поэтому эволюционируют каждая в своем направлении, подталкиваемые естественным отбором. Затем, если животные после расхождения все-таки встречаются, они либо не могут, либо не хотят скрещиваться. Они распознают особей своего вида по определенным признакам и тщательно избегают других, не имеющих этих признаков.

Оле Зеехаузен, который в настоящее время работает в Университете Халла, и его коллега Жак ван Альфен из Лейденского университета провели очень изящный эксперимент. Они взяли два родственных вида цихлид из озера Виктория, *Pundamilia pundamilia* и *P. nyererei* (назван так в честь танзанийского лидера Джулиуса Ньерере). Эти виды очень схожи, однако *P. nyererei* красноватого цвета, а *P. pundamilia* – синеватого. В нормальных условиях самки спариваются с самцами своего вида. Затем Зеехаузен и ван Альфен провели контрольное испытание. Они предоставили самкам тот же выбор, но в условиях искусственного монохроматического света: это радикально изменяет восприятие цвета. Я хорошо это помню со школьных дней в Солсбери, улицы которого были освещены натриевыми фонарями. Ярко-красные кепки и ярко-красные автобусы – все это выглядело

грязно-коричневым. То же самое произошло с красными и синими самцами *Pundamilia* в эксперименте. Красные и синие в дневном свете, в условиях монохроматического освещения все они стали грязно-коричневыми. Самки начали спариваться со всеми подряд. Потомство было полностью фертильным, и это указывает на то, что предпочтения самок – то единственное, что разделяет два вида и мешает гибридизации. Если бы два вида различались не только цветом, то их потомство, вероятно, было бы стерильным, как, например, мулы. Однако позднее в процессе дивергенции изолированные популяции всегда достигают состояния, когда они уже не смогут скреститься, даже если захотят.

Независимо от причины разделения, неспособность к скрещиванию определяет принадлежность популяций к разным видам. Теперь каждый вид может эволюционировать сам по себе: ему не грозит контаминация генами другого вида, даже если исходного географического барьера уже не существует. Без исходной изоляции виды никогда не смогли бы специализироваться каждый на своей диете, среде обитания или характере поведения. Заметьте: географический барьер не обязательно означает активные изменения ландшафта, например затопление долины или извержение вулкана. Тот же эффект может быть достигнут, если географические барьеры существовали все время и были достаточно широкими, чтобы препятствовать переносу генов, но не непреодолимыми, чтобы их могли время от времени пересекать случайные популяции-основатели. В “Рассказе Дронта” мы говорили об особях, которым случайно посчастливилось переправиться на далекий остров, где они затем размножились в изоляции от родительской популяции.

Маврикий или Галапагосские острова – хрестоматийные примеры географической изоляции. Но острова в нашем случае – не обязательно участки суши, со всех сторон окруженные водой. Когда мы говорим о видообразовании, “остров” может означать любую изолированную территорию размножения, обособленную с точки зрения животного. Недаром прекрасная книга Джонатана Кингдона об экологии Африки называется “Остров Африка”. Для рыбы озеро и есть остров. Как же в одном озере возникли сотни видов рыб?

Дело в том, что, с точки зрения рыбы, в озере существует множество “островков”. Во всех Великих Африканских озерах есть изолированные рифы. “Риф” в данном случае – не коралловый риф, а “узкий горный хребет или цепь скал, гальки или песка, находящийся на поверхности воды или возле нее” (Оксфордский словарь английского языка). Эти рифы покрыты водорослями, которыми питаются многие виды цихлид. Риф для них может представлять остров, отделенный глубокой водой от соседнего рифа и находящийся от него достаточно далеко, чтобы расстояние могло явиться барьером для генов. И хотя цихлиды способны плавать от рифа к рифу, делать это они не желают. Данная теория поддерживается генетическими данными, полученными в ходе исследования, в рамках которого ученые собирали образцы одного вида цихлид – *Labeotropheus fuelleborni*. Особи, обитающие на противоположных концах длинного рифа, демонстрировали одинаковое распределение генов: вдоль рифа наблюдался генетический перенос. Но у представителей того же вида, обитающих на других рифах, отделенных глубокой водой, они обнаружили существенные различия в окраске рыб и в их генах. Двух километров оказалось достаточно, чтобы вызвать сильное генетическое разделение – и чем больше было расстояние, тем заметнее разделение. Новые доказательства были получены в ходе “естественного эксперимента” на озере Танганьика. В результате сильного шторма в начале 70-х годов в озере появился новый риф – на расстоянии 14 км от соседнего. Он вполне мог стать средой обитания для цихлид. Однако через несколько лет, когда ученые обследовали риф, оказалось, что ни один вид туда не

добрался. Очевидно, в больших озерах с точки зрения рыбы действительно существуют “острова”.

Для видообразования необходимо существование популяций, изолированных друг от друга достаточно для того, чтобы уменьшить генетический перенос, – но не изолированных совершенно, чтобы ни одна особь-основатель не могла попасть в новое местообитание. Рецепт видообразования – “не слишком активный генетический перенос”. Именно так озаглавлен один из разделов книги “Цихлидовые рыбы” Джорджа Барлоу. Там описано еще одно генетическое исследование четырех видов цихлид озера Малави, населяющих четыре рифа на расстоянии один-два километра друг от друга. На каждом рифе представлены все четыре вида, которые на местном диалекте называются *мбуна*. В пределах одного вида у обитателей рифов наблюдались генетические различия. Сложный анализ распределения генов показал, что между рифами существовал перенос генов, но очень слабый.

А вот еще один способ видообразования, который, судя по всему, наиболее вероятен для озера Виктория. Радиоуглеродное датирование ила указывает на то, что озеро пересыхало около 15 тыс. лет назад. Совсем незадолго до появления в Месопотамии земледелия представители *Homo sapiens* могли посуху переходить из Кисуму (Кения) прямо в Букобу (Танзания). Сегодня этот путь представляет собой трехсоткилометровое путешествие на теплоходе “Виктория” немалых размеров, прозванном “королевой Африки”. Это пересыхание было последним, но кто знает, сколько раз на протяжении сотен тысяч лет бассейн Виктории высыхал и снова заполнялся водой?

Давайте держать этот факт в памяти наряду с теорией видообразования путем географической изоляции. Если бассейн Виктории время от времени пересыхает, то что остается на его месте? Если пересыхание полное, то – пустыня. А если частичное, то Виктория превратится в ряд мелких озер и прудов. И тогда застрявшие там рыбы получат прекрасную возможность эволюционировать независимо от соседей и в итоге превратиться в новый вид. Затем, когда бассейн Виктории заполнялся, новообразовавшиеся виды присоединялись к фауне. Когда уровень озера падал снова, в изолированных озерах оказывался уже другой набор видов. И так повторялось снова и снова.

Данные митохондриальной ДНК поддерживают теорию колебаний уровня озера и более старого озера Танганьика. Хотя Танганьика – глубокое рифтовое озеро, а не мелкий водоем, как Виктория, есть данные, что долгое время его уровень был гораздо ниже нынешнего. Тогда озеро было разделено на три. Генетические данные предполагают раннее разделение цихлид на три группы, предположительно по одной на каждое из небольших озер. После формирования современного озера каждая группа претерпела дальнейшее видообразование.

Эрик Верхейен, Вальтер Зальцбургер, Йос Снукс и Аксель Майер изучили митохондриальную ДНК хаплогромисовых цихлид из озера Виктория, связанные с ним реки, а также озера-спутники Киву, Эдвард, Джордж, Альберт и другие. Исследование показало, что в озере Виктория и соседних мелких озерах обитает монофилетическая группа видов, которая начала дивергировать около 100 тыс. лет назад. С помощью метода парсимонии, максимального правдоподобия и байесовского анализа (см. “Рассказ Гиббона”) Верхейен и его коллеги оценили распределение 122 “гаплотипов” митохондриальной ДНК рыб в соседних озерах и реках. Гаплотип, как мы знаем из “Рассказа Митохондриальной Евы”, – это участок ДНК, существующий в эволюции достаточно долго, чтобы его можно было идентифицировать у множества особей, которые вполне могут принадлежать к различным видам. В качестве примерного синонима гаплотипа я буду использовать слово “ген” (хотя

строгие генетики меня осудят). Ученые временно пренебрегали вопросом видов. Они рассматривали гены, которые, если можно так сказать, плавали в озерах и реках, и частоту, с которой они это делали.

Диаграмму, построенную Верхейеном и его коллегами (*см. вкладку*), легко истолковать неверно. Очень заманчиво представить, что кружки обозначают виды, сконцентрированные вокруг родительского вида, как на генеалогической схеме. Или что они обозначают мелкие озера, группирующиеся вокруг крупных, как на карте маршрутов авиалиний. Но на самом деле на диаграмме другое. Кружки обозначают не виды и не географические точки. Каждый из них – гаплотип, “ген”, определенный участок ДНК, которым конкретная рыба обладает или не обладает.

Каждый “ген”, таким образом, представлен одним кружком. Размер кружков отражает общее число особей, имеющих данный “ген” и обитающих во всех обследованных озерах и реках. Обратите внимание: видовая принадлежность здесь не учитывается. Маленькие кружки обозначают “ген”, носителем которого является всего одна особь. “Ген” № 25 обнаружен у 34 особей. Число точек на линии, соединяющей два кружка, отражает минимальное количество мутаций, необходимых для перехода от одного к другому. Как вы помните из “Рассказа Гиббона”, это соответствует одной из версий метода парсимонии. Маленькие черные точки обозначают промежуточные “гены”, не найденные у реальных рыб, но предположительно существовавшие. Представленное древо – неукорененное и не отражает направление эволюции.

Географические данные представлены на диаграмме только в виде цветовых обозначений. Каждый кружок представляет собой круговую (секторную) диаграмму, которая указывает, сколько раз интересующий нас “ген” встречается в каждом из обследованных озер или рек (смотри цветовой ключ внизу диаграммы). “Гены” №№ 12, 47, 7, 56 найдены лишь в озере Киву (полностью красные кружки). “Гены” №№ 77, 92 обнаружены лишь в озере Виктория (полностью синие). “Ген” № 25, самый многочисленный из всех, встречается в основном в Киву, но также широко представлен в “озерах Уганды” (группа малых озер к западу от озера Виктория). Диаграмма показывает, что “ген” № 25 также найден в реке Виктория-Нил, в самом озере Виктория и в озерах Эдвард и Джордж (эти два соседних водоема объединены для облегчения расчетов). Не забывайте, что диаграмма не содержит информации о видах! Синий сектор кружка, обозначающего “ген” № 25, указывает, что он обнаружен у двух особей из озера Виктория. Мы не знаем, относятся ли эти особи к одному виду. Также нам неизвестно, принадлежат ли они к тому же виду, что и обладатели этого “гена” из Киву. Суть не в этом. Эта диаграмма должна очень понравиться приверженцам теории “эгоистичного гена”.

Оказывается, источником видового разнообразия является небольшое озеро Киву. Генетические данные указывают, что озеро Виктория было заселено хаплохромисовыми цихлидами в результате двух волн миграции из Киву. Пересыхание 15 тыс. лет назад никоим образом не уничтожило видовое разнообразие, а, возможно, даже увеличило его: бассейн озера Виктория распался на ряд озер. Что касается древних популяций цихлид в самом Киву (сегодня там обитает 26 видов, включая 15 эндемичных хаплохромисов), то генетические данные указывают на то, что они приплыли из танзанийских рек.

Эта работа – лишь начало. И страшно, и здорово представить, какие результаты мы можем получить, применив эти методы ко всем животным, обитающим на “архипелагах” нашей планеты.

Рассказ Слепой пещерной рыбы

В пещерах, где условия жизни сильно отличаются от обычных, обитают животные разных видов, включая плоских червей, насекомых, пресноводных рачков, саламандр и рыб. Все они независимо претерпели сходные эволюционные изменения. Некоторые из них кажутся конструктивными: отсроченное размножение; немногочисленные, однако крупные, яйца; увеличенная продолжительность жизни и так далее. В качестве компенсации бесполезных в темноте глаз пещерные животные приобрели повышенную чувствительность к запаху и вкусу. У многих из них теперь длинные чувствительные усики, а рыбы обзавелись усовершенствованной боковой линией (орган восприятия давления, ощущения которого мы не можем понять, – но для рыбы он очень важен). Другие изменения принято считать регрессивными. Пещерные обитатели нередко утрачивают глаза и пигментацию кожи.

Слепая мексиканская тетра (*Astyanax mexicanus*, также известная как *A. fasciatus*) особенно интересна тем, что разные ее популяции в пределах одного вида независимо заселили пещеры через ручьи и очень быстро претерпели сходные регрессивные изменения, связанные с жизнью в пещерах. Эти изменения можно сравнивать с признаками их родственников того же вида, живущих на свету. Мексиканские слепые пещерные рыбы обитают только в мексиканских пещерах – в основном известняковых, расположенных в одной долине. Когда-то каждую популяцию этих рыб выделяли в самостоятельный вид. Теперь их считают формами одного вида, *Astyanax mexicanus*, который распространен в наземных водоемах от Мексики до Техаса. Слепая форма найдена в 29 пещерах. Судя по всему, представители по крайней мере некоторых из этих пещерных популяций приобрели рудиментарные глаза вместе с белой окраской независимо: живущие на поверхности тетры много раз заселяли пещеры, всякий раз утрачивая глаза и пигментацию кожи.

Интересно, что некоторые популяции, по всей вероятности, жили в пещерах дольше, чем другие. Это видно по тому, насколько далеко они ушли в эволюции “пещерных” признаков. Крайний случай обнаружен в пещере Пачон, где, как считается, обитает самая древняя популяция пещерных рыб. На другом краю диапазона находится пещера Микос. Обитающая там популяция почти не изменилась по сравнению с обычной, живущей на поверхности формой. При этом ни одна из пещерных популяций не могла жить там особенно долго, потому что это южноамериканский вид, попавший в Мексику не раньше формирования Панамского перешейка. А это произошло 3 млн лет назад (Великий межамериканский обмен). Я предполагаю, что пещерные популяции тетры гораздо моложе.

Легко понять, почему обитателям пещер не нужны глаза. Но не так просто понять, почему при условии, что у их недавних предков были нормальные функциональные глаза, пещерная рыба старается поскорее от них избавиться. Ведь всегда есть вероятность, пусть небольшая, что рыб вынесет течением из пещеры. Разве не разумно сберечь глаза – на всякий случай? Но эволюция действует не так. Создание глаз, как и чего угодно, не бывает бесплатным. Те рыбы, которые направляют ресурсы в какой-нибудь другой сегмент “экономики” своего тела, получают преимущество перед конкурентами, сохраняющими полноценные глаза^[86]. Если вероятность того, что глаза понадобятся когда-нибудь, слишком мала по сравнению с экономическими затратами на их содержание, то глаза исчезают. Когда дело касается естественного отбора, важны и небольшие преимущества. Некоторые биологи не принимают экономические вопросы во внимание. Им достаточно сослаться на

накопление случайных изменений в процессе развития глаза, которые естественным отбором не “штрафуются”, потому что не имеют значения. По их мнению, способов быть слепым гораздо больше, чем способом быть зрячим – и поэтому случайные изменения по закону вероятности приводят к слепоте.

Тут мы подходим к основной мысли “Рассказа Слепой пещерной рыбы”. Это закон Долло, который гласит: эволюция необратима. Может показаться, что вторичная слепота пещерных рыб противоречит этому закону. Ведь эволюция как бы обращается вспять, редуцируя глаза, которые так старательно выращивали предки этих рыб. Да и есть ли причины, по которым эволюция должна быть необратимой? Нет, таких причин не существует. Закон Долло нужно понимать правильно.

В долгосрочной перспективе эволюция не бывает строго и целиком обратимой. Но ключевые слова здесь – “строго и целиком”. Вероятность повторения определенного эволюционного пути равна нулю. Путь слишком много. Изменение хода эволюции на строго обратное – лишь частный случай повторения конкретного пути. С учетом огромного количества возможных путей вероятность повторения одного сценария (включая сценарий обращения эволюции вспять) ничтожно мала. Но при этом нет закона, который запрещал бы обратный ход эволюции.

Дельфины происходят от наземных млекопитающих. Они вернулись в море и по многим внешним признакам теперь напоминают рыб. Но нельзя сказать, что эволюция повернула вспять. Хотя дельфины похожи на рыб, большинство их признаков ясно указывает на то, что они – млекопитающие. Если бы эволюция действительно повернула вспять, дельфины превратились бы в рыб. Может быть, некоторые “рыбы” и есть дельфины: обратный ход эволюции был настолько точным, что мы этого не заметили? Здесь вы можете смело ставить на закон Долло – особенно если оценить эволюционные изменения на молекулярном уровне.

Такую интерпретацию закона Долло можно назвать термодинамической. Она отсылает нас ко второму началу термодинамики, согласно которому в замкнутой системе энтропия увеличивается. Бытовой аналогией (даже больше, чем аналогией) второго начала может служить библиотека. Без библиотекаря, который старательно возвращает книги на свои места, библиотека быстро превращается в хаос. Книги перемешиваются, люди оставляют их на столе или ставят не на ту полку. Со временем энтропия неизбежно увеличивается. Вот почему в каждой библиотеке должен быть библиотекарь, следящий за порядком.

Неверно считать, будто второе начало термодинамики предполагает постоянное стремление к беспорядку. Просто видов беспорядка гораздо больше, чем порядка. Если книги разбросаны как попало, библиотека уходит от состояния (или немногих состояний) порядка. Не существует силы, которая стремится к состоянию высокой энтропии. Вернее сказать, библиотека находится в некотором случайном диапазоне состояний возле исходного состояния высокой упорядоченности. И независимо от того, в каком из состояний она находится, большинство путей ведет к увеличению беспорядка. Точно так же из всех эволюционных путей, которым могла бы следовать линия, лишь один окажется зеркальным отражением пути, приведшим к ее возникновению. Закон Долло является в той же мере “абсолютным”, сколь и “закон”, гласящий: если подбросить монету пятьдесят раз, ни орел, ни решка не выпадут пятьдесят раз, как не выпадет ни строгое их чередование, ни любая *другая предопределенная последовательность*. Аналогичный “термодинамический” закон гласит, что *любой* эволюционный путь нельзя в точности повторить.

В термодинамическом смысле закон Долло справедлив, но ничего примечательного собою не представляет. Он вообще не заслуживает звания закона – по крайней мере, заслуживает не сильнее, чем “закон”, согласно которому нельзя подбросить монету сто раз и получить сто орлов. Вместо него можно сформулировать “реальный” закон Долло, согласно которому эволюция не может вернуться к какому-либо состоянию, напоминающему предковое, – подобно тому, как дельфин напоминает рыбу. Такая интерпретация действительно была бы замечательна, но она, увы (спросите любого дельфина), не соответствует истине. И я не могу предложить рациональное обоснование того, что это не так.

Рассказ Камбалы

У Чосера есть привлекательное качество: наивный перфекционизм, заметный в “Общем прологе”, где автор представляет читателю своих пилигримов. Чосеру мало делить дорогу с Доктором медицины. Тот непременно должен быть лучшим из всех:

С ним в ремесле врачебном ни единый
Врач лондонский соперничать не мог^[87].

А с “истым рыцарем”, казалось, никто в христианском мире не может соперничать в отваге, верности и даже мягкости нрава. Что касается его сына – Сквайра, – то “веселый, влюбчивый юнец” был “высок и строен, ловок, крепок, смел”, к тому же “ярок, свеж был, как листок весенний”. Даже Йомен, слуга рыцаря, “лесной охоты ведал закон”. Персонажи Чосера, чем бы они ни занимались, не имеют себе равных во всей Англии.

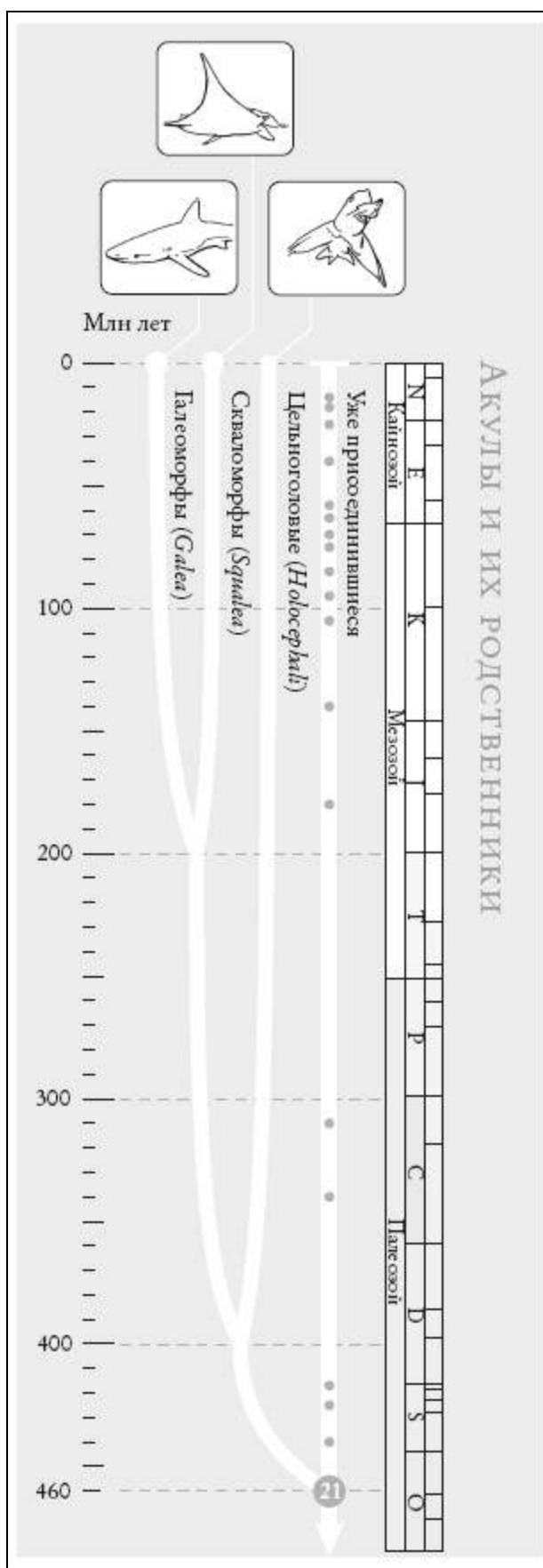
Перфекционизм – настоящая слабость сторонников теории эволюции. Мы привыкли к чудесам дарвиновской адаптации, нам хочется верить, что ничего лучше этого не может и быть. Я в некотором роде это одобряю. В пользу эволюционного совершенства можно привести удивительно веские доводы, однако делать это нужно осмотрительно. Приведу всего один пример: так называемый эффект реактивного двигателя. Представьте, насколько несовершенным был бы реактивный двигатель, если бы он не был разработан с нуля, а эволюционировал из винтового заклепка за заклепкой.

Скат – плоская рыба. Если бы мы его “спроектировали”, он вышел бы таким, каков он есть: лежащим на животе, с широкими симметричными “крыльями”. Однако костистые плоские рыбы поступили не так. Они лежат на боку – на левом (морская камбала) или на правом (палтус и речная камбала). Но, на каком бы боку они ни лежали, форма их черепа всегда искажается так, что глаз с нижней стороны перемещается на верхнюю сторону – иначе бы он ничего не видел. Пикассо бы понравились эти рыбы (*см. вкладку*), однако по стандартам проектного задания они очень несовершенны. Это несовершенство есть признак того, что они не спроектированы, а последовательно созданы эволюцией.

“Из смертоносной девственности моря...”^[88] мне всегда казалось, что эта строка у Йейтса – про акулу, хотя речь там совсем о другом. Смертоносные, но невинные в своей жестокости акулы – вероятно, самые умелые убийцы на планете. Я знаю людей, больше всего боящихся больших белых акул. Если вы тоже их боитесь, то вам, вероятно, будет неприятно узнать, что миоценовая акула мегалодон (*Carcharocles megalodon*) была втрое крупнее большой белой акулы и имела соответствующие зубы.

Мне, ровеснику атомной бомбы, иногда снится кошмар: огромный черный самолет с треугольными крыльями, оцетинившийся высокотехнологичными ракетами и застилающий небо тенью, а мое сердце – предчувствием беды. Очень похоже по форме на ската. Темный призрак из моего сна, с ревом несущийся над деревьями, – своего рода механический сородич манти (*Manta birostris*). У меня никогда не укладывалось в голове, что эти семиметровые монстры – безобидные фильтраторы, процеживающие планктон жабрами. К тому же они удивительно красивы.

А как насчет рыбы-пилы? Или рыбы-молота? Рыба-молот изредка нападает на людей, но самое жуткое в ней не это. Самое страшное – это Т-образная голова и широко расставленные глаза, которые делают рыбу похожей на плод воображения объевшегося галлюциногенами художника (см. вкладку). А лисья акула (*Alopias*) – разве это не произведение искусства и разве она не годится на роль персонажа ночного кошмара? Верхняя лопасть ее хвоста по длине почти равна остальному телу. Этот хвост, похожий на клинок, лисья акула использует для того, чтобы сначала загнать добычу, а затем забить ее. Известно, что лисья акула может одним-единственным ударом обезглавить человека.



Акулы и их родственники. Ископаемые однозначно указывают на раннее расхождение челюстных позвоночных на костистых и хрящевых рыб. Новые данные строго поддерживают данную схему родственных отношений 850 видов хрящевых рыб.

На рис. (слева направо): темнопёрая серая акула (*Carcharhinus amblyrhynchos*), скат манта (*Manta birostris*), австралийский каллоринх (*Callorhynchus milii*).

Акулы, скаты и другие хрящевые рыбы (*Chondrichthyes*) присоединяются к нам на

рандеву № 21 (460 млн лет назад) в морях, омывающих пустынные холодные земли середины ордовикского периода. Самое заметное различие между этими рыбами и остальными пилигримами в том, что у акул нет костей. Их скелет построен из хряща. Хрящи есть и в наших суставах. В ходе эмбрионального развития все кости нашего скелета возникают в виде эластичных хрящей. Большинство хрящей превращается в кости посредством накопления минералов, преимущественно фосфата кальция. Скелет акулы не подвергается такой трансформации – за исключением зубов. Но, несмотря на это, он настолько прочен, что акула может запросто откусить вам ногу.

У акул нет плавательного пузыря, который во многом определил успех костистых рыб. Поэтому многим акулам, чтобы оставаться на нужной глубине, приходится непрерывно плавать. Они поддерживают плавучесть, сохраняя в крови мочевины. Помогает также крупная, богатая жиром печень. (Кстати, у некоторых костистых рыб вместо газа в плавательном пузыре жир.)

Если вы проявите безрассудную нежность к акуле и погладите ее по спинке, то почувствуете, что акуля кожа похожа на наждачную бумагу – по крайней мере, если гладить против “шерсти”: она покрыта кожными зубчиками – острыми, похожими на зубы чешуйками. Это не случайно: страшные акулы зубы представляют собой модифицированные кожные зубчики.

Почти все акулы и скаты живут в море, хотя несколько родов отваживаются заплывать в эстуарии и реки. Нападения пресноводных акул на людей отмечены на Фиджи, но это происходило в те времена, когда местные жители практиковали каннибализм. Все, кроме наиболее вкусных кусков, выбрасывалось в реку, и акулы, похоже, приплывали на запах. С приходом на Фиджи европейцев каннибализм прекратился. Однако европейцы принесли с собой новые болезни, против которых у жителей архипелага не было иммунитета. Трупы умерших тоже бросали в воду, и это продолжало привлекать акул. Теперь тела уже не сбрасывают в реки, и нападения акул почти прекратились. В отличие от костистых рыб, акулы никогда не стремились выйти на сушу.

Хрящевые рыбы делятся на две основные группы: причудливых (и малочисленных) химер и многочисленных акул и скатов. Скаты – это фактически уплощенные акулы. Катраны – небольшие акулы. Впрочем, они не так уж малы: не бывает совсем уж мелких акул. Так, карликовая колючая акула (*Squaliolus laticaudus*) вырастает до 20 сантиметров. Крупные размеры, судя по всему, лучше соответствуют плану строения тела акулы: самая крупная из них, китовая (*Rhincodon typus*), может достигать 12 метров в длину и весить 12 тонн. Китовая акула, как и вторая по величине гигантская акула (*Cetorhinus maximus*) (а также самые крупные киты), питается планктоном. А вот мегалодон, о котором я упоминал, отнюдь не был фильтратором. Каждый зуб этого миоценового монстра был размером с вашу голову. Это был прожорливый хищник, который, как и большинство современных акул, находился на вершине пищевой цепи и в течение сотен миллионов лет почти не менялся.

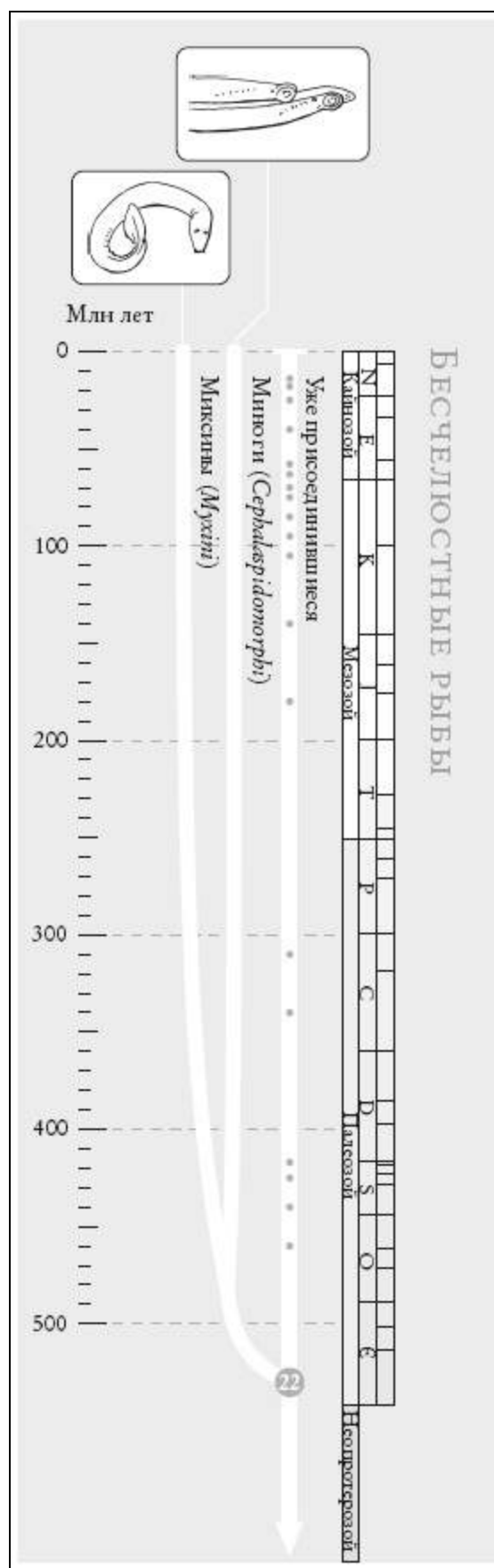
Если манты в ночных кошмарах принимают обличье бомбардировщиков, то химеры могут сыграть более скромную роль истребителей вертикального взлета. Эти глубоководные рыбы относятся к группе цельноголовых (*Holocephali*), тогда как остальные хрящевые рыбы – акулы и скаты – к пластиножаберным (*Elasmobranchii*). Характерный признак химер – необычные жаберные крышки, которые полностью закрывают жабры, оставляя одно общее отверстие. В отличие от акул и скатов, кожа у химер “голая” и не имеет зубчиков. Возможно, именно поэтому они жутковато выглядят. Что до их сходства с самолетами, то оно

объясняется отсутствием выраженного хвоста: химеры плавают, взмахивая своими большими грудными плавниками. Сегодня существует всего около 35 видов химер.

Костистые рыбы – столь же преуспевающие, как акулы, и примерно настолько же древние – в 30 раз превосходят их по численности видов. В эволюции акул было две крупные радиации. Первая относится к палеозою, а ее пик пришелся на каменноугольный период. К началу мезозоя, когда на суше процветали динозавры, господству акул в океане пришел конец. После периода застоя длительностью 100 млн лет акулы возродились. Второй их расцвет начался в меловом периоде и продолжается до сих пор.

Если спросить людей, какие ассоциации у них вызывает слово “акула”, самым частым ответом наверняка окажется слово “челюсти”. И неудивительно: сопредок № 21 (наш прародитель примерно в 200-миллионном поколении) – это великий предок всех позвоночных, имеющих настоящие челюсти, – челюстных (*Gnathostomata*). “Гнатос” по-гречески – “нижняя челюсть”, и этот признак роднит нас с акулами. Одним из триумфов классической сравнительной анатомии стало доказательство того, что челюсти образовались из частей жаберного скелета.

Теперь к нам присоединятся бесчелюстные позвоночные (*Agnatha*), у которых есть жабры, но нет нижней челюсти. Некогда многочисленные, очень разнообразные и покрытые прочным панцирем, современные бесчелюстные представлены лишь похожими на угрей миногами и миксинами.



Бесчелюстные рыбы. Споры об эволюционных отношениях в основании линии позвоночных не утихают до сих пор. В особенности это касается положения современных бесчелюстных рыб, к которым относятся 41 вид миног и 43 вида миксин. Ископаемые указывают на то, что самое раннее разделение произошло между миксинами и другими позвоночными, а миноги отделились позже. Однако молекулярные данные четко группируют миксин и миног, как показано на схеме.

На рис. (слева направо): новозеландская миксина (*Eptatretus cirrhatus*), морская минога

(Petromyzon marinus).

Рандеву № 22

МИНОГИ И МИКСИНЫ

Рандеву № 22 состоялось в теплых морях раннего кембрия, около 530 млн лет назад. Сопредок № 22, по моей приблизительной оценке, был нашим прародителем в 240-миллионном поколении. Полномочными посланниками первоначальной эпохи позвоночных сейчас служат миноги и миксины. Хотя мне было бы удобнее рассматривать их как единую группу бесчелюстных рыб, не имеющих плавников, я должен признать, что, по мнению многих морфологов, миноги ближе к нам, чем к миксинам. Если так, то на рандеву № 22 мы встречаемся лишь с миногами, а миксины присоединяются к нам на рандеву № 23. С другой стороны, молекулярные биологи настаивают, что и миноги, и миксины присоединяются к нам на одном рандеву. Здесь я буду придерживаться именно этой точки зрения. Замечу только, что ни миноги, ни миксины не дают нам оснований судить о бесчелюстных рыбах в целом, потому что большинство представителей этой группы давно вымерло.

Миноги и миксины внешне очень похожи на угрей. Но в девонском периоде, когда бесчелюстные господствовали в море, многие из них, известные как остракодермы (щитковые), носили твердую костную броню, а у некоторых были парные плавники, которых нет у миног и миксин. Броня остракодерм указывает на несостоятельность предположений о том, что кости – это прогрессивный признак позвоночных, “унаследованный” от хрящевых предков. У осетров и некоторых других “костистых” рыб скелет (как у акул или миног) почти целиком состоит из хряща. Но эти рыбы эволюционировали от костистых предков, имевших прочную броню. Акулы и миноги, вполне возможно, произошли от таких предков.

Еще более тяжелой броней обладали плакодермы, или панцирные рыбы. Представители этой полностью вымершей группы с неопределенными родственными связями имели челюсти и плавники. Жили эти рыбы в девоне, одновременно с некоторыми бесчелюстными остракодермами, и, по-видимому, происходили от ранних бесчелюстных. Некоторые панцирные рыбы имели броню настолько мощную, что даже их плавники покрывал трубчатый экзоскелет, как конечности у краба. Если бы вы встретились с ними при плохом освещении и в творческом расположении духа, то вполне могли бы принять их за странных омаров или крабов. Когда я был студентом, я мечтал открыть современных панцирных рыб – в моем представлении это стало бы настоящим “подвигом столетия”.

Зачем челюстноротым плакодермам и бесчелюстным остракодермам была нужна крепкая броня? Что в палеозойских морях требовало настолько внушительной защиты? Предположительно это были хищники, не менее внушительные: кроме самих плакодерм – ракоскорпионы, длина которых достигала более двух метров. Ракоскорпионы были самыми крупными членистоногими за всю историю этой группы. Мы точно не знаем, были ли у них ядовитые жала, как у современных скорпионов (последние данные указывают на то, что нет). Как бы то ни было, они все равно являлись очень грозными хищниками, для защиты от которых девонские рыбы – и бесчелюстные, и челюстные – обзавелись дорогостоящим панцирем.

У миног брони нет, и поэтому съесть их очень легко – к несчастью для короля Генриха I (как напоминают учебники, он умер от того, что объелся миног). Большинство миног паразитирует на других рыбах. Вместо челюстей у них вокруг рта круглая присоска, немного похожая на присоску осьминога, но с концентрическими кольцами крошечных зубов. С

помощью присоски минога прикрепляется к другой рыбе. Зубами она соскребает кожу жертвы и сосет ее кровь, как пиявка. Миноги наносят серьезный вред рыболовству, например в североамериканских Великих озерах.

Мы не знаем, как выглядел сопредок № 22. Однако, поскольку он жил предположительно в кембрийском периоде, задолго до девонской эпохи рыб и страшных морских скорпионов, он, скорее всего, не имел брони, которая имелась у остракодерм времен расцвета бесчелюстных. Остракодермы, судя по всему, связаны с нами более близким родством, чем миноги. Иными словами, остракодермы присоединяются к нам “до” нашей встречи с миногами на randevу № 22. Предок, объединяющий нас с остракодермами (их численность я не называю, потому что они вымерли), был, судя по всему, бесчелюстным.

Современные миксины похожи на миног длинным угреобразным телом, отсутствием нижней челюсти и парных плавников, рядом жаберных отверстий с обеих сторон тела и хордой, сохраняющейся у взрослых особей (этот проходящий вдоль спины жесткий стержень у большинства современных позвоночных присутствует только в эмбрионе). Но миксины, в отличие от миног, не паразиты. Они собирают ротовым отверстием мелких беспозвоночных на морском дне или же едят мертвых рыб и китов, при этом нередко забираясь внутрь трупа. Миксины очень скользкие и умеют завязываться в узел, чтобы проникнуть в тело добычи.

Когда-то считалось, что позвоночные возникли гораздо позднее кембрийского периода. Возможно, эта точка зрения отражает наше честолюбивое желание видеть в развитии животного мира непрерывный путь вверх по лестнице прогресса. Так или иначе, долго считалось, что некогда фауна была представлена исключительно беспозвоночными, которые готовили плацдарм для появления могучих позвоночных. Студентам моего поколения рассказывали, что бесчелюстным было древнейшее из известных позвоночных – *Jamoytim* (это название несколько вольно образовано от имени Дж. А. Мой-Томаса). Эта рыба жила в середине силурийского периода – около 100 млн лет после кембрия, в котором возникло большинство беспозвоночных. Конечно, у позвоночных были предки в кембрии, но в то время предполагалось, что это были беспозвоночные предшественники настоящих позвоночных животных – протохордовых (*Protochordata*). Самым древним ископаемым протохордовым считалась *Pikaia*^[89]. Поэтому для всех стало неожиданностью, когда в Китае в нижнекембрийских слоях начали находить окаменелые остатки настоящих позвоночных. Это отчасти лишило *Pikaia* ее загадочности. Стало ясно, что и до нее существовали истинные позвоночные – бесчелюстные. Таким образом, история позвоночных уходит вглубь кембрийского периода.

Эти ископаемые, которым дали названия *Myllokunmingia* и *Haikouichthys* (вполне вероятно, что они принадлежат к одному виду), сохранились не в лучшем состоянии. Это неудивительно, учитывая их почтенный возраст. Об этих рыбах известно не так много. Похоже, они обладали большинством признаков, которых можно ожидать от родственников миног и миксин, например жабры, сегментированные блоки мышц и хорду. *Myllokunmingia*, с которой мы снова встретимся в “Рассказе Онихофоры”, возможно, могла бы стать моделью для сопредка № 22.

Rандеву № 22 – очень важный рубеж. Начиная с этого момента позвоночные впервые образуют единую группу. Это великое событие, потому что традиционно животных разделяли на позвоночных и беспозвоночных. Такое подразделение очень удобно, однако с точки зрения кладистики неестественно – примерно настолько же странной нам кажется древнееврейская классификация на своих и “гоев”, то есть всех остальных. На самом деле

мы, позвоночные, – даже не тип. Это лишь подтип типа хордовых *Chordata*, который, в свою очередь, является категорией того же ранга, что и, например, тип моллюски *Mollusca* (улитки, морские блюдца, кальмары и так далее) или иглокожие *Echinodermata* (морские звезды, морские ежи и так далее). Тип *Chordata* включает не только позвоночных, но и других родственных им животных, у которых позвоночника нет – например у ланцетника, с которым мы познакомимся на рандеву № 23.

Однако, вопреки строгой кладистической точке зрения, у позвоночных животных есть нечто общее, отличающее их от беспозвоночных. Профессор Питер Холланд считает, что дело в огромной разнице устройства генома позвоночных и беспозвоночных животных: “На генетическом уровне это было, возможно, самым крупным изменением в истории *Metazoa* [многоклеточных]”. Холланд полагает, что традиционное деление животных на позвоночных и беспозвоночных нужно возродить, и я его хорошо понимаю.

Хордовые своим названием обязаны хорде – хрящевому стержню, который проходит вдоль спины эмбриона, а иногда и взрослого животного. Другие признаки хордовых (включая позвоночных), которые у нас представлены лишь в эмбриональном развитии, включают жаберные щели по обеим сторонам переднего конца тела, а также хвост, выдающийся за анальное отверстие. У всех хордовых вдоль спины проходит нервный ствол – в отличие от многих беспозвоночных, у которых нервный ствол проходит вдоль живота.

У всех эмбрионов позвоночных есть хорда, но у взрослых особей она частично или полностью заменяется сегментированным позвоночником. У большинства позвоночных хорда во взрослом состоянии сохраняется лишь в виде фрагментов, например межпозвоночных дисков. Миноги и миксины выделяются среди позвоночных тем, что у взрослых особей хорда сохраняется практически в неизменном виде. В этом отношении они, мне кажется, находятся на границе группы позвоночных. Но, несмотря на это, их называют позвоночными.

Рассказ Миноги

Сейчас речь снова пойдет о том, что генные деревья могут сильно отличаться от генеалогических схем, построенных традиционным способом.

Гемоглобин – это жизненно важная молекула, которая переносит кислород к нашим тканям и придает крови яркий цвет. Гемоглобин взрослого человека состоит из четырех закрученных друг вокруг друга белковых цепей – глобинов. Их последовательности ДНК указывают на то, что четыре глобина являются близкородственными, но не идентичными. Два из них называются альфа-глобинами (цепочки по 141 аминокислоте), два – бета-глобинами (цепочки по 146 аминокислот). Гены, кодирующие альфа-глобины, находятся на 11-й хромосоме, а кодирующие бета-глобины – на 16-й. В каждой из хромосом имеется кластер глобиновых генов, расположенных в ряд. Они перемежаются участками “мусорной” ДНК, которая никогда не транскрибируется. Альфа-глобиновый кластер на 11-й хромосоме содержит семь глобиновых генов. Четыре из них – псевдогены, неработающие версии альфа-гена с ошибками в последовательности, с которых не транслируется белок. Еще два гена представляют собой настоящие гены альфа-глобинов, которые работают во взрослом организме. И, наконец, последний ген (зета-глобин) действует лишь в процессе эмбрионального развития. Бета-глобиновый кластер на 6-й хромосоме содержит шесть генов. Некоторые из них “выключены”, а один работает только у эмбрионов.

Особенно удивительно в гемоглобине вот что. Тщательный побуквенный анализ последовательностей ДНК показывает, что различные виды глобиновых генов являются членами одной семьи. Но эти довольно далекие родственники до сих пор сосуществуют внутри человеческого тела. Они соседствуют со своими родственниками в каждой клетке каждого бородавочника, вомбата, совы, ящерицы и так далее.

На уровне организма все позвоночные, конечно, тоже родственники. На эволюционном древе позвоночных точки ветвления отображают эпизоды видообразования, то есть разделения предкового вида на два дочерних. Если двигаться по древу в обратном направлении, эти точки будут соответствовать пунктам randevu на пути наших паломников. Но есть и другое генеалогическое древо, построенное на той же временной шкале. На нем отражены не эпизоды видообразования, а эпизоды дубликации генов в геномах. И схема ветвления глобинового древа сильно отличается от схемы ветвления генеалогического древа, построенного традиционным способом, в котором предковые виды разветвляются на дочерние. Эволюционное древо, в котором предковые виды разветвляются, не одно. У каждого гена есть собственное древо, собственный паттерн ветвления и собственный список близких и дальних родственников.

Около дюжины разных глобинов в наших телах переданы нам по линии позвоночных предков. Около полумиллиарда лет назад у бесчелюстной рыбы, возможно, похожей на миногу, предковый ген глобина случайно разделился на две копии, которые сохранились в разных частях генома. Затем копии передались потомкам этой рыбы. Одна копия дала начало альфа-глобиновому кластеру, который в итоге оказался на 11-й хромосоме нашего генома, а другая копия дала начало бета-глобиновому кластеру, который теперь на 16-й хромосоме. Нет смысла гадать, на каких хромосомах эти копии находились у наших промежуточных предков. Расположение конкретных участков ДНК и даже количество хромосом, на которые разделен геном, неоднократно менялось. Поэтому не существует

общей для всех животных нумерации хромосом.

Происходили дальнейшие дубликации и, конечно, делеции. Около 400 млн лет назад предковый альфа-ген снова дублицировался, но в этот раз две копии остались соседями по кластеру, расположенному на одной хромосоме. Одна из копий стала в итоге эмбриональным зета-глобином, а другая дала начало генам альфа-глобинов взрослого человека (другие дубликации привели к появлению нефункциональных псевдогенов). Похожая история произошла и с бета-ветвью семейства глобинов, с разницей только во времени.

И вот что интересно. Учитывая, что разделение альфа-глобинового и бета-глобинового кластеров произошло около 500 млн лет назад, оно должно отображаться не только в геноме человека. Следы этого разделения должны быть видны в геноме любого млекопитающего, птицы, рептилии, амфибии или костистой рыбы: наш с ними общий предок жил менее 500 млн лет назад. И действительно, исследования это подтверждают. Единственные позвоночные, у которых мы, возможно, не увидим следов древнего раскола, – бесчелюстные вроде миноги или миксины, потому что именно они являются самыми далекими нашими родственниками из ныне живущих позвоночных. Это единственные современные позвоночные, чей предок, объединяющий их с остальными представителями группы, вполне мог жить до “раскола”. И действительно, бесчелюстные – единственные современные позвоночные, у которых не обнаружено следов разделения альфа-глобинового и бета-глобинового кластеров. Иными словами, рандеву № 22 настолько давнее, что предшествует “расколу”.

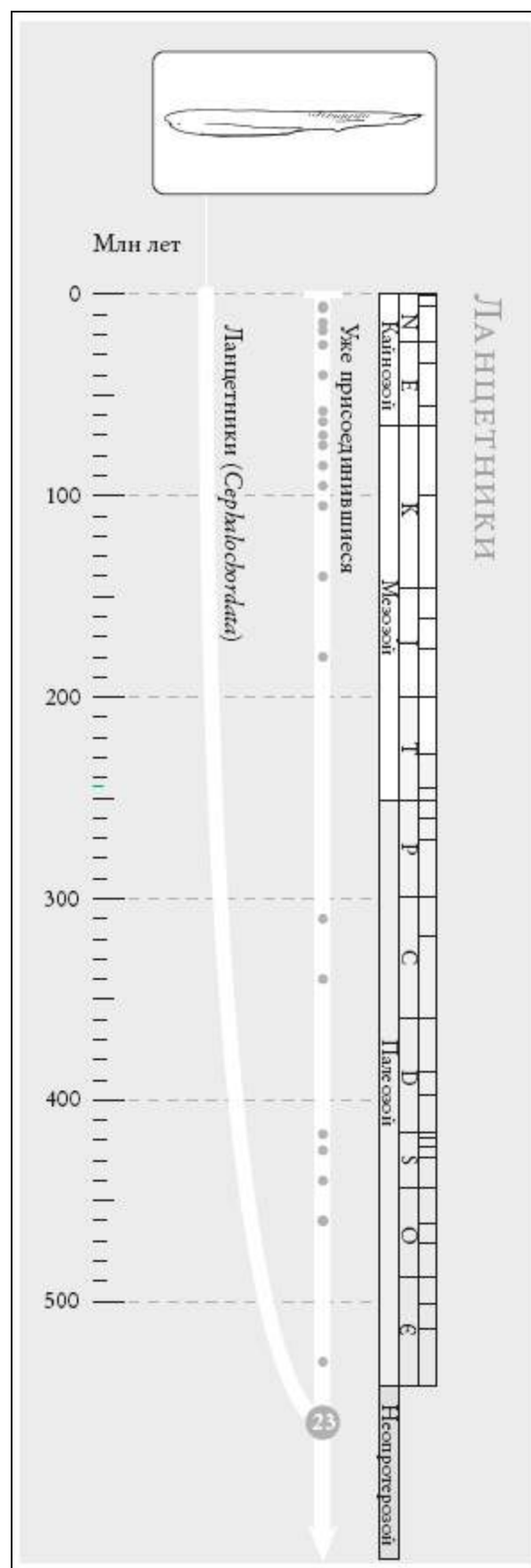
О каждом из наших генов можно поведать что-то вроде “Рассказа Миноги”: все они возникли в результате “раскола” некоего древнего гена. Более того, о каждом из наших генов можно написать нечто вроде книги, которую вы держите в руках. Начиная ее сочинять, я решил, что книга будет устроена как паломничество людей, которые в определенные моменты встречаются с представителями других линий. В зеркальном отражении эти встречи обозначали бы эпизоды видообразования, которые приводят к отделению одних предков человека от других. Как я уже говорил, мы с тем же успехом могли бы начать паломничество с современного дюгоня или дрозда и перечислить ряд их предков на пути назад в прошлое. Но это что! Самое удивительное, что мы вполне могли бы описать путешествие в прошлое для любого гена.

Мы могли бы описать путешествие в прошлое гена альфа-гемоглобина, или цитохрома с, или любого другого известного нам гена. Рандеву № 1 обозначало бы момент последней дубликации этого гена, № 2 – предпоследнюю дубликацию, и так далее. При этом каждое рандеву происходило бы в теле какого-нибудь животного или растения – аналогично тому, как “раскол” произошел, как мы предполагаем, в теле некоего кембрийского бесчелюстного позвоночного.

На эволюцию можно смотреть и глазами наших генов.

Прежде латинское название ланцетника было *Amphioxus*, однако правила номенклатуры заставили ученых изменить его на *Branchiostoma*. Первое название настолько прижилось, что до сих пор довольно часто используется. Ланцетник – протохордовое, а не позвоночное животное. При этом он родственник позвоночных и вместе с ними образует класс хордовые (*Chordata*). Известны несколько родов ланцетника, но поскольку все они очень похожи на *Branchiostoma*, я для удобства буду называть их всех ланцетником.

Ланцетник кажется мне изящным потому, что он изящно выставляет напоказ свои признаки принадлежности к хордовым. Ланцетник – словно ожившая схема из учебника. У него хорда вдоль тела, но нет и следа позвоночного столба. Вдоль дорсальной (спинной) стороны хорды проходит нервная трубка, но мозга у ланцетника нет, если не считать небольшого расширения переднего конца нервной трубки (здесь также расположено глазное пятно). Черепной коробки у него тоже нет. По бокам тела расположены жаберные щели, которые используются для фильтрации пищи. Также вдоль тела расположены сегментированные блоки мышц. Парных плавников у ланцетника нет, но есть хвост, выдающийся за анальное отверстие (в отличие от червей, у которых анальное отверстие расположено на заднем конце тела). Формой своего тела ланцетник похож не на червя, а скорее на рыбу: оно не цилиндрическое, а уплощенное с боков. Он плавает как рыба, изгибаясь из стороны в сторону с помощью блоков мышц, устроенных примерно так же, как у рыбы. Жаберные щели нужны ланцетнику не только для дыхания: они часть питательного аппарата. Животное втягивает воду через рот и пропускает ее через жаберные щели, которые работают как фильтры. Все это очень похоже на способ использования жаберных щелей у сопредка № 23, и можно предположить, что жабры стали использоваться для дыхания позднее. А это, в свою очередь, означает, что нижняя челюсть эволюционировала из жаберного аппарата.



Ланцетники. Ближайшие родственники позвоночных – это 25 видов ланцетников. Так, однако, считают не все ученые. Начиная с этого рандеву все датировки спорны (см. "Эпилог к рассказу Онихифоры").

На рис.: ланцетник (*Branchiostoma*, ранее *Amphioxus*).

Мы приближаемся к той точке, где датирование становится настолько затруднительным, что меня окончательно покидает мужество. Я бы предположил, что

рандеву № 23 произошло около 560 млн лет. Это соответствует возрасту нашего предка в 270-миллионном поколении. Но здесь слишком легко ошибиться, и в дальнейшем я не буду пытаться устанавливать даты и описывать, как выглядел мир наших предков. Что касается облика сопредка № 23, то этого мы, конечно, не узнаем наверняка. Но вполне возможно, что он был похож на ланцетника. Это заявление равносильно заявлению о том, что ланцетник примитивен. Поэтому послушаем поучительную историю.

Рассказ Ланцетника

“Из-за того, что всего один луч заката заставляет увеличиваться его ^[90] гонады, его притязания на звание предка могут быть отвергнуты”. Мы уже встречались с Уолтером Гарстангом (1868–1949), выдающимся зоологом, который излагал теории в стихах. Я процитировал его здесь не для того, чтобы обсудить его теорию (см. “Рассказ Аксолотля”). Меня привлекает фраза “притязания на звание предка”. У ланцетника (*Branchiostoma* или *Amphioxus*) довольно много признаков, роднящих его с настоящими позвоночными, и его долго считали уцелевшим родственником некоего предка позвоночных. Более того, некоторые ученые считали, что ланцетник и есть тот самый предок. Именно это и будет предметом моей критики.

Я, конечно, несправедлив к Гарстангу, который прекрасно понимал, что ланцетник не может в буквальном смысле слова быть нашим предком. Однако такого рода рассуждения легко могут ввести людей в заблуждение. Студенты-зоологи могут подумать, что современное животное, которое они называют “примитивным”, является нашим далеким предком. Эту иллюзию формируют фразы наподобие “низшее животное” или “низ эволюционной лестницы”. Это не только неуважительно по отношению к животным, но и некорректно с точки зрения теории эволюции. Тут нам очень пригодился бы совет Дарвина, который он дал самому себе: “Никогда не используйте слов ‘высшее’ и ‘низшее’”.

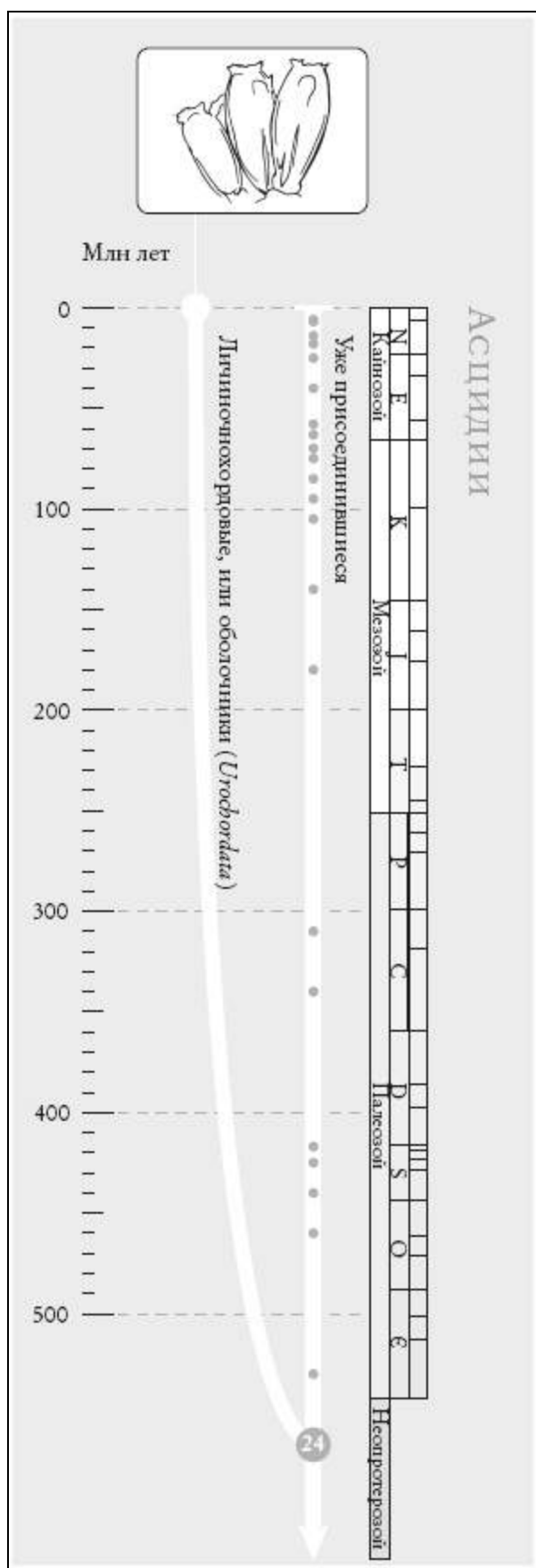
Ланцетники – наши современники, у которых на эволюцию было ровно столько же времени, сколько у нас. Еще одна распространенная фраза – “ответвление основной эволюционной линии”. Но ведь все современные животные суть *ответвления*. Нельзя сказать, что одна из линий является “основной”.

Таким образом, ланцетников и других современных животных нельзя считать предками. Точно так же не стоит называть их “низшими” (или даже “высшими”). Но – это прозвучит довольно неожиданно – те же самые эпитеты можно применять к ископаемым. Теоретически некое ископаемое могло быть непосредственным предком некоего современного животного. Но статистически это маловероятно, потому что эволюционное древо – не рождественская елка или пирамидальный тополь, а, скорее, ветвящийся куст. С высокой вероятностью конкретное ископаемое не будет нашим предком, однако при этом оно может указать нам промежуточные стадии, которые прошел наш настоящий предок. Это может касаться хотя бы одной части тела, например уха или таза. Поэтому ископаемые в этом отношении мало отличаются от современных животных. И те, и другие могут помочь представить, на что были похожи наши предки. Однако, как правило, ни те, ни другие не могут считаться нашими реальными предками. К ископаемым, как и к ныне живущим существам, лучше относиться как к родственникам, а не предкам.

Сторонники кладистики могут быть совершенными фанатиками и отрицать уникальность ископаемых с категоричностью пуританина или инквизитора. Некоторые явно перегибают палку. Вполне разумное утверждение вроде “маловероятно, что конкретное ископаемое является предком современного вида” они понимают как “никаких предков не существует”. Здесь я, конечно, не буду доходить до абсурда. В каждый момент существовал хотя бы один предок человека, который при этом являлся современником хотя бы одного предка слона, ласточки, осьминога и так далее. Однако этот предок с очень малой вероятностью будет представлен конкретным известным нам ископаемым.

Основная мысль рассказа в том, что сопредки в большинстве случаев не представлены конкретными ископаемыми. Лучшее, на что мы можем рассчитывать, – список признаков, которыми эти предки предположительно обладали. Ученые пока не обнаружили ископаемых остатков предка, объединяющего нас с шимпанзе, и это при том, что он жил менее 10 млн лет назад. Но ничто не мешает предполагать, хотя и с оговорками, что этот предок, скорее всего, был (говоря словами Дарвина) волосатым и четвероногим. Ведь мы – единственные обезьяны, которые ходят на задних конечностях и не имеют волос на теле. Таким образом, ископаемые могут помочь выдвинуть предположения относительно наших предков – косвенные, как и в случае современных животных.

Предка найти всегда сложнее, чем родственника. Если вы хотите знать, как выглядел ваш предок 100 или 500 млн лет назад, нет смысла собирать образцы пород соответствующей глубины в надежде обнаружить ископаемое с ярлыком “предок”. Мезозой или палеозой – не коробка с рождественскими подарками. Как правило, мы можем надеяться обнаружить лишь ряд ископаемых, которые укажут, как выглядела какая-либо часть тела наших предков. Одно ископаемое, возможно, расскажет о зубах, а другое, более древнее, даст отдаленное представление о руках. Однако каждое ископаемое почти наверняка не будет нашим предком. Если повезет, некоторые части его тела будут похожи на предковые – примерно так, как лопатка современного леопарда дает примерное представление о том, как выглядит лопатка пумы.



Асцидии. Животные с твердой хрящевой хордой образуют группу хордовые (у человека хорда сохраняется в виде межпозвоночных дисков). Давно считается, что асцидии и их родственники (ок. 200 видов) из всех хордовых менее всего похожи на остальных представителей группы. Эта точка зрения подкреплена молекулярными данными.

На рис.: голубая асцидия (*Rhopalaea crassa*).

Асцидии – довольно неожиданные, на первый взгляд, участники нашего паломничества. Пилигримы, с которыми мы встретились прежде, не настолько сильно отличались от остальных. Даже ланцетника вполне можно счесть недоразвитой рыбой. Другое дело асцидия. Она не плавает как рыба. И вообще не плавает. И непонятно, почему она заслуживает названия хордового животного. Типичная асцидия представляет собой прикрепленный к камню наполненный морской водой мешок с пищеварительным каналом и репродуктивными органами. В верхней части “мешка” два сифона: один непрерывно всасывает воду, второй ее выпускает. По пути вода проходит сквозь глоточную сеть, отфильтровывающую частицы пищи. Некоторые асцидии образуют колонии, но специализации особей в колониях нет. Ни одна асцидия даже отдаленно не напоминает рыбу, ланцетника или другое позвоночное.

При этом личинка асцидии похожа на... головастика. Или на личинку миноги – пескоройку из стишка Гарстанга. Как и многие личинки фильтрующих животных, ведущих прикрепленный образ жизни, личинки асцидий плавают в планктоне. Они перемещаются, как рыбы, с помощью движений выдающегося за анальное отверстие хвоста, который колеблется из стороны в сторону. У личинки есть хорда и спинная нервная трубка. Внешне личинка – но не взрослая асцидия – похожа на упрощенное хордовое животное. Когда приходит время превратиться во взрослую особь, личинка прикрепляется к камню (или другому предмету) головой. Она теряет хвост, хорду, большую часть нервной системы – и переходит к сидячему образу жизни.

Личинку асцидии иногда называют “личинкой-головастиком”. Дарвин дал асцидиям неутешительную характеристику:

Асцидии не имеют даже вида животных и состоят из простого кожистого мешка с двумя небольшими выдающимися отверстиями. Они принадлежат к моллюскоидам Гексли – низшему отделу обширного царства мягкотелых. Некоторые естествоиспытатели, впрочем, отнесли их в последнее время к червям, или *Vermes*. Их личинки несколько похожи на головастиков по внешнему виду и могут свободно плавать^[91].

Должен заметить, что ни моллюскообразные (*Molluscoidea*), ни черви (*Vermes*) теперь не считаются настоящими таксонами, и асцидий к этим группам уже не относят. Далее Дарвин рассказывает, как он был рад обнаружить такую личинку на Фолклендских островах в 1833 году:

Г-н Ковалевский наблюдал недавно, что личинки асцидий сходны с позвоночными по способу развития, по относительному положению нервной системы и присутствию одного органа, совершенно сходного с *chorda dorsalis* позвоночных животных... Мы теперь имеем право думать, что в чрезвычайно отдаленный период времени существовала группа животных, сходных во многих отношениях с личинками теперешних асцидий, и что эта группа разделилась на две

большие ветви, из которых одна регрессировала в развитии и образовала теперешний класс асцидий, другая же поднялась до венца и вершины животного царства, дав начало позвоночным.

Сейчас на этот счет есть две теории: предложенная Дарвином и – несколько позднее – Гарстангом (она упомянута в “Рассказе Аксолотля”). Речь там шла о неотении. Иногда животное в ювенильной стадии развития может приобрести половые органы и размножаться: оно становится половозрелым, но незрелым во всех остальных отношениях. Как мы уже говорили, этот сценарий применим к пекинесам, страусам и человеку: с точки зрения эволюции люди – молодые обезьяны, которые ускорили свое репродуктивное развитие и лишились взрослой стадии жизненного цикла.

Гарстанг предположил, что взрослая стадия нашего далекого предка была прикрепленной асцидией, у которой в качестве приспособления для расселения появилась плавающая личинка – подобно тому, как у одуванчика есть летающие семена с парашютом. По мнению Гарстанга, позвоночные происходят от личинок асцидии, которые так и не стали взрослыми – или, скорее, от личинок, приобретших репродуктивные органы, но так и не превратившихся во взрослых особей.

Гарстанг, этот второй Олдос Хаксли, мог бы изобразить человеческое долголетие так: некий Мафусаил прикрепляется головой к дивану перед телевизором и трансформируется в гигантскую асцидию. Этот сценарий хорош и тем, что отсылает к мифу о том, что личинка асцидии после перехода от активного к сидячему образу жизни “поедает собственный мозг”. Личинка асцидии в ходе метаморфоза, как гусеница в куколке, разрушает свои ткани и использует переработанный материал для построения взрослого тела. При этом разрушается и головной ганглий, нужный для активного плавания. Однако приведенная метафора породила интересный мем: я не раз читал о личинке асцидии, которая, переходя к оседлости, “поедает свой мозг, как доцент, пожизненно зачисленный в штат”.

К асцидиям относится группа современных животных, которые с репродуктивной точки зрения являются взрослыми, но строением своего тела напоминают личинок асцидии. Это аппендикулярии (*Larvaceae*). Гарстанг с энтузиазмом писал об этой группе, видя в ней современное прочтение предложенного им древнего эволюционного сценария. По его мнению, предки аппендикулярий вели сидячий образ жизни, подобно асцидиям, и имели свободно плавающую личиночную стадию. У них развилась способность размножаться в личиночной стадии, после чего взрослая стадия просто выпала из жизненного цикла. Эта история, будь она правдива, позволила бы нам одним глазком увидеть восхитительные вещи, которые происходили с нашими предками всего 500 млн лет назад.

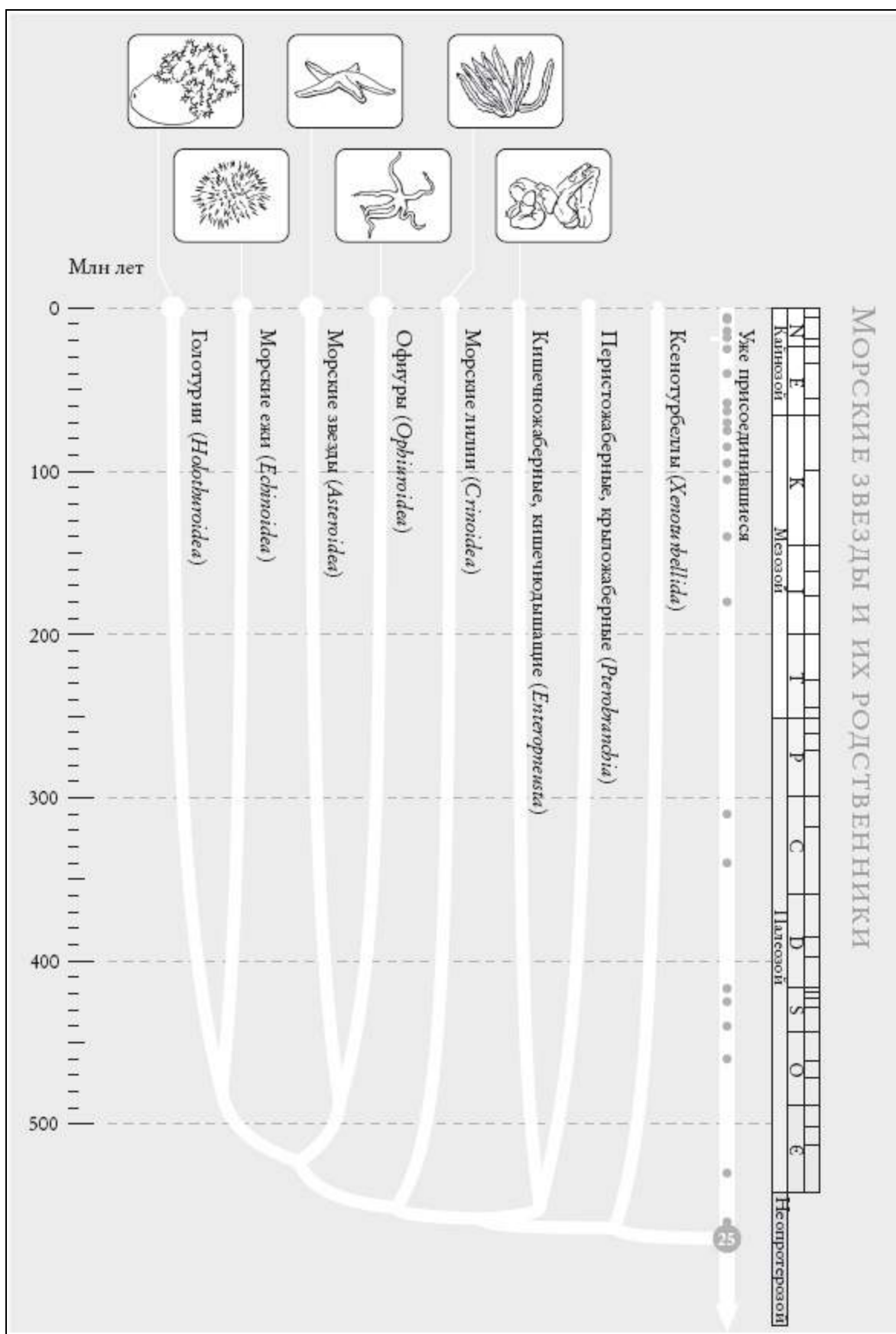
Теория Гарстанга, безусловно, привлекательна и много лет пользовалась популярностью, особенно в Оксфорде – благодаря красноречию Алистера Харди, зятя Гарстанга. Но, увы, данные ДНК говорят в пользу теории Дарвина. Если бы аппендикулярии возникли в ходе недавнего воспроизведения древнего сценария Гарстанга, они демонстрировали бы близкое родство с какой-либо одной группой современных асцидий. Однако это не так. Самый древний раскол в группе – между аппендикуляриями и всеми остальными членами группы. Это не доказывает, что Гарстанг был неправ. Однако, как заметил Питер Холланд, который сменил на должности Харди, это ослабляет его аргументацию – причем так, как не могли предвидеть ни Гарстанг, ни Харди.

Я оцениваю возраст сопредка № 24 в 565 млн лет. Это означает, что он был нашим

прародителем в 275-миллионном поколении. Но чем дальше, тем сложнее становится давать оценки. Сопредок №² 24 внешне мог напоминать личинку асцидии. Но, вопреки мнению Гарстанга, сейчас кажется вполне вероятным, что взрослые асцидии появились в эволюции позднее, как и предположил Дарвин. Он считал, что взрослые особи предкового вида выглядели как головастики. Одна ветвь потомков этого вида сохранила форму головастиков и дала начало рыбам. Другая ветвь обосновалась на морском дне и стала сидячим фильтратором, сохранив воспоминание о прежней взрослой стадии лишь в виде личинки.

К нам присоединяются ближайшие наши родственники среди беспозвоночных: морские звезды, морские ежи, офиуры и морские огурцы. Я называю их “марсианами”. Эти животные вместе с морскими лилиями, или криноидами (группа, почти полностью вымершая), составляют тип иглокожие (*Echinodermata*). “Прежде чем” присоединиться к нам, иглокожие были связаны с несколькими группами похожих на червей животных, которых ранее, в отсутствие молекулярных данных, относили к другим таксонам животного мира. Кишечнодышащих и родственных им животных (кишечнодышащие *Enteropneusta* и перистожаберные, или крыложаберные, – *Pterobranchia*) объединяли с асцидиями в группу протохордовые. Исходя из молекулярных данных, их объединяют с иглокожими в один надтип – *Ambulacrana*.

Теперь к *Ambulacrana* относят также интересного небольшого червя ксенотурбеллу (*Xenoturbella*). Ученые долго не понимали, к какой группе относить ксенотурбеллу: у нее отсутствует большинство признаков, которые должны быть у нормального червя, например полноценная выделительная система и сквозной пищеварительный канал. Зоологи долго перекидывали загадочного червя из одного типа в другой и почти отчаялись классифицировать его, когда в 1997 году кто-то объявил, что, несмотря на его внешний вид, тот представляет собой двустворчатого моллюска, родственного сердцевидкам. Это уверенное заявление основывалось на молекулярных данных: ДНК ксенотурбеллы очень похожа на ДНК сердцевидки. И, будто в подтверждение этого, у ксенотурбелл нашли яйца моллюсков типа. Однако выяснилось, что дело обстоит точно как в кошмаре современного следователя, когда ДНК подозреваемого оказывается загрязненной ДНК жертвы. Как выяснилось, ксенотурбелла содержала ДНК моллюска и яйца моллюска просто потому, что она питается этими моллюсками. Но после удаления ДНК моллюска обнаружился еще более удивительный факт: ксенотурбелла оказалась представителем *Ambulacraria*. Причем, возможно, это последний представитель группы, который присоединяется к ней “до” рандеву № 25. Согласно молекулярным данным, это происходит в позднем докембрии, около 570 млн лет назад. Я предполагаю, что сопредок №² 25 был нашим прародителем примерно в 280-миллионном поколении. Мы понятия не имеем, как он выглядел, однако ясно, что он был скорее похож на червя, чем на морскую звезду. Все говорит о том, что радиальная симметрия у иглокожих вторична и эволюционировала от двусторонней симметрии их предков – группы билатеральных животных (*Bilateria*).



Морские звезды и их родственники. Мы, хордовые, принадлежим к одной из основных ветвей животных, известных как вторичноротые. Данные молекулярных исследований показывают, что остальные 8100 видов вторичноротых формируют единую группу. Эта новая группа – амбулакральные (*Ambulacraria*) – имеет довольно сильную поддержку, хотя положение нескольких видов ксенотурбелл (*Xenoturbellida*) остается неясным.

На рис. (слева направо): морское яблоко (*Pseudocolochirus violacei*), съедобный морской еж (*Echinus esculentus*), красный астриас (*Asterias rubens*), офиура (*Ophiothrix*),

морская лилия (*Cenometra bella*), кишечно-дышащее (*Enteropneusta*).

Тип иглокожие включает около 6 тыс. современных видов. Эта группа может похвастаться палеонтологической летописью, уходящей в ранний кембрий. Среди этих ископаемых встречаются существа с причудливой асимметрией. “Причудливые” – вот, пожалуй, первое слово, которое приходит на ум при виде иглокожих. Мой коллега однажды назвал головоногих моллюсков (осьминогов, кальмаров и каракатиц) “марсианами”. Это верно, но, кажется, на роль марсианина лучше подходит морская звезда. “Марсианин” в данном случае – такое существо, которое собственным странным устройством помогает нам лучше понять, чем мы являемся – точнее, чем мы не являемся.

Большинство земных животных обладают билатеральной симметрией: у них есть передний и задний конец, левая и правая сторона. Морская звезда обладает радиальной симметрией: рот у нее посередине нижней стороны, а анальное отверстие – посередине верхней. Большинство иглокожих похожи друг на друга, однако сердцевидные и плоские морские ежи обладают некоторой двусторонней симметрией: у них есть передний и задний концы тела (благодаря чему они могут рыть ходы в песке). А у морской звезды пять концов тела (или даже больше), а не два, как у большинства земных животных (если вообще можно говорить здесь о концах тела). У земных животных, как правило, есть кровь. А морская звезда вместо нее прокачивает сквозь себя морскую воду. Большинство земных животных передвигаются с помощью мышц. А морские звезды двигаются с помощью уникальной гидравлической системы, в которой используется морская вода. Их органы движения – сотни крошечных “амбулакральных ножек”, которые расположены рядами вдоль лучей на нижней стороне тела. Каждая ножка выглядит как щупальце с маленькой круглой присоской на конце. Одной ножки недостаточно, чтобы переместить животное, но слаженная работа множества ножек обеспечивает медленное, но уверенное движение. Амбулакральная ножка растягивается гидравлическим давлением, которое производит небольшая ампула у ее основания. Каждая амбулакральная ножка обладает циклической активностью, работая как крошечная нога. Приложив усилие, ножка освобождает свою присоску, поднимается и перемещается вперед, после чего снова хватается присоской за опору и повторяет цикл.

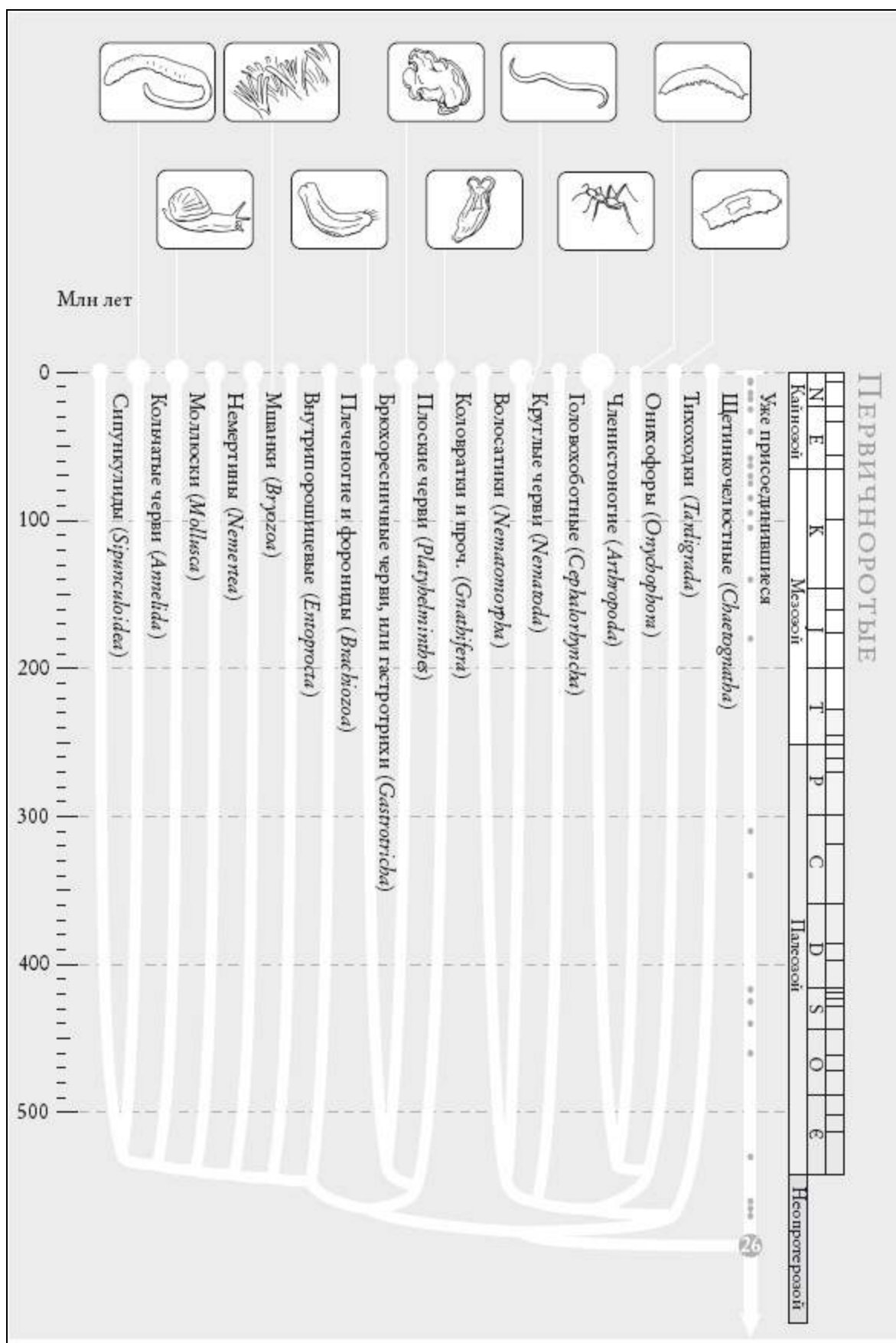
Тем же способом перемещаются и морские ежи, и морские огурцы. Однако роющие виды передвигаются как земляные черви: они вытягивают тело вперед с помощью сокращения мышц, а затем подтаскивают заднюю часть. Офиуры вместо амбулакральной системы используют для передвижения пять изгибающихся лучей, которые расходятся от практически круглого центрального диска. У морской звезды тоже есть мышцы, которые могут двигать лучами. Они используются, например, чтобы обхватывать добычу или раскрывать раковины мидий.

У “марсианских” животных (включая офиур, большинство морских ежей и морских звезд) понятие “переднего” конца тела неопределенно. В отличие от большинства земных животных, имеющих выраженный передний конец тела, на котором расположена голова, у морской звезды “ведущим” может быть любой из пяти ее лучей. Сотни амбулакральных ножек ухитряются согласованно двигаться курсом, избранным ведущим лучом. Однако роль ведущего может передаваться от одного луча к другому. Координация движений достигается благодаря нервной системе, однако она совсем не похожа на привычные нам. У большинства животных основой нервной системы служит длинный нервный тяж, который проходит вдоль спинной стороны тела (как наш спинной мозг). Иногда тяж проходит вдоль брюшной

стороны, и в этом случае он нередко двойной, с лестничными перетяжками между правой и левой сторонами (как у червей и всех членистоногих). У обычного земного животного от главного продольного тяжа отходят боковые нервы, нередко расположенные парами в каждом сегменте тела. Кроме того, в типичной нервной системе есть ганглии – локальные утолщения, крупнейшие из которых удостоиваются звания мозга. Нервная система морской звезды устроена совсем иначе. Как нетрудно догадаться, она радиальная. Вокруг рта у морской звезды сплошное кольцо, от которого расходятся пять (или больше, в зависимости от числа лучей) нервных тяжей, по одному на каждый луч. Амбулакральными ножками каждого луча управляет расположенный в нем нервный тяж.

Помимо амбулакральных ножек, у некоторых видов есть также сотни педицеллярий, рассеянных по нижней поверхности лучей. На конце педицеллярий расположены крошечные щипчики для ловли добычи и защиты от мелких паразитов.

Хотя *Ambulacrana* похожи на марсиан, они, тем не менее, наши близкие родственники. Лишь 4 % земных животных ближе к нам, чем морские звезды.



Первичноротые. К 60 тыс. известных видов вторичноротых присоединяется более миллиона первичноротых. Учтены недавние радикальные перестановки, внесенные генетическими исследованиями. Две основные группы сейчас считаются общепринятыми, но порядок ветвления в них остается неопределенным. Особенно сомнителен порядок ветвления семи линий слева (спиральные, *Lophotrochozoa*).

На рис. (слева направо): пескожил (*Arenicola*), виноградная улитка (*Helix aspersa*), мшанка, гастротриха (*Chaetonotus simrothi*), плоский червь-зебра (*Pseudoceros dimidiatus*),

антарктическая бделлоидная коловратка (*Philodina gregaria*), нематода, муравей-листорез (*Atta*), онихофора (*Peripatopsis moseleyi*), тихоходка.

В ГЛУБИ ВРЕМЕН, ГДЕ ИСКОПАЕМЫЕ ПОЧТИ НИЧЕМ не в состоянии нам помочь, мы можем положиться лишь на “молекулярные часы”. К счастью, эта техника совершенствуется. “Молекулярные часы” подтверждают правоту специалистов по сравнительной анатомии, точнее, по сравнительной эмбриологии. Согласно этой точке зрения, царство животные разделено на два подраздела: вторичноротые (*Deuterostomia*) и первичноротые (*Protostomia*).

Здесь на помощь приходит эмбриология. Большинство животных в своем эмбриональном развитии проходит стадию *гастроуляции*. Выдающийся эмбриолог и ниспровергатель авторитетов Льюис Уолперт говорил:

Самым важным моментом в вашей жизни является не рождение, не брак и не смерть, а гастроуляция.

Гастроуляция – один из ранних этапов развития животных. Как правило, перед гастроуляцией эмбрион представляет собой полый шар из одного слоя клеток – *бластулу*. Во время гастроуляции стенка этого шара вминается, образуя чашу с двуслойными стенками. Затем просвет чаши сокращается, образуя маленькое отверстие – *бластопор*. Эту стадию проходят эмбрионы большинства животных, следовательно, это очень древний признак. Вы, наверное, догадались, что бластопор впоследствии становится одним из двух основных отверстий тела животного. В том, как это происходит, и заключается разница между вторичноротыми (пилигримы, с которыми мы встретились до рандеву № 26, включая нас самих) и первичноротыми (огромная группа пилигримов, которая присоединяется к нам на рандеву № 26).

В эмбриологии вторичноротых бластопор в конечном счете становится анальным отверстием (по крайней мере, анальное отверстие развивается в непосредственной близости от бластопора). Рот развивается позднее, как отдельное отверстие на другом конце пищеварительного канала. У первичноротых все иначе: у некоторых бластопор становится ртом, а анальное отверстие развивается позднее, а у других бластопор сначала представляет собой длинную щель, которая впоследствии замыкается посередине, так что на одном конце образуется рот, а на другом – анальное отверстие. *Protostome* означает “сначала рот”, а *Deuterostome* – “рот потом”.

Эта традиционная эмбриологическая классификация животных подтверждается современными молекулярными данными. Животные действительно делятся на вторичноротых (мы и похожие на нас животные) и первичноротых (все остальные). Однако сегодня некоторые типы животных, прежде относившиеся к вторичноротым, на основе молекулярных данных включены в группу первичноротых. Это три типа лофофоратов (*Lophophorata*): фороиды (*Phoronida*), плеченогие (*Brachiopoda*) и мшанки (*Bryozoa*). Сейчас их объединяют с моллюсками и кольчатыми червями в группу спиральные первичноротые (*Lophotrochozoa*). (Не утруждайте себя запоминанием слова “лофофораты” – я упоминаю его лишь потому, что некоторые зоологи удивились бы, не обнаружив его в главе, посвященной вторичноротым.) Некоторые животные не принадлежат ни к

первичноротым, ни к вторичноротым, но о них – позднее.

Рандеву № 26 – самое крупное из всех. Это даже не рандеву, а гигантский съезд. К сожалению, настолько древние события очень трудно датировать. Мое предположение – 590 млн лет назад, однако у этой оценки большая погрешность. Сопредок № 26 является нашим прародителем в 300-миллионном поколении – однако не стоит забывать, что эта оценка также приближительна. Первичноротые составляют подавляющее большинство животных. Поскольку мы принадлежим к вторичноротым, в книге я уделил им особое внимание. Первичноротые же присоединяются к нам все разом. Однако сами первичноротые расставили бы приоритеты иначе – и любой беспристрастный наблюдатель тоже.

Первичноротые включают гораздо больше типов, чем вторичноротые, в том числе самый крупный тип из всех. К первичноротым относятся моллюски, по числу видов вдвое превосходящие позвоночных. К ним относятся и три больших типа червей: плоские, круглые и кольчатые. Общее число видов этих червей втрое больше числа видов млекопитающих. Наконец, к первичноротым относятся членистоногие: насекомые, ракообразные, пауки, скорпионы, многоножки и несколько менее крупных групп. Одни насекомые составляют, по самым скромным оценкам, три четверти всех видов животных, а, возможно, и больше. По словам Роберта Ъэя, президента Королевского общества, в первом приближении все виды – насекомые.

До эпохи молекулярной систематики ученые классифицировали животных исходя из их анатомических и эмбриологических признаков. Из всех таксонов – вид, род, отряд, класс и так далее – тип всегда имел особый статус. В один тип объединялись животные, явно родственные друг другу. А животные разных типов были слишком разными, чтобы всерьез рассматривать их родство. Типы, как тогда казалось, разделяла пропасть. Однако молекулярные данные указывают на то, что типы связаны друг с другом гораздо теснее, чем принято думать. В известном смысле это всегда было очевидно: никто не считает, что разные типы животных независимо возникли из первичной слизи. Всегда было ясно, что типы животных должны связывать те же иерархические отношения, которые связывают таксоны внутри этих типов. Просто до поры связи, уходящие вглубь времен, было трудно увидеть.

Имелись, конечно, и исключения. Надтиповые таксоны первичноротых и вторичноротых выделялись на основе эмбриологических данных уже давно. В пределах группы первичноротых кольчатые черви (сегментированные земляные черви, пиявки и многощетинковые черви) давно объединялись с членистоногими по признаку сегментированности тела. Правда, как мы скоро увидим, это объединение оказалось ошибочным: сегодня кольчатых червей группируют с моллюсками. Ученых давно смущало, что личинки морских кольчатых червей похожи на личинок многих морских моллюсков. Их даже называли одинаково: *трохофорные* личинки. Если сближение кольчатых червей с моллюсками соответствует истине, это значит, что сегментированный план строения тела был изобретен в эволюции дважды: кольчатыми червями и членистоногими. А трохофорная личинка, в таком случае, была унаследована кольчатыми червями и моллюсками от общего предка. Группировка кольчатых червей с моллюсками и их отделение от членистоногих – это один из самых больших сюрпризов, который молекулярная биология преподнесла зоологам, воспитанным на морфологической систематике.

Согласно молекулярным данным, первичноротые подразделяются на две или даже три основные группы: я буду называть их надтипами. Эта классификация пока не является

общепризнанной, но я буду следовать ей, допуская, что она может оказаться ошибочной. Два основных надтипа – линияющие (*Ecdysozoa*) и спиральные (*Lophotrochozoa*). Третий надтип, *Platyzoa*, не так широко признан, и некоторые ученые предпочитают объединять его с *Lophotrochozoa*. Я буду следовать разделению на три указанных надтипа.

Линяющие (*Ecdysozoa*) обязаны названием своей склонности к линьке (от греч. “избавляться от одежды”). К линияющим относятся насекомые, ракообразные, многоножки, трилобиты и другие членистоногие, то есть значительная часть первичноротых. Таким образом, линияющие составляют более трех четвертей царства животных.

Членистоногие процветают и на суше (особенно насекомые и пауки), и в море (ракообразные, а в древности – трилобиты). Членистоногие никогда не достигали таких огромных размеров, как некоторые позвоночные. Единственное исключение составляют ракоскорпионы (*Euryptenda*), предположительно терроризировавшие палеозойских рыб. Небольшие размеры тела у членистоногих часто связывают с ограничениями, которые накладывает панцирь наружного скелета. Конечности конструируются из жестких трубок на шарнирах. Такая броня позволяет им расти лишь во время линьки: регулярно сбрасывать панцирь и выращивать новый, большего размера. Как ракоскорпионам удалось преодолеть это ограничение, мне не вполне понятно.

До сих пор продолжаются споры о классификации подгрупп членистоногих. Некоторые зоологи придерживаются точки зрения, согласно которой насекомые группируются с многоножками, *Mynapoda* (губоногие и двупарноногие многоножки и их родственники), и отделены от ракообразных. Однако большинство ученых сейчас объединяет насекомых с ракообразными и оставляет многоножек и пауков за пределами группы. Все согласны с тем, что пауки и скорпионы, включая ракоскорпионов, относятся к группе хелицерных (*Chelicerata*). Живое ископаемое мечехвост (*Limulus*) также относится к хелицерным, несмотря на внешнее сходство с вымершими трилобитами, выделенными в самостоятельную группу.

Наряду с членистоногими в состав линияющих включают также две небольшие группы: онихофоры (*Onychophora*) и тихоходки (*Tardigrada*), которых иногда называют панартроподами. Онихофор, например перипатуса (*Peripatus*), сейчас относят к группе лопастеногих (*Lobopodia*). Эта группа широко представлена в палеонтологической летописи (см. “Рассказ Онихофоры”). Перипатус напоминает симпатичную гусеницу, хотя у него есть сильный конкурент: тихоходки. Когда я вижу тихоходку, у меня возникает желание сделать ее домашним животным. Тихоходок иногда называют “водяными медведями”, и они действительно напоминают медвежат. Правда, этих “медвежат”, неуклюже покачивающих коротенькими ножками, нельзя увидеть без микроскопа.

Другой крупный тип надтипа линияющих – черви нематоды (*Nematoda*). Они также очень многочисленны, о чем писал американский зоолог Ральф Бухсбаум:

Если бы... не осталось ничего, кроме нематод, мир остался бы смутно узнаваемым... В нем по-прежнему были бы горы и холмы, долины и реки, озера и океаны – затянутые пленкой нематод. Деревья по-прежнему стояли бы прозрачными рядами вдоль улиц и магистралей. Мы смогли бы понять, где располагались растения и животные, и, имея достаточно знаний, во многих случаях смогли бы определить даже их видовую принадлежность – благодаря оставшимся на них нематодным паразитам.

Когда я впервые прочитал книгу Бухсбаума, меня привел в восторг этот образ. Сейчас я настроен скептически. Так что просто скажу: нематоды вездесущи.

Более мелкие типы в составе линяющих включают различных червей, в том числе приапулид (*Pnapulida*). Это название довольно точно отражает их внешний вид, хотя чемпионом в этом отношении является гриб с латинским названием *Phallus* (дождитесь randevу № 34). Сегодня приапулид уже не группируют с кольчатыми червями, что на первый взгляд удивительно.

Хотя группа спиральных уступает по численности линяющим, она все же превосходит по числу видов группу вторичноротых, к которой относимся мы. К спиральным относятся два крупных типа: моллюски и кольчатые черви. Кольчатых червей легко отличить от нематод, так как кольчатые черви сегментированы, подобно членистоногим. Их тело составлено из сегментов, как поезд из вагонов. Многие органы, например ганглии и кровеносные сосуды, окружающие пищеварительный канал, повторяются в каждом сегменте. Так же устроены и членистоногие, особенно губоногие и двупарноногие многоножки, у которых все сегменты почти идентичны. У омара или, например, краба сегменты отличаются друг от друга, но при этом все равно видно, что их тело сегментировано в продольном направлении. У их предков сегменты были более единообразными, как у мокрицы или многоножки. Кольчатые черви в этом отношении похожи на мокриц и многоножек, хотя их ближайшие родственники – несегментированные моллюски. Самые известные кольчатые черви – это дождевые черви. В Австралии мне посчастливилось увидеть гигантских дождевых червей (*Megascolides australis*), длина которых, говорят, достигает четырех метров.

К спиральным относятся и другие типы животных, похожих на червей, например немертины (не путать с нематодами). Сходство названий осложняется существованием еще двух типов: нематоморф (*Nematomorpha*) и немертодерматид (*Nemertodermatida*). “Нема” или “нематос” по-гречески означает “нить”, а Немертес – имя морской нимфы. В общем, крайне неудачное совпадение. Как-то раз на школьной экскурсии по шотландскому побережью, которую вел наш замечательный учитель зоологии м-р И. Ф. Томас, мы нашли червя *Lineus longissimus*. Это немертина, которая, по легенде, может достигать 50 метров. Экземпляр был не менее 10 метров в длину – я, к сожалению, забыл точно, а м-р Томас потерял фотографию. Поэтому данный случай останется чем-то вроде рыбацкой байки.

Есть еще много типов более или менее похожих на червей животных. Но самый крупный и важный тип спиральных – моллюски (*Mollusca*): улитки, устрицы, аммониты, осьминоги и их родственники. Большинство моллюсков ползают со скоростью улитки, но есть и исключения. Кальмары – одни из самых быстрых пловцов и используют для движения реактивную тягу. Кальмары и родственные им осьминоги также являются мастерами по изменению окраски среди животных. В этом они превосходят даже хамелеонов. К кальмарам близки вымершие аммониты. У них, как и у современного наутилуса, были спирально закрученные раковины, обеспечивавшие животному плавучесть. Аммониты, некогда очень многочисленные, исчезли одновременно с динозаврами. Надеюсь, они тоже умели менять цвет.

Другая крупнейшая группа моллюсков – двустворчатые (*Bivalvia*): устрицы, мидии, гребешки. У двустворчатых одна очень сильная мышца, аддуктор, которая закрывает створки и удерживает их в сомкнутом состоянии для защиты от хищников. Не суйте ногу в створки гигантского моллюска тридакны (*Tridacna*): вы не вытащите ее никогда! К двустворчатым

относится корабельный червь *Teredo*, который использует свои створки как режущий инструмент, протачивая ходы в древесине – например, в деревянных судах и опорах пристаней. Вы наверняка видели их аккуратные круглые ходы. Также к двустворчатым относятся фолалды, или морские сверла (*Pholadidae*), которые проделывают ходы в камне.

Плеченогие (*Brachiopoda*) внешне похожи на двустворчатых моллюсков. Они также относятся к спиральным, но не являются близкими родственниками двустворчатых моллюсков. Одного из представителей этой группы – живое ископаемое лингулу (*Lingula*) – мы встретили в “Рассказе Двоякодышащей рыбы”. Хотя сейчас осталось лишь около 350 видов плеченогих, в палеозое они соперничали с двустворчатыми моллюсками. Сходство между ними весьма поверхностно: у двустворчатых моллюсков есть левая и правая створки, а у плеченогих – верхняя и нижняя. Таксономический статус плеченогих и двух других родственных “спиральных” групп – мшанок (*Bryozoa*) и форонид (*Phoronida*) – до сих пор является спорным. Я придерживаюсь современной классификации, которая включает их в группу спиральные *Lophotrochozoa* (это название частично образовано от латинского имени форонид). Некоторые зоологи традиционно относят их к вторичноротым. Но, подозреваю, они проиграют этот спор.

Третья крупная ветвь надтипа первичноротых – *Platyzoa*. Некоторые ученые относят их к спиральным. *Platy* значит “плоский”, и название *Platyzoa* образовано от названия одного из типов этой группы – плоских червей (*Platyhelminthes*). *Helminthes* означает “кишечный червь”, но хотя некоторые плоские черви действительно являются паразитами (ленточные черви и трематоды), многие из них ведут свободный образ жизни. Это ресничные черви, или турбеллярии (*Turbellaria*), которые бывают удивительно красивы. Не так давно некоторых животных, которые традиционно считали плоскими червями – например, бескишечных, – на основе молекулярных данных исключили из группы первичноротых.

Другие типы условно относят к *Platyzoa*, но это временное решение: ученые до сих пор не определились, как их классифицировать. Каждое из животных, принадлежащих к так называемым “малым типам”, по-своему уникально и заслуживает целой главы в учебнике по зоологии беспозвоночных. Нам, к сожалению, нужно спешить. Из “малых типов” я остановлюсь лишь на коловратках (*Rotifera*), которым есть что рассказать.



Силурийское плеченогое *Dolerthis*.

Коловратки такие крошечные, что сначала их группировали с одноклеточными. На самом деле это многоклеточные, довольно сложно устроенные животные. Одна из групп,

бделлоидные коловратки, замечательна тем, что никто никогда не видел их самцов. Это тема отдельного рассказа.

Итак, огромная толпа первичноротых пилигримов, стекающихся на рандеву из разных уголков мира, встречается с вторичноротыми – сравнительно небольшой группой, за судьбой которой мы наблюдали до сих пор. Облик их общего предка – сопредка № 26 – за давностью лет реконструировать чрезвычайно сложно. Скорее всего, он напоминал червя. Но это говорит лишь, что у него было вытянутое тело с двусторонней симметрией, с левой и правой, брюшной и спинной сторонами, с головой спереди и хвостом сзади. Некоторые ученые называют билатеральными (двусторонне-симметричными) всех животных, произошедших от сопредка № 26, и я тоже буду использовать это название. Почему червеобразная форма тела так распространена? Самые примитивные представители всех трех подгрупп первичноротых и самые примитивные вторичноротые имеют червеобразное тело. Послушаем рассказ о том, каково это – быть червем.

Сначала я хотел доверить рассказ червю-пескожилу. Однако он, к сожалению, проводит большую часть времени в своей U-образной норе. Мне же от рассказа нужно другое, а что – сейчас увидите. Поэтому лучше подойдет типичный червь, который ползает или плавает вперед головой и имеет четко обозначенные переднюю, заднюю, левую и правую стороны тела. Роль рассказчика возьмет на себя близкий родственник пескожила нерейс (*Nereis*), многощетинковый червь. В журнале для рыболовов за 1884 год сказано: “В качестве наживки используется влажная разновидность многоножки, называемая нерейдой”. Нерейс, разумеется, не многоножка, а многощетинковый червь – полихета. Он обитает в море и обычно ползает по дну, но в случае необходимости может плыть.

Рассказ Нереиса

Любое животное, которое двигается (то есть перемещается из точки А в точку Б, а не просто сидит на месте, машет отростками или перекачивает воду), нуждается в специализированном переднем конце. Мы будем называть его головой. Она первой встречается с чем-то новым. Поэтому разумно поместить рот именно на том конце, который первым встретится с пищей. Разумно сконцентрировать здесь и органы чувств: глаза, какие-нибудь усики, органы вкуса и обоняния. Соответственно, здесь нужно разместить и мозг – главный узел нервной системы: ведь он должен находиться возле органов чувств, там, где находится аппарат для захвата пищи. Таким образом, головной конец тела – это ведущий конец, на котором находится рот, основные органы чувств и мозг, если таковой имеется. Далее: разумно выбрасывать отходы жизнедеятельности где-нибудь возле заднего конца тела, подальше от рта, чтобы избежать повторного поглощения того, что только выделено. Однако все это неприменимо к радиально-симметричным животным, например морской звезде. Для меня остается загадкой, почему морская звезда и ее ближайшие родственники не пользуются этой системой устройства тела.

Вернемся к нашему первобытному червю. Мы разобрались с дифференциацией переднего и заднего конца тела. А как обстоит дело с дифференциацией верхней и нижней стороны тела? Почему у животных есть спинная и брюшная сторона? Причина аналогична, причем морской звезды это касается в той же степени, что и червя: сила тяжести. Нижняя сторона тела находится там, где дно, где тело испытывает наибольшее трение. А верхняя сторона тела расположена там, откуда приходит солнечный свет и откуда падают различные предметы. Маловероятно, что опасность будет одновременно угрожать и сверху, и снизу. Если и так, то эти опасности, скорее всего, окажутся совершенно разными. Поэтому у нашего примитивного червя должна быть специализированная верхняя, или спинная (дорсальная), сторона, и специализированная нижняя, или брюшная (вентральная), сторона. Ему не все равно, какая сторона будет обращена к дну, а какая – к небу.

Если объединить передне-заднюю дифференциацию с верхненижней, мы автоматически определим левую и правую сторону. Но, в отличие от двух других осей тела, наличие лево-правой оси не определяется прагматическими соображениями. Угроза с равной вероятностью может явиться как справа, так и слева. Шансы найти пищу слева или справа также равны. Поэтому никаких причин для появления различий между правой или левой сторонами тела нет. Асимметричные конечности и мышцы будут лишь мешать животному, заставляя его двигаться по кругу, а не по прямой.

Показательно, что самое яркое исключение из этого правила является вымышленным. В Шотландии есть легенда о диком существе хаггис, живущем в горах. Вдоль одной половины тела у него короткие лапы, а вдоль другой – длинные, поэтому он бежит по крутым склонам гор только в одном направлении. Из реальных животных лучший пример, который я могу подобрать, – это бриллиантовый кальмар, живущий в австралийских водах. Левый глаз у него гораздо крупнее правого. Животное плавает под углом 45° , причем большой телескопический глаз высматривает добычу наверху, а маленький правый следит за хищниками внизу. Еще одно асимметричное животное – кривоносый зуек. У этой новозеландской птицы клюв заметно изогнут вправо. Зук в поисках добычи разбрасывает им прибрежную гальку. Четко выраженная асимметрия наблюдается и у манящих крабов:

одна клешня у них сильно увеличена и используется для сражений, точнее для демонстрации способности к сражениям. Но, пожалуй, самую удивительную историю об асимметрии в животном мире рассказал мне Сэм Терви. У ископаемых трилобитов часто находят следы укусов, указывающие на то, что они едва избежали хищников. Любопытно, что около 70 % этих следов расположены с правой стороны тела. То ли трилобиты имели асимметричное зрение, как бриллиантовые кальмары, то ли хищники, как манящие крабы, нападали лишь с одной стороны.

Но эти примеры – исключения из правила. Я упоминаю о них лишь ввиду их редкости и контраста, который они составляют с симметричным миром примитивного червя и его потомков. У нашей ползающей архетипической модели есть левая и правая сторона тела, которые являются зеркальными отражениями друг друга. Органы у такого животного закладываются парами. Поэтому исключения вроде бриллиантового кальмара обращают на себя внимание.

Кстати, о глазах. Были ли они у первого двусторонне-симметричного животного? Недостаточно сказать, что у всех современных потомков сопредка № 26 есть глаза: они бывают разными. По некоторым оценкам, “глаз” независимо эволюционировал более 40 раз у различных представителей царства животных.

Чтобы было легче найти ответ, позвольте заметить, что глаз, по сути, не светочувствительный орган, а оптический прибор, формирующий изображение. Оптические системы камерного глаза позвоночных и фасеточного глаза ракообразных эволюционировали независимо, основаны на разных принципах, однако происходят от одного и того же органа общего предка (сопредка № 26) – видимо, некоторой разновидности глаза.

Доказательство этого, причем убедительное, предоставляет генетика. У дрозофилы есть ген *eyeless* (“безглазый”). Генетики имеют привычку называть гены по эффекту, который дает мутация. Ген *eyeless* в нормальных условиях не соответствует своему названию, поскольку отвечает за формирование глаз. Однако когда в нем появляется мутация, процесс нарушается, и мушки оказываются без глаз. Отсюда и название. Такая система названий генов сбивает с толку, и поэтому я вместо *eyeless* буду использовать сокращение *eu*. Ген *eu* в норме отвечает за формирование глаз: мы знаем это, потому что при нарушениях его работы глаза не развиваются. И здесь начинается самое интересное. У млекопитающих есть похожий ген *Pax6*, также известный у мышей как *small eye* (“маленький глаз”), а у людей как *aniridia* (“без радужки”). Эти названия также отражают негативный эффект мутантной формы гена.

Последовательность ДНК гена *aniridia* человека сильнее схожа с геном *eu* дрозофилы, чем с любым другим геном человека. Судя по всему, дрозофилы и люди унаследовали эти гены от сопредка № 26. (Далее я буду называть этот ген *eu*.) Вальтер Геринг и его коллеги провели в Швейцарии интереснейший эксперимент: внедрили мышинный эквивалент гена *eu* в эмбрионы дрозофилы. Результат оказался поразительным. Когда ген внедряли в ту часть эмбриона, которая в будущем формировала ногу, у мушки на ноге развивался дополнительный “эктопический” глаз. Причем глаз этот был фасеточным, то есть мушиным. Не думаю, что дрозофила могла им видеть, однако по всем признакам это был полноценный фасеточный глаз. Похоже, ген *eu* дал инструкцию: “Здесь нужно поместить глаз – такой, какой мы всегда выращиваем”. Тот факт, что соответствующие гены у мыши и дрозофилы не только похожи по последовательности ДНК, но и отвечают за развитие глаз у обоих видов,

говорит в пользу того, что такой ген имелся и у сопредка № 26. Кроме того, это позволяет предположить, что сопредок № 26 обладал зрением, пусть даже это означало лишь способность различать свет и темноту. Думаю, когда мы изучим больше генов, такие же выводы можно будет сделать для других частей тела. Отчасти это произошло, и мы поговорим об этом в “Рассказе Дрозофилы”.

Мозг, расположенный на переднем конце тела, должен иметь связь с остальными его частями. Для червеобразного животного разумно осуществлять эту связь через “магистральный кабель” – нервный ствол вдоль тела. Через определенные промежутки от ствола отходят ответвления, которые обеспечивают контроль над частями тела и собирают информацию. У билатерально-симметричных животных, например нереиса и рыб, нервный ствол может располагаться выше или ниже пищеварительного тракта. Здесь мы встречаемся с одним из основных различий между нами, вторичноротыми, и первичноротыми животными. У нас нервный ствол проходит вдоль спинной стороны тела. А у типичного первичноротого, например нереиса и многоножки, он на брюшной стороне, под кишечником.

Если сопредок № 26 был похож на червя, то его нервный ствол, скорее всего, располагался либо на дорсальной, либо на вентральной стороне тела. Я не могу утверждать, что дорсальное расположение нервного ствола – неотъемлемый признак вторичноротых, а вентральное – признак первичноротых. Эти группы совпадают не полностью. Так, кишечноротых (загадочных вторичноротых, которые прибыли на рандеву № 25 вместе с иглокожими) трудно классифицировать по этому признаку. По мнению некоторых ученых, кишечноротые обладают брюшным нервным стволом, как первичноротые. А на основании других признаков их относят к вторичноротым. Позвольте мне вместо этого разделить животных на *дорсокорд* и *вентрикорд*. Дорсокорды – это все вторичноротые. К вентрикордам относятся преимущественно первичноротые, плюс некоторые ранние вторичноротые, включая, вероятно, и кишечнодышащих. Иглокожие с их радиальной симметрией в эту классификацию не укладываются. Судя по всему, вторичноротые некоторое время спустя после жизни сопредка № 26 оставались вентрикордами.

Различие между дорсокордами и вентрикордами не ограничивается расположением нервного ствола. У дорсокорд сердце брюшное, у вентрикорд – спинное и качает кровь по основной спинной артерии. Эти и другие признаки позволили французскому зоологу Этьену Жоффруа Сент-Илеру в 1820 году предположить, что позвоночное – это по сути перевернутое членистоногое или дождевой червь. Уже после Дарвина и признания теории эволюции зоологи не раз высказывали мнение, что план строения тела позвоночных унаследован от червеобразного предка, который в буквальном смысле перевернулся.

Именно этой теории я сейчас придерживаюсь. Альтернативная точка зрения, согласно которой червеобразный предок постепенно перестроил свою анатомию, не меняя положения тела, кажется мне менее правдоподобной: это потребовало бы большого количества кардинальных внутренних перестроек. Я считаю, что сначала изменилось его поведение – по эволюционным меркам, внезапно, – а после произошли все эволюционные изменения. Как и во многих других случаях, эта теория поддерживается современными примерами. Один из них – рачок артемия.

Рассказ Артемии

Артемии (*Artemia*) и родственные ей жаброногие – это ракообразные, которые плавают на спине, и их нервный ствол (“исходная” брюшная сторона) находится на стороне тела, обращенной к поверхности воды. Синодонтис-перевертыш, или сомик-перевертыш (*Synodontis nigriventris*), – вторичноротое животное, которое делает то же самое, только наоборот. Эта рыба плавает на спине, и ее главный нервный ствол расположен на той стороне тела, которая ближе к дну, то есть на “истинной” спинной стороне. Я не знаю, зачем переворачиваются артемии, но синодонтисы плавают вверх тормашками потому, что собирают пищу с поверхности воды или нижней стороны плавающих листьев. Видимо, когда-то одна рыба обнаружила, что это хороший источник пищи, и научилась переворачиваться. Предполагаю, что в последующем естественный отбор благоприятствовал особям, лучше всех исполнявшим этот трюк^[92]. Их гены были “подхвачены” обучением, и теперь им и в голову не приходит плавать иначе.

Переворачивание артемии – недавнее воспроизведение события, которое произошло, кажется, более 500 млн лет назад. Древнее, давно исчезнувшее червеобразное животное с брюшным нервным стволом и спинным сердцем, как у первичноротых, в один прекрасный день перевернулось и начало плавать или ползать, как артемия. Зоолог, которому посчастливилось бы присутствовать при этом, скорее умер бы, чем стал бы считать брюшной нервный ствол спинным только потому, что тот оказался на верхней стороне тела. Ведь зоологическая наука указывала бы на то, что нервный ствол по-прежнему является брюшным. В пользу этого говорило бы и типичное для первичноротых расположение остальных органов. Точно так же этот зоолог решил бы, что сердце перевернувшегося червя является во всех смыслах “спинным” – несмотря на то, что теперь оно располагалось на нижней стороне тела.

За миллионы лет плавания или ползания вверх тормашками естественный отбор перестраивает органы и структуры тела так, что они начинают соответствовать постоянно перевернутому положению тела. И в конечном счете (в отличие от артемии, которая перевернулась совсем недавно) следы исходного расположения тела исчезают. А зоологи, увидев потомков первого животного-индивидуалиста после нескольких десятков миллионов лет жизни вверх тормашками, задумались бы о пересмотре понятий “спинной” и “брюшной”. Ведь многие анатомические признаки за это время успели бы сильно измениться.

Еще одно “перевернутое” животное – калан, который часто плавает на спине, особенно когда камнями разбивает на животе раковины. Гребляки (разновидность клопов) плавают на спине постоянно. Они похожи по характеру передвижения на жуков-вертячек – с той разницей, что вертячки плавают спиной вверх.

А теперь представьте, что потомки современных гребляков или артемий, с одной стороны, и потомки современного синодонтиса, с другой, будут плавать 100 млн лет вверх тормашками. Весьма вероятно, что каждый из них в итоге даст начало новому таксону, у представителей которого план строения тела радикально изменится благодаря привычке плавать. И зоологи будущего, не зная эволюционной истории этих животных, назвали бы нервный ствол потомков артемии “спинным”, а потомков синодонтиса-перевертыша – “брюшным”.

Из “Рассказа Нерейса” мы узнали, что верх и низ существенно различаются, и эти различия закрепляет естественный отбор. Со временем то, что было “зоологической” брюшной стороной, все сильнее походит на “зоологическую” спинную сторону, и наоборот. Я думаю, именно это произошло в линии, ведущей к позвоночным, и поэтому у нас спинной нервный ствол и брюшное сердце. Молекулярная эмбриология предоставляет некоторые доказательства этого – например способ экспрессии генов, определяющих дорсовентральную ось. (Эти гены немного похожи на *Нох-гены* – см. “Рассказ Дрозофилы”.)



Синодонтис-перевертыш (*Synodontis nigriventris*).

Синодонтис-перевертыш, хотя он начал плавать вверх тормашками совсем недавно, уже сделал шаг в этом эволюционном направлении. Его латинское название – *Synodontis nigriventris*. (*Nigriventris* означает “темный живот”.) Одно из основных отличий верха от низа – направление солнечных лучей. Свет всегда падает сверху. Это определяет наше восприятие твердых трехмерных предметов. Равномерно окрашенный объемный предмет, например червь или рыба, выглядит светлее сверху и темнее снизу. Я не имею в виду четко очерченную тень. Градиент затенения, от светлого сверху к темному снизу, отражает изгибы тела.

Этот принцип действует и наоборот. Взгляните на фотографию лунных кратеров: она напечатана вверх тормашками. Если ваш глаз (точнее, мозг) работает так же, как и мой, то вы увидите кратеры в виде холмов. Переверните книгу – и “холмы” снова превратятся в кратеры, которыми они и являются.

В одном из своих первых экспериментов в аспирантуре я показал, что только что вылупившиеся цыплята, судя по всему, воспринимают свет так же. Когда им показывали фотографии зерен, они предпочитали клевать как бы освещенные сверху. Если фотографию переворачивали, они переставали клевать. То есть цыплята, по-видимому, “знают”, что свет падает сверху. Но ведь они только что вылупились! Неужели усвоили этот урок за три дня? Звучит вполне разумно, но я экспериментально показал, что это не так. Я выращивал птенцов в специальной клетке, в которую свет проникал лишь снизу. По идее, клевание зерен в перевернутом мире должно было научить их предпочитать перевернутые фотографии зерен. Однако они вели себя как обычные птенцы. Судя по всему, восприятие объемных предметов запрограммировано в генах птенцов, то есть является “врожденным”. У нас же, мне кажется, такое восприятие формируется в процессе обучения.



Кратеры на обратной стороне Луны.

Каким бы образом ни возникало такое восприятие объема, ясно, что эта иллюзия очень сильна. Именно на ней основан тип камуфляжа, который называют скрадывающей противотенью. Посмотрите на рыбу, вытасченную из воды, и вы увидите, что живот у нее гораздо светлее спины. Спина может быть темно-коричневой или серой, а живот всегда светло-серый, иногда переходящий в белый. Это способ маскировки, основанный на противодействии градиенту затенения, который характерен для объемных предметов. Рыба, которая пользуется такой маскировкой, в падающем сверху свете будет казаться плоской. Обычному градиенту – от светлого сверху к темному снизу – будет противопоставлен маскировочный градиент цвета – от светлого снизу к темному сверху.

Специалисты по систематике нередко описывают вид по музейным экземплярам. Вероятно, поэтому видовое название сомика-перевертыша – *nignventns*, а не *mvertus* (или как там по-латыни “вверх тормашками”). Если посмотреть на синодонтиса-перевертыша, можно заметить *обратную* скрадывающую противотень. Его живот, обращенный к небу, темнее спины, обращенной к речному дну. Обратная скрадывающая противотень – одно из изящных исключений, которые подтверждают правило. Первый сомик, который решил плавать вверх тормашками, был бы очень заметен. Его естественная окраска в сочетании с затенением, которое дает падающий сверху свет, сделала бы его сверхъестественно объемным. Неудивительно, что вслед за поведением в ходе эволюции изменился градиент окраски.

Рыбы – не единственные животные, использующие скрадывающую противотень. У моего учителя Николаса Тинбергена (прежде чем он променял Нидерланды на Оксфорд) был ученик по имени Лендерт де Рейтер. Тинберген предложил ему заняться изучением скрадывающей противотени у гусениц. Многие виды используют этот прием маскировки для защиты от хищников (в их случае – от птиц). Эти гусеницы имеют красивую скрадывающую окраску, благодаря которой при обычном освещении они выглядят более плоскими, чем они есть. Де Рейтер брал ветки, на которых сидели гусеницы, и переворачивал их. Гусеницы тут же становились гораздо заметнее, потому что приобретали объем. И чаще становились добычей птиц.

Если бы де Рейтер заставил синодонтиста плавать “зоологической” дорсальной стороной кверху, как нормальные рыбы, тот стал бы гораздо более объемным. Обратная скрадывающая окраска у сомиков – вот пример анатомического изменения, которое последовало за переменной поведения. А представьте, как изменится их анатомия через 100 млн лет! Понятия “спинной” и “брюшной” стороны отнюдь не незыблемы. Они легко меняются местами, и, думаю, именно это произошло на заре истории дорсокордовых. Держу пари, что у сопредка № 26 основной нервный ствол проходил вдоль брюшной стороны тела, как у любого первичноротого. Таким образом, мы представляем собой видоизменившихся червей, которые произошли от древнего аналога артемии, по какой-то причине перевернувшейся вверх тормашками.

Мораль “Рассказа Артемии” такова. Самые крупные эволюционные преобразования, вероятно, начинались с перемены поведения. Возможно, сначала эти изменения даже не были запрограммированы генетически и лишь потом подхватывались эволюцией генов. Мне бы хотелось думать, что аналогичную историю можно рассказать о первом летающем предке птиц, первой вышедшей на сушу рыбе, первом вернувшемся в воду предке китов. Перемена поведения первого животного-авантюриста впоследствии подхватывается эволюцией, которая корректирует анатомические признаки в соответствии с новым поведением.

Рассказ Листореза

Муравьи (как и люди во времена аграрной революции) самостоятельно придумали город. Гнездо муравьев-листорезов (*Atta*) по численности населения может превышать Большой Лондон. Это сложное подземное сооружение 6 метров в глубину и 20 метров в окружности с небольшим куполом на поверхности. Это огромный город с сотнями, даже тысячами камер, которые соединяются сетью туннелей. Город живет благодаря листьям, которые рабочие муравьи нарезают и приносят домой (см. вкладку). Причем листья не едят ни муравьи (хотя они и высасывают часть сока), ни их личинки. Вместо этого рабочие аккуратно складывают листья в кучи, получая в итоге компост для грибных “садов”. Вздутиями грибных гиф муравьи, точнее их личинки, и питаются. Подрезая гифы, муравьи предотвращают формирование у грибов спороносных плодовых тел (части грибов, которые едим мы). Таким образом, размножение грибов полностью зависит от муравьев. В ходе эволюции эти грибы разучились жить где-либо, кроме муравьиного гнезда, и это настоящий пример одомашнивания. Молодая муравьиная царица, покидающая гнездо, чтобы основать новую колонию, берет с собой образец грибной культуры для высевания.

Колония существует в конечном счете благодаря солнечному свету. Общая площадь поверхности листьев, идущих на компост, в крупной колонии измеряется акрами. Удивительно, что к выращиванию грибов независимо пришли также термиты – другая успешная группа насекомых, строящих города. Они получают компост из пережеванной древесины. Как и в случае муравьев, грибы, которые термиты разводят в своих гнездах, не растут более нигде и, похоже, “одомашнены”. В тех случаях, когда термиты все-таки позволяют грибу (*Termitomyces*) вырастить плодовые тела, они пробиваются наружу из стенок термитника. Говорят, они очень вкусны.

Некоторые группы муравьев независимо научились содержать “дойный скот” – тлей. В отличие от других симбиотических насекомых, живущих в гнездах муравьев и не приносящих последним пользы, тлей держат на открытом “выпасе”. Они, как и полагается тлям, сосут сок растений. Как и скот у человека, тли едят очень много, однако усваивают небольшое количество съеденного. Отходы, выделяющиеся с заднего конца тела тли, представляют собой сироп, который по питательности немногим уступает соку растения, поступающего в организм тли спереди. (Сироп, который не успевают съесть муравьи, падает с деревьев. Считается, что он вполне выступить в роли “манны небесной”.) Однако некоторые муравьи, не довольствуясь собирательством, начали “пасти” тлей. Они защищают тлей в обмен на разрешение “доить” их, собирая сироп прямо с анального отверстия.

Некоторые виды тлей, эволюционируя в тепличных условиях, утратили некоторые обычные защитные реакции. Есть данные и о том, что некоторые тли модифицировали задний конец тела так, что он стал похож на голову муравья. Дело в том, что у муравьев есть привычка передавать жидкую пищу изо рта в рот. Поэтому тлей, у которых задний конец тела похож на голову муравья, охотнее доят и, соответственно, защищают от хищников.

“Рассказ Листореза” – о том, что земледелие следует принципу отсроченного вознаграждения. Охотники-собиратели едят то, что поймали или собрали. Земледельцы не едят посевное зерно, не пьют воду для полива, а терпеливо ждут урожая. И муравей-листорез придумал это первым. “Посмотри на действия его, и будь мудрым” (Притчи 6:6).

Рассказ Кобылки

Теперь обсудим злободневную и деликатную проблему – расовую. В Европе живет два вида кобылок – *Chorthippus brunneus* и *C. biguttulus*, – которые настолько похожи, что и энтомологи не всегда могут их различить. Тем не менее, *Chorthippus brunneus* и *C. biguttulus* не скрещиваются, хотя их ареалы пересекаются. Это характеризует их как “хорошие” виды. Однако эксперименты показали, что самке достаточно услышать брачный призыв самца своего вида, помещенного в соседнюю клетку, чтобы она спарилась с самцом второго вида, думая, что слышала именно его. Спаривание дает фертильные гибриды. В естественных условиях описанная ситуация маловероятна.

Аналогичные опыты проводили со сверчками, используя температуру в качестве экспериментальной переменной. Разные виды сверчков стрекочут на разных частотах, но при этом частота стрекотания зависит от температуры. Поэтому, если у вас живут сверчки, вы можете положиться на них как на довольно точный термометр. К счастью, от температуры зависит не только частота стрекотания самцов, но и восприятие самок: изменения происходят синхронно, и это обычно предотвращает гибридизацию. В экспериментах самка, выбирая из двух самцов, стрекочущих при разных температурах, отдает предпочтение самцу “своей” температуры. А к самцу, поющему при другой температуре, она относится так, будто он принадлежит к чужому виду. Если нагреть самку, она предпочтет более “теплую” песню, даже если это будет означать выбор самца, принадлежащего к другому виду. Повторюсь, в природе этого обычно не происходит. Если уж самка слышит самца, это значит, что он достаточно близко и поэтому, скорее всего, его тело имеет ту же температуру.

У кобылок пение также зависит от температуры. Немецкие ученые провели ряд технически сложных экспериментов на кобылках *Chorthippus* (они взяли представителей других видов этого рода). Ученые прикрепили к насекомым термометры (термопары) и электронагреватели. Эти приборы были настолько малы, что экспериментаторы могли нагреть голову животного, не нагревая грудь, или нагреть грудь, не нагревая голову. Экспериментаторы изучали предпочтения самок, которым позволялось выбирать между самцами, стрекочущими при разной температуре. Оказалось, что для выбора самок важна температура головы. Однако частоту стрекотания определяет температура груди. К счастью, в природе не существует таких крошечных электронагревателей, и поэтому голова и грудь обычно имеют одну и ту же температуру у самцов и самок. Так что гибридизации не происходит.

Довольно часто встречаются пары родственных видов, которые в естественных условиях никогда не скрещиваются, однако способны на это при вмешательстве человека. Случай с *Chorthippus brunneus* и *C. biguttulus* – не единственный пример. В “Рассказе Цихлиды” мы говорили о рыбах, которые в монохроматическом свете переставали различать виды. То же часто происходит в зоопарках. Обычно биологи относят к разным видам таких животных, которые спариваются в искусственных условиях, но отказываются делать это в природе. Однако в отличие, например, от львов и тигров (которые в зоопарке могут скрещиваться, производя стерильных “лигров” и “тильвов”), кобылки двух видов, о которых мы говорили, внешне одинаковы. Судя по всему, они различаются только пением. И это единственное, что предотвращает гибридизацию и заставляет нас считать их отдельными видами. У людей все

наоборот. Сложно не заметить очевидные различия между популяциями и расами. Но при этом представители различных рас успешно скрещиваются, и все мы однозначно и безоговорочно считаем себя принадлежащими к одному виду.

Не существует однозначного определения “расы”. Иное дело – вид. Чтобы определить, принадлежат ли два животных к одному виду, мы используем общепризнанный критерий скрещиваемости. Конечно, всегда есть к чему придраться: например, животные не могут скрещиваться, если они одного пола, если они слишком молоды или слишком стары, если одно из них бесплодно. Но это уловки. В случае ископаемых, которые не могут скрещиваться по очевидным причинам, мы применяем этот критерий умозрительно. То есть оцениваем вероятность того, что два животных (если бы они были живыми, фертильными и принадлежали к разным полам) могли бы скрещиваться.

Критерий скрещиваемости дает виду уникальный статус в иерархии таксономических уровней. Следующий – род – является просто группой более или менее похожих видов. Нет объективного критерия, который определял бы, насколько должны быть похожи виды. То же верно и для более высоких уровней: семейства, отряда, класса, типа и промежуточных таксонов. Внутривидовые группировки – раса и подвид – более или менее взаимозаменяемы. Здесь тоже нет объективного критерия принадлежности двух людей к одной или к разным расам или критерия, который указывал бы количество рас. Здесь есть проблема, которая отсутствует на надвидовом уровне: скрещивание рас.

На пути к обособленности, то есть к нескрещиваемости, виды проходят стадию рас. Правда, это не всегда приводит к образованию новых видов.

Критерий скрещивания предельно четко определяет статус человеческих рас. Все современные расы скрещиваются друг с другом. Все мы относимся к одному виду: ни один уважающий себя биолог не будет с этим спорить. Но позвольте обратить ваше внимание на один факт. Все мы успешно скрещиваемся друг с другом, образуя непрерывный спектр межрасовых гибридов. Но при этом неохотно отказываемся от расистских стереотипов. Разве не логично было бы, учитывая наличие спектра промежуточных звеньев, перестать пытаться навесить на людей тот или иной ярлык? Ведь это абсурдно. Но, к сожалению, на деле все не так, и это о многом говорит.

У людей, которых в Америке принято считать “чернокожими”, бывает меньше восьмой доли африканской крови. Нередко их кожа настолько светла, что вполне укладывается в диапазон оттенков кожи тех, кого принято считать “белыми”. Взгляните на фотографию четырех американских политиков (*см. вкладку*). Двоих в наших газетах называют чернокожими, еще двоих – белыми. Представьте, что этот снимок увидел марсианин, не читающий газет, однако различающий оттенки. Он бы, конечно, сказал, что чернокожий на снимке лишь один. Однако почти все мы видим в Пауэлле чернокожего – даже на этой фотографии, где его кожа светлее, чем у Буша или Рамсфелда.



Колин Пауэлл и Даниэль арап Мои.

Проведем эксперимент. Возьмем цветную фотографию (см. вкладку), где Колин Пауэлл изображен с общепризнанно “белыми” мужчинами (условия освещения должны быть одинаковы). Выделим на лбу каждого прямоугольник и сравним. Мы убедимся, что разницы между цветом кожи Пауэлла и “белых” мужчин почти нет. В зависимости от освещения он будет казаться чуть светлее или темнее. А теперь снова взглянем на целую фотографию. Пауэлл тут же покажется нам “чернокожим”.

А вот настоящий чернокожий – Даниэль арап Мои, президент Кении. На этот раз “вырезки” абсолютно непохожи. Но на целой фотографии мы увидим Пауэлла “чернокожим”. Репортаж с этой фотографией Пауэлла, посвященный его встрече с Мои в мае 2001 года, указывает на то, что в Африке его воспринимают точно так же.

Почему люди мирятся с очевидным противоречием иллюстрации утверждению “он чернокожий” (таких примеров очень много)? Во-первых, мы почему-то не желаем отказываться от деления на расы, даже если речь идет о людях, чье смешанное происхождение делает его бессмысленным, и даже если оно не имеет никакого отношения к делу.

Во-вторых, мы обычно не определяем людей как принадлежащих к смешанной расе. Вместо этого мы предпочитаем относить их либо к одной расе, либо к другой. Некоторые американцы имеют чисто африканское происхождение, а некоторые – чисто европейское (оставим в стороне тот факт, что в конечном счете у всех нас африканское происхождение). Возможно, иногда удобно называть людей соответственно “чернокожими” и “белыми”. Я не особенно возражаю. Однако многие (причем таких людей, возможно, больше, чем мы думаем) имеют и чернокожих, и белых предков. Если использовать цветовую классификацию, многие из нас займут “промежуточное” положение. Тем не менее общество настаивает на четком делении. Это пример “тирании дискретного мышления” (см. “Рассказ Саламандры”). Американцам постоянно приходится заполнять анкеты, в которых они должны поставить крестик в одну из пяти клеток: европеоид, афроамериканец, латиноамериканец, индеец или другой. В этих анкетах нет варианта – смешанное происхождение. Но ведь сама идея этих граф противоречит истине, которая состоит в том, что многие люди, если не большинство, – сложный набор перечисленных категорий. Меня эти анкеты раздражают. Хочется либо вовсе отказаться их заполнять, либо добавить

собственный вариант: “человек”. Особенно когда этот раздел в анкете трусливо назван “Этническая принадлежность”.

В-третьих, название “афроамериканцы” у меня ассоциируется с терминологией генетической доминантности. Когда Мендель скрестил морщинистый горох с гладким, потомство первого поколения было гладким. Гладкий – это “доминантный” признак, а морщинистый – “рецессивный”. В первом поколении у всего потомства был один гладкий аллель и один морщинистый, но при этом семена внешне были идентичны семенам гороха без “морщинистых” генов. Когда англичанин женится на африканке, их дети приобретают промежуточный цвет кожи и большинство других признаков. То есть дело обстоит совсем не так, как в случае с горохом. Однако все мы знаем, что общество назовет таких детей “черными”. Темный цвет кожи не является генетическим доминантным признаком, как гладкие семена у гороха. Но восприятие обществом темного цвета кожи ведет себя как доминантный признак. Можно сказать, что это культурный или меметический доминантный признак. Проницательный антрополог Лайонел Тайгер объясняет это расистским представлением о “загрязнении”, свойственным европейской культуре. И, конечно, со стороны потомков рабов также существует сильное и вполне понятное стремление отождествлять себя со своими африканскими предками (см. “Рассказ Митохондриальной Евы”).

В-четвертых, большинство человеческих обществ используют одну и ту же расовую классификацию. Человек, принадлежащий к смешанной расе, например Колин Пауэлл, в одном обществе не будет считаться “белым”, а в другом – “чернокожим”. Очень немногие скажут, что он принадлежит к смешанной расе. Большинство сочтет г-на Пауэлла “чернокожим” – и любого, у кого есть хоть капля африканской крови, даже если большинство его предков были европейцами. И никто не назовет г-на Пауэлла “белым” – разве с неким политическим расчетом.

Ученые пользуются критерием межэкспертной надежности, чтобы определить, существует ли у суждения надежное основание – даже если никто не может точно сформулировать это основание. Мы не знаем, как именно люди решают, является ли некто “чернокожим” или “белым” (как я только что показал, эти решения не основаны на реальном цвете кожи). Но если два случайных человека приходят к одному и тому же заключению, значит, они руководствуются каким-то скрытым критерием.

Межэкспертная надежность остается высокой даже при анализе огромного межрасового спектра. Это убедительно доказывает, что такое восприятие основано на некоем глубинном свойстве психики. Сходство расовой классификации в разных обществах в некотором смысле аналогично тому, как люди воспринимают оттенки. Физики говорят нам, что радуга, состоящая из красного, оранжевого, желтого, зеленого, синего и фиолетового цветов, на самом деле представляет собой спектр волн различной длины. Однако биология и психология (но не физика) склонны подразделять спектр на участки, называть их, так или иначе ими оперировать. Синий участок имеет свое название. Зеленый тоже. А вот сине-зеленый не имеет. Эксперименты, проведенные антропологами (кстати, эти опыты противоречат некоторым авторитетным антропологическим теориям), указывают на то, что в различных культурах это подразделение сходно. Похоже, согласованность характерна и в отношении рас. Причем она, возможно, является даже более четкой, чем в случае радуги.

Как я уже говорил, зоологи называют видом группу организмов, которые могут

скрещиваться друг с другом в дикой природе. Если они скрещиваются лишь в зоопарке, это не считается. Также не учитывается искусственное оплодотворение или эксперименты, в которых мы обманываем самок кобылок, показывая им поющих в клетках самцов – даже если полученное потомство фертильно. Можно долго спорить, является ли это единственным рациональным определением вида. Но именно этот критерий признает большинство биологов.

Однако если мы захотим применить этот критерий к людям, мы столкнемся с любопытным затруднением: как отличить естественные условия скрещивания от искусственных? Это нелегкий вопрос. Сейчас ученые уверенно относят современных людей к одному виду. Действительно, все люди успешно скрещиваются между собой. Но критерий предполагает скрещивание в естественных условиях. Каковы они в случае человека? Да и существуют ли сейчас? В древности, как и иногда в наши дни, у соседних племен были разные культуры, языки, пищевые предпочтения и традиции. Кроме того, они находились в состоянии непрерывной войны друг с другом. Одно племя считало своих соседей неразумными животными (так бывает и сейчас), а их жрецы говорили, что потенциальные половые партнеры из другого племени – это табу, “шиксы”, нечистые. Поэтому скрещивания между членами разных племен не происходило, хотя анатомически и генетически люди могли быть одинаковыми. И о какой критерии скрещивания можно говорить? Кобылки *Chorthippus brunneus* и *C. biguttulus*, например, считаются самостоятельными видами, потому что предпочитают не скрещиваться (хотя и могут). Но барьеры могли существовать и у людей. *Chorthippus brunneus* и *C. biguttulus* идентичны по всем признакам, кроме пения, и когда их (легко) склоняют к скрещиванию, они дают целиком фертильное потомство.

Как бы мы ни относились к внешним признакам, люди очень однородны генетически. Мы можем измерить долю генетических вариаций, соотнесенных с региональными группировками, которые называем расами. Оказывается, это очень небольшая доля: 6—15 % в зависимости от способа измерения. Это гораздо меньше, чем у многих видов, у которых существуют расы. Поэтому с генетической точки зрения расовая принадлежность – не самая важная характеристика человека. Можно привести и другой пример. Если бы все люди всех рас, за исключением одной, вымерли, большая доля генетических вариаций нашего вида никуда бы не делась. Интуитивно это не очень понятно. Если бы расистские представления соответствовали истине – как считали, например, в викторианскую эпоху, – то для сохранения значительной доли генетических вариаций понадобилось бы много рас. Однако это не так.

Для биологов-викторианцев это, конечно, стало бы немалым потрясением. Ведь они, за немногим исключением, смотрели на человечество сквозь призму расового восприятия. Такое отношение сохранилось и в XX веке. Гитлер был уникален лишь тем, что ему удалось, получив власть, построить на основе расистских идей государственную политику. Но сходным образом думали многие, и не только в Германии. Однако эти люди не обладали властью. Выше я цитировал размышления Г. Дж. Уэллса о “Новой республике” (“Предвидения”, 1902). Сделаю это еще раз: полезно вспомнить о том, какие жуткие вещи всего сто лет назад мог запросто говорить ведущий английский интеллектуал, прогрессивный и с левым уклоном:

А как Новая республика поступит с низшими расами?.. С чернокожими?.. С желтой расой?.. С евреями?.. С сонмами черных, коричневых, грязно-белых и

желтых, не нужных в новом, отлаженном мире? Что ж, жизнь – это жизнь, а не богадельня, и, полагаю, придется от них избавиться... Что же касается системы нравственности граждан Новой республики – системы, которой суждено господствовать над Всемирным государством, она будет устроена так, чтобы способствовать распространению самого лучшего, эффективного и прекрасного, что есть в человечестве, – красивых, сильных тел, ясных, светлых умов. До сих пор, во избежание воспроизведения убожеством убожества, природа использовала при организации мира свой метод – смерть. У людей Новой республики. будет идеал, ради которого стоит совершить убийство.

Мне кажется, нас должно утешать то, как изменились наши представления за прошедшее столетие. Возможно, в определенном смысле это “заслуга” Гитлера: сегодня бояться случайно повторить то, что говорил он. Однако интересно, что из сказанного нашими современниками с ужасом вспоминать будут в XXII веке? Может быть, их будет пугать наше отношение к другим видам?

Это было небольшое отступление. Мы говорили, что с точки зрения генетики человеческий вид очень однороден, несмотря на фенотип. Если мы возьмем образцы крови и сравним молекулы белка или секвенируем гены, то увидим, что разница между двумя людьми из любых точек мира гораздо меньше разницы между двумя африканскими шимпанзе. Такая однородность может объясняться тем, что наши предки, в отличие от предков шимпанзе, относительно недавно прошли сквозь “бутылочное горлышко”. В те времена численность населения сильно сократилась, и человечество едва не вымерло. Подобно детям мифического Ноя, все мы – потомки немногочисленной группы выживших и поэтому однородны в генетическом отношении. Нечто подобное произошло с гепардами: этот вид характеризуется еще большей генетической однородностью. Их “бутылочное горлышко” датируется приблизительно концом последнего ледникового периода.

Кто-то скажет, что доказательства биохимиков и генетиков противоречат очевидному. Ведь мы, в отличие от гепардов, внешне не одинаковы. Норвежцы, японцы и зулусы заметно отличаются друг от друга. При всем желании очень трудно поверить, что на самом деле представители этих трех народов сильнее похожи друг на друга, чем три особи шимпанзе, которые кажутся нам одинаковыми.

Это очень деликатный вопрос. Однажды я стал свидетелем того, как остроумно его решил один западноафриканский медик-исследователь. На собрании присутствовало человек двадцать, и председатель попросил каждого представиться. На африканце, который был единственным чернокожим (действительно чернокожим – в отличие от многих “афроамериканцев”), был красный галстук. Представившись, он со смехом добавил: “Вы меня легко запомните. Лишь на мне красный галстук”. Он добродушно высмеивал людей, которые лезли из кожи вон, притворяясь, что не замечают расовых различий. Если не ошибаюсь, на эту тему был скетч у “Монти Пайтона”. Как бы то ни было, нельзя списывать со счетов генетические данные, которые указывают на то, что человек, вопреки облику, чрезвычайно однородный вид. Чем же объясняется противоречие?

Если оценить общую изменчивость нашего вида, а затем разделить ее на межрасовую и внутрирасовую составляющие, мы увидим, что межрасовая изменчивость составляет небольшую долю. Наибольшая изменчивость наблюдается внутри рас. И лишь незначительная примесь дополнительных вариаций отличает расы друг от друга. Все это

верно. Неверен лишь вывод о том, что понятие “раса” лишено смысла. На это недавно указал кембриджский генетик Э. У. Ф. Эдвардс в статье “Генетическое разнообразие человека: ошибка Левонтина”. Ричард Левонтин – выдающийся генетик из Кембриджа (штат Массачусетс), известный крепостью своих политических убеждений и слабостью к проецированию их на науку при всяком удобном случае. В научных кругах точка зрения Левонтина почти стала классической. В знаменитой статье 1972 года он писал:

Ясно, что наше восприятие относительно больших различий между человеческими расами и подгруппами, по сравнению с вариациями в пределах этих групп, является в действительности предвзятым и что, основываясь на случайно выбранных генетических различиях, человеческие расы и популяции поразительно сходны друг с другом, а основная часть человеческой изменчивости относится к различиям между индивидами.

Он говорит о проблеме, о которой я упоминал. Неудивительно: мой текст в значительной степени развивает идеи Левонтина. Но смотрите, что он пишет дальше:

Деление людей на расы не имеет никакой социальной ценности и является, безусловно, деструктивным для социальных и личностных отношений. Поскольку сегодня ясно, что деление на расы не имеет никакого генетического либо таксономического смысла, его существование ничем не может быть оправдано.

Мы все с радостью согласимся с тем, что деление людей на расы не имеет социальной ценности и безусловно деструктивно для социальных и личностных отношений. И это одна из причин, по которой я против позитивной дискриминации, а также присутствия специальных граф в анкетах. Но это не означает, что понятие расы “не имеет никакого генетического либо таксономического смысла”. Об этом и пишет Эдвардс: да, расовые отличия составляют небольшую долю изменчивости человека. Однако если расовые черты в значительной степени коррелируют друг с другом, они по определению являются информативными и имеют таксономический смысл.

Информативное сообщение – это такое сообщение, из которого мы узнаем то, чего не знали. Объем информации в сообщении определяется уменьшением степени априорной неопределенности, которое, в свою очередь, можно оценить как изменение вероятностей. Это позволяет математически точно оценить объем информации. Но речь сейчас не об этом. Если я скажу вам, что человека зовут Ивлин, а не Эвелин, вы сразу узнаете о нем очень много. Данное сообщение уменьшает (хотя и не сводит к нулю) априорную неопределенность относительно формы его половых органов. Благодаря этому сообщению мы обладаем информацией, которой не имели прежде: данными о его хромосомах, гормонах и других биохимических аспектах. Уменьшается также априорная неопределенность относительно высоты его голоса и распределения волос на лице, жировых отложений на теле и мускулатуры. Однако, вопреки убеждениям викторианской эпохи, априорная неопределенность относительно уровня интеллекта или способности к обучению Эвелин остается неизменной. Априорная неопределенность относительно его способностей к поднятию тяжестей или успеха в большинстве видов спорта тоже уменьшилась, но не слишком сильно. Хотя многие женщины лучше мужчин в любом виде спорта, лучшие

спортсмены победят лучших спортсменов. Узнав о том, что Ивлин – женщина, мы сможем более уверенно делать на него ставки в состязаниях по бегу или, скажем, силе теннисной подачи, хотя эта уверенность все же не будет стопроцентной.

Теперь к вопросу о расах. Если я скажу вам, что Сьюзи – китаянка, насколько уменьшится априорная неопределенность? Теперь вы вполне уверены, что волосы у нее прямые и черные (или были черными), что у нее есть эпикантус и ряд других характерных признаков. А если я скажу, что Колин – чернокожий, это не будет означать, что его кожа черного цвета. Но это сообщение все равно будет довольно информативным. Высокая межэкспертная корреляция указывает на то, что существует некая совокупность распознаваемых большинством признаков. Поэтому сообщение “Колин – чернокожий” действительно уменьшает априорную неопределенность относительно Колина. В некоторой степени это работает и в обратном направлении. Если я скажу вам, что Карл – олимпийский чемпион по спринту, априорная неопределенность относительно его расовой принадлежности уменьшится. Ведь вы вполне уверенно сможете поставить на то, что он скорее всего чернокожий.

Мы начали разговор с вопроса о том, является ли понятие расы информативным способом классификации людей. Попробуем применить критерий межэкспертной корреляции. Перед нами фотографии выбранных наугад уроженцев Японии, Уганды, Исландии, Шри-Ланки, Папуа – Новой Гвинеи и Египта – по двадцать от каждой страны. Если мы предъявим все 120 фотографий, думаю, каждый уверенно разделит их на шесть категорий. Более того, если мы сообщим им названия стран, все 120 человек (при условии, что они достаточно образованы) верно распределят фотографии.

Я не проводил этот эксперимент, но уверен, что результат был бы именно таким. Если бы мы провели эксперимент, то, наверное, даже Левонтин не стал бы спорить с предсказанным мною результатом. Однако из его утверждения о том, что деление на расы не имеет таксономического или генетического смысла, следует, казалось бы, противоположный вывод. Если такое деление не имеет смысла, единственное объяснение высокой межэкспертной корреляции заключалось бы во всемирной общности культурных предубеждений. Вряд ли Левонтину понравился бы этот вывод. В общем, я считаю, что Эдвардс прав, а Левонтин (в очередной раз) – нет. С точки зрения вычислений Левонтин, конечно, сделал все правильно: он блестящий математический генетик. На межрасовую изменчивость действительно приходится небольшая доля изменчивости человеческого вида. Но главное, что межрасовые вариации, какую бы небольшую долю они ни составляли, коррелируют друг с другом. Поэтому они информативны, что можно продемонстрировать с помощью критерия межэкспертной надежности.

Повторю, что решительно возражаю против анкетных вопросов о “расовой” или “этнической” принадлежности. Здесь я полностью согласен с Левонтином в том, что деление на расы, безусловно, деструктивно для социальных и личностных отношений – особенно в плане негативной или позитивной дискриминации. Навешивание расовых ярлыков является информативным в том смысле, что это сообщает о людях ряд фактов: уменьшает априорную неопределенность относительно цвета их волос, кожи, формы глаз, носа, а также роста. Но не нужно ожидать, что такой ярлык даст нам какую-либо достоверную информацию о их пригодности к работе. Да, в редких случаях информация о расовой принадлежности уменьшает априорную неопределенность относительно пригодности человека к некоторой работе. И все же, нанимая людей, безнравственно

использовать расовые ярлыки как основание для дискриминации. Выбирать нужно на основании способностей, и если при этом окажется, что вся ваша спринтерская команда состоит целиком из чернокожих – то, значит, так тому и быть. Главное, что для получения этого результата вы не прибегали к расовой дискриминации.

Великий дирижер, принимая музыкантов в оркестр, прослушивал их из-за экрана. При этом музыкантов просили не разговаривать и снимать обувь, чтобы женщин не выдал стук каблуков. Даже если женщины, согласно статистике, лучше мужчин играют на арфе, это не означает, что при выборе арфиста мы должны предвзято относиться к мужчинам. На мой взгляд, предвзятое отношение к людям на основании их групповой принадлежности безнравственно. Сегодня почти все согласны с тем, что законы апартеида в ЮАР были неприемлемы. Позитивная дискриминация в американских университетских городках, на мой взгляд, заслуживает той же критики, что и апартеид. В обоих случаях людей рассматривают не как самих по себе, а как представителей групп. В позитивной дискриминации видят компенсацию за столетия несправедливости. Но справедливо ли, если ныне живущий расплачивается за ошибки давно умерших членов группы, к которой принадлежит?

Каждый человек – личность, и отличается он от других членов группы гораздо сильнее, чем группы – друг от друга. В этом Левонтин, несомненно, прав.

Межэкспертная корреляция указывает на то, что расовая классификация все же несет некую информацию. Но какую? Только ту, что касается признаков, используемых экспертами для вынесения согласованных суждений, то есть таких вещей, как форма глаз или структура волос. Ничего, кроме этого, расовая классификация не дает. Именно поэтому признаки, коррелирующие с расовой принадлежностью, кажутся нам незначительными – особенно когда это касается черт лица. Но почему человеческие расы так различаются по этим внешним признакам? Или дело просто в том, что мы предрасположены к тому, чтобы замечать эти признаки? Почему другие виды кажутся нам сравнительно однородными, а люди – такими разными, что столкнувшись с ними в дикой природе, мы наверняка отнесли бы их к нескольким видам?

Самое политкорректное объяснение состоит в том, что члены любого вида обладают повышенной чувствительностью к различиям в пределах собственного вида. Согласно этой точке зрения, дело просто в том, что мы лучше замечаем различия между людьми, чем между представителями других видов. Особи шимпанзе, на наш взгляд почти одинаковые, в глазах самих шимпанзе различаются не меньше, чем кикуйю и голландцы. Чтобы доказать эту теорию на внутри-расовом уровне, американский психолог Г. Л. Тойбер, специалист по мозговым механизмам распознавания лиц, попросил одного из своих китайских студентов ответить на вопрос, почему жителям Запада китайцы кажутся одинаковыми. После трех лет интенсивной работы студент доложил: “Потому что китайцы действительно сильнее похожи друг на друга, чем жители Запада!” Рассказывая эту историю, Тойбер подмигивал и шевелил бровями – верный признак того, что он боролся со смехом. Я не знаю, правда это или нет. Но поверить в это довольно легко, и не думаю, что это должно кого-то обижать.

Наша сравнительно молодая африканская диаспора, заселив мир, освоила необычайно широкий спектр среды обитания, климатических условий и образа жизни. Различные условия, видимо, приводили к разнице в давлении естественного отбора, особенно когда это касалось наружных частей тела, например кожи, которая принимает на себя главный удар Солнца и холода. Трудно представить себе другой вид, который бы процветал от тропиков до

Арктики, от низменностей до Анд, от выжженных пустынь до влажных джунглей. Столь разные условия, безусловно, должны были проявляться в различных направлениях давления отбора. Было бы удивительно, если бы локальные популяции не приобрели различий. Охотники из лесов Африки, Южной Америки и Юго-Восточной Азии независимо друг от друга стали малорослыми, скорее всего, потому, что так было проще жить среди густой растительности. Народам высоких широт, предположительно, необходимо как можно больше света для синтеза витамина D, и кожа их светлее, чем у народов тропиков, которым приходится справляться с избытком канцерогенных лучей. Логично предположить, что региональный отбор особенно затрагивает внешние признаки, например цвет кожи, и оставляет большую часть генома нетронутой и постоянной.

Теоретически это можно счесть исчерпывающим объяснением нашего видимого разнообразия, затеняющего глубинное сходство. Но, мне кажется, этого недостаточно. Думаю, объяснение нужно по меньшей мере дополнить предположением, которое я привожу как рабочую гипотезу. Она вытекает из того, что мы говорили о культурных барьерах для скрещивания. Человек действительно очень однородный вид, если судить по совокупности генов или их случайной выборке. Но, возможно, у некоторых генов есть причины для непропорциональной изменчивости. Это гены, отвечающие за признаки, изменчивость которых мы распознаем лучше всего и варианты которых особенно успешно разделяем на свои и чужие. В частности, к ним относятся гены, ответственные за такие “ярлыки”, как цвет кожи. Возможно, повышенная способность к распознаванию таких признаков развилась благодаря половому отбору, особенно у человека, потому что мы очень зависим от культуры. Выбор нами полового партнера в значительной степени определяется традициями, а культуры, а иногда и религии, поощряют предвзятое отношение к чужим. Поэтому внешние отличия, которые помогали нашим предкам отличать членов своей группы, были усилены по сравнению с реальными генетическими различиями между людьми. Джаред Даймонд поддержал эту идею в книге “Взлет и падение третьего шимпанзе”. Да и Дарвин для объяснения расовых различий использовал (в более широком смысле) половой отбор.

Рассмотрим два варианта этой теории: сильный и слабый. Согласно сильному, цвет кожи и другие внешне заметные генетические опознавательные знаки развивались как дискриминаторы при выборе партнеров. Слабый вариант, который можно представить как приближение к сильному, отводит культурным различиям, например языку и религии, ту же роль, что и географическому разделению на начальных стадиях видообразования. После того как культурные различия достигают уровня начальной дивергенции, препятствующему свободному обмену генами, группы эволюционируют независимо, как если бы их разделял географический барьер.

Вспомним “Рассказ Цихлиды”: предковая популяция может разделиться на две генетически различных популяции лишь при случайном разъединении, которое, как правило, бывает географическим. Такой барьер, например горная цепь, прерывает обмен генами между двумя соседними долинами. Вследствие этого генофонды в этих долинах могут свободно разойтись. При этом расхождение, как правило, поощряется различными направлениями давления отбора: например, климат одной долины может быть более влажным. Но исходное случайное разделение, о котором мы до сих пор говорили как о географическом, необходимо.

Конечно, не стоит считать, что географическое разделение носит преднамеренный характер. “Необходимо” означает лишь, что в отсутствие исходного географического (или

аналогичного) разделения части популяции останутся генетически связанными. Видообразование невозможно без барьера. После того как расы – два будущих вида – начали расходиться, этот процесс может продолжаться, даже если географический барьер исчезнет.

Здесь есть противоречие. Некоторые ученые считают, что исходное разделение обязательно должно быть географическим, а другие, особенно энтомологи, предпочитают говорить о *симпатрическом видообразовании*. Многие растительноядные насекомые питаются лишь одним видом растений. Они размножаются лишь на любимых растениях. У личинок, судя по всему, происходит “импринтинг” растения, на котором они растут и которым питаются. Поэтому, вырастая, они выбирают тот же вид растения, чтобы отложить яйца. Если же взрослая самка допустит ошибку и отложит яйца не на том растении, у ее дочери произойдет фиксация на этом растении и, повзрослев, она отложит яйца на растениях того же “неправильного” вида. Ее личинки будут спариваться с особями, которые живут на “неправильном” растении, и там же отложат яйца.

На этом примере видно, как лишь за одно поколение поток генов родительского типа может прерваться. Новый вид теоретически может возникнуть в отсутствие географической изоляции. Иными словами, различие между двумя видами кормовых растений выступает для этих насекомых эквивалентом горной цепи или реки. Принято считать, что симпатрическое видообразование у насекомых происходит чаще, чем “истинное” географическое. Однако, учитывая, что большинство видов – насекомые, возможно, большинство событий видообразования в животном мире являются симпатрическими. Как бы то ни было, моя гипотеза такова: культура может блокировать перенос генов особым способом, который напоминает сценарий видообразования у насекомых.

В случае насекомых предпочтение того или иного растения передается потомству благодаря тому, что личинки и взрослые особи живут на одних и тех же растениях. Отдельные линии насекомых основывают “традиции”. Человеческие традиции несколько сложнее: в качестве примера можно назвать языки, религии и обычаи. Дети обычно перенимают язык и религию родителей, хотя здесь, как и в случае насекомых и их кормовых растений, встречаются “ошибки”, делающие жизнь интересной. Как и насекомые, спаривающиеся на любимых кормовых растениях, люди обычно образуют пары с теми, кто говорит на том же языке или молится тем же богам. Таким образом, языки и религии могут играть роль кормовых растений или горных цепей. Языки, религии и обычаи могут служить барьерами для генов. По обе стороны такого барьера – как и горной цепи – накапливаются случайные генетические различия. Это слабая версия нашей теории. Согласно сильной версии, накапливающиеся генетические различия сохраняются благодаря тому, что люди используют внешние различия в качестве дополнительных критериев выбора партнера. Так укрепляются культурные барьеры, обеспечившие изначальное разделение.

Я, конечно, не считаю, что людей нужно делить на несколько видов. Совсем наоборот. Я думаю, что человеческая культура, благодаря которой мы отказались от случайного спаривания в пользу моделей, обусловленных языком, религией и другими отличиями, весьма любопытным образом повлияла в прошлом на нашу генетику. Несмотря на то, что с точки зрения генетики человек – очень однородный вид, по внешним признакам мы необычайно изменчивы. Эти внешние признаки незначительны, но заметны, и порождают дискриминацию.

Рассказ Дрозофилы

В 1894 году Уильям Бэтсон, один из отцов генетики, опубликовал книгу “Материалы по изучению прерывистой изменчивости в происхождении видов”. Он собрал впечатляющий, немного жутковатый список генетических отклонений и рассмотрел их с точки зрения эволюции. В списке были лошади с расщепленными копытами, антилопы с одним рогом – посередине лба, трехрукие люди и жук с пятью конечностями с одной стороны. Бэтсон ввел термин “гомеозис” для определенного типа генетических вариаций. *Гомео-* по-гречески “одинаковый”, а гомеозисная мутация (во времена Бэтсона термина “мутация” еще не было) – это такая мутация, в результате которой одна часть тела возникает на месте другой.

Бэтсон описал жука-пилильщика с ногой на месте антенны. Каждый случай такой заметной аномалии, указывал ученый, содержит подсказку, как животные развиваются в норме. Этот случай гомеозиса – нога вместо антенны – был позднее открыт у плодовых мушек (*Drosophila*). Эту мутацию назвали антеннопедией. Дрозофила (“любительница росы”) уже давно была любимым животным генетиков. И хотя не стоит путать эмбриологию с генетикой, следует отметить, что недавно дрозофила стала важной фигурой не только в генетике, но и в эмбриологии.

Эмбриональным развитием управляют гены, но происходить это может двумя разными способами. В “Рассказе Мыши” мы говорили о них как о чертеже и рецепте. Строитель строит дом согласно чертежу. Когда повар готовит пирог, он не кладет крошки и изюминки в определенные места, а определенным способом добавляет ингредиенты, просеивая их, перемешивая, взбивая или нагревая. В учебниках по биологии ДНК нередко описывается – ошибочно! – как чертеж. Развитие эмбриона не имеет ничего общего с чертежом. ДНК – не описание плана строения тела. Возможно, на какой-нибудь иной планете существа и развиваются согласно эмбриологическим “чертежам”, но мне трудно это представить. Это была бы совсем другая жизнь. На Земле эмбрионы развиваются по “рецепту”. Можно привести другую аналогию, которая в определенном смысле подходит даже лучше рецепта: эмбрионы похожи на оригами.

Аналогия с оригами уместнее для раннего эмбриологического развития, чем для позднего. Основной план строения тела закладывается путем серии складываний и инвагинаций слоев клеток. Позднейшие стадии развития большей частью представляют собой рост. Эмбрион “надувается”, как воздушный шар. Однако части эмбриона “надуваются” с разной скоростью и под строгим контролем. Это явление известно как *аллометрия*. В “Рассказе Дрозофилы” мы рассмотрим в основном раннюю, “оригамную” стадию развития, а не позднюю, инфляционную.

Клетки в эмбрионе не выкладываются по порядку, как кирпичи, согласно чертежу. Эмбриональное развитие определяется поведением клеток. Клетки притягивают или отталкивают другие клетки. Они изменяют форму различными способами. Они синтезируют вещества, которые могут распространяться, влиять на другие клетки, даже находящиеся на расстоянии. Иногда клетки выборочно погибают, освобождая место для других. Как термиты, кооперирующиеся для постройки термитника, клетки “знают”, что им делать, благодаря соседним клеткам, и градиентам концентрации химических веществ. Все клетки эмбриона содержат одни и те же гены. Поэтому различия в поведении клеток обуславливают не гены. Клетки различаются набором генов, определяющих различия в содержании белков –

продуктов этих генов.

На самом раннем этапе эмбрионального развития клетка должна “узнать”, в каком положении она относительно двух осей эмбриона: передне-задней и дорсовентральной. “Узнать” – в первую очередь означает, что поведение клетки определяется ее позицией относительно химических градиентов по каждой из двух осей. Такие градиенты возникают еще в яйцеклетке и, значит, находятся под контролем материнских генов, а не ядерных генов оплодотворенного яйца. Например, в материнском генотипе дрозофилы существует ген *bicoid*, который экспрессируется в клетках-“кормильцах”, питающих яйца. Белок, который синтезирует ген *bicoid*, доставляется в яйцо, где он распределяется градиентно от одного конца к другому. Получившийся градиент концентрации этого белка (и других подобных веществ) определяет передне-заднюю ось эмбриона. Сходные градиенты, расположенные перпендикулярно, определяют дорсовентральную ось.

Эти маркирующие концентрации сохраняются в клетках, которые образуются при последующих делениях яйца. Первые несколько делений происходят без добавления нового материала и являются неполными: образуется много ядер, но они не полностью разделяются клеточными стенками. Такую многоядерную “клетку” называют *синцитием*. Позднее формируются перегородки, и эмбрион становится по-настоящему клеточным. В ходе этого процесса сохраняются исходные химические градиенты. Поэтому клеточные ядра в разных частях эмбриона окружены разными концентрациями ключевых веществ, соответствующих исходным градиентам осей яйцеклетки. В результате в разных клетках включаются разные гены (теперь речь, конечно, идет о генах не матери, а эмбриона). Так начинается дифференциация клеток, и тот же принцип определяет дальнейшую дифференциацию на более поздних стадиях развития. Исходные градиенты, заданные материнскими генами, уступают место новым, более сложным, которые создаются собственными генами эмбриона. Последующие расхождения линий эмбриональных клеток приводят к дальнейшим дифференциациям.

Тело членистоногих разделено на клетки, а если увеличить масштаб, то на сегменты. Они выстроены продольно от передней части головы до конца брюшка. У насекомых шесть головных сегментов: на втором расположены антенны, после чего следуют сегменты мандибул (челюстей) и других частей ротового аппарата. Сегменты головы взрослой особи находятся слишком близко друг к другу, чтобы было заметно их передне-заднее расположение. Но порядок головных сегментов можно увидеть у эмбриона. Три грудных сегмента (T_1 , T_2 и T_3) выстроены в линию, и каждый несет пару ног. На сегментах T_2 и T_3 обычно расположены крылья, но у дрозофил и других мух крылья только на T_2 . Вторая пара “крыльев” модифицирована в жужжальца – небольшие булавовидные органы на сегменте T_3 , которые играют роль миниатюрных гироскопов, нужных для управления движениями мухи. У некоторых ранних ископаемых насекомых было три пары крыльев, по одной на каждом грудном сегменте. За грудными сегментами располагаются более многочисленные брюшные сегменты (одиннадцать у некоторых насекомых, восемь у дрозофил, если мы учитываем гениталии на заднем конце тела). Клетки благодаря особым контролирующим генам, *Нох-генам*, “знают”, в каком они сегменте, и ведут себя соответственно.

Все было бы просто, если бы я мог сообщить вам, что в каждом сегменте есть по одному Нох-гену, который работает во всех клетках данного сегмента. Еще лучше, если бы Нох-гены были выстроены вдоль хромосомы в том же порядке, что и сегменты, в которых работают. В действительности все не настолько красиво, но довольно близко к этому. Нох-гены

действительно выстроены в правильном порядке вдоль хромосомы, и это замечательный подарок природы, учитывая то, что нам известно о работе генов. Однако количество Нох-генов не соответствует числу сегментов: этих генов всего восемь. Кроме того, есть еще одно осложнение. Сегменты взрослого насекомого не совсем соответствуют парасегментам личинки. Не спрашивайте меня, почему (наверное, у Творца был выходной). Однако каждый сегмент взрослого насекомого состоит из задней половины одного личиночного парасегмента и передней половины следующего. (Я буду использовать здесь слово “сегмент” в значении “(пара)сегмент” личинки.) Теперь о том, как восемь Нох-генов обслуживают около семнадцати сегментов: отчасти это происходит благодаря химическим градиентам. Каждый *Нох*-ген экспрессируется преимущественно в одном сегменте, но также и в позади идущих сегментах, причем концентрация его снижается по мере движения назад. Сравнивая химические продукты нескольких вышерасположенных *Нох-генов*, клетка “узнает”, в каком она сегменте.

Восемь Нох-генов собраны в два генных комплекса (кластера), физически разделенных на одной хромосоме. Это комплекс *Antenna-pedia* и комплекс *Bithorax*. (Оба названия крайне неудачны. Комплекс генов называют по одному члену этого комплекса, значение которого не больше, чем значение остальных. Хуже того, названия генов, как правило, определяются эффектом, который наблюдается при их нарушении, а не их нормальной функцией. Было бы уместнее назвать их, например, передним Нох-комплексом и задним Нох-комплексом.)

Кластер *Bithorax* состоит из трех последних Нох-генов, которые названы *Ultrabithorax*, *Abdominal-A* и *Abdominal-B*. Они отвечают за формирование задней части тела животного. *Ultrabithorax* экспрессируется с сегмента № 8 до заднего конца тела. *Abdominal-A* экспрессируется с сегмента № 10 до конца, а *Abdominal-B* – с сегмента № 13 до конца. Продукты этих генов синтезируются в уменьшающейся концентрации по мере движения к заднему концу тела животного от отправных точек. Поэтому, сравнивая концентрации продуктов трех Нох-генов, клетка в задней части личинки может узнать, в каком сегменте она находится, и вести себя соответствующим образом. Примерно то же происходит в переднем конце тела личинки, где работают пять Нох-генов из кластера *Antennapedia*.

Итак, назначение Нох-гена – определять свое положение в теле и информировать об этом другие гены в той же клетке. Теперь мы знаем достаточно, чтобы перейти к гомеозисным мутациям. Когда в работе Нох-гена что-то не так, клетки сегмента получают неверную информацию о своем местоположении, и тогда они выстраивают тот сегмент, в котором, как им кажется, они находятся. В результате получается, например, нога, растущая на сегменте, на котором в норме растет антенна. Это вполне логично. Клетки любого сегмента способны собрать любой другой сегмент. Почему бы и нет? Инструкции хранятся в клетках каждого сегмента. В нормальных условиях Нох-гены включают правильные инструкции. Как верно подозревал Бэтсон, гомеозисная аномалия служит ключом к разгадке нормальной работы системы.

У мух, в отличие от большинства насекомых, в норме лишь одна пара крыльев, дополненная парой гироскопических жужжалец. Гомеозисная мутация *Ultrabithorax* вводит в заблуждение клетки третьего грудного сегмента, заставляя их считать, будто они во втором грудном сегменте. Поэтому они кооперируются для создания дополнительной пары крыльев вместо пары жужжалец. Известен мутант мучного хрущака (*Tribolium*), у которого антенны на всех пятнадцати сегментах. Кажется, все клетки решили, что они во втором сегменте.

Мы подошли к самой удивительной части “Рассказа Дрозофилы”. После того как Нох-

гены были обнаружены у дрозофилы, их стали находить не только у других насекомых, но почти у всех других животных, включая человека. И хотя звучит это неправдоподобно хорошо, у других животных эти гены чаще всего выполняют те же самые функции, вплоть до информирования клеток о том, в каком сегменте они находятся. Более того, эти гены расположены на хромосоме в одном и том же порядке. А теперь послушаем рассказ о млекопитающих, а именно о лабораторной мыши – коллеге дрозофилы.

Млекопитающие, как и насекомые, имеют сегментированный (блочный) план строения тела, который затрагивает позвоночник и связанные с ним структуры. Каждый позвонок можно рассматривать как соответствующий одному сегменту, но, помимо позвоночника, в теле есть и другие сегментированные структуры. Кровеносные сосуды, нервы, блоки мышц, хрящевые диски и ребра: все эти органы следуют повторяющемуся блочному плану. У млекопитающих, как и у дрозофилы, блоки расположены теми же продольными сериями. Как и у дрозофилы, составляющие тело модули единообразны, хотя и различаются своей спецификой. И, подобно телу насекомых, которое подразделяется на голову, грудь и брюшко, тело позвоночных состоит из шейного, грудного (верхняя часть позвоночника с ребрами), поясничного (нижняя часть позвоночника без ребер) и хвостового отделов. Как и у дрозофилы, клетки, из которых сложены кости, мышцы, хрящи и так далее, должны “знать”, в каком отделе они находятся. Узнают они это от Нох-генов, явно соответствующих Нох-генам дрозофил. Правда, те далеко не идентичны, и это неудивительно, учитывая возраст сопредка № 26. И, опять-таки, как у дрозофилы, Нох-гены расположены на хромосоме в определенном порядке. Модульная организация тела позвоночных очень отличается от таковой насекомых, и нет причин считать, будто их общий предок, встреченный нами на рандеву № 26, имел сегментированное тело. Тем не менее, анализ Нох-генов показывает, что существует глубинное сходство в плане строения тела насекомых и позвоночных, позаимствованном у сопредка № 26. Этот общий план угадывается в вариациях даже у несегментированных животных.

У мыши Нох-гены располагаются не на одной хромосоме. У нее имеется четыре разных серии Нох-генов: *a* на хромосоме № 6, *b* на хромосоме № 11, *c* на хромосоме № 15, *d* на хромосоме № 2. Их сходство указывает на то, что они возникли в результате дупликации: ген *a4* соответствует *b4*, который соответствует *c4*, который соответствует *d4*. Кроме того, имеются и делеции: некоторые участки в каждой серии отсутствуют. Так, гены *a7* и *b7* соответствуют друг другу, однако в сериях *c* и *d* нет претендентов на вакансию № 7.

В том случае, если на один сегмент приходится два, три или четыре различных Нох-гена, их действие складывается. И, как и у дрозофилы, мышинные Нох-гены наиболее заметно проявляют себя в первом (переднем) сегменте тела, а чем ближе к заднему концу, тем экспрессия становится меньше.

За малыми исключениями, каждый из восьми Нох-генов дрозофилы сильнее походит на аналогичный ген в мышинных сериях, чем на семь других генов в “своей” серии. К тому же порядок их расположения на хромосомах более или менее одинаков. Для каждого из восьми генов дрозофилы имеется по меньшей мере одно соответствие среди тринадцати мышинных генов. Как объяснить такое точное совпадение генов мыши и дрозофилы? Только общим происхождением – от сопредка № 26, прародителя и первичноротых, и вторичноротых. Следовательно, огромное множество животных – это потомки существа, в организме которого имелись Нох-гены, расположенные на хромосоме в том же порядке, что у современной дрозофилы и позвоночных. Подумать только!

Повторюсь: отсюда не следует, что тело сопредка № 26 было сегментированным (скорее всего, это не так). Однако у него явно присутствовал некий морфологический градиент от головы к хвосту, организованный серией гомологичных *Нох-генов*. Поскольку сопредки давно мертвы и уже ничем не способны помочь молекулярной биологии, любопытно поискать Нох-гены у их потомков. Сопредок № 23 – наш общий с ланцетниками прародитель. Учитывая, что у далекой в родственном отношении дрозофилы есть та же передне-задняя серия генов, что у млекопитающих, было бы удивительно, если бы у ланцетников ее не оказалось.

Этим вопросом занялся Питер Холланд и его коллеги. Полученные результаты полностью оправдали затраченные усилия. Оказалось, что блочный план строения тела ланцетника управляется четырнадцатью Нох-генами, которые выстроены в правильном порядке вдоль хромосомы. Как и у дрозофилы (но не как у мыши), эти гены образуют одну серию – а не четыре параллельных. Предположительно весь кластер когда-то дублировался четыре раза на линии, ведущей от сопредка № 23 к современным животным, что сопровождалось случайными потерями некоторых генов.

Нох-гены найдены у всех изученных животных, кроме гребневиков и губок (рандеву №№ 29, 31). Они есть у морских ежей, мечехвоста, креветок, моллюсков, кольчатых червей, кишечнодышащих, асцидий, нематод и плоских червей. Это неудивительно, учитывая, что все эти животные произошли от сопредка № 26. Поэтому у нас есть веское основание полагать, что у сопредка № 26 и его потомков – дрозофилы и мыши – тоже были Нох-гены.

Стрекающие, например гидра (см. рандеву № 28), радиальносимметричные, то есть у них нет ни передне-задней, ни дорсовентральной оси. У них есть лишь орально-аборальная ось. Что именно у них соответствует длинной оси, непонятно, поэтому неясно, чего ждать от их Нох-генов. Было бы здорово, если бы они предназначались для определения орально-аборальной оси, но мы не знаем, так ли это. У большинства кишечнополостных два Нох-гена, а не 8, как у дрозофилы, и не 14, как у ланцетника. Принято считать, что один из двух генов похож на передний комплекс дрозофилы, а другой – на задний. У сопредка № 28, который объединяет нас с кишечнополостными, предположительно было так. У его потомков один из двух генов несколько раз дублировался и образовал кластер *Antennapedia*, а второй – кластер *Bithorax*. Именно так гены размножаются в геноме (см. “Рассказ Миноги”). Однако чтобы понять, какую роль играют эти два гена в формировании тела кишечнополостных, необходимы дальнейшие изыскания.

Иглокожие, как и кишечнополостные, обладают радиальной симметрией, однако у них эта симметрия вторична. Сопредок № 25, который объединяет их с позвоночными, был двусторонне-симметричным, как червь. У иглокожих число *Нох-генов* варьирует: например, у морских ежей их десять. Что делают эти гены? Не скрываются ли в теле морской звезды следы предковой передне-задней оси? Или Нох-гены работают последовательно вдоль каждого из пяти ее лучей? Звучит вполне логично. Мы знаем, что Нох-гены экспрессируются в задних и передних конечностях млекопитающих. Я не хочу сказать, что Нох-гены от 1 до 13 экспрессируются по порядку от плеча до кончиков пальцев. Все гораздо сложнее, потому что конечность позвоночного не составлена из блоков. Она устроена так: сначала одна кость (плечевая в руке, бедренная в ноге), затем две кости (лучевая и локтевая в руке, большая и малая берцовые в ноге) и много маленьких косточек, последние из которых составляют пальцы рук и ног. Веерное расположение костей унаследовано от рыб и не сводится к прямолинейности Нох-генов. Однако Нох-гены все же участвуют в развитии конечностей

позвоночных.

Поэтому не было бы удивительно, если бы Нох-гены экспрессировались в лучах морской звезды или офиуры (даже морских ежей можно представить как морские звезды, лучи которых завернулись вверх и, соединившись, сложили пятиконечный свод). Более того, лучи морских звезд, в отличие от наших рук и ног, имеют модульный план строения. Амбулакральные ножки с их гидравлической системой представляют собой блоки, которые повторяются двумя параллельными рядами вдоль каждого луча: как раз то, что нужно для экспрессии Нох-генов! А щупальца офиур и вовсе выглядят как пять червяков.

Гексли писал о “вечной трагедии науки – неприглядные факты убивают красивую гипотезу”. Факты касательно Нох-генов иглокожих, пожалуй, не назовешь неприглядными, однако они не укладываются в красивую схему. Здесь происходит нечто, неожиданно отличающееся красотой. У иглокожих крошечные двустороннесимметричные личинки, плавающие в планктоне. Донные взрослые особи с пятисторонней радиальной симметрией не развиваются из личинки. Они начинают формироваться в виде миниатюрной взрослой особи *внутри* тела личинки. Эта особь растет до тех пор, пока остальная часть личинки не будет отброшена. *Нох-гены* у растущей особи экспрессируются в правильном линейном порядке, но не вдоль лучей. Порядок экспрессии следует круговым маршрутом вокруг тела маленькой взрослой особи. Иными словами, если представить *Нох-ось* в виде “червя”, то у иглокожих не будет пяти “червей” – по одному на луч. У них лишь один “червь”, скрученный в кольцо внутри личинки. На переднем конце “червя” вырастает луч № 1, на заднем конце – № 5. Поэтому гомеозисная мутация у морской звезды должна приводить к появлению избыточных лучей. Так оно и есть, и мутантные морские звезды с шестью лучами описаны в книге Бэтсона. Существуют также виды морских звезд, имеющих гораздо большее число лучей. Предположительно они эволюционировали от предков с гомеозисными мутациями.

Нох-гены не обнаружены ни у растений, ни у грибов, ни у одноклеточных организмов, которых мы называем простейшими. Однако здесь мы сталкиваемся с терминологической проблемой: *Нох-* образовано от *homeobox*, однако Нох-гены – это не то же, что гены гомеобокса. Это подтип генов гомеобокса. У растений и грибов есть гены гомеобокса, но нет Нох-генов. Приставка *гомео-* образована от придуманного Бэтсоном слова “гомеозис”, а “бокс” указывает на блок из 180 пар нуклеотидов, который есть во всех генах гомеобокса. Он, собственно, и представляет собой диагностическую последовательность 180 пар нуклеотидов, а *ген гомеобокса* – это ген, который содержит последовательность гомеобокса на каком-нибудь участке. Название *Нох* используется лишь для линейных кластеров генов, которые определяют положение на передне-задней оси тела животного и которые гомологичны почти у всех животных.

Из генов гомеобокса первым было открыто семейство Нох-генов. Сейчас известно множество других родственных семейств. Так, существует семейство генов *ParaNох*, которое впервые было выявлено у ланцетника, но которое, опять-таки, встречается у всех животных, кроме (на сегодняшний день) гребневиков и губок. Судя по всему, *ParaNох-гены* родственны Нох-генам в том смысле, что они расположены в том же порядке, что Нох-гены, и соответствуют им. Они явно возникли путем дубликации предкового набора генов, из которого образовались Нох-гены. Другие гены гомеобокса меньше связаны с *Нох-* и *ParaNох-генами* и образуют отдельные семейства. Гены семейства *Pax* найдены у всех животных. Самый заметный член этого семейства – *Pax6*, который соответствует гену дрозофилы, известному как *e7*. Я упоминал, что *Pax6* дает клеткам сигнал к образованию

глаза. Этот же ген отвечает за формирование глаз у столь различных животных, как дрозофила и мышь, притом что глаза у этих животных совершенно разные. Как и Нох-гены, *Pax6* не сообщает клеткам, как строить глаза. Он лишь указывает место.

Сходный пример – небольшое семейство генов *tinman*. Они есть и у дрозофилы, и у мыши. У дрозофилы эти гены отвечают за формирование сердца и в норме экспрессируются как раз там, где должно находиться сердце дрозофилы. Вполне предсказуемо, что у мыши гены *tinman* указывают клеткам, где создавать сердце.

Гены гомеобокса очень многочисленны и подразделяются на семейства и подсемейства. Из “Рассказа Миноги” мы узнали, что человеческий альфа-глобин ближе, например, к альфа-глобину ящерицы, чем к человеческому же бета-глобину (который, в свою очередь, более близок к бета-глобину ящерицы). Точно так же *tinman* человека ближе к *tinman* дрозофилы, чем к *Pax6* человека. Можно построить полное филогенетическое древо генов гомеобокса, параллельное филогенетическому древу животных, у которых эти гены есть. Оба древа одинаково надежны. Оба представляют собой настоящие генеалогические схемы, отражающие точки расхождений в определенные моменты геологической истории. На филогенетическом древе животных точки ветвления соответствуют событиям видообразования. В случае генов гомеобокса (или генов глобинов) точки ветвления соответствуют моментам дупликации генов в геномах.

Древо генов гомеобокса животных разветвляется на два крупных класса, *AntP* и *PRD*. В класс *PRD* входят *Pax*-гены и другие подклассы. Класс *AntP* включает *Hox*, *ParaHox* и другие подклассы. Помимо этих двух крупных классов генов гомеобокса животных, существуют другие гены гомеобокса, которые называют дивергентными: они найдены не только у животных, но и у растений, грибов и “простейших”.

Настоящие Нох-гены есть лишь у животных, и выполняют они одну функцию: предоставляют клеткам информацию о положении в теле – независимо от того, разделено оно на сегменты или нет. У губок и гребневиков Нох-гены пока не обнаружены, но это не значит, что их нет. Не удивлюсь, если выяснится, что они есть у всех животных. Это понравилось бы моим оксфордским коллегам Джонатану Слэку, Питеру Холланду и Кристоферу Грэмму, предложившим новое определение животного. До сих пор животных определяли как противоположность растениям, но такое определение явно неполно. Слэк, Холланд и Грэм предложили новый критерий, который объединяет всех животных и исключает всех неживотных, таких как растения и простейшие. История с Нох-генами указывает, что животные – не пестрое собрание типов со своими планами строения тела. Если забыть о морфологии и рассматривать лишь гены, оказывается, что все животные демонстрируют незначительные вариации одной схемы. Как же приятно в наше время быть зоологом!

Рассказ Коловратки

Физик-теоретик Ричард Фейнман однажды якобы сказал: “Если вы думаете, что понимаете квантовую теорию, значит, вы не понимаете квантовой теории”. Осмелюсь предложить аналогию: “Если вы думаете, что понимаете, что такое половое размножение, значит, вы не понимаете, что это такое”. Три современных дарвиниста, которые, как я считаю, могут нас многому научить – Джон Мейнард Смит, Уильям Гамильтон и Джордж Уильямс, – много занимались вопросом полового размножения. Уильямс начал свою книгу “Секс и эволюция” так:

Преобладание полового размножения у высших растений и животных несовместимо с современной эволюционной теорией... Нас ждет своего рода кризис эволюционной биологии.

Мейнард Смит и Гамильтон говорили нечто подобное. Над разрешением этого кризиса и трудились эти три выдающихся дарвиниста, а также следующее поколение ученых. Я не буду пытаться рассказать о всех исследованиях. Нет у меня и альтернативного решения. Вместо этого я предлагаю послушать “Рассказ Коловратки”.

Bdelloidea – крупный класс типа коловратки (*Rotifera*). Само существование бделлоидных коловраток – эволюционный скандал (см. вкладку). (Эта острота принадлежит не мне: здесь безошибочно угадывается стиль Мейнарда Смита.) Многие коловратки размножаются бесполым способом. В этом отношении они напоминают тлей, палочников, многих жуков, некоторых ящериц, и само по себе это не очень удивительно. Мейнарда Смита поразило вот что: бесполым способом размножаются *все без исключения* бделлоидные коловратки. Все они происходят от общего бделлоидного предка, который жил достаточно давно, чтобы успеть дать начало 18 родам и 360 видам. Найденные в янтаре ископаемые доказывают, что коловратки-мужененавистницы существовали уже 40 млн лет назад, а возможно, и раньше. Бделлоидные коловратки – очень успешная группа животных, чрезвычайно многочисленная и доминирующая в пресноводной фауне по всему миру. Но никто никогда не видел самца бделлоидной коловратки.

Что же тут скандального? Возьмем филогенетическое древо царства животных. Кончики мелких ветвей соответствуют видам. Крупные ветви представляют классы и типы. Существуют миллионы видов, а это значит, что эволюционное древо ветвится так замысловато, как ни одно дерево в лесу. Типов всего несколько десятков, и немногим больше классов. Тип коловратки соответствует одной ветви нашего древа, и эта ветвь разделяется на четыре веточки, одна из которых представляет класс *Bdelloidea*. Эта ветвь дает 360 отростков-видов. Примерно то же наблюдается в остальных типах и классах. Внешние побеги соответствуют современности: те, что ближе к центру, отображают недавнее прошлое, и так далее – вплоть до ствола, который соответствует, например, миллиарду лет.

Теперь раскрасим кончики ветвей скучного серого древа, чтобы обозначить конкретные признаки. Мы можем раскрасить красным ветви, соответствующие активно летающим животным – противопоставив их животным с пассивным планированием, чаще всего встречающимся. Теперь окинем взглядом все древо. Крупные участки красного разделяются еще более крупными участками серого, который соответствует всем основным группам

нелетающих животных. Большинство ветвей, соответствующих насекомым, птицам и летучим мышам, окрашены в красный, и они соседствуют с другими красными ветвями. За некоторыми исключениями, например блох и страусов, три этих класса целиком представлены летающими животными. Красный цвет образует большие сплошные пятна на фоне сплошного серого.

Что это значит для эволюции? Каждое из трех красных пятен должно иметь далекого предка, научившегося летать: древнее насекомое, древнюю птицу и древнюю летучую мышь. Полет, судя по всему, оказался настолько хорошей идеей, что после его изобретения он распространился по всем ветвям потомков, и почти все они сохранили предковую способность летать. Так образовались насекомые (*Insecta*), птицы (*Aves*) и рукокрылые (*Chiroptera*).

Теперь сделаем то же самое с бесполом, без самцов, размножением. Если на схеме мы окрасим в синий виды, размножающиеся бесполом способом, то увидим совершенно иную картину. Если применительно к полету на нашем древе появились большие красные пятна, то бесполое размножение представлено крошечными разбросанными точками синего цвета. Вид жуков, размножающихся бесполом способом, представлен одинокой синей веточкой, окруженной со всех сторон серым. В некоторых случаях синим окрашена группа из трех видов в составе одного рода, но соседние роды при этом остаются серыми. Понимаете, что это значит? Бесполое размножение периодически возникает у тех или иных животных, но всегда быстро исчезает, не успевая дать начало толстой ветви с множеством синих побегов. В отличие от полета, бесполое размножение не сохраняется в эволюции настолько долго, чтобы оно могло передаться целому семейству, отряду или классу животных.

За одним исключением! Бделлоидные коловратки, в отличие от остальных животных с бесполом размножением (синие точки), образуют сплошное синее пятно. С точки зрения эволюции это, видимо, означает, что предковая бделлоидная коловратка пришла к бесполому размножению, как и редкие жуки, о котором мы говорили. Но если бесполое жуки и сотни других бесполой видов, рассеянных по древу, вымирают, не успев дать начало крупным группам, таким как семейства и отряды (не говоря о классах), то бделлоиды, судя по всему, успешно размножились бесполом способом настолько долго, что произвели целый класс, насчитывающий сейчас 360 видов. Для бделлоидных коловраток, в отличие от всех других видов животных, бесполое размножение стало очень успешным изобретением. Однако для остальных групп животных оно остается кратчайшим путем к вымиранию.

Заявление о существовании 360 видов бделлоидных коловраток вызывает вопрос. Согласно определению, вид – это группа особей, скрещивающихся между собой и не скрещивающихся с представителями других видов. Бделлоиды же, размножаясь бесполом способом, не скрещиваются вообще ни с кем: популяцию составляют одинокие самки, все потомки которых идут собственной дорогой генетически независимо от остальных особей. Поэтому, говоря о 360 видах бделлоидных коловраток, мы имеем в виду просто 360 разновидностей, которые, на наш взгляд, достаточно отличаются друг от друга, чтобы можно было ожидать, что они, размножаясь половым способом, избегали бы представителей других разновидностей.

Бесполое размножение бделлоидных коловраток признают не все ученые. Ведь из того, что никто никогда не видел самцов, не следует, что их вовсе не существует. Оливия Джадсон в своей изощренной зоологической комедии “Доктор Татьяна” напоминает, что натуралисты попадают на это не впервые. У бесполой на первый взгляд видов часто находят скрытых

самцов. Так, самцы рыбы-удильщика – карлики, которые прикрепляются к телам самок, будто паразиты. Будь они еще немного меньше, мы могли бы вовсе их не заметить. Именно это и произошло с некоторыми видами червецов, самцы которых, по словам моего коллеги Лоренса Херста, – “крошечные создания, липнувшие к ногам самок”. Херст также приводит замечание своего учителя Билла Гамильтона:

Часто ли мы видим людей, занимающихся сексом? Если бы мы были наблюдателями с Марса, мы уверились бы в том, что люди – бесполое существа.

Так что не мешает доказать, что бделлоидные коловратки размножаются лишь бесполом способом. У генетиков все лучше получается читать паттерны генного распределения у современных животных и на основе этого реконструировать их эволюционную историю. В “Рассказе Митохондриальной Евы” мы упоминали об Алане Темплтоне и его методе реконструкции ранних миграций человека на основе “сигналов” в генах современных людей. Логика здесь не дедуктивная. Мы не делаем на основе современных генов вывод о том, что эволюционная история должна была быть такой-то. Вместо этого мы предполагаем: если эволюционная история была такой-то, нам стоит ожидать такой-то картины современного распределения генов. Темплтон применял этот метод, реконструируя человеческие миграции. Нечто подобное проделали с бделлоидными коловратками Дэвид Марк Уэлч и Мэттью Мезелсон из Гарвардского университета. Они использовали генетические “сигналы” для реконструкции истории бесполого размножения. Здесь логика тоже не была дедуктивной. Ученые рассудили так: если бделлоиды размножались бесполом способом миллионы лет, мы можем увидеть определенный паттерн распределения генов.

Для начала нужно учитывать, что бделлоидные коловратки диплоидны, хотя и размножаются бесполом способом. То есть у них, как и у животных с половым размножением, по две копии каждой хромосомы. Все остальные животные для размножения образуют яйцеклетки и сперматозоиды с одной копией каждой хромосомы. Бделлоиды же образуют яйцеклетки, содержащие обе копии каждой хромосомы. Такая яйцеклетка почти не отличается от любой другой клетки тела, и дочь становится двойником своей матери, если не считать редких мутаций. Именно эти редкие мутации, которые миллионы лет накапливались в расходящихся линиях, под действием естественного отбора дали начало 360 современным видам.

Некая древняя самка (назовем ее гинархом) в результате мутации научилась обходиться без самцов и мейоза. Для образования яйцеклеток она стала использовать митоз. Поэтому для ее потомков тот факт, что хромосомы изначально были парными, неважен. Вместо, например, пяти пар хромосом (или сколько там было вначале) у коловраток теперь десять хромосом, и каждую из них связывают с бывшей парой затухающие воспоминания. Раньше хромосомы из одной пары встречались и обменивались генами всякий раз, когда коловратка производила яйцеклетку или сперматозоид. Но после того, как самка-гинарх прогнала самцов и основала бделлоидную матриархальную династию, каждая хромосома генетически стала отдаляться от своей пары, потому что теперь их гены мутировали независимо. Это происходило даже несмотря на то, что все это время хромосомы находились в одних клетках одних и тех же тел. В добрые старые времена, когда еще существовали самцы и половое размножение, подобного не бывало, и каждая хромосома имела пару, с которой

обменивалась генами перед образованием яйцеклетки или сперматозоида. Поэтому хромосомы не теряли связи друг с другом и не расходились генетически.

У человека 23 пары хромосом: две хромосомы № 1, две хромосомы № 5, две хромосомы № 17, и так далее. За исключением половых X- и Y-хромосом, между двумя хромосомами одной пары нет принципиальных различий. Поскольку они обмениваются генами в каждом поколении, обе хромосомы № 17 – это просто хромосомы № 17, и нет смысла называть их, например, 17-й левой и 17-й правой. Но после того, как коловратка-гинарх “заморозила” свой геном, все изменилось. И правая, и левая хромосомы № 5 передавались всем ее дочерям в неизменном виде, и эта пара не встречалась более 40 млн лет. У правнучек гинарха в сотом поколении по-прежнему сохранялись правая и левая пятая хромосома. И хотя к тому моменту обе эти хромосомы уже накопили некоторое количество мутаций, левые и правые хромосомы по-прежнему оставались узнаваемыми благодаря их сходству с соответствующими копиями хромосомы № 5 коловратки-гинарха.

Все 360 видов бделлоидных коловраток произошли от гинарха и отделяются от нее одинаковыми промежутками времени. Все особи всех видов до сих пор имеют левую и правую копию каждой хромосомы, которые в ходе эволюции накопили много мутационных изменений, но ни разу не обменялись друг с другом генами. В итоге хромосомы одной пары у каждой особи сильнее отличаются друг от друга, чем у животных с половым размножением. И когда-нибудь мы не сможем сказать, что когда-то эти хромосомы составляли пару.

Сравним два современных вида бделлоидных коловраток, например *Philodina roseola* и *Macrotrachela quadricornifera*. Оба вида принадлежат к подгруппе *Philodinidae* и, без сомнения, имеют общего предка, который жил гораздо позднее гинарха. В отсутствие полового размножения “левые” и “правые” хромосомы всех особей обоих видов располагали одинаковым временем для расхождения. У каждой особи левая хромосома сильно отличается от правой. Но если мы сравним, например, левую пятую хромосому *P. roseola* с левой пятой хромосомой *M. quadricornifera*, то обнаружим, что они схожи: у них было не так много времени для накопления независимых мутаций. Точно так же между правыми хромосомами обоих видов мало отличий. Можно сделать вывод: некогда парные хромосомы одной особи отличаются сильнее, чем “левые” или “правые” хромосомы разных видов. Если бы коловратки размножались половым способом, картина была бы противоположной: главным образом потому, что при половом размножении хромосомы не остаются “левыми” или “правыми”, а также потому, что между хромосомами одной пары в пределах вида происходит значительное число рекомбинаций.

Марк Уэлч и Мезелсон использовали эти две противоположные модели, чтобы проверить теорию о том, что бделлоиды давно размножаются бесполом способом и не имеют дела с самцами. Ученые исследовали современных бделлоидных коловраток, чтобы понять, на самом ли деле их парные хромосомы (или некогда парные хромосомы) отличаются друг от друга сильнее, чем различались бы при условии половой рекомбинации. В качестве контрольной группы использовались другие коловратки, которые размножаются половым способом. Оказалось, хромосомы одной пары у бделлоидных коловраток действительно гораздо сильнее отличаются друг от друга, чем следовало бы. Причем масштаб этих различий говорит о том, что бделлоидные коловратки отказались от полового размножения не 40 млн лет назад (возраст самого старого янтаря, в котором они обнаружены), а около 80 млн лет назад. Марк Уэлч и Мезелсон самым добросовестным

образом изучили все интерпретации полученных результатов. И все интерпретации оказались сомнительными, кроме одной, согласно которой бделлоидные коловратки очень давно, повсеместно и весьма успешно размножаются бесполом способом. Эти животные – действительно эволюционный скандал. Уже около 80 млн лет они процветают за счет стратегии, следовать которой не удастся ни одной другой группе животных – разве что на короткое время, предшествующее вымиранию.

Почему бесполое размножение, как правило, ведет к вымиранию? Это не такой уж простой вопрос: он сводится к вопросу о преимуществах пола как такового. А этому вопросу посвятили не одну книгу гораздо лучшие ученые, чем я. Хочу лишь обратить ваше внимание на то, что бделлоидные коловратки – это парадокс внутри парадокса. В каком-то смысле они похожи на солдата в марширующем взводе, чья мать восклицает: “Посмотрите на моего мальчика – он единственный шагает в ногу!” Мейнард Смит назвал существование бделлоидов эволюционным скандалом, однако именно он одним из первых указал, что пол как таковой тоже по сути эволюционный скандал. По крайней мере, наивная трактовка теории Дарвина предполагает, что естественный отбор должен активно отсекал половое размножение, предпочитая его бесполому размножению. В этом смысле бделлоиды – как раз единственный солдат, идущий в ногу. И вот почему.

Проблема, как ее сформулировал Мейнард Смит, заключается в “двукратной стоимости” полового размножения. Дарвинизм в его современном варианте предполагает, что все особи стремятся передать потомкам как можно больше своих генов. Не глупо ли выбрасывать половину генов из каждой яйцеклетки (сперматозоида), чтобы смешать оставшуюся половину с генами партнера? Не будет ли мутантная самка, которая ведет себя как бделлоидная коловратка и передает потомкам все свои гены, вдвойне успешной?

Как отмечает Мейнард Смит, эта логика неприменима, если партнер-самец активно участвует в воспитании потомства: тогда пара может вырастить вдвое больше потомков, чем мать-одиночка, размножающаяся бесполом способом. В этом случае “двукратная стоимость” пола компенсируется удвоением потомства. У таких видов, как императорский пингвин, где вклад самца и самки примерно одинаков, “двукратная стоимость” пола компенсируется – по крайней мере отчасти. У тех видов, у которых вклад самки и самца неравен, от выполнения родительских обязанностей почти всегда уклоняются отцы, которые тратят энергию на драки с другими самцами. Это вдвое увеличивает стоимость пола. Поэтому Мейнард Смит изменил название гипотезы на “двукратная стоимость” самцов. С этой точки зрения эволюционным скандалом являются как раз не бделлоидные коловратки, а все остальные животные. Точнее – все остальные самцы. Однако самцы есть почти у всех животных. Как написал Мейнард Смит, “остается ощущение, что мы упустили некий важный аспект этой ситуации”.

“Двукратная стоимость” пола – отправная точка теорий Мейнарда Смита, Уильямса, Гамильтона и ученых помоложе. Повсеместное распространение самцов, не выполняющих отцовские обязанности, говорит о том, что у генетической рекомбинации должны быть существенные эволюционные преимущества. Не так сложно придумать, какими они могут быть в *качественном* выражении – на этот счет есть множество теорий. Гораздо труднее найти преимущество, которое бы перевешивало двукратную стоимость в *количественном* отношении.

Чтобы рассказать обо всех теориях, понадобилась бы целая книга – и кстати, несколько книг этой проблеме уже посвящено, включая фундаментальные работы Уильямса и

Мейнарда Смита, а также превосходную книгу Грэма Белла “Шедевр природы”. И все же окончательного вердикта нет. На эту тему Мэтт Ридли написал хорошую научно-популярную книгу “Черная королева”. Несмотря на то, что Ридли явно отдает предпочтение теории Гамильтона (согласно которой половое размножение выступает в качестве непрерывной гонки вооружений против паразитов), он не забывает и о других объяснениях.

А сейчас поговорим о недооцененных последствиях изобретения полового размножения. Подумайте о том, что представляет собой эволюция в случае бделлоидной коловратки и насколько сильно отличается от привычной нам эволюция 360 ее видов. Мы привыкли думать, что половое размножение усиливает разнообразие. В некотором смысле так и есть: именно это лежит в основе большинства теорий, объясняющих, как половое размножение компенсирует свою двукратную стоимость. Однако парадоксальным образом половое размножение имеет и обратный (на первый взгляд) эффект. Обычно половое размножение служит своего рода барьером для эволюционной дивергенции. Частный случай этого явления стал темой исследований Марка Уэлча и Мезелсона. В популяции, например, мышей движение в каком-либо перспективном эволюционном направлении сдерживается поглощающим эффектом рекомбинации. Гены предприимчивой особи поглощаются инертной массой генофонда. Вот почему географическая изоляция (горная цепь или труднопреодолимая водная преграда) так важна для видообразования.

Представьте, насколько сильно выбивается из этой схемы эволюция бделлоидных коловраток. Генофонд не тянет их к норме – у них просто нет генофонда. Сама идея генофонда не имеет смысла без полового размножения. “Генофонд” (*gene pool*) – очень удачное название, потому что гены в популяции постоянно перемешиваются и рассеиваются, как вещество, растворенное в жидкости. Если прибавить параметр времени, то генный “пруд” станет рекой, текущей по долине геологического времени (эту аналогию я развил в книге “Река, текущая из рая”). И именно связывающий эффект полового размножения направляет вид в определенное эволюционное русло. Без полового размножения не существовало бы переноса. Вместо этого мы наблюдали бы нечто вроде диффузии газа.

В популяциях бделлоидных коловраток предположительно существует естественный отбор, однако скорее всего не такой, как в остальном животном мире. Там, где существует рекомбинация генов, естественный отбор приводит к образованию генофонда. Хорошие гены помогают своим носителям выживать. Плохие гены, напротив, приводят своих носителей к гибели. У животных с половым размножением отбор проявляется в смерти и размножении, однако в долгосрочной перспективе последствия отбора заключаются в изменении статистического распределения генов в генофонде. Поэтому, как я уже сказал, результатом действия естественного отбора является генофонд.

Более того, гены отбираются на основе их способности сотрудничать с другими генами при построении организма. Вот почему организмы приспособлены к выживанию. Учитывая наличие полового размножения, можно сказать, что гены постоянно подвергаются испытаниям на разном генетическом фоне. В каждом поколении ген оказывается в окружении нового коллектива – других генов, с которыми он делит тело. Гены, которые оказываются хорошими компаньонами и эффективно сотрудничают с коллегами, чаще оказываются в команде победителей – то есть в теле успешной особи, которая передаст их потомкам. Гены, не способные к сотрудничеству, обычно оказываются среди проигравших – то есть в телах особей, которые погибают, не оставив потомства.

Набор генов, с которыми ген непосредственно должен сотрудничать, представлен теми

генами, с какими он делит организм. В долгосрочной перспективе набор генов, с которыми он должен кооперироваться, представлен всеми генами генофонда, потому что он будет неоднократно встречаться с ними, перемещаясь из тела в тело по мере смены поколений. Вот почему я говорю, что естественный отбор формирует генофонд вида. На первый взгляд, естественный отбор представляет собой избирательное выживание и размножение особей, каждая из которых является одной из множества комбинаций генов генофонда. Однако этого нельзя сказать о бделлоидных коловратках. У них естественный отбор не формирует генофонд, поскольку генофонда у них нет. У бделлоидной коловратки есть просто один большой ген.

Я не рассказывал здесь о теориях, объясняющих преимущества полового размножения и его возникновение. Но если я захотел бы изложить такую теорию или всерьез занялся “неким важным аспектом этой ситуации”, я начал бы примерно с этого. Я снова и снова слушал бы “Рассказ Коловратки”. Эти крошечные обитатели луж и болот, возможно, знают ответ на загадку эволюции. Чем плохо бесполое размножение, если бделлоидные коловратки миллионы лет его практикуют? И если для них это нормально, почему остальные живут по-другому, продолжая платить по двойному тарифу за половое размножение?

Рассказ Усоногого рака

Когда я учился в школе-интернате, иногда приходилось извиняться перед воспитателем за опоздание к обеду: “Извините, сэр! Я опоздал: репетиция оркестра” или что-нибудь в этом духе. В тех случаях, когда достойного оправдания не было, мы бормотали себе под нос: “Извините, сэр! Усоногие раки”. Воспитатель добродушно кивал. Не знаю, интересовало ли его на самом деле, чем мы занимались вне уроков. Возможно, нас вдохновлял пример Дарвина, который несколько лет с таким увлечением изучал усоногих раков, что его дети, будучи в гостях у друзей, спрашивали тех с невинным удивлением: “А где ваш папа занимается усоногими раками?”

Несмотря на свой необычный облик, усоногие раки относятся к ракообразным. Если заглянуть в раковины, мы увидим деформированных креветок, лежащих на спине и дрыгающих ножками. На ножках у них перистые гребешки или корзинки, которыми они отфильтровывают из воды частицы пищи. То же самое делают морские уточки, однако они не прячутся в конической раковине, а сидят на конце крепкой ножки. Названием они обязаны тому, что ученые не всегда понимали их истинную природу. Их фильтрующие “перья” придают им облик птенца в яйце. В те времена, когда люди еще верили в самозарождение жизни, бытовало поверье, что из морских уточек (*goose barnacles*) вылупляются гуси, точнее белошекие казарки (*Branta leucopsis*).

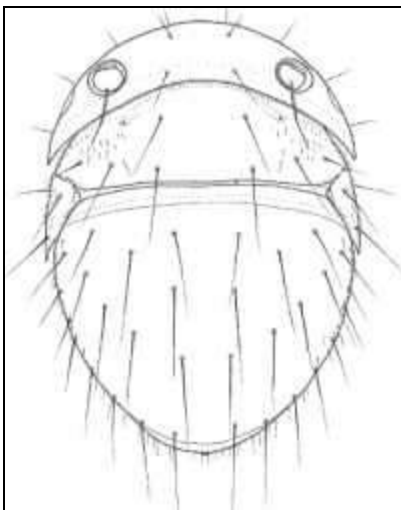
Самый обманчивый среди животных облик имеют паразитические усоногие раки, например саккулина (*Sacculina*). Саккулина вовсе не является тем, чем кажется. Если бы не ее личинка, зоологи никогда не поняли бы, что на самом деле она усоногий рак. Взрослая форма саккулины представляет собой мягкий мешок, который прикрепляется к нижней стороне краба и запускает длинные, ветвистые, похожие на растения отростки в его тело, поглощая питательные вещества из тканей. Этот паразит не похож не только на усоногого рака – он вообще не похож на ракообразное. Он полностью утратил панцирь и сегментацию тела, которая свойственна почти всем членистоногим. Саккулину вполне можно принять за паразитическое растение или гриб. И все же в смысле эволюционного родства она ракообразное, и не просто ракообразное, а усоногий рак. Усоногие раки и впрямь не то, чем они кажутся.

Интересно, что эмбриологическое развитие нетипичного для ракообразных тела саккулины становится понятным благодаря *Нох*-генам, которые стали темой “Рассказа Дрозофилы”. Ген *Abdommal-A*, который обычно отвечает за развитие брюшка у типичных ракообразных, у саккулины не экспрессируется. То есть, судя по всему, подавив *Нох*-гены, мы легко превратим активно плавающее и двигающееся ножками животное в бесформенное грибообразное существо.

Заметим, что ветвящаяся система корневидных отростков саккулины вырастает в ткани краба избирательно. Сначала она направляется к репродуктивным органам краба – это производит эффект кастрации. Является ли это случайностью? Скорее всего, нет. Кастрация не только делает краба стерильным. Как кастрированный бык, он, вместо того чтобы думать о размножении, сосредотачивается на питании, чтобы кормить паразита.

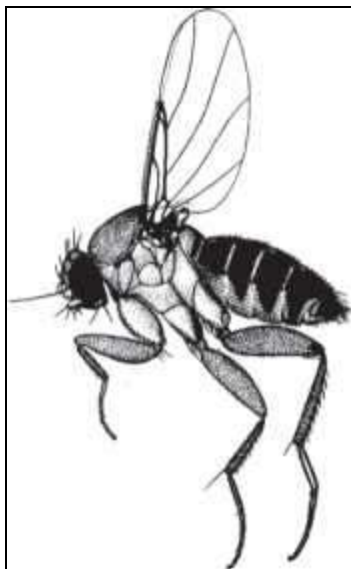
В завершение расскажу вам сказку. Спустя полмиллиарда лет после того, как позвоночные и членистоногие вымерли в результате столкновения кометы с Землей, разумная жизнь эволюционировала заново в лице потомков осьминогов. Осьминожки

палеонтологи добрались до отложений, датированных XXI в. н. э. Эти ископаемые (хотя они не самый репрезентативный срез современной жизни) поразили палеонтологов своим многообразием. Ощупав и рассмотрев ископаемые, один из исследователей пришел к выводу, что жизнь в предшествующую катастрофе эпоху была удивительно неэкономной в своем разнообразии – больше, чем когда-либо еще. Чтобы понять восьминогую ученого, вспомните современных животных и представьте их в виде небольшой выборки сохранившихся ископаемых. Подумайте о сложнейшей задаче, стоящей перед палеонтологом будущего, и о том, какие трудности придется преодолеть, чтобы распознать родственные связи этих ископаемых по неполным следам.



Самка мухи-горбатки *Thaumatoxena andreinii*. Рис. Г. Диснея.

Вот вам пример: что за животное, по-вашему, здесь изображено? Может быть, это чудо заслуживает нового типа, названного в его честь? Ведь у него особый план строения тела, прежде неизвестный зоологам? А вот и нет! Это муха-горбатка (*Thaumatoxena andreinii*) из почтенного семейства горбатки (*Phoridae*). А вот более типичный представитель горбатов – *Megaselia scalaris*.



Горбатка *Megaselia scalaris* (Loew). Рис. А. Смита.

С *Thaumatoxena* произошло вот что: она поселилась в гнездах термитов. В этом замкнутом мире условия столь необычны, что она – вероятно, довольно быстро – утратила

свое сходство с мухой. Передний конец тела в форме бумеранга – все, что осталось от головы. Ниже – грудь, а на границе с волосатым брюшком – свернутые остатки крыльев.

Рассказ Онихофоры

Если современная зоология и признает нечто похожее на миф о внезапном зарождении жизни, то это, безусловно, “кембрийский взрыв”. Кембрий – первый период фанерозойского эона, начавшегося около 545 млн лет назад. Именно в кембрийском периоде животная и растительная жизнь – такая, какой мы ее знаем, – стала появляться в окаменелостях. Все окаменелости старше кембрия представляют собой либо незначительные следы, либо загадки. Однако в кембрийском периоде на свет появился шумный зверинец, предвещающий современность. Неожиданность, с которой многоклеточные ископаемые появляются в начале кембрия, напоминает взрыв.

Креационисты очень любят “кембрийский взрыв” – видимо, потому, что их скудному воображению он представляется чем-то вроде палеонтологического сиротского приюта, населенного безродными таксонами: животными без прошлого, которые будто в одночасье возникли из ничего. С другой стороны, романтически настроенные зоологи тоже любят “кембрийский взрыв”. Они видят в нем своего рода Аркадию, эпоху зоологической невинности, в которой жизнь безумствовала, развиваясь в бешеном эволюционном темпе. То была безгрешная вакханалия жизненных форм, предваряющая скучный прагматизм, преобладающий в современном мире. В книге “Расплетая радугу” я процитировал выдающегося биолога (возможно, впрочем, он уже изменил свое мнение):

Вскоре после того, как были изобретены многоклеточные формы, прозвучал великий эволюционный взрыв. Кажется, можно физически ощутить, как многоклеточная жизнь с радостью торопится попробовать все варианты в диком танце беспечного исследования.

Если и есть животное, которое больше чем кто-либо еще символизирует такое представление о кембрии, то это галлюцигения (*Hallucigenia*). Это животное (Саймон Конвей-Моррис, описавший ее, выбрал это название намеренно) было сначала реконструировано вверх тормашками. Вот почему на рисунке галлюцигения стоит на невозможных ходулях-зубочистках. Согласно современной, перевернутой реконструкции, одинокий ряд “щупалец” вдоль спины представляет собой ноги. Но как же она ходила – неужто балансировала, как на канате? Нет, ископаемые, обнаруженные в Китае, указывают на то, что у галлюцигении был и второй ряд ног. И на современной реконструкции это животное выглядит вполне приспособленным к жизни. Сегодня галлюцигения уже не кажется “таинственным чудом” с неясными, давно утраченными родственными связями. Вместе с некоторыми другими кембрийскими ископаемыми теперь ее ориентировочно относят к типу лопастеногих (*Lobopodia*). Среди современных представителей этого типа – перипатус и другие онихофоры (см. рандеву № 26).

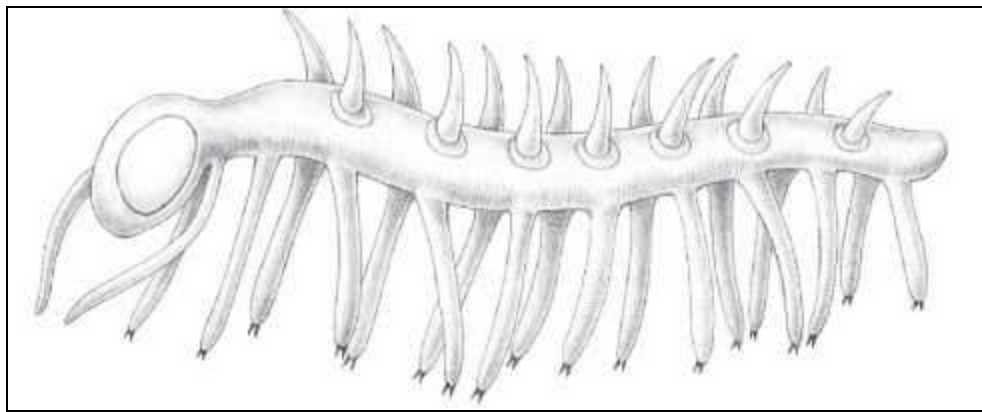
В те времена, когда кольчатых червей было принято считать близкими родственниками членистоногих, онихофор нередко называли “промежуточным звеном” между этими двумя группами. Это не совсем верно, если задуматься о том, как идет эволюция. Сейчас кольчатых червей относят к спиральным (*Lophotrochozoa*), а онихофор (*Onychophora*) с членистоногими (*Arthropoda*) – к линяющим (*Ecdysozoa*). Перипатуса с его древними связями разместили среди современных пилигримов, и именно он расскажет нам о “кембрийском взрыве”.

Онихофоры широко распространены в тропиках, особенно в Южном полушарии. Изображенная здесь онихофора *Peripatopsis moseleyi* обитает в Южной Африке. Все современные онихофоры живут на суше, в опавших листьях и других влажных местах, где охотятся на мелких животных: улиток, червей, насекомых и так далее. В кембрийском периоде галлюцигения и другие далекие предки перипатуса и перипатопсиса жили, как и все остальные животные, в море.

Связь галлюцигении с современными онихофорами до сих пор спорна. Нельзя забывать, что между полуистершимся сплюснутым ископаемым в камне и красочной реконструкцией на странице всегда есть место для фантазии. Выказано даже предположение, что галлюцигения – это не целое животное, а лишь часть некоего другого животного. Такие примеры известны. На ранних художественных реконструкциях кембрийской фауны можно увидеть плавающее медузоподобное существо, похожее на консервированные кольца ананаса. Как выяснилось позднее, эти существа представляли собой части челюстного аппарата хищного аномалокариса (*Anomalocaris*). Другие кембрийские ископаемые, например *Aysheaia*, очень похожи на морские версии перипатуса, и это дает перипатусу дополнительное право на рассказ о кембрии.

Большая доля окаменелостей любой эпохи представляет собой остатки твердых частей животных: костей позвоночных, панцирей членистоногих, раковин моллюсков или плеченогих. Но существует три кембрийских местонахождения – в Канаде, в Гренландии и в Китае, – где из-за необычных условий сохранились и следы мягких тканей животных (лагерштетты). Это сланцы Берджес в Британской Колумбии, Сириус-Пассет на севере Гренландии и Чэнцзян в Южном Китае. Сланцы Берджес были открыты в 1909 году, однако получили известность лишь 80 лет спустя благодаря книге “Чудесная жизнь” Стивена Джея Гулда. Отложение Сириус-Пассет на севере Гренландии было обнаружено в 1984 году, однако пока оно изучено хуже двух указанных. В том же году Хоу Сяньгуан обнаружил окаменелости в Чэнцзяне. Доктор Хоу участвовал в подготовке прекрасно иллюстрированной монографии “Кембрийские окаменелости Чэн-цзяна (Китай)”, изданной в 2004 году, – к счастью для меня, это случилось непосредственно перед тем, как эта книга вышла в печать.

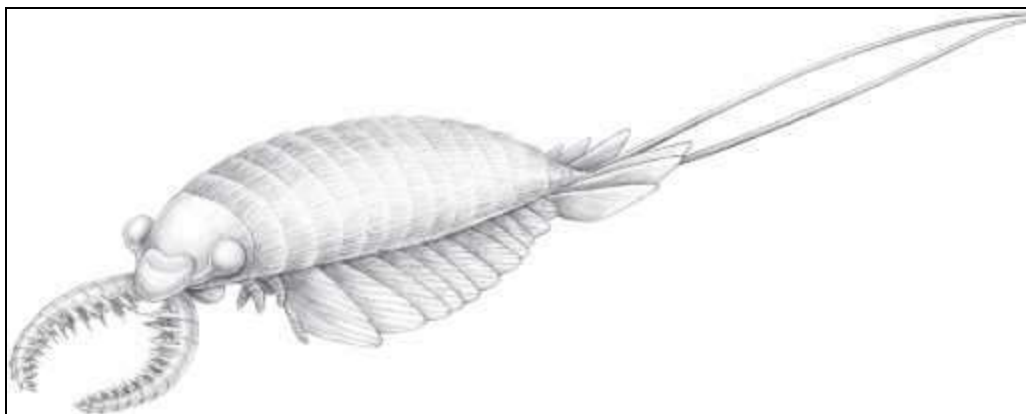
Окаменелости Чэнцзяна датируются 525 млн лет. Их возраст примерно равен возрасту Сириус-Пассет и на 10–15 млн лет превышает возраст сланцев Берджес. Однако все эти знаменитые залежи включают сходную фауну. В них встречается большое число лопастеногих, более или менее похожих на морские версии перипатуса. Есть морские водоросли, губки, черви, а также плеченогие, довольно похожие на современных, и загадочные животные с неясными родственными связями. Там находят много членистоногих, включая ракообразных, трилобитов и других животных, отдаленно напоминающих ракообразных и трилобитов, но, возможно, принадлежащих к обособленным группам. В Чэнцзяне и Берджес найдены крупные (иногда более метра в длину), судя по всему, хищные аномалокарисы и родственные им животные. Ученые пока точно не знают, кем они были – возможно, дальними родственниками членистоногих, – но, судя по всему, это были весьма эффектные животные. Некоторые “таинственные чудеса” открыты в сланцах Берджес, но не обнаружены в Чэнцзяне – например пятиглазая опабиния (*Opabmia*).



Галлюцигения (*Hallucihenia*).

Фауна Сириус-Пассет включает красивое животное халкиерию (*Halkieria*). Сначала ее считали древним моллюском, однако Саймон Конвей-Моррис, описавший много странных кембрийских животных, видит в ней сходство с тремя главными типами беспозвоночных: моллюсками, плеченогими и кольчатыми червями. Мне это нравится: он противоречит тому мистическому благоговению, которое зоологи испытывают по отношению к большим типам (см. вкладку). Если мы относимся к эволюции серьезно, то должны понимать, что по мере движения вспять во времени и приближения к точкам дивергенции типы неизбежно становятся все сильнее схожими и связанными между собой. Было бы, напротив, странно, если бы не существовало такого древнего животного, которое объединяет кольчатых червей, плеченогих и моллюсков. Обратите внимание на раковины на рисунке (см. вкладку).

Как мы увидели на randevу № 22, в Чэнцзяне встречаются ископаемые, очень похожие на настоящих позвоночных, предшествующих похожей на ланцетника пикайе из сланцев Берджес и другим кембрийским хордовым. Согласно традиционным зоологическим представлениям, позвоночные не могли возникнуть так рано. Однако миллокунмингия (*Myllokunmingia*), известная по полусотне экземпляров из Чэнцзяна, очень похожа на типичных бесчелюстных рыб, которые возникли, как считалось, лишь 50 млн лет спустя, в середине ордовикского периода. Сначала были описаны два новых рода: миллокунмингия (*Myllokunmingia*) – как считалось, она родственна миногам, и хайкоуихтис (*Haikouichthys*) (к сожалению, назван он не в честь японской стихотворной формы), предположительно родственной миксинам. Сегодня некоторые специалисты по систематике объединяют их в один вид – *Myllokunmingia fengjiao*. Эта спорная ревизия статуса хайкоуихтиса – хороший пример того, как сложно бывает разобраться в очень древних ископаемых. Здесь приведена фотография миллокунмингии, а также рисунок, сделанный с помощью камеры-люциды. Меня восхищает терпение ученых, реконструирующих древних животных.



Аномалокарис (*Anomalocaris saron*).

Продление истории позвоночных до середины кембрийского периода говорит в пользу идеи “взрыва”. Действительно, большинство основных типов животных впервые появляется в палеонтологической летописи в узком временном промежутке – в кембрии. Это, конечно, не значит, что до кембрия никаких представителей этих типов не существовало. Просто они, как правило, не превращались в окаменелости. Как это объяснить? На этот счет есть три основных гипотезы (и различные их комбинации). Все они напоминают гипотезы относительно “взрывного” распространения млекопитающих после исчезновения динозавров.

“Взрыва” не было. Согласно этой точке зрения, “взрыв” касался лишь способности к фоссилизации, а не эволюции. Типы появились задолго до кембрийского периода, их предки жили сотни миллионов лет. Такое представление поддерживают некоторые молекулярные биологи, которые с помощью “молекулярных часов” датировали ключевых предков этих типов. Грегори Рэй, Джеффри Левинтон и Люси Шапиро в известной статье 1996 года установили, что общий предок позвоночных и иглокожих жил около миллиарда лет назад, а общий предок позвоночных и моллюсков – еще на 200 млн лет раньше, то есть был более чем вдвое старше “кембрийского взрыва”. Метод “молекулярных часов” вообще имеет свойство отодвигать даты таких ветвлений далеко в докембрий – то есть гораздо дальше, чем хочется большинству палеонтологов. Согласно этой точке зрения, до кембрия ископаемые по неизвестным причинам сохранялись плохо. Возможно, дело в нехватке легко подвергающихся фоссилизации твердых тканей, например раковин, панцирей и костей. Ведь сланцы Берджес и Чэн-цзян необычны именно тем, что там встречаются окаменелые мягкие ткани. Возможно, докембрийские животные, несмотря на свое разнообразие и сложную организацию, были просто слишком мелкими, чтобы фоссилизироваться. В пользу этой версии говорит существование некоторых типов мелких животных, которые вообще не оставили окаменелостей после кембрия и известны нам только благодаря “живым ископаемым”. Так почему мы надеемся на обнаружение докембрийских ископаемых? Как бы то ни было, некоторые из найденных докембрийских ископаемых, включая эдиакарскую фауну и окаменелые отпечатки следов и нор, указывают на то, что докембрийские многоклеточные существовали.

Замедленный “взрыв”. Общие предки различных типов действительно жили довольно близко друг к другу по времени. Однако от окаменелостей времен “взрыва” их отделяет более чем несколько десятков миллионов лет. Отложения Чэнцзяна (525 млн лет) на первый взгляд кажутся довольно близкими к предполагаемому сопредку, который жил около 590 млн лет назад. Но на самом деле их разделяет ни много ни мало 65 млн лет – это столько же, сколько прошло с исчезновения динозавров до сегодняшнего дня, а ведь за это время появились все многочисленные группы млекопитающих, которые мы видим сейчас. Даже 10 млн лет – это очень много, учитывая взрывное видообразование, о котором говорилось в “Рассказе Галапагосского вьюрка” и “Рассказе Цихлиды”. Конечно, проще думать, что два древних ископаемых, принадлежащих сегодня к двум современным типам, в древности так же сильно различались, как и современные представители этих типов. Однако не нужно забывать, что у этих современных представителей было полмиллиарда лет, чтобы разойтись.

Не обязательно кембрийский таксономист, лишенный груза накопленных за полмиллиарда лет знаний, поместил бы эти два ископаемых в отдельные типы. Возможно, он решил бы, что различия между ними существуют лишь на уровне отрядов – ведь он не знает, что их потомкам суждено разойтись настолько, что они будут принадлежать к разным типам.



Никто и не думал, что позвоночные животные настолько древние. Ископаемая миллокунмингия (*Myllokunmingia fengjiaoa*), Чэнцзян. D.-G. Shu et al. [264].

Мгновенный “взрыв”. Эта точка зрения, на мой взгляд, бредовая. Или, выражаясь дипломатично, крайне нереалистичная и легкомысленная. Однако мне все же придется уделить ей внимание, потому что в последнее время она необъяснимо популярна – видимо, благодаря излишне романтическим зоологам.

Согласно этому взгляду, новые типы возникли внезапно, благодаря “взрыву” макромутаций. Вот изречения в остальном достойных ученых, которые я приводил в книге “Расплетая радугу”.

Похоже, что легкость, с которой совершались эволюционные скачки, приведшие к основным конструктивным новшествам – основа новых типов, – по каким-то причинам была утрачена после кембрийского периода. Как будто главный двигатель эволюции отчасти утратил свою мощность... Таким образом, эволюция кембрийских организмов могла совершать большие скачки, в том числе на уровне типов, однако позднее она стала сдержаннее и делала лишь короткие скачки в масштабе классов.

А вот слова ученого, о котором мы упоминали в начале рассказа:

В самом начале процесса ветвления мы обнаруживаем множество мутаций, которые довольно далеко отстоят от основного ствола и друг от друга. Такие виды

имеют достаточно морфологических различий, чтобы их можно было рассматривать как основателей типов. Эти основатели также дают ответвления, однако не с помощью длинных скачков, а образуя ветви от основателя каждого типа к дочерним видам – основателям классов. По мере движения подходящие варианты образуются во все более близком соседстве, поэтому основатели отрядов, семейств и родов появляются последовательно.

Это все равно что садовник, посмотрев на старый дуб, озадаченно заметил бы:

Не странно ли, что за много лет на этом дереве не появилось ни одной новой толстой ветви? Сейчас на нем почему-то вырастают только тонкие веточки!

А вот цитата, автора которой я укажу: она из книги Эндрю Паркера “Во мгновение ока”, напечатанной уже после выхода “Расплетая радугу”. Книга Паркера в основном посвящена интересной и оригинальной теории автора, согласно которой “кембрийский взрыв” был вызван внезапным появлением у животных глаз. Однако прежде чем приступить к обсуждению теории, Паркер пишет о третьей версии мифа о “кембрийском взрыве”, принимая ее за чистую монету. Сначала он формулирует миф, причем в самой “взрывной” версии, о которой мне приходилось слышать:

Около 544 млн лет назад существовало три типа животных с разнообразными внешними формами, а 538 млн лет назад их было уже 38 – столько же, сколько сегодня.

Паркер поясняет, что не имеет в виду чрезвычайно быструю градуалистическую эволюцию за 6 млн лет – это был бы крайний вариант нашей второй гипотезы, да и то едва приемлемый. Не говорит он и то, что сказал бы я: вблизи точки расхождения два типа (точнее – предки эти типов) вряд ли сильно отличались бы друг от друга. Ведь они должны были пройти последовательные стадии пары видов, затем пары родов и так далее – пока не стали настолько различны, что их стало возможным отнести к типам. Паркер, судя по всему, считает, что все 38 типов полностью сформировались 538 млн лет назад в результате макромутационного прыжка:

Тридцать восемь типов животных эволюционировало на Земле. Таким образом, имели место тридцать восемь монументальных генетических событий, которые привели к возникновению тридцати восьми планов строения тела.

Монументальными генетическими событиями, конечно, пренебрегать не стоит. Мутация контролирующих генов из различных семейств *Нох* (см. “Рассказ Дрозофилы”), безусловно, может привести к потрясающему эффекту. Однако монументальное монументальному рознь. Дрозофила с парой ног вместо антенн – это очень сильный ход, но и в этом случае вопрос о выживании остается открытым. На то есть причина.

Мутантное животное с определенной долей вероятности может стать лучше вследствие этой новой мутации. “Лучше” в данном случае значит “лучше, чем родительский тип без мутации”. Однако родитель не мог быть так уж плох: по меньшей мере, он оказался достаточно хорош, чтобы оставить потомство. Очевидно, чем незначительнее мутация, тем с

более высокой вероятностью она окажется полезной. “Очевидно” было любимым словом выдающегося специалиста по статистике и биологии Рональда Э. Фишера, и он нередко употреблял его по отношению к вещам, которые простым смертным были вовсе не очевидны. В данном случае, однако, понятие Фишера довольно легко. Возьмем простой метрический признак, например длину бедра, которая варьирует в одном измерении, то есть может быть на несколько миллиметров больше или меньше.

Представьте себе ряд мутаций возрастающего масштаба. В начале ряда нулевая мутация. Она по определению не хуже, чем родительская копия гена, которая должна быть достаточно хороша, чтобы, по меньшей мере, обеспечить воспроизводство. Теперь представьте случайную незначительную мутацию: например такую, в результате которой нога становится на миллиметр длиннее или короче. Исходя из того, что родительский ген не безупречен, у мутации, которая бесконечно мало отличается от родительской версии, есть 50-процентный шанс стать лучше и 50-процентный – стать хуже. Она будет лучше, если результат ее – шаг в правильном направлении, и хуже, если результат – шаг в противоположном от родительского состояния направлении. Однако очень крупная мутация, скорее всего, окажется хуже родительской версии гена, даже если это будет шаг в верном направлении. Вообразите крайний случай: во всем нормального человека, однако с бедрами двухметровой длины.

Аргументы Фишера более общие. Когда мы говорим о макрому-тационных скачках, выводящих группу организмов на территорию нового типа, мы имеем дело не с простыми количественными параметрами вроде длины ног. Поэтому нам нужна другая версия этого аргумента. Как я уже говорил, есть гораздо больше способов погибнуть, чем уцелеть. Представьте себе математический ландшафт, населенный всеми возможными животными. Я называю его математическим, потому что у него сотни измерений, и он включает почти бесконечно широкий диапазон всех мыслимых монстров, а также и (относительно) небольшое число животных, когда-либо в реальности существовавших. То, что Паркер называет “монументальным генетическим событием”, эквивалентно макромутации огромного масштаба, действующей не в одном измерении, как в примере с бедром, а в сотнях одновременно. Таков масштаб изменений, с которыми мы столкнемся, если, подобно Паркеру, будем настаивать на мгновенном переходе от одного типа к другому.

В многомерном ландшафте, населенном всеми возможными животными, реальные существа суть островки жизнеспособности, разделенные океаном гротескного уродства. Начав с любого “острова”, можно постепенно эволюционировать: тут изменим ногу, там укоротим рога или перекрасим перья. Эволюция – это траектория через многомерное пространство, где каждому шагу соответствует тело, способное к выживанию и размножению не хуже, чем родительский тип, соответствующий предыдущему шагу. С течением времени траектория достаточной длины приведет от жизнеспособной отправной точки к жизнеспособной конечной точке, которая будет настолько сильно отличаться от исходной, что мы признаем ее новым типом – например, моллюсками. А другая траектория, начавшись из той же отправной точки, может через жизнеспособные промежуточные точки привести к другому жизнеспособному конечному пункту, который мы признаем другим типом – например, кольчатыми червями. Нечто подобное, должно быть, происходило в каждой точке ветвления, приводящей к появлению пары животных от общего предка.

Вот к чему я веду. Случайная мутация, дающая сразу новый тип, окажет такое влияние на сотню измерений одновременно, что нужно быть исключительно везучим, чтобы

оказаться на другом островке жизнеспособности, а не посреди океана нежизнеспособности.

Креационисты неудачно уподобляют естественный отбор урагану, который пронесется по свалке и случайно собирает “Боинг-747”. Они упускают из виду последовательную, кумулятивную природу естественного отбора. Но сравнение со свалкой соответствует гипотетическому внезапному появлению нового типа. Эволюционный шаг такого масштаба, как, например, моментальный переход от земляного червя к улитке, действительно является таким же невероятным, как ураган на свалке.

Итак, теперь мы можем с уверенностью отклонить третью гипотезу. Остаются две – или некий компромисс между ними. Я в этом случае предпочту не делать выводов до появления дополнительных данных. Сейчас все больше ученых признает, что показания “молекулярных часов” отодвигали основные точки ветвления на сотни миллионов лет назад, в докембрий. С другой стороны, тот факт, что ископаемые большинства типов почти не встречаются в докембрийских отложениях, не должен заставлять нас думать, что все эти типы быстро эволюционировали. Пример с ураганом указывает на то, что кембрийские ископаемые наверняка имели непрерывную цепочку предков. Эти предки существовали, но по каким-то причинам оказались не способны к фоссилизации. На первый взгляд идея, что множество животных 100 млн лет могло оставаться невидимым, кажется невероятнее, чем если бы они оставались невидимыми лишь 10 млн лет. По этой причине некоторым больше нравится гипотеза замедленного “кембрийского взрыва”. С другой стороны, чем внезапнее взрыв, тем труднее поверить, что все это многообразие могло появиться за такое короткое время. Этот аргумент – палка о двух концах, и он не может помочь нам сделать выбор между двумя гипотезами.

Многочеточная жизнь присутствует в палеонтологической летописи еще до Чэнцзяна и Сириус-Пассет. Около 20 млн лет ранее, на границе кембрия и докембрия, появляется множество микроскопических ископаемых, которые сильнее всего похожи на раковинки. Их так и называют: “мелкораквинная фауна”. Для большинства палеонтологов стало неожиданностью, когда некоторые “раковинки” оказались чешуйками (склеритами) панциря лопастеногих – родственников онихофор. Это означает, что расхождение между группами первичноротых произошло еще до “кембрийского взрыва”.

Есть и более древние свидетельства разнообразия животных. За 20 млн лет до кембрия, в эдиакарском периоде позднего докембрия, была повсеместно распространена загадочная эдиакарская фауна (по названию возвышенности Эдиакара в Южной Австралии, где ее впервые обнаружили). Трудно сказать, что собой представляли эти животные, однако то были одни из первых существ, от которых остались окаменелости. Некоторые, возможно, были губками. Другие напоминают медуз. Есть похожие на актиний или на морские перья (это перьевидные родственники актиний). Некоторые похожи на червей или слизняков и, возможно, имели настоящую двустороннюю симметрию. Большинство же из них совершенно загадочны. Например, что думать о дикинсонии (*Dickinsonia*)? Это коралл? Червь? Гриб? (См. вкладку.) Или нечто совсем не похожее на все, что мы знаем? К эдиакарской фауне относится очень похожее на головастика ископаемое из Австралии. Формально оно еще не описано, но предполагают, что относится оно к хордовым (это, напомню, тип, к которому принадлежат позвоночные). Это было бы потрясающе. Но время покажет. Зоологи признают, что эдиакарская фауна пока не слишком помогает проследить родословную большинства современных животных.

Существуют также отпечатки окаменелостей, которые ученые считают следами или

норами докембрийских животных. Это указывает на существование достаточно крупных ползающих животных. Но, к сожалению, следы почти ничего не говорят о том, каковы были эти животные. В Доушаньто (Китай) найдены еще более древние, главным образом микроскопические, окаменелости. Они похожи на эмбрионов, хотя неясно, какие животные из этих эмбрионов вырастали. Еще древнее дискообразные отпечатки из Северо-Западной Канады (600–610 млн лет). Эти животные, пожалуй, еще загадочнее эдиакарской фауны.

Мне бы хотелось привести оценки возраста для каждого из 39 рандеву в этой книге. Большую часть можно датировать вполне уверенно с помощью окаменелостей и “молекулярных часов”, откалиброванных с помощью таких окаменелостей. Однако очевидно: чем глубже в прошлое мы заходим, тем чаще окаменелости нас подводят. Мы уже не можем надежно откалибровать “молекулярные часы” и входим в область, не поддающуюся датировке. Для полноты картины я все же привел примерные датировки жизни сопредков №№ 23–39. Последние данные, мне кажется, поддерживают (хотя бы отчасти) гипотезу о замедленном “взрыве”. Прежде я склонялся скорее к тому, что никакого взрыва не было вообще. Когда мы получим новые данные (на что я очень надеюсь), я не удивлюсь, если они отодвинут нас еще глубже в докембрий, где мы будем искать общих предков современных типов. Или, возможно, новые данные укажут нам на мгновенный “взрыв” и на то, что общие предки основных типов животных сменяли друг друга на коротком временном отрезке в 20, даже 10 млн лет в начале кембрия. И в этом случае я уверен, что даже если мы правильно отнесем двух кембрийских животных к различным типам на основании их сходства с современными животными, в кембрии они были гораздо ближе друг к другу, чем их нынешние потомки. Кембрийские зоологи поместили бы их не в отдельные типы, а лишь, например, в подклассы.

Я не удивился бы, увидев, что любая из этих двух гипотез доказана. Сам я не хочу брать на себя этот риск. Но я скорее съем свою шляпу, чем поверю, что кто-то докажет третью гипотезу. У нас есть все основания думать, что эволюция в кембрийском периоде была по сути такой же, что сейчас. Что касается рассуждений о распрямившейся после кембрия пружине эволюции и новых типах, внезапно появившихся в райских лучах рассвета беззаботного экспериментаторства, то я ответственно заявляю, что все это – глупость.

Спешу добавить, что я не имею ничего против поэзии кембрия. Но предпочитаю версию Ричарда Форти, изложенную в прекрасной книге “Жизнь: неавторизованная биография”:

Представляю, как однажды вечером стою на кембрийском берегу – примерно так, как стоял на берегу архипелага Шпицберген, когда впервые задумался о биографии жизни. Прибой был бы почти таким же. Там, где море встречается с сушей, лежала бы полоса чуть липких округлых строматолитовых матов, оставшихся от обширных зарослей докембрия. Ветер дул бы в спину с красных равнин без признаков жизни, и по ногам меня хлестали бы острые песчинки. А на грязном песке у ног я видел бы следы червя – знакомые узкие извивающиеся бороздки. Я видел бы следы, оставленные спрятавшимися ракообразными... И не слышал бы ничего, кроме ветра и прибоя.

Эпилог к рассказу Онихофоры

Большую часть книги я беззаботно разбрасывался датировками рандеву и даже опрометчиво оценивал сопредков как прародителей в том или ином поколении. Мои датировки главным образом основаны на ископаемых. Однако допущение при таком датировании (см. “Рассказ Секвойи”) может быть огромным. К тому же от ископаемых мало проку, если мы пытаемся отыскать предков мягкотелых животных, например плоских червей. Около 70 млн лет назад целаканты исчезли из палеонтологической летописи, и находка в 1938 году живого экземпляра стала сенсацией. Палеонтологическую летопись и в ее лучшие времена нельзя назвать надежной. А теперь, добравшись до кембрия, мы остаемся и вовсе без ископаемых. Что бы мы ни подразумевали под “взрывом”, никто не спорит, что почти все предки кембрийской фауны по каким-либо причинам не фоссилизировались. Поэтому породы не могут нам помочь в поиске сопредков, живших до кембрия. Но, к счастью, ископаемые – не единственный источник данных. В “Рассказе Эпиорниса”, “Рассказе Двоякодышащей рыбы” и так далее я упоминал о “молекулярных часах”. Пришло время объяснить, как они устроены.

Как бы было здорово, если бы доступные для измерения эволюционные изменения происходили с фиксированной скоростью! Тогда мы могли бы использовать в качестве “часов” саму эволюцию. И не нужно думать, что это был бы замкнутый круг: ведь мы могли бы откалибровать эволюционные “часы” по тем отрезкам эволюции, для которых существует полная палеонтологическая летопись, а затем экстраполировать полученные данные на “темные” отрезки. Но как измерить скорость эволюции? И, даже если мы это сделаем, можем ли мы надеяться, что эволюционные изменения будут происходить с фиксированной скоростью?

Увы, нет никакой надежды, что длина ног, размер мозга или число усиков будут эволюционировать с неизменной скоростью. Эти признаки важны для выживания, и скорость их эволюции наверняка очень непостоянна. Скорость эволюции предопределена принципами самой эволюции. Как бы то ни было, трудно представить себе единую методику измерения скорости видимой эволюции. Как измерять эволюцию длины ног: в миллиметрах на миллион лет, в процентах на миллион лет, как-либо иначе? Дж. Б. С. Холдейн предложил единицу измерения скорости эволюции – дарвин, на основе пропорционального изменения в течение жизни одного поколения. Однако когда “дарвин” попробовали применить к ископаемым, оказалось, что результаты варьируют от миллиардарвинов до килодарвинов и мегадарвинов. Впрочем, это никого особенно не удивило.

Гораздо лучше на роль “часов” подходят молекулярные изменения. Во-первых, не возникает вопросов, что измерять. Поскольку ДНК – это “текст”, записанный в четырехбуквенном формате, у нас появляется естественный способ измерения скорости эволюции. Нужно просто подсчитать буквенные различия. Или можно, если вам больше нравится, взять белковые продукты ДНК и подсчитать число аминокислотных замен. С высокой долей вероятности большинство эволюционных изменений на молекулярном уровне будут нейтральными, не подпадающими под действие естественного отбора. Нейтральность в данном случае не означает бесполезности или нефункциональности: это значит лишь, что разные версии гена одинаково хороши, и поэтому переход от одного к другому естественный отбор не замечает. И это очень полезно для наших “часов”.

Вопреки своей репутации ультрадарвиниста (это не совсем так, и я протестовал бы энергичнее, если бы эта клевета не звучала как комплимент), я не считаю, что естественный отбор благоприятствует большинству эволюционных изменений на молекулярном уровне. Напротив, мне очень нравится так называемая нейтральная теория, связанная с именем японского генетика Кимура Мотоо, или ее расширенный вариант, “почти нейтральная” теория его коллеги Ота Томоко. Миру, конечно, нет дела до человеческих пристрастий, однако мне бы хотелось, чтобы эти теории оказались верны: они предоставляют нам независимую хронику эволюции, не связанную с видимыми признаками, и позволяют надеяться, что та или иная модель “молекулярных часов” действительно работает.

Хочу подчеркнуть, что нейтральная теория не лишает важности отбора в природе. Естественный отбор – это мощнейшая сила, когда дело касается видимых изменений, влияющих на выживание и размножение. Это единственное объяснение функциональной красоты и будто бы “спроектированной” сложности организмов. Но изменения, не имеющие видимого эффекта и не заметные для естественного отбора, могут накапливаться в генофонде. Именно они предоставляют нам данные, необходимые для эволюционных “часов”.

Чарльз Дарвин опередил свое время и в том, что касалось нейтральных изменений. В первом издании “Происхождения видов” (гл. 4) он писал:

Сохранение благоприятных индивидуальных различий и уничтожение вредных я назвал естественным отбором, или выживанием наиболее приспособленного. Вариации бесполезные и безвредные не подвергаются действию естественного отбора; они сохраняются как колеблющийся элемент, как это наблюдается у некоторых полиморфных видов.

В шестом, последнем издании предложение звучало совсем современно:

...как это наблюдается у некоторых полиморфных видов, либо же, в конце концов, закрепляются.

“Закрепляются” – генетический термин, и Дарвин, конечно, не мог использовать его в современном смысле. Но это подводит нас к следующему вопросу. Новая мутация, частота которой в популяции сначала близка к нулю, считается “закрепившейся”, если распространится на 100 % популяции. Скорость эволюции, которую мы хотим измерить с помощью “молекулярных часов”, – это скорость, с которой закрепляется в популяции ряд мутаций в одном генетическом локусе. Очевидный путь закрепления – действие естественного отбора, который благоприятствует новой мутации по сравнению с исходным аллелем “дикого типа” и так ведет к ее закреплению. В результате мутация становится нормой. Но новая мутация может закрепиться и в случае, если она ничуть не лучше предшественницы – то есть в случае нейтральности. Это не имеет ничего общего с отбором и происходит случайно. Как только нейтральная мутация достигла охвата 100 %, она становится нормой, так называемым “диким типом” для данного локуса, – пока другая мутация не повторит ее успех.

При наличии достаточного компонента нейтральности мы потенциально могли бы иметь замечательные “часы”. Кимура не особенно интересовался “молекулярными часами”,

однако считал – судя по последним данным, справедливо, – что большинство мутаций в ДНК в самом деле нейтральны, то есть не полезны и не вредны. С помощью удивительно изящных и простых вычислений, которые я здесь не привожу, Кимура показал: если это так, то скорость закрепления нейтральных генов будет точно равна скорости возникновения вариаций – то есть скорости мутаций.

Как видите, этот факт удобен для нас, если мы желаем датировать точки ветвления (рандеву) при помощи “молекулярных часов”. При условии, что скорость мутаций в нейтральном генетическом локусе постоянна, скорость закрепления также будет постоянной. Теперь мы можем сравнить один и тот же ген у двух разных животных – например у панголина и морской звезды, которых объединяет сопредок № 25. Для начала подсчитаем нуклеотиды, которые различаются у гена морской звезды и гена панголина. Предположим, что одна половина различий накопилась в линии, ведущей от сопредка к морской звезде, а вторая – в линии панголина. Так мы узнаем, сколько раз “часы” щелкнули со времени рандеву № 25.

На самом деле все не так просто. Во-первых, если мы прислушаемся к тиканью “молекулярных часов”, то поймем, что оно не размеренное. Скорее оно будет звучать как счетчик Гейгера у источника радиации. То есть оно будет неупорядоченным. Каждый “щелчок” – закрепление одной мутации. Согласно нейтральной теории, интервал между “щелчками” может быть длинным или коротким (так называемый генетический дрейф). В счетчике Гейгера время следующего “щелчка” непредсказуемо. Но (это важно) предсказуем средний интервал для большого количества “щелчков”. Остается лишь надеяться, что “молекулярные часы” предсказуемы, как и счетчик Гейгера. В целом это так.

Во-вторых, скорость часов варьирует от гена к гену в пределах генома. Это генетики заметили давно, еще когда они умели изучать лишь белковые продукты ДНК, а не ее саму. Скорость эволюции цитохрома *c* выше, чем гистонов, но ниже, чем глобинов, а скорость эволюции глобинов, в свою очередь, ниже, чем фибринопептидов. Точно так же, если сравнить поведение счетчика Гейгера при воздействии слабого источника радиации, например куска гранита, и сильного источника, например куска радия, то интервал между “щелчками” всегда будет непредсказуем, однако средняя скорость хода окажется предсказуемой и кардинально различной для радия и гранита. Гистоны, как гранит, “тикают” с очень малой скоростью, а фибринопептиды, как радий, “жужжат” словно обезумевшая пчела. Другие белки, например цитохром *c* (или, скорее, гены, которые их кодируют), “находятся” где-то посередине. Существует целый спектр генных “часов”: у всех собственная скорость, и ими можно воспользоваться для различных целей датирования и его перепроверки.

Почему гены мутируют с разной скоростью? Что отличает “гранитные” гены от “радиевых”? Не забывайте, что “нейтральный” не значит “бесполезный” – это значит “равнополезный”. Полезны и “гранитные”, и “радиевые” гены. Просто “радиевые” могут меняться во многих местах и при этом оставаться полезными. Из-за особенностей работы гена некоторые его участки могут безнаказанно изменяться, не влияя на функциональность всего гена. Другие участки того же гена чувствительнее к мутациям, и их функциональность в результате мутаций нарушается. Возможно, у всех генов есть “гранитные” участки, которые для сохранения функциональности гена не должны сильно изменяться, и “радиевые” участки, которые могут беспрепятственно изменяться до тех пор, пока эти изменения не затронут “гранитный” участок. Возможно, ген цитохрома *c* представляет

собой сочетание “гранитных” и “радиевых” участков, гены фибринопептида имеют больше “радиевых” отрезков, а гены гистонов, наоборот, состоят в основном из “гранитных” участков. Это объяснение разницы в скорости мутирования генов несовершенно. Однако нам достаточно знать, что скорость мутирования генов действительно разная, а скорость мутирования конкретного гена довольно постоянна и у очень отдаленных видов.

Однако “довольно постоянна” не значит “постоянна”, и это ставит перед нами довольно серьезную проблему. Ход часов не просто нестабилен. Скорость мутирования одного и того же гена у одних существ может быть выше, чем у других. У бактерий система репарации ДНК менее эффективна, чем наша “вычитка текста”, и поэтому их гены мутируют с более высокой скоростью и “молекулярные часы” идут быстрее. У грызунов репаративные ферменты тоже работают довольно неряшливо, и это объясняет, почему молекулярная эволюция у грызунов идет быстрее, чем у других млекопитающих. Крупнейшие изменения в эволюции, например переход к теплокровности, могут изменять скорость мутаций, а это, в свою очередь, вносит путаницу в оценки дат ветвления. Сейчас разрабатываются сложные методы, которые позволяют учесть варьирующие скорости мутирования в разных линиях.

Еще один тревожный факт: период размножения предоставляет максимум возможностей для мутаций. Поэтому виды с коротким жизненным циклом, например дрозофилы, накапливают мутации быстрее, чем, например, слоны. Вот почему появилось предположение о том, что щелчки “молекулярных часов” соответствуют скорее поколениям, чем единицам реального времени. Однако когда молекулярные биологи изучили скорости мутирования, используя линии с хорошо сохранившейся палеонтологической летописью, они этого не обнаружили. Оказалось, “молекулярные часы” все-таки отсчитывают время скорее в годах, чем в поколениях.

Одно из возможных объяснений таково: хотя у слонов поколения сменяются медленнее, чем у дрозофил, в периоды между размножением гены слонов подвергаются такому же воздействию космического излучения и других мутагенных факторов, что и гены дрозофил. Да, гены дрозофил перемещаются в новое тело каждые две недели, но какое до этого дело космическому излучению? Ведь гены слона, которые никуда не перемещаются несколько десятков лет, подвергаются воздействию такого же количества космических лучей, что и гены дрозофилы, которые за то же время успевают сменить 250 тел. В этой гипотезе что-то есть, но, думаю, ее одной мало. Ведь известно, что большинство мутаций наблюдается при переходе к новому поколению. Поэтому необходимо какое-то другое объяснение, почему “молекулярные часы” показывают годы, а не поколения.

И вот тут появляется Ота Томоко со своей остроумной *почти нейтральной* теорией. Кимура на основе нейтральной теории показал, что скорость закрепления нейтральных генов должна быть равна скорости мутирования. Это простое заключение сделано с помощью изящного математического “сокращения”. Кимура “сократил” размер популяции. Изначально переменная размера популяции входит в уравнение, но после всех преобразований оказывается как над, так и под чертой дроби. После сокращения этой переменной скорость закрепления оказывается равной скорости мутирования. Но это справедливо лишь при абсолютной нейтральности рассматриваемых генов. Ота слегка поправил Кимуру, позволив мутациям быть *почти* нейтральными. Это привело к тому, что размер популяции больше не “сокращался”.

Вот почему (математическая генетика давно это показала) в крупной популяции “вредные” гены с высокой вероятностью элиминируются естественным отбором прежде,

чем успеют дожить до закрепления. В малой популяции фактор удачи весомее, и “вредный” ген может успеть закрепиться, прежде чем его “заметит” естественный отбор. Представьте себе крайний случай: популяцию, которая почти целиком вымерла в результате катастрофы, оставившей после себя всего с полдюжины особей. Если бы все эти шесть особей по чистой случайности оказались носителями одинакового “вредного” гена, в этом не было бы ничего удивительного. В этом случае мы бы наблюдали закрепление гена в 100 % популяции. Это, конечно, крайний случай, но вычисления показывают такую же картину. Небольшие популяции благоприятствуют закреплению генов, которые с высокой вероятностью элиминируются в большой популяции.

Таким образом, в вычислениях Ота размер популяции никуда не девался из уравнения. Наоборот, он оставался как раз там, где смог оказать теории “молекулярных часов” небольшую услугу. А теперь вернемся к слонам и дрозофилам. Крупные животные с длинным жизненным циклом, например слоны, обычно образуют небольшие популяции. А мелкие животные с кратким жизненным циклом, например дрозофилы, склонны к образованию крупных популяций.

Это вполне закономерно. Поэтому, хотя быстрая смена поколений у дрозофил ускоряет ход часов, крупные популяции его замедляют. У слонов же долгая жизнь, замедляющая “часы”, компенсируется небольшим размером популяций, который “часы” ускоряет.

Профессор Ота указывает, что истинно нейтральные мутации, например мутации в “мусорной” ДНК или синонимичные замены, отсчитывают время не в поколениях, а в реальных единицах измерения: организмы с короткими поколениями в реальном времени демонстрируют ускоренную эволюцию ДНК. И наоборот, значимые мутации, которые подвергаются естественному отбору, измеряются в реальном времени, а не в поколениях.

Каким бы ни было теоретическое объяснение, на практике “молекулярные часы” показали себя вполне эффективным инструментом – за некоторыми исключениями, на которые всегда можно сделать поправку. Чтобы воспользоваться методом “молекулярных часов”, нужно построить эволюционное древо, связывающее группу интересующих нас видов, и оценить число эволюционных изменений в каждой линии. Причем это не просто число различий между генами двух современных видов, деленное пополам. Мы должны использовать метод максимального правдоподобия и байесовский метод (см. “Рассказ Гиббона”). Затем, откалибровав “часы” по некоей известной датировке ископаемого, мы можем оценить датировки рандеву на нашем древе.

“Молекулярные часы”, использованные таким образом, дали удивительные результаты. Согласно им, возраст общего предка человека и шимпанзе составляет около $6 \text{ млн} \pm 1 \text{ млн}$ лет. Когда эту оценку впервые объявили, она вызвала вполне естественное негодование палеонтологов, привыкших датировать расхождение указанных ветвей примерно 20 млн лет. Сейчас уже почти никто не спорит с молекулярной датировкой. Возможно, крупнейший успех “молекулярных часов” – это датирование радиации плацентарных млекопитающих (см. “Великая меловая катастрофа”). Исключив из расчетов грызунов с их ненормальной скоростью мутирования, ученые обнаружили, что “молекулярные часы” отодвигают общего предка млекопитающих в меловой период. Например, одно из исследований ДНК современных плацентарных млекопитающих с использованием “молекулярных часов” поместило этого предка в эпоху динозавров (100 млн лет назад). Когда начали появляться такие оценки, они не согласовывались с ископаемыми, указывавшими на гораздо более поздний “взрыв” млекопитающих. Однако позднее молекулярные оценки подтвердились

находками млекопитающих, жившими 125 млн лет назад. Так что “ранние” оценки становятся общепринятыми. Можно припомнить немало историй успеха “молекулярных часов”. Именно на них основаны многие датировки в книге.

Но не стоит забывать об осторожности. Ведь “молекулярные часы” зависят от калибровки по ископаемым. Датировки ископаемых, сделанные радиометрическим способом, мы принимаем с тем уважением, с которым биология справедливо относится к физике (см. “Рассказ Секвойи”). Одно датированное ископаемое, которое определяет нижнюю границу для точки эволюционного ветвления, часто используется для калибровки целого ряда “молекулярных часов”, разбросанных по геномам разных животных. Однако в докембрии, где ископаемых почти не остается, нам приходится полагаться на относительно молодые ископаемые для калибровки “молекулярных часов”, которые потом используются для оценки очень древних событий. А в этом, конечно, мало хорошего.

Ископаемые свидетельствуют, что рандеву № 16 (расхождение млекопитающих и завропсидов) произошло около 310 млн лет. Эта дата используется для калибровки многих “молекулярных часов”, датирующих гораздо более древние точки ветвления. Не стоит забывать, что любая оценка возраста имеет погрешность, и ученые в статьях обычно приводят границы погрешности для каждой оценки: например, ± 10 млн лет. Все это здорово, если даты, которые мы оцениваем с помощью “молекулярных часов”, относятся к той же эпохе, что и ископаемые, использованные для калибровки. А если эпохи не совпадают, пределы погрешности возрастают, и незначительное изменение исходных положений или величин в расчетах заметно отражается на результате: не ± 10 млн лет, а, например, ± 500 млн лет. Широкие пределы погрешности указывают на то, что даты, которые мы оцениваем, слишком чувствительны к ошибкам измерения.

В “Рассказе Онихофоры” представлены оценки, сделанные с помощью “молекулярных часов”. Некоторые из них отодвигают точки ветвления глубоко в докембрий: так, расхождение позвоночных и моллюсков оценивается в 1,2 млрд лет. Недавние исследования, в которых используются методы, учитывающие возможные вариации в скорости мутирования, сокращают диапазон датировки до 600 млн лет – довольно радикальное сокращение, укладывающееся в пределы погрешности исходных оценок. Но это слабое утешение.

Хотя в целом я горячо поддерживаю идею “молекулярных часов”, мне кажется, оценки древнейших событий нужно принимать с осторожностью. Когда мы экстраполируем датировки, полученные с помощью ископаемого возрастом 310 млн лет, на события, которые более чем вдвое древнее, это чревато ошибками. Например, может оказаться, что скорость молекулярной эволюции у позвоночных (учтенная в нашем уравнении) нетипична. Как принято считать, они претерпели два цикла дубликации генома. Внезапное появление большого числа дублированных генов могло повлиять на давление отбора в отношении почти нейтральных мутаций. Некоторые ученые (я не из их числа) считают, что кембрий ознаменовался самым крупным изменением хода эволюции. Если они правы, то “молекулярные часы” нужно радикально перенастроить, прежде чем использовать их для оценки докембрийских событий.

По мере движения в прошлое и исчезновения ископаемых мы вступаем в царство догадок. Однако я не оставляю надежды увидеть новые исследования. Удивительные ископаемые Чэнцзяна и сходных формаций могут существенно расширить диапазон точек калибровки, охватив те области царства животных, которые пока вне досягаемости.

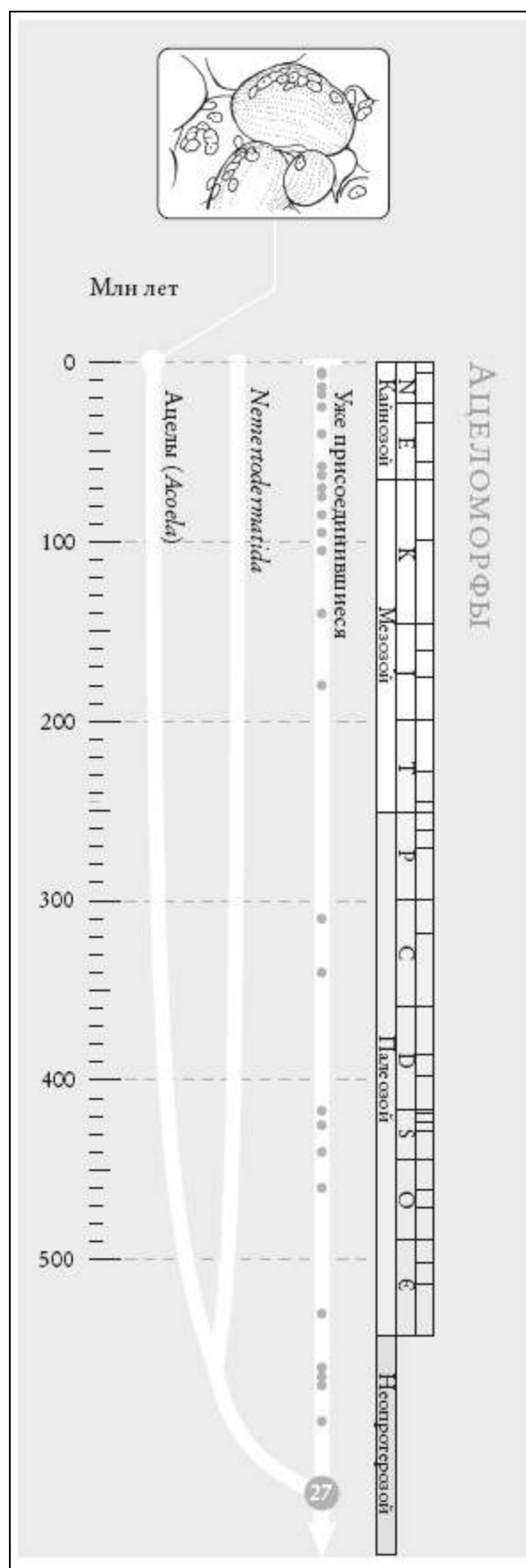
Тем временем, признавая, что все это относится исключительно к области догадок, мы с Янь Воном решили грубо оценить даты последующих рандеву. Мы оценили возраст рандеву № 34 (расхождение животных и грибов) 1,1 млрд лет. Эта дата часто встречается в научной литературе. Она основана на датировке древнейшего ископаемого растения – красной водоросли, жившей 1,2 млрд лет назад. Затем мы оценили возраст сопредков №№ 27–34, распределив их во времени на основе соотношений, полученных с помощью “молекулярных часов”. Однако если мы ошиблись при оценке возраста рандеву № 34, все датировки, начиная с этого момента, преувеличены на десятки, даже сотни миллионов лет. Пожалуйста, не забывайте об этом! Здесь я чувствую себя настолько неуверенно, что больше не буду пытаться оценивать число “пра-” перед “прародитель”. Очень скоро счет “пра-” пойдет на миллиарды. Немного надежнее порядок ветвления линий, но и он может оказаться ошибочным.

Рандеву № 27

Ацеломорфные плоские черви

Когда мы обсуждали первичноротых, потомков сопредка № 26, я уверенно отнес к ним плоских червей (*Platyhelminthes*). Теперь у нас возникло затруднение. Недавно полученные данные указывают, что группа *Platyhelminthes* – это фикция. Я отнюдь не хочу сказать, что плоских червей не существует. Но, как выясняется, они представляют собой разношерстное собрание. Большинство этих червей – истинные первичноротые, с ними мы уже встречались (см. рандеву № 26). Но некоторые образуют обособленные группы, и они присоединяются к нам лишь теперь. Жили они около 630 млн лет назад, хотя на таком далеком участке геологического времени любые датировки сомнительны.

Возраст 630 млн лет – это гораздо больше, чем 590 млн лет, которые мы приняли как дату рандеву № 26. Возможно, разрыв объясняется тем, что Земля до кембрийского периода была целиком покрыта льдом (теория “Земля-снежок”). Суть теории такова: по некоторым причинам (возможно, они имеют отношение к модной сейчас и, вероятно, переоцененной математической теории хаоса) 620–590 млн лет назад на Земле царил ледниковый период. Указанный промежуток довольно точно укладывается между рандеву №№ 26, 27. В то время действительно было сильное оледенение. Но охватывало ли оно всю планету, – спорный вопрос, и я обойду его стороной.



Ацеломорфы. Подавляющее большинство билатерально-симметричных животных являются первичноротыми или вторичноротыми. Однако последние молекулярные данные выделяют пару групп плоских червей в самостоятельную ветвь, которая не относится ни к первичноротым, ни к вторичноротым, а ответвляется раньше них. Это классы бескишечные ресничные черви (*Acoela*; ок. 320 описанных видов) и *Nemertodermatida* (10 видов), которые образуют группу ацеломорфы. Такую классификацию, скорее всего, скоро примут и специалисты по систематике. Современные данные указывают на то, что *Acoela* и

Nemertodermatida являются сестринскими группами. На рис.: ацеломорфные плоские черви на пузырьчатом коралле.

Общий признак плоских червей, помимо того, что они плоские, – это отсутствие заднего прохода и целома. Целом типичного животного, такого как вы, я или земляной червь, представляет собой полость тела. Это не кишечник: тот, хоть и является полостью, топологически есть часть внешнего мира. При этом тело как бы представляет собой пончик с отверстием, которому соответствует рот, анус и соединяющий их кишечник. Целом, в отличие от кишечника, – полость тела, в которой находится кишечник, легкие, сердце, почки и другие внутренние органы. Так вот, плоские черви не имеют целома. Их внутренние органы встроены в ткань, которую называют паренхимой. На первый взгляд, это незначительное различие, однако эмбриональный целом (вторичная полость тела) играет очень заметную роль в коллективном бессознательном зоологов.

Как плоские черви избавляются от отходов жизнедеятельности, если у них нет ануса? Через рот. Иначе никак! Их кишечник может представлять собой простой мешочек, а у крупных плоских червей – образовывать сложную систему слепых отростков, похожих на ветвящиеся трубочки в наших легких. У легких теоретически тоже мог иметься “задний проход” – отверстие для выхода отработанного воздуха с углекислым газом. Примерно так устроен организм рыбы: вода, которой она дышит, входит в одно отверстие (рот) и выходит в другое (жаберные отверстия). Однако у нас легкие работают по принципу приток-отток, как и пищеварительная система плоских червей. Плоские черви не имеют легких или жабр и дышат кожей. Нет у них и системы кровообращения, поэтому разветвленный кишечник, по-видимому, служит им для переноса питательных веществ ко всем частям тела. Некоторые турбеллярии, особенно имеющие очень сложный, разветвленный кишечник, повторно изобрели анус (даже множество анусов).

Поскольку у плоских червей нет целома и, в большинстве случаев, анального отверстия, их всегда считали примитивными животными – самыми примитивными из двусторонне-симметричных. Считалось, что предок вторичноротых и первичноротых был кем-то вроде плоского червя. Однако новые молекулярные данные указывают на существование двух неродственных групп плоских червей, и лишь одну из них действительно можно назвать примитивной. Это бескишечные турбеллярии (*Acoela*) и немертодерматиды (*Nemertodermatida*). *Acoela* называются так из-за отсутствия у них целома, которого нет и у *Nemertodermatida*. Причем целом у них отсутствует первично.

Основные же группы настоящих плоских червей (трематоды, ленточные черви и турбеллярии) утратили анус и целом вторично. В ходе эволюции они прошли стадию, на которой были похожи на нормальных спиральных животных, после чего вновь приобрели сходство с ранними предками, не имевшими ануса и целома. Они присоединились к нашему паломничеству с остальными первичноротыми на рандеву № 26. Что касается *Acoela* и *Nemertodermatida*, то я, не вдаваясь в подробности, принимаю, что они небольшой группой присоединяются к нам во время рандеву № 27.

Здесь стоило бы описать этих червячков. Хотя мне не нравится так говорить, эти животные, по крайней мере по сравнению с чудесами, которые мы повидали, не стоят особого внимания. Они живут в море и не имеют не только целома, но и кишечника. Подобный план строения тела может быть функциональным лишь у очень маленьких животных. Таковы они и есть.

Некоторые из них обогащают свой рацион, поселяя в теле растения и извлекая косвенную выгоду из фотосинтеза. В представителях рода *Waminoa* живут симбиотические динофлагеллаты (одноклеточные водоросли), которые обеспечивают червей продуктами фотосинтеза. У другой бескишечной турбеллярии, *Convoluta*, такие же отношения установились с одноклеточной зеленой водорослью *Tetraselmis convolutae*. Симбиотические водоросли облегчают жизнь своим хозяевам, а черви, в свою очередь, стараются облегчить жизнь водорослям и обитают вблизи поверхности воды, чтобы дать им побольше света. Профессор Питер Холланд написал мне, что *Convoluta roscoffensis*

удивительные животные, за которыми интересно наблюдать в природе. Они появляются в виде зеленой “слизи” на некоторых пляжах Бретани. Эта “слизь” – на самом деле тысячи бескишечных турбеллярий с их эндосимбиотическими водорослями. Когда вы приближаетесь к “слизи”, она прячется в песок. Очень странно наблюдать.

Бескишечные турбеллярии все еще живут на свете и должны считаться современными животными. Однако их форма и упрощенное строение позволяют предположить, что они не слишком изменились со времен сопредка № 27. Современные бескишечные турбеллярии могут служить достойной моделью предка двусторонне-симметричных животных.

Теперь группа пилигримов включает все известные типы двусторонне-симметричных животных – а это огромная часть животного мира. Название объясняется их двусторонней симметрией и противопоставляется двум типам животных с радиальной симметрией, которых объединяют под названием *Radiata*. Это стрекающие – *Cnidaria* (актинии, кораллы, медузы и так далее) и гребневики (*Ctenophora*). К несчастью, все не так просто: считается, что морская звезда и ее ближайшие родственники происходят от билатеральных животных, но при этом обладают радиальной симметрией (по крайней мере, во взрослом состоянии). Иглокожие, как принято считать, приобрели радиальную симметрию вторично, когда перешли к жизни на морском дне. Личинки иглокожих обладают двусторонней симметрией и не связаны близким родством с “истинно” радиальными животными, например медузами. Не все стрекающие (актинии и их родственники) полностью радиально-симметричны, и некоторые зоологи считают, что и у них имелись двустороннесимметричные предки.

“Билатеральные” – не самое удачное название для потомков сопредка № 27, если мы хотим противопоставить их пилигримам, которые еще не успели к нам присоединиться. Альтернативный критерий для выделения этой группы – “трипобластность” (трехслойность, то есть наличие трех зародышевых листков) в противоположность “диплобластности” (двуслойности). На решающей стадии эмбриологического развития кишечнополостные и гребневики строят свои тела из двух слоев клеток (эктодермы и энтодермы), а билатеральные животные – из трех (между эктодермой и энтодермой добавляется мезодерма). Впрочем, и это пока открытый вопрос: некоторые зоологи считают, что у “радиальных” тоже есть мезодермальные клетки.

Никто не спорит с тем, что стрекающие – цельная группа организмов, которые объединились друг с другом “до того”, как присоединиться к кому-либо еще. Никто не сомневается и в том, что такую же цельную группу представляют собой гребневики. Вопрос в том, в каком порядке они присоединяются друг к другу и в каком порядке – к нам. Все три сценария имеют своих сторонников. И, в довершение наших бед, существует крошечный тип

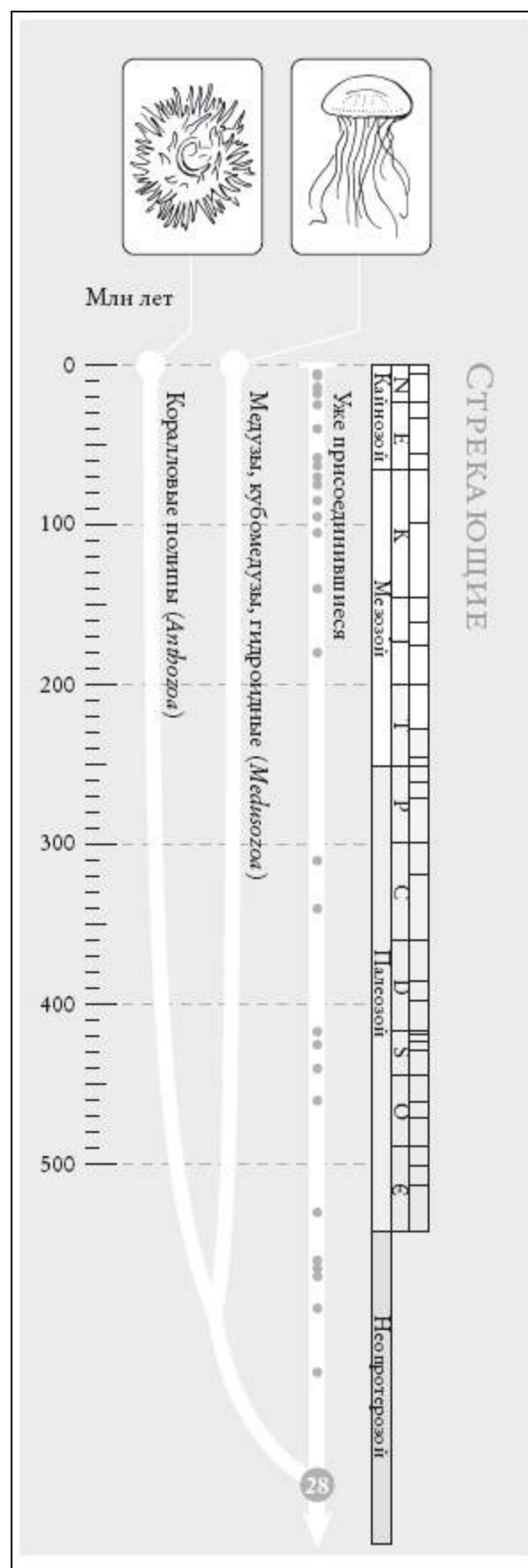
пластинчатые (*Placozoa*), включающий всего один род – трихоплакс (*Trichoplax*). Куда поместить трихоплакса, никто не знает. Я придерживаюсь той точки зрения, что первыми к нам присоединяются стрекающие (рандеву № 28), после – гребневики (№ 29), и, наконец, трихоплакс (№ 30). Я уверен, что этот вопрос скоро решится: нужно немного больше молекулярных данных. А пока предупреждаю: возможно, рандеву №№ 28, 29, а также №№ 30, 31 выстроены неверно.

Рандеву № 28

Стрекающие

Наша странствующая группа червей и их потомков разрослась до внушительных размеров. И теперь мы направляемся к рандеву, где к нам присоединяются стрекающие, или книдарии (*Cnidaria*). Эта группа включает пресноводных гидр и более знакомых нам морских актиний, кораллов и медуз, которые сильно отличаются от червей. Все они обладают радиальной симметрией, с расположенным в центре тела ротовым отверстием. У них нет ни четко выраженной головы, ни переднего или заднего конца тела, ни левой или правой стороны. У них есть только верх и низ.

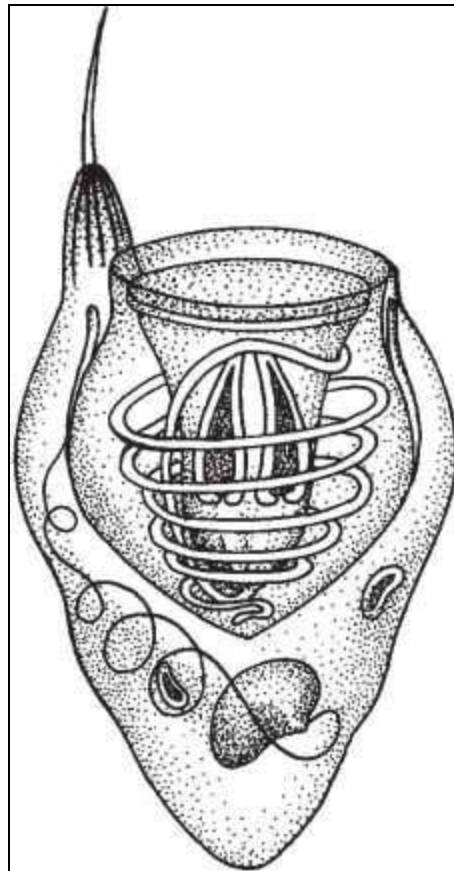
Когда происходит это рандеву? Кто знает... Чтобы расположить пункты рандеву на диаграммах, необходимо знать даты. Но, зайдя настолько далеко вглубь веков, мы не можем сделать ничего лучше, чем расположить пункты на ближайшем промежутке в 50 или даже 100 млн лет. Любой меньший промежуток дал бы ложное ощущение точности. При этом оценки разных ученых отличались бы на сотни миллионов лет.



Стрекающие. Порядок ветвления стрекающих (медузы, кораллы, актинии и другие) и гребневиков (ктенофор) неразрешен. Большинство ученых считают одну из этих двух групп (иногда обе) ближайшими родственниками билатеральных животных. Некоторые молекулярные данные указывают на то, что это могут быть стрекающие. К сожалению, порядок ветвления ок. 9 тыс. видов стрекающих также остается спорным. Однако разделение между линиями с медузоидной стадией в жизненном цикле и без нее является общепризнанным.

На рис. (слева направо): актиния (*Urticina lofotensis*), лептомедуза (*Aequorea*).

Поскольку стрекающие – одни из самых далеких наших родственников (некоторые даже когда-то считались растениями), их нередко записывают в примитивные. Конечно, это не так – со времен сопредка № 28 у них было столько же времени для эволюции, сколько и у нас. Но нельзя отрицать, что у них отсутствуют многие признаки, которые мы считаем прогрессивными. У них нет органов чувств “дальнего действия”, нервная система представляет собой диффузную сеть, не образующую мозг, ганглии или нервный ствол, а пищеварительная система является собой довольно просто устроенную полость с одним-единственным отверстием – ртом (он же анус).



Стрекательная клетка обладает, пожалуй, наиболее сложным внутриклеточным аппаратом.

С другой стороны, не так много есть животных, которые могут похвастаться тем, что изменили карту мира. Стрекающие создают острова: на этих островах могут жить люди, и острова эти бывают достаточно велики, чтобы построить там, например, аэропорт. Длина Большого Барьерного рифа превышает 2 тыс. км. О том, как формируются коралловые рифы, впервые рассказал Чарльз Дарвин, и мы узнаем об этом в “Рассказе Полипа”. Кроме того, к стрекающим относятся наиболее опасные ядовитые животные – например кубомедузы, из-за которых благоразумные австралийские купальщики надевают закрытые нейлоновые костюмы. Оружие, которое используют стрекающие, замечательно не только огромной мощностью. В отличие от змеиных клыков, жала скорпиона или шершня, у медузы жало выстреливает изнутри клетки, как миниатюрный “гарпун”. Точнее, из тысячи клеток, которые называют стрекательными (иногда – нематоцистами, но это одна из разновидностей стрекательных клеток). Каждая из этих клеток имеет “гарпун” размером с

себя, жгучий волосок (книдоцит). “Книде” по-гречески – крапива, отсюда и название – *Cnidaria*. Далеко не все стрекачущие столь же опасны, как кубо-медуза. Многие даже не причиняют боли. Если коснуться щупальца актинии, вы почувствуете на пальцах что-то липкое. Это выстрел сотен крошечных “гарпунов”, каждый из которых сидит на конце нити, связывающей его с анемоном.

“Гарпун” стрекачущих – это, пожалуй, самый сложный внутриклеточный аппарат растений или животных. В состоянии покоя он представляет собой свернутую в спираль трубку, которая находится внутри клетки под давлением (если точно – осмотическим давлением). Запуск происходит с помощью крошечного волоска под названием книдоциль, который выдается за пределы клетки. Приведенная в действие клетка “взрывается”, и свернутый внутри нее механизм выстреливает, вонзаясь в тело жертвы и вводя в ее ткани яд. Клетки-“гарпуны” одноразовые и не могут “перезаряжаться”, но, как почти все остальные, они заменяются.

Стрекательные клетки есть у всех книдарий – и ни у кого больше. Это еще одно их замечательное свойство: они представляют собой одну из очень немногих групп животных с однозначным диагностическим признаком. Увидев животное без стрекательных клеток, вы можете сказать, что оно точно не относится к книдариям. Если же у животного есть стрекательные клетки, оно точно относится к книдариям. Правда, есть одно исключение. Морские голожаберные моллюски (см. рандеву № 26) часто имеют на спине окрашенные выросты, расцветка которых отпугивает потенциальных хищников. И не зря. У некоторых видов эти выросты содержат стрекательные клетки, аналогичные стрекательным клеткам книдарий. Это исключение подтверждает правило. Эти голожаберные моллюски поедают медуз, помещая их стрекательные клетки, неповрежденные и все еще работающие, в свои спинные выросты. Такое трофейное оружие вполне способно стрелять и служит для защиты – отсюда и яркая предупреждающая окраска голожаберного моллюска.

У стрекачущих два альтернативных плана строения тела: полип и медуза. Актиния или гидра – типичные полипы: ведут сидячий образ жизни, рот у них сверху, а противоположный конец зафиксирован на грунте, как у растений. Они питаются, шевеля щупальцами и хватая мелкую добычу, которую притягивают ко рту. Типичная медуза плавает в море благодаря пульсирующим сокращениям мышц колокола. Рот медузы в центре, на нижней стороне тела. Медузу можно представить себе как полипа, который оторвался от дна, перевернулся вниз головой и начал активно плавать. Можно представить и полипа как медузу, которая закрепилась на дне щупальцами кверху. У многих видов стрекачущих есть и полипоидная, и медузоидная стадии, которые чередуются в ходе жизненного цикла примерно как гусеница и бабочка.

Полипы часто размножаются вегетативным способом, как растения. Дочерний полип вырастает на боку пресноводной гидры (*Hydra*) и отпочковывается, давая особь-клон родителя. Многие морские родственники гидры проделывают нечто подобное, однако у них клон не отпочковывается от родительской особи. Он остается прикрепленным и становится ветвью – как у растений. “Колониальные гидроидные” многократно ветвятся, и неудивительно, что их прежде принимали за растения. Иногда на одном “дереве” несколько видов полипов, и у каждого специализация: питание, защита, размножение. Их можно изобразить как колонию, но в определенном смысле они части одной особи, потому что дерево является клоном: у всех полипов одинаковые гены. Пища, пойманная одним полипом, может использоваться другими, поскольку их желудки сообщаются. Ветви “дерева” и его

главный “ствол” представляют собой полые трубки, так что можно сказать, что у конструкции общий желудок – своего рода система циркуляции, аналогичная нашей кровеносной системе. Некоторые полипы время от времени отпочковывают крошечных медуз, которые уплывают, чтобы размножиться половым способом и распространить гены родительского “дерева”.

Одна из групп стрекающих, сифонофоры, довела колониальный образ жизни до крайности. Сифонофор можно представить как “дерево” полипов, которое вместо того, чтобы прикрепиться к скале или водоросли, свешивается с одной или нескольких свободно плавающих медуз (которые являются, конечно, членами того же клона) или плавает на поверхности моря. У португальского кораблика (*Physalia*) большой, наполненный газом поплавок с вертикальным “парусом”. Вниз свисает сложноустроенная конструкция из полипов и щупалец. Португальский кораблик не плавает сам: его несет ветер. Другой колониальный гидроид меньшего размера, велелла (*Velella*), представляет собой плоский овальный плот с вертикальным “парусом”, расположенным по диагонали. Велелла также передвигается с помощью ветра. На берегу можно найти высушенные плотики с парусами – они обычно теряют синюю окраску и кажутся сделанными из бледного пластика. Из этих двух парусников именно велелла больше всего напоминает настоящий военный корабль. Однако велелла и ее родственник порпита (*Porpita*) – не колонии сифонофор, а одиночные сильно видоизмененные полипы, которые свисают с поплавка вместо того, чтобы сидеть на скале.

Многие сифонофоры умеют регулировать глубину погружения, наполняя поплавок газом или выпуская его – примерно так же, как костистые рыбы с помощью плавательного пузыря. Некоторые сочетают поплавок с медузами, и у всех есть полипы и свисающие вниз щупальца. Эдвард Уилсон, основатель социобиологии, считал сифонофор одной из четырех вершин социальной эволюции (три другие – социальные насекомые, социальные млекопитающие и мы сами). Так что это еще одно достоинство, которое можно приписать стрекающим. Правда, поскольку члены колонии являются клонами, генетически неотличимыми друг от друга, не очень ясно, почему мы должны называть их колонией, а не особью.

Медузоидная форма у гидроидных используется для переселения генов с одного постоянного места жительства на другое. Привычные нам медузы выбрали такую форму жизни в качестве единственной. В противоположность им, кораллы избрали оседлый образ жизни и научились строить крепкие жилища, которые не разрушаются тысячи лет.

Рассказ Медузы

Медузы не преследуют добычу так, как это делают барракуды или кальмары, а ловят зазевавшийся планктон длинными щупальцами со стрекательными клетками. Медузы плавают, вяло пульсируя своим колоколом, и при этом не двигаются в каком-либо направлении (по крайней мере, в том смысле, в котором мы это понимаем). Впрочем, наше понимание ограничено двухмерностью: мы перемещаемся по поверхности земли, а если и взлетаем, попадая в третье измерение, то лишь чтобы перемещаться немного быстрее. В море же третье измерение – главное. Помимо перепадов давления на различной глубине, здесь присутствует световой градиент, осложненный изменением цветового баланса. Однако ночью свет исчезает. И, как мы увидим, предпочтение глубины у планктонных организмов существенно меняется с суточным циклом.

В годы Второй мировой войны операторы гидролокаторов, ищущих подводные лодки, ежевечерне с недоумением наблюдали, как на поверхность поднимается нечто, похожее на второе морское дно, и опускается с наступлением утра. Эти вторым дном оказалась планктонная масса – миллионы крошечных ракообразных и других существ, которые по вечерам поднимаются к поверхности в поисках пищи. Зачем они это делают? Думаю, лучшее объяснение – это то, что при дневном свете они слишком заметны для хищников, например рыб и кальмаров. Поэтому дни планктон проводит в глубине. Один ученый сравнил его с человеком, который ежедневно проходит по 40 км в обе стороны, чтобы позавтракать.

На самом деле причина, по которой планктон всплывает, проста: пища в конечном счете приходит от Солнца. Поверхностные слои воды представляют собой сплошные зеленые “прерии”, где в роли колышущихся от ветра трав выступают микроскопические морские водоросли. Именно здесь собираются травоядные и те, кто питается травоядными, а также те, кто питается теми, кто питается травоядными. Но поскольку находиться там, не рискуя быть съеденным, можно лишь ночью, травоядным и самым мелким хищникам приходится прибегать к суточной миграции. Сами “прерии” не мигрируют. А если бы они это делали, то, наверное, имело бы смысл избегать потока животных, потому что единственная цель существования “прерии” – поймать солнечный свет и при этом избежать опасности быть съеденным.

Большинство планктонных животных по тем или иным причинам опускается днем в глубину и ночью всплывает. Многие медузы следуют за добычей, как львы и гиены, сопровождающие антилоп гну в Мара и Серенгети. Правда, в отличие от львов и гиен, медузы не охотятся на конкретную добычу: они прочесывают щупальцами воду, и именно это – одна из причин, по которой они плавают. Некоторые виды увеличивают улов, двигаясь зигзагообразно – но при этом они тоже не охотятся на конкретную добычу, а просто расширяют область, которую могут охватить их щупальца с батареями смертоносных “гарпунов”. Другие медузы просто перемещаются вверх-вниз в толще воды.

Другой вид миграции описан для обитателей Озера Медуз на одном из Скалистых островов в архипелаге Палау. Озеро, которое под землей сообщается с морем и поэтому является соленым, назвали так из-за огромной популяции медуз. Всего их несколько разновидностей, но господствующая форма относится к роду *Mastigias*. В озере 2,5 км длиной и 1,5 км шириной обитают около 20 млн этих медуз. Все они ночуют у западного конца озера. Когда встает Солнце, они плывут к восточному краю озера. Но, не достигнув

берега, останавливаются, и вот почему: деревья отбрасывают густую тень, и “автопилот” медуз ведет их обратно на запад, где теперь светлее, чем на востоке. Однако, выйдя из тени, медузы снова поворачивают на восток.

В результате внутреннего конфликта медузы попадают в западню возле линии тени, что позволяет им (не осмеливаюсь думать, что это больше, чем совпадение) оставаться в безопасном отдалении от хищных актиний, живущих у берега. В середине дня медузы следуют за Солнцем к западному краю озера, где они снова попадают в западню возле линии тени. Когда темнеет, медузы плавают вверх-вниз в западной части озера, пока Солнце снова не увлечет их за собой. Я не знаю, какую пользу они извлекают из этих удивительных перемещений. Общепринятое объяснение мне не нравится, и я не стану его приводить здесь. Мораль в том, что живой мир таит множество загадок, и это замечательно.

Рассказ Полипа

Все эволюционирующие существа следят за изменениями в мире: за переменной погоды, температуры, осадками. Кроме того, они следят за судьбой других эволюционирующих линий, таких как хищники и жертвы. Это гораздо труднее, потому что такие изменения проявляются только в масштабе эволюционного времени. Некоторые эволюционирующие организмы самим своим существованием изменяют мир, в котором живут и к которому приспосабливаются. Кислорода, которым мы дышим, в земной атмосфере не было, пока его не синтезировали растения. Кислород, сначала казавшийся ядом, радикально изменил условия жизни на планете, и большинство животных сначала смирились с ним, а затем и попали от него в зависимость. Если взять более короткий временной масштаб, то, например, деревья в спелом лесу населяют мир, который сами создавали столетиями – именно столько необходимо для превращения песчаного пустыря в климаксный лес. В свою очередь, климаксный лес представляет собой сложный средовой комплекс, к которому приспосабливается огромное число видов растений и животных.

Поскольку кораллом называют и животное, и твердый материал, который это животное образует, я позаимствую у Дарвина старое слово “полип”. Коралловые полипы преобразуют окружающий их мир в течение сотен тысяч лет, выстраивая на мертвых скелетах предков подводные горы, устойчивые к волнам. До самой смерти коралл живет в сотрудничестве с другими бесчисленными кораллами, улучшая мир, в котором будут жить будущие поколения кораллов и огромное сообщество животных и растений.

На одном из рисунков вкладки показан Херон, один из островов Большого Барьерного рифа, где я дважды побывал. Здания на ближнем конце небольшого острова дают представление о масштабе. Огромная светлая область, окружающая остров, – это риф, и остров на самом деле представляет собой самую высокую часть рифа, покрытую песком из измельченного коралла (большая его часть прошла через кишечник рыб). На острове довольно ограниченный набор растений, который поддерживает не менее ограниченную наземную фауну. Для объектов, полностью созданных живыми существами, коралловые рифы очень велики: скважины, пробуренные в них, показывают, что высота некоторых из них достигает сотен метров. Херон – один из более чем тысячи островов и почти 3 тыс. рифов, составляющих Большой Барьерный риф. Он образует дугу длиной 2 тыс. км вокруг северо-западной части Австралии. Говорят (не знаю, правда ли это), что этот риф – единственное свидетельство жизни на планете, которое можно увидеть из космоса. Также говорят, что на нем обитает 30 % всех морских организмов. В этом я тоже не уверен, потому что не знаю, какие организмы учитывались при подсчете. Как бы то ни было, Большой Барьерный риф удивителен, и он весь, целиком, был построен маленькими животными, похожими на актиний, – кораллами, или коралловыми полипами. Живые полипы образуют только поверхностные слои рифа. Под ними скелеты предшественников, спрессованные в известняк.

Сегодня рифы умеют строить только коралловые полипы, но в ранние геологические эпохи монополии у них не было. В разное время рифы строили также морские водоросли, губки, моллюски и трубчатые черви. Исключительный успех коралловых полипов, по-видимому, объясняется их сотрудничеством с микроскопическими водорослями, живущими в их клетках и фотосинтезирующими на освещенной отмели. У этих водорослей,

зооксантелл, множество цветных пигментов для поглощения света, которые придают рифам яркую окраску. Неудивительно, что кораллы когда-то считались растениями. Большую часть питательных веществ они получают тем же способом, что и растения, и, как и растения, они конкурируют за свет. Поэтому логично, что формой тела они стали напоминать растения. Более того, стремление кораллов заполучить как можно больше света приводит к тому, что их сообщества принимают вид лесного полога. И, как в любом лесу, на рифе обитает множество существ.

Коралловые рифы сильно увеличивают “экопространство” ландшафта. Вот как выразился мой коллега Ричард Саутвуд в книге “История жизни”:

Там, где иначе была бы скальная порода или песок с водной толщей над ним, риф образует сложную трехмерную структуру с большим числом дополнительных поверхностей, со множеством трещин и маленьких пещер.

Так и леса увеличивают эффективную площадь поверхности, доступную для биологической активности и заселения. Расширенное экопространство – это именно то, чего мы ожидаем от сложных экологических сообществ.

Нечто подобное происходит с органами тела. Человеческий мозг увеличивает свою эффективную поверхность – следовательно, и функциональность – благодаря образованию складок. Возможно, не случайно коралл-мозговик так похож на мозг.

Дарвин первым понял, как образуются рифы. Его первой научной книгой (после “Путешествия натуралиста”) стал трактат о коралловых рифах. Дарвин опубликовал его в возрасте лишь 33 лет. Несмотря на то, что у Дарвина почти не было доступа к информации, в его теории о коралловых рифах проявился удивительный дар предвидения – как и в более известных его теориях естественного отбора и полового отбора.

Кораллы способны жить лишь на мелководье. Они зависят от водорослей, живущих в их клетках, а водоросли, в свою очередь, зависят от света. Кроме того, на мелководье водится планктон, которым кораллы дополняют диету. Поэтому кораллы живут вдоль береговой линии, и вокруг тропических островов нередки окаймляющие рифы. Однако кораллы можно найти и на большой глубине. Океанические коралловые острова представляют собой вершины подводных гор, образованных поколениями кораллов. Барьерные рифы относятся к промежуточной категории: они образуются вдоль береговой линии, но на большем удалении, чем окаймляющие рифы. Однако и на коралловых островах, затерявшихся посреди океана, живые кораллы всегда на мелководье, ближе к свету, где они вместе со своими водорослями чувствуют себя наиболее комфортно. Это мелководье также образовано поколениями кораллов.

Как я говорил, у Дарвина не было информации, необходимой для полного понимания масштаба проблемы. Сегодня известно, что коралловые атоллы представляют собой вершины подводных гор, образованных древними кораллами. Однако нам это известно лишь благодаря тому, что люди пробурили рифы и обнаружили на глубине спрессованные кораллы. А во времена Дарвина было принято считать, что атоллы – это поверхностные наросты на вершущках затопленных вулканов, лежащих под самой поверхностью моря. Такая теория не оставляла никаких вопросов. Кораллы растут на мелководье, и вулканы предоставляют им возвышения, необходимые для жизни. Дарвин в это не верил – несмотря на то, что он не мог знать, какой высоты достигают рифы.

Вторым чудом дарвиновского предвидения была сама его теория. Он предположил, что морское дно вблизи атолла постоянно опускается (поднимаясь при этом в других местах, как можно было видеть по находкам морских ископаемых в Андах). Дарвин (вдохновленный своим учителем Чарльзом Лайелем) считал, что морское дно по мере опускания увлекает за собой коралловые горы. Кораллы растут на вершущках подводных гор, приспособившись к скорости погружения таким образом, чтобы вершина всегда оставалась недалеко от поверхности воды, в зоне хорошей освещенности. А сами подводные горы, предположил Дарвин, представляют собой наслоения мертвых кораллов, некогда гревшихся на солнышке. Самые древние кораллы, у подножья горы, согласно его теории, образовались как окаймляющий риф вокруг некоего забытого посреди океана участка суши или давно потухшего вулкана. По мере того, как суша постепенно уходила под воду и расстояние до береговой линии увеличивалось, кораллы превращались в барьерный риф. В итоге участок суши исчезал, а барьерный риф превращался в подводную гору, которая по мере погружения росла. Далекие коралловые острова возникали на вершущках вулканов, подножие которых так же медленно погружалось под воду. Идея Дарвина и сегодня поддерживается многими фактами, в том числе тектоникой плит, объясняющей погружение суши.

Коралловый риф – хрестоматийный пример климаксного сообщества. Сообщество – это группа видов, которые эволюционировали бок о бок и процветают в присутствии друг друга. Тропический лес – это сообщество. И болото. И коралловый риф. Иногда один и тот же тип сообществ возникает в различных частях мира с подходящим климатом. Средиземноморские сообщества существуют не только на побережье Средиземного моря, но и в Калифорнии, Чили, в Юго-Западной Австралии и Капской области. Виды растений во всех этих областях разные, однако характер сообщества все равно остается средиземноморским – как, например, Токио и Лос-Анджелес остаются характерными “городскими агломерациями”, хотя и расположены в разных концах света. Средиземноморской растительности сопутствует столь же характерная фауна.

Так же устроены и тропические рифовые сообщества. В целом они очень похожи – будь то рифы на юге Тихого океана, в Индийском океане, в Красном или Карибском море. Существуют также рифы умеренной полосы – они немного отличаются от тропических. Но у любых рифов есть характерная черта: здесь живут рыбы-чистильщики, которые являют собой пример самых тесных взаимоотношений, возникающих в климаксных экологических сообществах.

Многие рыбки, а также некоторые креветки, успешно добывают пропитание, собирая паразитов или слизь с тела крупных рыб. В некоторых случаях они даже проникают к ним рот, чистят зубы и выплывают в жабры. Это свидетельствует об удивительном уровне “доверия” ^[93] со стороны крупных рыб, но меня сейчас интересуют рыбы-чистильщики и их роль в сообществе. У чистильщиков обычно есть “очистительные станции”, куда приплывают “клиенты” – крупные рыбы. Это предположительно позволяет обеим сторонам не тратить время на поиск друг друга. Кроме того, чистильщики и их “клиенты” встречаются неоднократно, что, в свою очередь, повышает уровень “доверия”. “Очистительные станции” сравнивают с парикмахерскими (см. вкладку). Также говорят (хотя сегодня это считается недоказанным), что если убрать с рифа всех чистильщиков, общий уровень здоровья обитающих на рифе рыб резко снизится.

Чистильщики в разных частях света эволюционируют независимо и представлены разными видами рыб. В Карибском море нишу чистильщиков в основном занимают

представители семейства бычковые, которые обычно формируют небольшие группы. В Тихом океане типичные чистильщики – это губаны (*Labroides*). “Парикмахерская” *L. dimidiatus* открыта днем, а *L. bicolor*, как мне рассказывал Джордж Барлоу, коллега из Беркли, обслуживает ночную смену рыб, которые днем прячутся в убежищах. Такое разделение обязанностей типично для зрелого экологического сообщества. В книге “Цихлиды” Барлоу пишет о пресноводных видах рыб в Великих Африканских озерах, которые конвергентно эволюционировали в направлении образа жизни чистильщика.

На тропических коралловых рифах между рыбами-чистильщиками и их “клиентами” достигается просто фантастический уровень кооперации, который можно сравнить со сложной гармонией единого организма. Сходство их воистину удивительно. Травоядные зависят от растений, хищники зависят от травоядных, без хищников численность популяций выходит из-под контроля с катастрофическими последствиями для всех членов сообщества, а без падальщиков, например жуков-могильщиков и бактерий, мир был бы завален трупами, и органические и минеральные вещества не возвращались бы к растениям. Без “ключевых” видов, которые иногда оказываются довольно неожиданными, сообщество погибло бы. Поэтому трудно удержаться от искушения уподобить составляющие сообщество виды органам в некоем суперорганизме.

Когда леса называют “легкими планеты”, это не так уж плохо. Напротив, это может принести даже некоторую пользу, заставить задуматься о сохранении лесов. Но в целом разговоры о гармонии часто отдают эксцентричным мистицизмом в стиле принца Чарльза. Потому что идея “природного баланса” часто привлекает легковых вроде тех, кто ходит по шарлатанам, чтобы “сбалансировать свое энергетическое поле”. На самом деле взаимодействие органов тела и видов в сообществе складывается совершенно по-разному.

К такого рода параллелям нужно относиться с осторожностью. Однако они не совсем безосновательны. Вполне можно говорить об экологии отдельного организма и о сообществе генов в генофонде. Те силы, которые обеспечивают гармонию частей организма, не так уж сильно отличаются от сил, порождающих иллюзию гармонии видов, населяющих коралловый риф. В тропическом лесу наблюдается баланс между видами, а риф имеет определенную структуру, все элементы которой работают слаженно. Это напоминает тело животного, работающее как единое целое. Ни в одном из этих случаев естественный отбор не действует на сбалансированную систему. Напротив, баланс возникает благодаря отбору, происходящему на более низком уровне. Отбор не благоприятствует гармоничному целому. Наоборот, элементы системы выигрывают от присутствия друг друга, создавая иллюзию гармонии.

Хищники процветают в присутствии травоядных, а травоядные – в присутствии растений. Но верно ли обратное? Процветают ли растения в присутствии травоядных? Процветают ли травоядные в присутствии хищников? Нуждаются ли растения и животные во врагах? Нет, не нуждаются, – по крайней мере, не в прямом смысле, который вкладывают в это слово некоторые экологические активисты. Ни одно существо не выигрывает от того, что его съедают. Но травы, которые легче переносят опщипывание, чем конкуренты, действительно процветают в присутствии травоядных – согласно принципу “враг моего врага – мой друг”. Примерно то же и с жертвами паразитов и хищников. Правда, не стоит буквально воспринимать фразу, что сообщество “нуждается” в паразитах и хищниках: оно нуждается в них не так, как белый медведь нуждается в своей печени или в зубах. Однако принцип “враг моего врага – мой друг” здесь все же уместен. И сообщество, такое, как

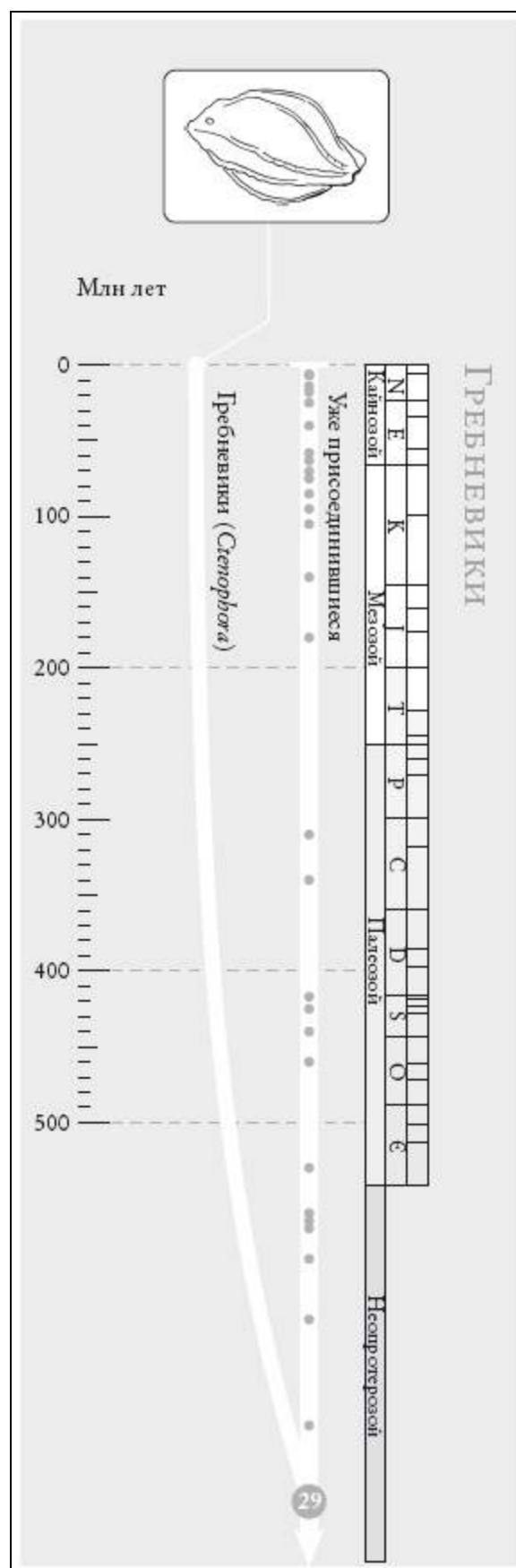
коралловый риф, действительно можно рассматривать как своего рода сбалансированную единицу, из которой нельзя безнаказанно удалять части.

Принцип сообщества как целого, составленного из процветающих в присутствии друг друга единиц более низкого уровня, понижает все живое. Он действует даже на уровне клетки. В большинстве животных клеток живут сообщества бактерий, которые настолько глубоко интегрированы в работу клетки, что об их бактериальном происхождении стало известно лишь недавно. Митохондрии, когда-то бывшие свободноживущими бактериями, теперь жизненно необходимы нашим клеткам – а клетки жизненно необходимы митохондриям. Их гены процветают в присутствии наших, а наши – в присутствии их. Клетки растений сами по себе неспособны к фотосинтезу. Это химическое чудо совершают хлоропласты – “гастарбайтеры”, некогда бывшие бактериями. Травоядные животные, например жвачные и термиты, почти не способны самостоятельно переваривать целлюлозу. Однако они вполне способны искать и пережевывать растения (см. “Рассказ Миксотрихи”). А ниша, которую образуют их заполненные растительностью кишечника, успешно используется симбиотическими микроорганизмами с биохимическими навыками, необходимыми для переваривания целлюлозы. Таким образом, существа с комплементарными способностями процветают в присутствии друг друга.

Напоследок прибавлю, что принцип, о котором мы сейчас говорили, работает и на уровне генов вида. Геном белого медведя, пингвина, каймана или гуанако представляет собой экологическое сообщество генов, процветающих в присутствии друг друга. В краткосрочной перспективе ландшафтом совместного процветания выступает клетка. В долгосрочной перспективе – это генофонд. У существ, размножающихся половым путем, генофонд представляет собой ареал обитания генов, которые копируются и подвергаются рекомбинации по мере смены поколений.

Гребневик (*Stenophora*) – одно из самых красивых животных. когда-то гребневики ошибочно причисляли к медузам – из-за внешнего сходства. А до недавнего времени их относили к тому же, что и медузы, типу кишечнополостных (*Coelenterata*), на основании того, что у кишечнополостных и гребневики основная полость тела служит одновременно пищеварительной камерой. Кроме того, у гребневики, как и стрекающих, простая нервная сеть, а тело образовано всего двумя слоями ткани (с этим согласны не все ученые). Однако последние данные указывают на то, что стрекающие ближе к нам, чем к гребневики: иначе говоря, стрекающие присоединяются к нашему паломничеству “до” гребневики. Поскольку я недостаточно в этом уверен, я не буду пытаться датировать это событие.

“Гребни” у гребневики представляют собой выступающие ряды ресничек, благодаря колебаниям которых двигаются эти нежные существа – в отличие от медуз, которые двигаются при помощи мышечных сокращений. Такой способ не самый быстрый, но, судя по всему, гребневики он устраивает. Ведь они, как и медузы, не преследуют добычу, а плавают в ожидании встречи с ней. Разнообразие гребневики не так велико – их около 100 видов, однако общая численность довольно велика, и они, со своими таинственно светящимися гребнями, служат украшением всех океанов.

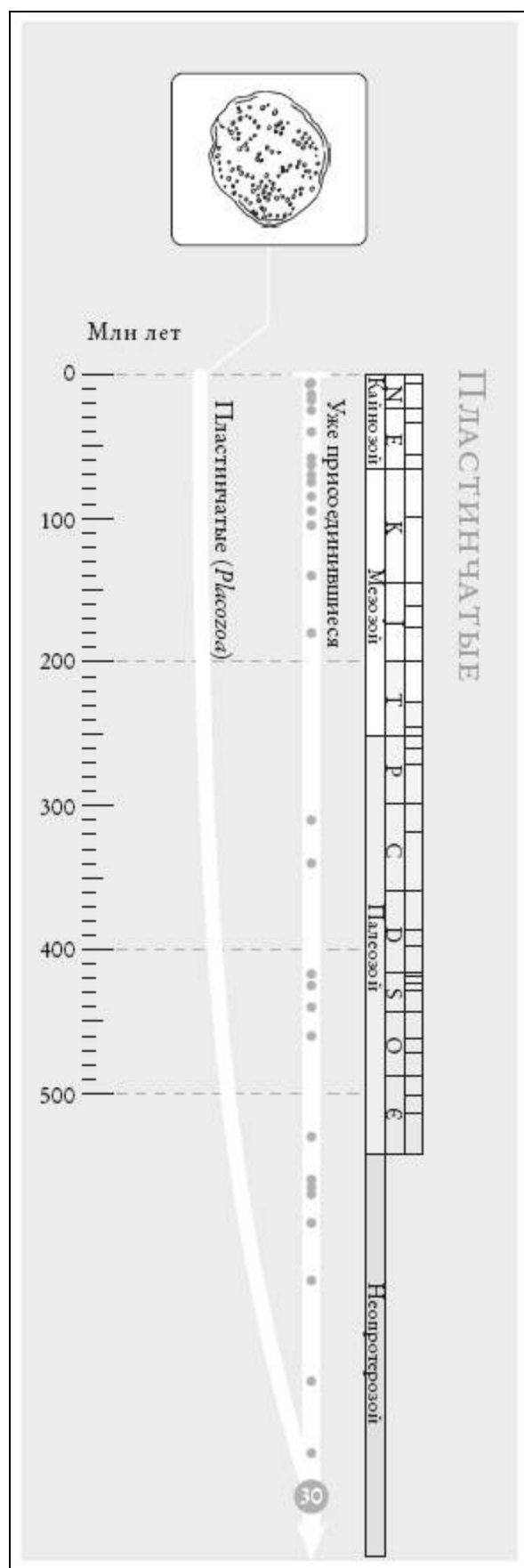


Гребневики. Билатерально-симметричных животных вместе со стрекающими и гребневыми иногда объединяют в группу эуметазоев. На основании данных молекулярных исследований 100 известных видов гребневиков представлены здесь как самые отдаленные родственники всех остальных животных. Но такое их положение признают не все ученые.

На рис.: гребневик берое (*Beroe*).

Гребневики – хищники, но, как и медузы, они довольствуются тем, что само идет к ним

в щупальца. Кстати, их щупальца не похожи на щупальца медуз: в них нет стрекательных клеток. Вместо этого есть хватательные клетки – коллобласты, которые выпускают из острых “гарпунов” клейкую ядовитую жидкость. Возможно, гребневиков следует считать кем-то вроде двойников медуз. Однако некоторые из них, в отличие от медуз, не имеют колоколообразной формы. Один из них – венерин пояс (*Cestum veneris*). Тело этого гребневика представляет собой длинную мерцающую ленту редкостной красоты. Любопытно, что, хотя венерин пояс длинный и тонкий, как червь, у него нет ни головы, ни хвоста, и он зеркально отражает себя примерно посередине, где находится рот – “пряжка пояса”. При этом венерин пояс все-таки сохраняет радиальную симметрию (точнее, бирадиальную симметрию).



Пластинчатые. Как и в случае с рандеву №№ 28, 29, порядок рандеву №№ 30, 31 остается неустановленным. На рандеву № 30 мы встречаемся либо с пластинчатыми (представленными единственным видом *Trichoplax*), либо с губками. Сейчас порядок этих рандеву оценивается произвольно. Возможно, их следует поменять местами.

На рис.: трихоплакс (*Trichoplax adhaerens*).

Рандеву № 30

Пластинчатые

Познакомьтесь с трихоплаксом (*Tnchoplax adhaerens*). Это единственный известный вид типа пластинчатых (*Placozoa*). Это, конечно, не значит, что других видов не существует. В 1896 году было описано второе пластинчатое из Неаполитанского залива – его называли *Treptoplax reptans*. Однако с тех пор его не находили, и большинство ученых считает, что найденный тогда экземпляр был тем же самым трихоплаксом. Возможно, новые виды обнаружатся благодаря молекулярным данным.

Трихоплакс живет в море и не похож ни на что. Он не симметричен ни в одном из направлений и немного напоминает амебу – правда, он состоит из множества клеток, а не из одной. Еще он, пожалуй, похож на крошечного плоского червя, за исключением того, что у него нет ни переднего или заднего конца, ни левой или правой стороны. Трихоплакс представляет собой пластинку неправильной формы около трех миллиметров в поперечнике. Он ползает с помощью маленького коврика из направленных вниз пульсирующих ресничек. Питается трихоплакс одноклеточными существами, главным образом водорослями, переваривая их нижней поверхностью, но не захватывая внутрь тела.

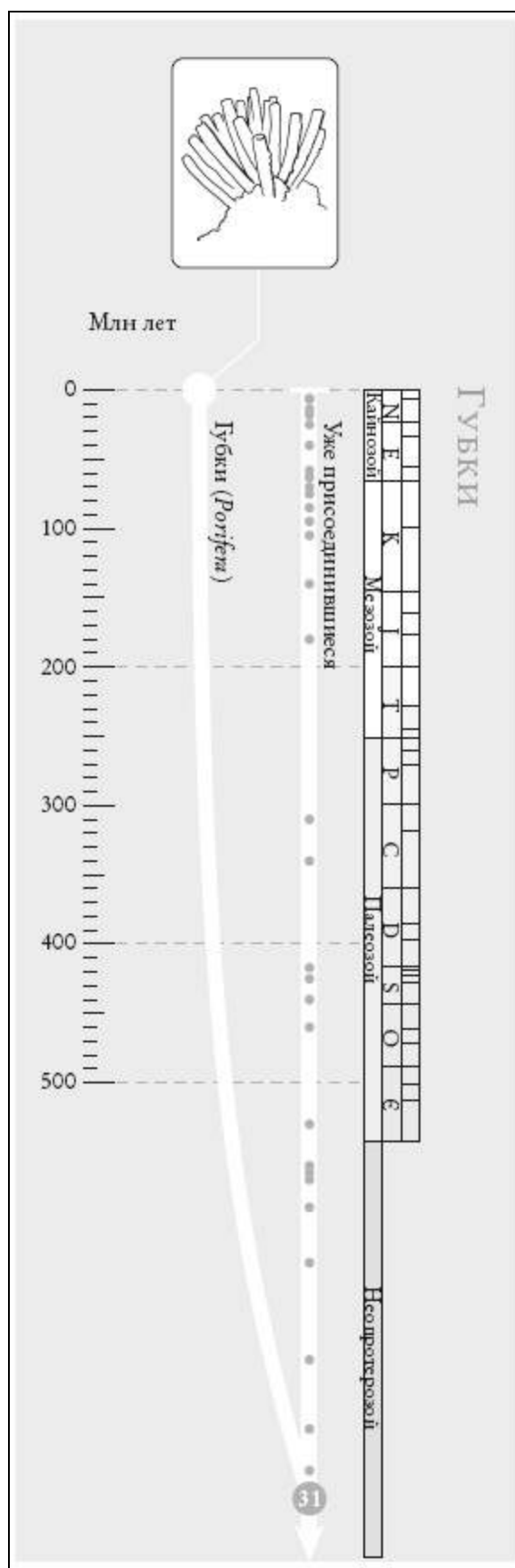
У трихоплакса почти нет признаков, которые связывали бы его с другими группами животных. Тело его состоит из двух слоев клеток, как у стрекающих или гребневиков. Между двумя основными слоями зажаты несколько сократительных клеток, которые выполняют функцию мышц. Трихоплакс последовательно сокращает их, чтобы изменить форму. Строго говоря, два основных клеточных слоя нельзя назвать спинным и брюшным. Поэтому верхний слой иногда называют защитным, а нижний – пищеварительным. Некоторые авторы утверждают, что пищеварительный слой может впячиваться, временно формируя нечто вроде пищеварительной впадины. Но это удавалось наблюдать далеко не всем.

Как рассказали Т. Сайед и Б. Шируотер в недавней статье, судьба трихоплакса в научном мире довольно трудна. В 1883 году, когда он был впервые описан, его считали примитивным (сегодня он вернул себе уважение ученых). К несчастью, он очень похож на планулу – личинку некоторых стрекающих. В 1907 году немецкому зоологу Тило Крумбаху показалось, что он видел трихоплакса там, где раньше он наблюдал планулы, и поэтому он решил, что трихоплаксы – некая разновидность планул. Это не имело бы особого значения, если бы в 1922 году не умер Вилли Кюкенталь, редактор авторитетного многотомника *Handbuch der Zoologie*. К несчастью для трихоплакса, заместителем Кюкенталю был тот самый Крумбах, объявивший его стрекающим. Ошибку скопировали редакторы аналогичного французского издания *Traite de Zoologie* во главе с Пьером Полем Грассе (который, кстати, выступал против Дарвина гораздо дольше, чем следовало). А затем ее подхватила американка Либби Генриетта Хайман, автор выдающегося многотомника “Беспозвоночные”.

В общем, под грузом авторитетных многотомников у бедного трихоплакса не оставалось шансов – особенно учитывая, что его самого никто не видел уже более полувека. Он прозябал в статусе личинки стрекающего, пока молекулярная революция не открыла его родственные связи. Оказалось, что трихоплакс – это что угодно, но не стрекающее. Предварительные данные изучения рРНК (см. “РассказТaq”) указывают на то, что трихоплакс отстоит от всего остального царства животных дальше, чем любая другая группа

животных, кроме губок. Впрочем, возможно, даже губки нам ближе, чем трихоплакс. У трихоплакса самый маленький геном и самый простой план строения тела из всех животных. У него всего четыре типа клеток (у нас их более 200). И, судя по всему, у него всего один Нох-ген.

Молекулярные данные позволяют приблизительно оценить дату рандеву № 30: около 780 млн лет назад (“перед” губками). Но, возможно, новые данные покажут, что рандеву №№ 30, 31 нужно поменять местами. В таком случае трихоплакс окажется самым далеким нашим родственником среди животных. Неудивительно, что многие ученые выступают за включение трихоплакса в программу секвенирования генома. Я думаю, скоро это произойдет, и мы узнаем, что на самом деле представляет собой это странное существо.



Губки. Со времен Линнея животных (многоклеточные, *Metazoa*) считают одним из царств живой природы. Ок. 10 тыс. описанных видов губок, судя по всему, образуют очень рано отделяющуюся ветвь. Такое их положение подтверждается молекулярными данными (хотя трихоплакс, возможно, отделился еще раньше). Некоторые специалисты по молекулярной систематике считают, что губки делятся на две ветви, одна из которых ближе к многоклеточным, чем другая. Такая точка зрения предполагает, что древнейшие многоклеточные были похожи на губок и к ним же относились – но это очень спорно.

На рис.: желтая трубчатая губка (*Aplysina fistularis*).

Губки (Porifera) – последние присоединяющиеся к нам представители многоклеточных. Ученые не всегда относили губок к многоклеточным (*Metazoa*): прежде их включали в состав таксона *Parazoa*, состоящего из второсортных жителей царства животных. Сейчас губок относят к *Metazoa*, а остальных многоклеточных животных помещают в подцарство настоящие многоклеточные (*Eumetazoa*).

Некоторые удивляются, узнав, что губки – это животные. Ведь они неподвижны! На самом деле они двигаются, но не всем телом. У губок, как и у растений, нет мышц. И, как и у растений, их двигательная активность проявляется лишь на клеточном уровне. Губки питаются, пропуская сквозь тело поток воды, из которой они отфильтровывают частицы пищи. Поэтому губки усеяны отверстиями (благодаря которым они впитывают воду в наших ваннах).

Однако туалетная губка – не самый типичный пример губок, которые обычно выглядят как полый кувшин с большим отверстием сверху и множеством маленьких отверстий в стенках. Если растворить в воде немного красителя и погрузить в нее живую губку, можно наблюдать, как вода, втягиваясь в мелкие отверстия, попадает в основную полость тела животного и выходит через отверстие сверху. Воду по телу губки гонят клетки-хоаноциты, выстилающие камеры и каналы стенок. У каждого хоаноцита есть колеблющийся жгутик-флагелла (он похож на ресничку, но крупнее), окруженный высоким воротничком. Позднее мы вернемся к хоаноцитам.

Губки не имеют нервной системы, у них довольно простое внутреннее строение. Хотя у губок есть клетки нескольких типов, те не образуют ткани и органы, как у большинства животных. Клетки губок “тотипотентны”, то есть каждая клетка способна превратиться в клетку любого другого типа. Наши собственные клетки этого не умеют: клетка печени не может превратиться в клетку почки или в нейрон. У губок же клетки настолько пластичны, что любая из них может дать начало целой губке (и даже больше – см. “Рассказ Губки”).

Неудивительно, что у губок не выделяются клетки “зародышевой линии” и “соматические” клетки. У *Eumetazoa* клетки зародышевой линии – это те клетки, из которых образуются репродуктивные клетки. Поэтому их гены по сути бессмертны. К зародышевой линии относится небольшая часть клеток тела: они находятся в яичниках и яичках и не занимаются ничем, кроме размножения. Соматические клетки – это все остальные клетки тела, и они лишены возможности бесконечно передавать гены потомкам. У типичного представителя эуметазоев в раннем эмбриогенезе выделяется особая группа клеток, составляющая зародышевую линию. Остальные клетки, соматические, за свою жизнь могут поделиться несколько раз, образуя клетки печени или почки, костей или мышц, но на этом их карьера заканчивается.

Единственное (и печальное) исключение составляют раковые клетки. Они неизвестно почему обладают способностью бесконечно делиться. Впрочем, как указывают Рэндольф Несси и Джордж К. Уильямс, авторы книги “Наука дарвинистской медицины”, этому не стоит удивляться. Напротив, удивительно, что рак так мало распространен. Ведь все клетки нашего тела происходят из миллиардов поколений клеток зародышевой линии, которые никогда не переставали делиться. И в определенный момент им внезапно запрещают

делиться и заставляют их стать соматическими клетками – например клетками печени. При этом предковые клетки этого не делали. Конечно, организмы, в которых жили эти клетки, имели печень. Но клетки зародышевой линии происходят не от клеток печени, а от таких же клеток зародышевой линии.

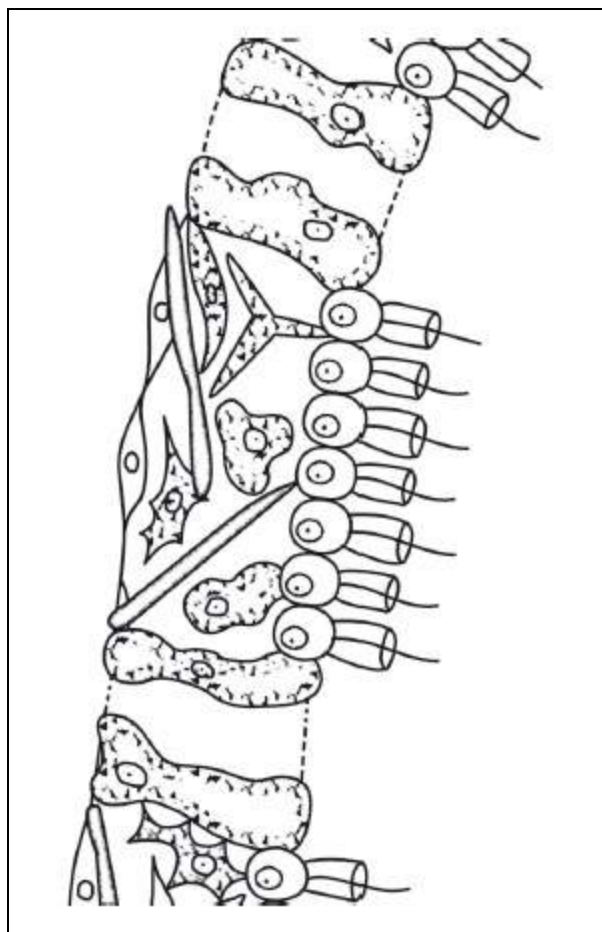
У губок все клетки тела представляют собой клетки зародышевой линии, и все они потенциально бессмертны. Губки имеют несколько разных типов клеток, но развитие их идет совсем не так, как у остальных многоклеточных. Эмбрионы эуметазоев формируют слои клеток, которые разворачиваются, как оригами, выстраивая тело. У губок таких эмбриологических процессов нет. Их заменяет нечто вроде самосборки: тотипотентные клетки сцепляются друг с другом, как если бы они были очень общительными одноклеточными. Однако современные зоологи все же включают губок в число многоклеточных животных (*Metazoa*), и я буду следовать этой точке зрения. Впрочем, нужно признать, что *Porifera* – это, пожалуй, самая примитивная из ныне живущих групп многоклеточных, которая дает нам представление о том, какими могли быть древние *Metazoa*.

Как и у других животных, у каждого вида губок своя форма и цвет. Пустой кувшин – одна из множества разновидностей губок. Ее модификации – различные системы пустых полостей, соединенных друг с другом. Губки придают жесткость телу с помощью волокон коллагена (благодаря им туалетные губки такие “губчатые”) и минеральных иголок (спикул), которые представляют собой кристаллы кремния или карбоната кальция и часто служат диагностическим признаком вида. Иногда спикульный скелет бывает весьма красивым и замысловатым, как, например, у стеклянных губок *Euplectella*.

Дата рандеву № 31 на филогенетической диаграмме – 800 млн лет назад. Но, как я предупреждал, не стоит слишком доверять оценкам настолько седой древности. Появление многоклеточных губок от одноклеточных простейших – воистину эпохальное событие, и мы вернемся к нему в следующих двух рассказах.

Рассказ Губки

В одном из номеров “Журнала экспериментальной зоологии” за 1907 год Генри Уилсон из Университета Северной Каролины напечатал статью о губках. Работа стала классической. Она была написана в те чудесные времена, когда можно было не только понять, о чем идет речь в научной статье, но и представить себе реального человека, который проводит реальные эксперименты в своей реальной лаборатории.



Участок стенки губки. Видны хоаноциты с воротничками и жгутиками.

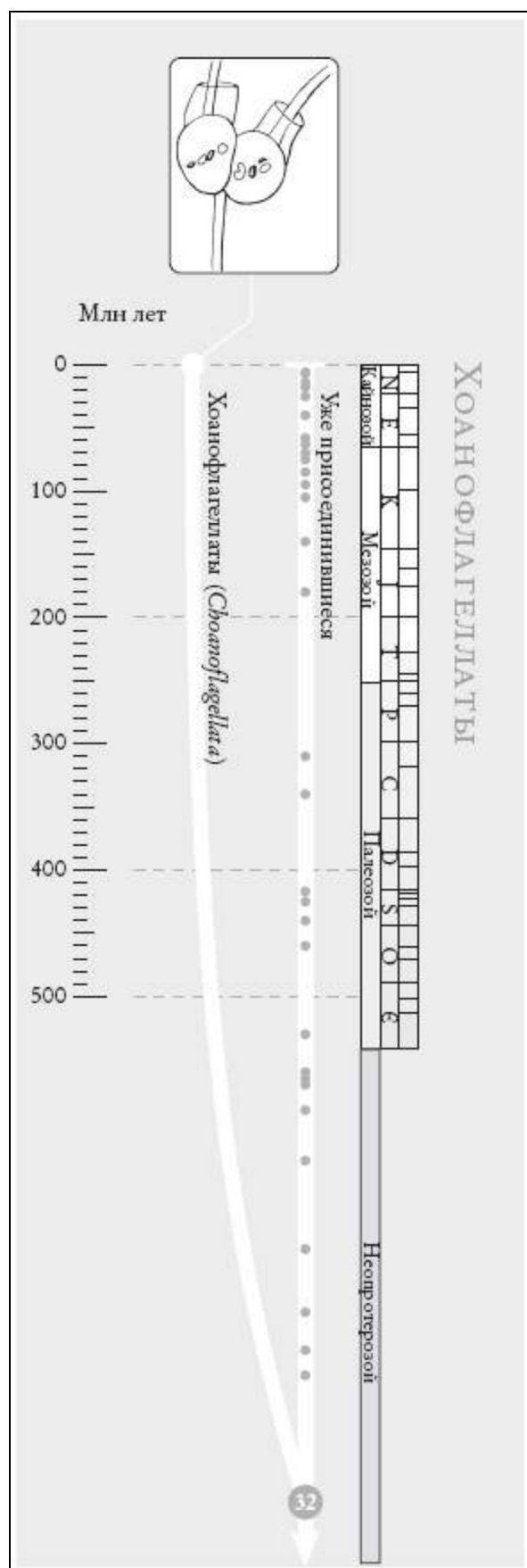
Генри Уилсон взял живую губку и, пропустив ее через мелкое сито, разделил на клетки, а клетки поместил в блюдце с морской водой, где они вскоре сформировали красное “облако”. Когда “облако” осело на дне, Уилсон стал наблюдать в микроскоп. Клетки вели себя как амёбы и ползали по блюдцу. Когда эти амёбоидные клетки встречали соседей, они присоединялись к ним, формируя растущие агломерации. В конечном счете, как показали Уилсон и другие ученые, из агломераций получались целые новые губки.

Уилсон провел и другой эксперимент: измельчил губки двух видов и смешал полученные клеточные взвеси. Поскольку два вида имели разную окраску, ученый мог легко наблюдать за происходящим. Клетки предпочитали слипаться с клетками своего вида. Удивительно, но Уилсон расценил этот результат как неудачу, поскольку надеялся (по причинам, которые мне непонятны и которые, вероятно, отражают предрассудки зоолога, жившего век назад), что они сформируют губку из клеток двух различных типов.

Продемонстрированная “общительность” клеток губки, возможно, проливает свет на обычное эмбриональное развитие отдельных губок. Кроме того, это дает подсказку, как

первые многоклеточные животные (метазои) могли эволюционировать от одноклеточных предков (протозоев). Тело многоклеточного животного часто называют колонией клеток. Так что губки могли бы, наверное, рассказать нам о далеком прошлом. Возможно, поведение клеток в экспериментах Уилсона является своего рода реконструкцией возникновения первой губки, сформировавшейся в виде колонии простейших.

Конечно, все было не в точности так. Но вот подсказка. Самые характерные клетки губок – хоаноциты, которые создают ток воды. На рисунке показан участок стенки губки с внутренней полостью с правой стороны. Хоаноциты выстилают полость губки. “Хоано-” по-гречески – воронка. И действительно, у хоаноцитов есть небольшие воронки, или воротнички, из многочисленных микроворсинок. У каждого хоаноцита есть пульсирующий жгутик, который гонит воду через тело губки. А микроворсинки воротничка отфильтровывают частицы пищи.

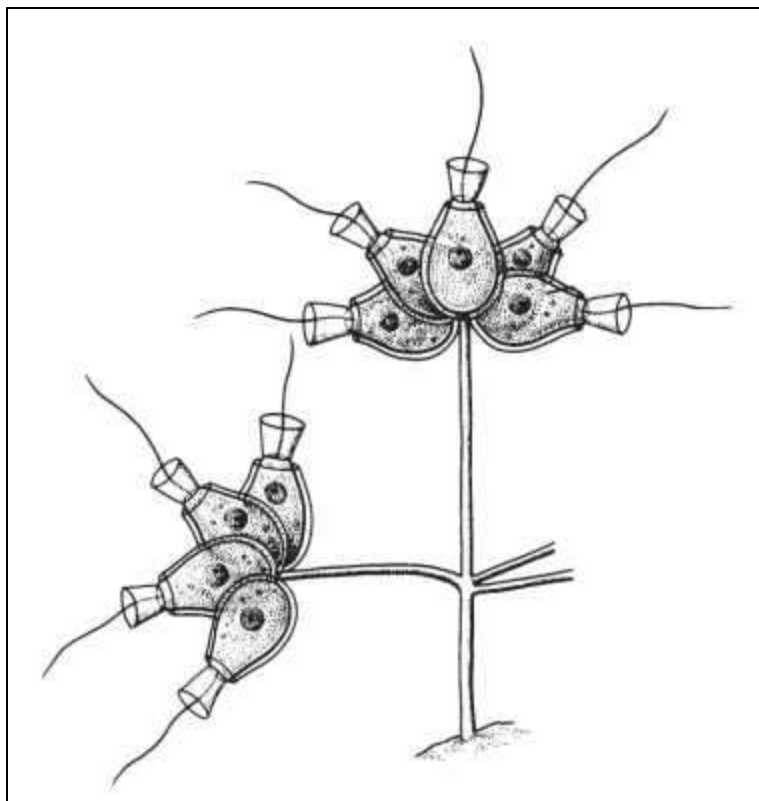


ХОАНОФЛАГЕЛЛАТЫ. Ок. 120 видов этих организмов считаются близкими родственниками животных. Это подтверждается морфологическими и молекулярными данными.

На рис.: *Codosiga gracilis*.

Хоанофлагеллаты (Choanoflagellata) – первые простейшие, которые присоединяются к нашему паломничеству. Опираясь на молекулярные данные, мы можем весьма приблизительно датировать это событие 900 млн лет. Взгляните на рисунок. Вам ничего не напоминают эти клетки со жгутиками? Да, они очень похожи на хоаноциты, выстилающие полость губки. Долго считалось, что хоанофлагеллаты – нечто вроде живого ископаемого, похожего на предка губок либо на эволюционных потомков губок, которые деградировали до одноклеточного или почти одноклеточного состояния. Молекулярные данные подтверждают первое предположение, и поэтому я рассматриваю хоанофлагеллатов как обособленную группу пилигримов.

Известно около 140 видов хоанофлагеллатов. Некоторые свободноплавающие и передвигаются с помощью жгутиков. Другие прикрепляются к субстрату стебельком, иногда по несколько штук в колонии. Жгутиками они загоняют воду в воронку, где отфильтровываются и заглатываются частички пищи, например бактерии. В этом отношении хоанофлагеллаты отличаются от хоаноцитов губок. У губок жгутик используется не для того, чтобы пригнать пищу к воронке хоаноцита, а чтобы совместно с другими жгутиками создать ток воды, который входит в боковые дырочки и выходит через основное отверстие. Однако анатомически каждый хоанофлагеллат, будь он самостоятельным или колониальным, подозрительно напоминает хоаноциты.



Колония хоанофлагеллатов.

Рассказ Хоанофлагеллата

Зоологи долго любили порассуждать о том, как шла эволюция многоклеточности. Великий немецкий зоолог XIX века Эрнст Геккель одним из первых предложил теорию происхождения многоклеточных животных, и она (в несколько измененном виде) до сих пор довольно популярна. По мнению Геккеля, первые многоклеточные были колонией жгутиковых простейших.

Мы уже раскланялись с Геккелем в “Рассказе Гиппопотама”: этот ученый раньше всех догадался о родстве гиппопотамов и китов. Он был страстным поклонником Дарвина и даже однажды совершил паломничество в его дом (который нашел довольно скучным). Кроме того, Геккель был блестящим художником, убежденным атеистом (называл Бога “газообразным беспозвоночным”) и горячим приверженцем ныне непопулярной теории рекапитуляции (“онтогенез повторяет филогенез” или “развивающийся эмбрион движется вверх по своему родовому дереву”).

Идея рекапитуляции довольно привлекательна. История жизни каждого молодого животного есть краткое воспроизведение его родословной. Все мы начинаемся с одной клетки: она олицетворяет простейшее. Следующая стадия – полый клеточный шарик, бластула. Геккель предположил, что бластуле соответствует предковая стадия, названная им *бластеей*. На следующем этапе эмбриологического развития бластула вворачивается внутрь, как мяч, вдавленный с одной стороны, и формирует чашу с двойными стенками – это гастрюла. Геккель ее сопоставлял с гастрюлоподобной предковой стадией – *гастреей*. У стрекающих, таких как гидра или актиния, тело построено из двух слоев клеток, как у гастреи Геккеля. Согласно Геккелю, стрекающие остановились в развитии, достигнув стадии гастрюлы, а мы пошли дальше. Следующие стадии нашего эмбриологического развития напоминают рыбу с жаберными щелями и хвостом. После мы теряем хвост. И так далее. Каждый эмбрион, достигнув нужной эволюционной стадии, останавливается.

Однако, несмотря на свою привлекательность, теория рекапитуляции вышла из моды, и сейчас принято считать, что она лишь отчасти отражает положение вещей. Эта тема подробно рассмотрена в книге Гулда “Онтогенез и филогенез”, поэтому оставим этот вопрос. Однако нужно понять, из чего исходил Геккель. С точки зрения происхождения многоклеточных, в теории Геккеля наибольший интерес представляет бластеея: полый шарик из клеток, который, по его мнению, был предковой стадией и сейчас воспроизводится в эмбриологическом развитии животных в виде бластулы. Есть ли современное существо, напоминающее бластулу? Можно ли найти взрослый организм, который выглядит как полый клеточный шарик?

Самым подходящим – даже слишком подходящим! – является группа колониальных водорослей из семейства вольвоксовые. Самый крупный представитель этой группы – вольвокс (*Volvox*), и сложно придумать лучшего кандидата на роль бластеи Геккеля. Вольвокс представляет собой идеальную сферу, полную внутри и образованную единственным слоем клеток, и каждая из них похожа на одноклеточное жгутиковое (которое почему-то оказалось зеленым и фотосинтезирующим).

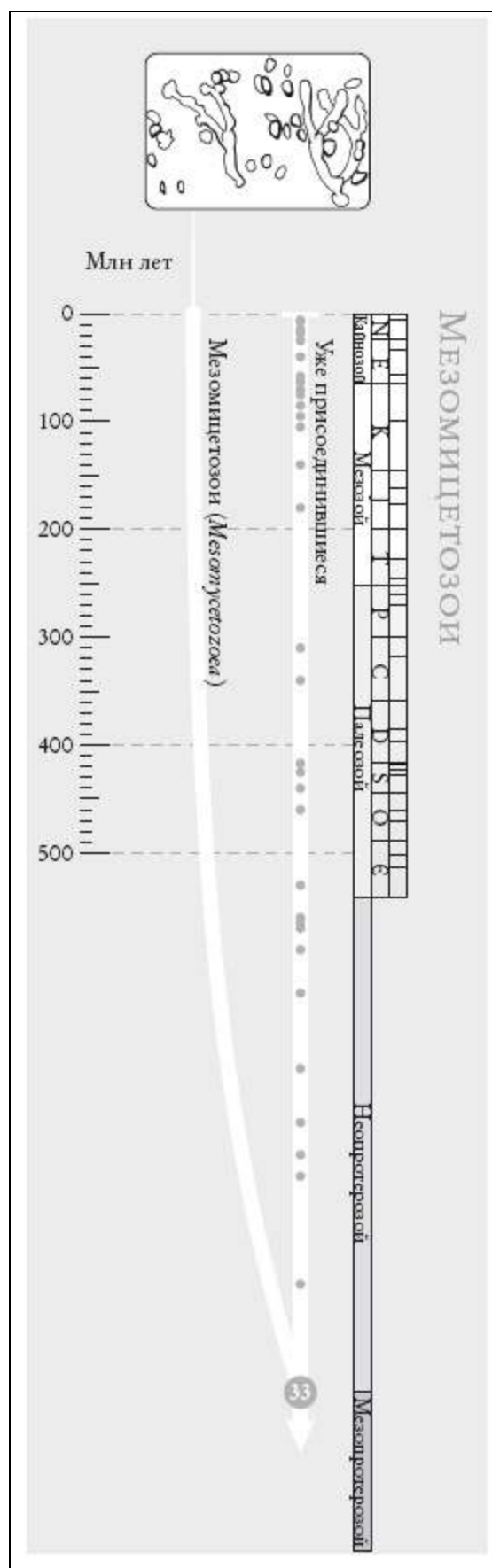
Теория Геккеля не была единственной. В середине XX века венгерский зоолог Йован Хаджи предположил, что первые многоклеточные были не круглыми, а вытянутыми, как плоские черви. В качестве модели первого многоклеточного животного он предложил

ацеломорфного червя вроде того, что мы встретили на рандеву № 27. Согласно Хаджи, этот червь произошел от ресничных простейших (рандеву № 37), имеющих множество ядер (сохранившихся у некоторых по сей день). Он ползал по дну на ресничках, как некоторые мелкие плоские черви. В определенный момент между ядрами возникли клеточные перегородки, и многоядерное одноклеточное простейшее (синцитий) превратилось в многоклеточного ползающего червя с одним ядром в каждой клетке. По мнению Хаджи, круглые многоклеточные, например стрекающие и гребневики, вторично утратили червеобразную форму тела и стали радиально-симметричными, в то время как большинство других животных пошло по пути совершенствования билатерально-симметричной червеобразной формы.

Последовательность рандеву по Хаджи довольно сильно отличается от нашей. Встреча со стрекающими и гребневиками предшествовала бы встрече с ацеломорфными плоскими червями. К сожалению, современные молекулярные данные не подтверждают этот порядок ветвления. Сегодня большинство зоологов поддерживают модифицированную версию теории “колониальных жгутиковых” Геккеля. Однако ученые в последнее время переключились с вольвокса на хоанофлагеллатов.

Один из родов колониальных хоанофлагеллатов настолько похож на губку, что называется *Proterospongia*. Отдельные хоанофлагеллаты (или все-таки хоаноциты?) заключены в желеобразный матрикс. Их колония по форме совсем не похожа на шар, что, наверное, огорчило бы Геккеля (впрочем, он ценил красоту хоанофлагеллатов, как видно из его чудесных рисунков). *Proterospongia* – это колония клеток, которые практически неотличимы от клеток, выстилающих внутренние полости губок. На мой взгляд, хоанофлагеллаты – самые вероятные кандидаты на роль модели, воспроизводящей возникновение губок и, в конечном счете, всех многоклеточных.

Некогда хоанофлагеллатов вместе с другими организмами, с которыми нам еще предстоит встретиться, относили к простейшим (*Protozoa*). Сейчас этот тип не выделяют: есть масса способов быть одноклеточным организмом (или, если угодно, бесклеточным – то есть не разделенным на клетки). Вскоре к нам присоединятся представители группы, ранее известной как простейшие. Эти группы разделены толпами многоклеточных попугайчиков, например растений и грибов. А слово “простейшие” я буду использовать как неформальное обозначение одноклеточных эукариот.



Мезомицетозои. Ближайшие родственники животных – хоанофлагеллаты и мезомицетозои. Пока неясно, являются ли эти две группы родственными (в этом случае рандеву №№ 32, 33 нужно объединить), или же ок. 30 описанных видов мезомицетозоев – самые отдаленные родственники всех остальных. Самое обширное на сегодняшний день исследование поддерживает вторую версию (на схеме).

На рис. ихтиофонус (*Ichthyophonus hoferi*).

Существует небольшая группа одноклеточных, известных как мезомицетозои (*Mesomycetozoea*) или ихтиоспореи (*Ichthyosporea*), которые преимущественно паразитируют на рыбах и других пресноводных животных. Название *Mesomycetozoea* указывает на связь и с грибами, и с животными. И это правда: встреча с ними будет последней перед встречей с грибами. Это подтверждается результатами молекулярно-генетических исследований, которые объединяют эту разнородную группу с животными и грибами.

Среди ученых нет единого мнения по поводу того, какое название предпочтительнее: *Mesomycetozoea* или *Ichthyosporea*. Поэтому вместо них было предложено аббревиатура *DRIP*, образованная от начальных букв четырех родов, которые были известны ученым, описавшим эту группу. Буквам *D*, *I* и *P* соответствуют *Dermocystidium*, *Ichthyophonus* и *Psorospermium*. Что касается *R*, то ее использование не совсем честно, потому что ей не соответствует латинское название рода. Она обозначает *Rosette agent* – это важный с хозяйственной точки зрения паразит лосося, который называется *Sphaerothecum destruens*. Поэтому аббревиатура должна выглядеть так: *DIPS*. Впрочем, недавно был обнаружен еще один организм, который принадлежит к *DRIP* и название которого начинается с *R*. Это *Rhmospondium seeben* – паразит, живущий в носу человека.

Rhinosporidium seeben открыт в 1890 году. Уже давно было известно, что он вызывает риноспоридиоз – неприятное заболевание носовой полости человека (и вообще млекопитающих), однако его связи оставались загадкой. В разное время его относили то к простейшим, то к грибам, однако сейчас на основе молекулярных данных доказано, что он является пятым *DRIP*. Риноспоридиоз – преимущественно тропическая болезнь, и, как давно подозревали врачи, люди заражаются им, купаясь в пресноводных реках и озерах. Поскольку другие известные мезомицетозои – это паразиты пресноводной рыбы, пресноводных рачков и амфибий, вероятно, первичным хозяином *R. seeben* являются пресноводные животные. Тот факт, что он относится к мезомицетозоям, может оказаться полезен для врачей. Теперь ясно, почему не получается лечить его антигрибковыми препаратами: это не грибок.

Dermocystidium приводит к появлению похожих на кисту образований на коже или жабрах карпа, лососевых, угрей, лягушек и тритонов. *Ichthyophonus* вызывает системные инфекции более чем у 80 видов рыб и приносит немалый вред рыбному хозяйству. *Psorospermium* (который, кстати, был описан Эрнстом Геккелем) заражает пресноводных раков и тоже вредит экономике. *Sphaerothecum*, как я говорил, заражает лососевых рыб.

Мезомицетозои не представляли бы для нас интереса, если бы не почтенная родословная: на филогенетическом древе животных они ответвляются раньше всех. Мы не знаем, как выглядел сопредок № 33 – можно только заметить, что на наш взгляд, избалованный многообразием многоклеточных, одноклеточные организмы выглядят примерно одинаково. Одно можно сказать точно: сопредок № 23 не паразитировал ни на рыбе, ни на амфибиях, ни на ракообразных, ни на человеке: они появились много позднее его.

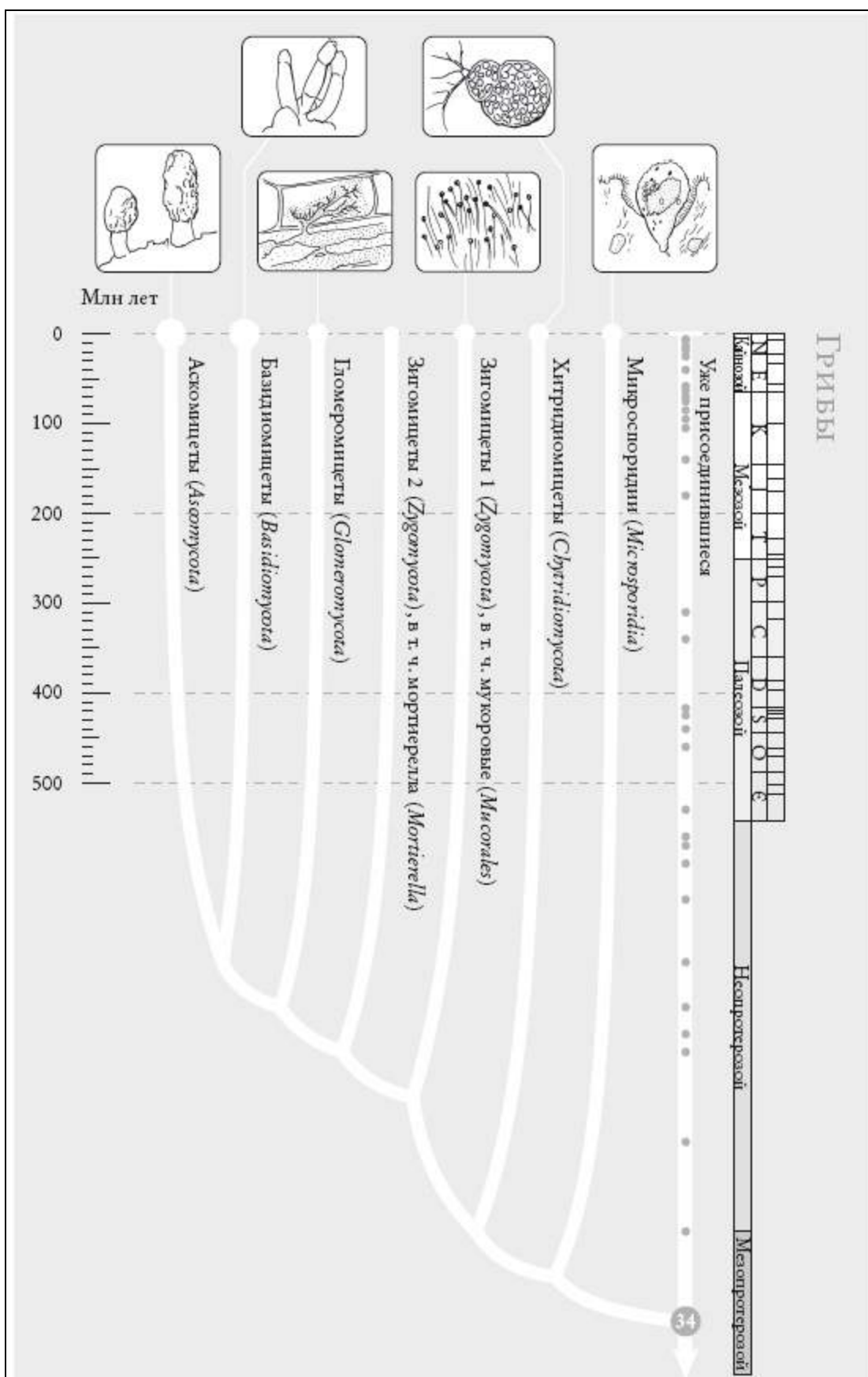
Самый распространенный эпитет, который применяют к мезомицетозоям – загадочные.

Если бы мезомицетозои решили рассказать нам историю, она, я подозреваю, была бы о том, насколько случайно выживание наших одноклеточных родственников. Не менее случаен и выбор одноклеточных организмов для изучения молекулярными генетиками. Ученые занялись мезомицетозоями просто потому, что некоторые из них – паразиты рыб, оказывающие большое влияние на экономику, а другие, как мы теперь знаем, забивают нос. Возможно, существует множество одноклеточных, которые занимают не менее важное положение на филогенетическом древе, но которыми никто не хочет заниматься, потому что они паразитируют, скажем, на комодских варанах, а не лососе или людях.

Грибам забвение не грозит: их нельзя не заметить.

К нам, животным, присоединяется второе из трех великих царств многоклеточных – грибы (*Fungi*). Третье царство – растения. Удивительно, но грибы, так похожие на растения, на самом деле ближе к животным: в этом не оставляют сомнений молекулярные данные. Впрочем, пожалуй, это не странно. Растения передают в биосферу энергию Солнца. А животные и грибы по-своему паразитируют на растениях.

Грибы – очень крупная группа, включающая 69 тыс. (описанных) видов. Общее же число видов оценивается в полтора миллиона. Знакомые нам съедобные и ядовитые грибы создают неверное представление об этом царстве, потому что эти похожие на растения образования – лишь производящие споры верхушки айсбергов. Большая часть грибного организма находится под землей: это разветвленная сеть нитей, называемых гифами. Сеть гиф, принадлежащих одному грибу, называется мицелием. Общая длина мицелия одного гриба может измеряться километрами и распространяться на огромные площади.



Грибы. Молекулярная систематика указывает на то, что грибы ближе к животным, чем к растениям. Две самые крупные группы, аскомицеты (*Ascomycota*; ок. 40 тыс. описанных видов) и базидиомицеты (*Basidiomycota*; ок. 22 тыс. видов) обычно считаются близкородственными, причем последние исследования выделяют 160 видов арбускулярных микоризных грибов в качестве сестринской по отношению к ним группы. Порядок ветвления остальных (ок. 3 тыс.) видов грибов не установлен. Менее всего ясно число ветвей, которые ранее объединяли в группу зигномицеты (*Zygomycota*), и положение микроспоридий

(*Microsporidia*).

На рис. (слева направо): сморчок обыкновенный (*Morchella esculenta*), веселка обыкновенная (*Phallus impudicus*), арбускулярный микоризный гриб (*Glomus*) с корня колокольчика (*Hyacinthoides nonscripta*), мукор (*Mucor*), *Rhizoclostamium*, *Enterocytozoon bieneusi*.

Шляпка гриба – это примерно то же, что цветок, растущий на дереве. Однако это “дерево” растет не вертикально, а горизонтально, образуя сеть в поверхностных слоях почвы. “Ведьмины кольца” – хороший пример. Окружность кольца представляет собой линию роста мицелия, который разрастается наружу от центральной точки – вероятно, первой проросшей споры. Внешний край кольца представляет собой край расширяющегося мицелия, который оставляет после себя большое количество расщепленных веществ – продуктов переваривания. Эти вещества служат источником питания для трав, которые бурно разрастаются вокруг кольца. Если у гриба есть плодовые тела (как у шампиньонов или десятков других родственных им грибов), они тоже образуют кольца, вырастая по краю мицелия.

Гифы могут делиться на клетки поперечными перегородками. Но часто этого не случается, и ядра с ДНК оказываются раскиданными по гифе, образуя синцитий – многоядерную ткань, не разделенную на клетки (мы упоминали о нем, когда обсуждали раннее развитие дрозофилы и теорию происхождения многоклеточных Хаджи). Нитчатый мицелий есть не у всех грибов. Некоторые из них, например дрожжи, представляют собой одиночные клетки, которые делятся и растут в виде диффузной массы. Гифы (или клетки дрожжей) переваривают то, в чем они растут: палую листву или иной разлагающийся материал (в случае почвенных грибов), створоженное молоко (плесневые грибки), виноград (винные дрожжи), пальцы ног виноградаря (если он страдает от грибкового заболевания).

Эффективность переваривания достигается за счет большой площади поглощающей поверхности, которая контактирует с питательными веществами. У нас эффективность переваривания растет благодаря тому, что мы пережевываем пищу и пропускаем ее через длинный кишечник, чья и так немалая площадь увеличивается крошечными ворсинками, выстилающими стенки. Каждая ворсинка, в свою очередь, имеет микроворсинки. Таким образом, всасывающая поверхность кишечника взрослого человека составляет миллионы квадратных сантиметров. У грибов – таких как гриб с говорящим названием *Phallus* (см. вкладку) или обыкновенный шампиньон (*Agaricus campestris*) – площадь мицелия не меньше. Гифы разрастаются в почве, выделяя наружу пищеварительные ферменты и переваривая питательные вещества. Гриб не переваривает пищу внутри тела. Вместо этого он запускает в пищу свои “кишки” в виде нитчатого мицелия и переваривает его на месте. Время от времени гифы организуются и формируют структуру знакомой нам формы: плодовое тело. Эта структура производит споры, которые разносятся ветром и распространяют гены, создающие новые мицелии и, в итоге, новые плодовые тела.

Как и следовало ожидать, наша группа из 100 тыс. пилигримов воссоединилась еще “до” того, как мы встретились с ними на randevу № 34. Названия основных групп грибов заканчиваются на “-мицеты”, по-гречески – “гриб”. Иногда “-мицеты” заменяются на “-микота”.

Две самые важные и крупные группы грибов – аскомицеты (*Ascomycota*) и базидиомицеты (*Basidiomycota*). К аскомицетам относится, например, плесневый грибок

(*Penicillium*). Именно из него получили антибиотик, который случайно обнаружил Флеминг и от которого все отмахивались, пока Флори, Чейн и их коллеги не открыли его заново тринадцать лет спустя. Кстати, название “антибиотик” – не самое удачное. Эти вещества обладают строго антибактериальной активностью, и если бы их назвали не антибиотиками, а антибактериками, пациенты наконец перестали бы просить назначать им эти вещества для лечения вирусных инфекций (это бесполезно, иногда даже вредно). Другой знаменитый аскомицет, получивший Нобелевскую премию, – плесневый грибок нейроспора (*Neurospora crassa*). Именно на его примере Бидл и Тейтем доказали теорию “один ген – один фермент”. Кроме того, к аскомицетам относятся полезные дрожжи (мы обязаны им хлебом, вином и пивом) и *Candida*, виновник многих заболеваний, например вагинита (молочницы). Съедобные сморчки и трюфели – тоже аскомицеты. Трюфели по традиции ищут с помощью самок свиней: запах грибов те принимают за альфа-андростенон – феромон, выделяемый самцами. Не очень понятно, зачем трюфели так явно себя выдают этим запахом. Но, возможно, это имеет какое-то отношение к гастрономическому пристрастию к этим грибам.

Большинство съедобных, ядовитых и галлюциногенных грибов относится к базидиомицетам. Это шампиньоны, лисички, боровики, шиитаке, чернильные грибы, бледные поганки, веселки, трутовики, мухоморы и дождевики. У некоторых спорообразующие плодовые тела могут достигать впечатляющих размеров. Базидиомицеты имеют большое хозяйственное значение: они вызывают болезни растений, например ржавчину и головню. Некоторые базидиомицеты и аскомицеты (как и все представители другой группы – гломеромицетов) сотрудничают с растениями, образуя на корнях микоризу.

Ворсинки в нашем кишечнике и нити грибного мицелия очень тонки: это увеличивает площадь поверхность для эффективного переваривания и всасывания. Тонкие корневые волоски у растений выполняют ту же функцию: они увеличивают площадь поверхности для поглощения воды и питательных веществ из почвы. Однако большая часть того, что мы принимаем за корневые волоски, на самом деле не является частью растения. Это симбиотические грибы, чей мицелий выглядит и функционирует как настоящие корневые волоски. Они образуют так называемую микоризу. Существует несколько независимо эволюционировавших видов микоризы. Большинство растений на планете полностью зависят от микоризы.

Еще более удивительный пример симбиотической кооперации предоставляют базидиомицеты и аскомицеты. Они формируют независимо эволюционировавшие ассоциации с водорослями или цианобактериями – лишайники. Эти ассоциации достигают большего, чем каждый из партнеров, размера и образуют структуры, не похожие ни на одного из партнеров. Лишайники иногда путают с растениями, и это вполне понятно. Ведь растения, как мы увидим на Великом историческом randevу, тоже образуют коалиции с фотосинтетическими микроорганизмами, помогающими им производить питательные вещества. Лишайники можно условно считать растениями в процессе формирования, слитыми из двух организмов. Можно сказать, что грибы “выращивают” захваченные культуры фотосинтезирующих организмов. Такое сравнение подтверждается тем, что у некоторых лишайников партнерство является в значительной степени кооперативным, а у других скорее напоминает эксплуатацию водорослей грибом.

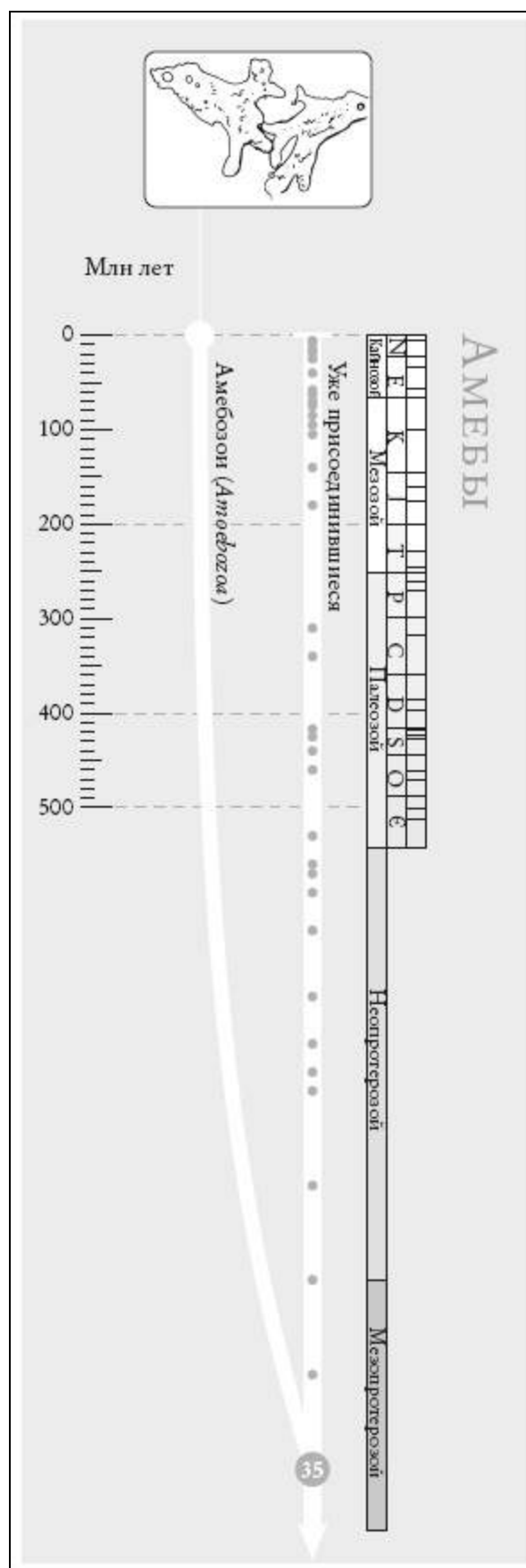
В лишайниках меня особенно восхищает то, что их фенотип (см. “Рассказ Бобра”) не выглядит ни как фенотип гриба, ни как фенотип водоросли. Они представляют собой особый случай “расширенного фенотипа”, сформированного сотрудничеством двух наборов

генов. На мой взгляд, такое сотрудничество принципиально не отличается от сотрудничества “собственных” генов организма. Все мы – симбиотические колонии генов, образующих наши фенотипы.

Амебу обыкновенную (*Amoeba proteus*) долго считали самым примитивным на свете животным. Ее называли кусочком “голой протоплазмы”. Если так, это рандеву стало бы последним. Однако нам есть куда идти, поскольку амеба по сравнению с бактериями гораздо сложнее. Кроме того, она удивительно крупная: ее видно невооруженным глазом. А гигантская амеба (*Pelomyxa palustris*) может достигать полусантиметра в поперечнике.

У амеб нет постоянной формы тела. Видовое название *proteus* они получили в честь греческого бога Протея, который мог менять обличье. Они передвигаются, переливая свое полужидкое содержимое – либо в виде более или менее оформленных капель, либо выпуская ложноножки. Иногда они даже могут “ходить” на этих временно сорганизованных “ногах”. Питаются они, обворачивая добычу ложноножками и заключая ее в сферический пузырек с жидкостью (стать жертвой, вероятно, довольно неприятно). Сферический пузырек, или вакуоль, можно представить как часть внешнего мира, отделенного стенкой амебы. В вакуоли пища переваривается.

Некоторые амебы живут в кишечнике животных. Так, *Entamoeba coli* – обычный обитатель толстой кишки человека. Ее не стоит путать с бактериями *Escherichia coli*, которые гораздо меньше по размеру и которыми она, по-видимому, питается. *Entamoeba coli* для нас безопасна, в отличие от близкой родственницы *E. histolytica*, которая разрушает клетки, выстилающие толстую кишку, и вызывает амебную дизентерию.



Амебы. "Амеба" – это скорее описание, нежели таксономическая категория: множество неродственных эукариот имеют амебоидную форму. Амебозои (*Amoebozoa*) объединяют обычных амеб, а также большинство слизевиков – ок. 5 тыс. известных видов.

На рис.: амеба обыкновенная (*Amoeba proteus*).

Существуют три довольно разные группы амебозоев, которых называют слизевиками: их объединяют независимо эволюционировавшие общие признаки (есть еще одна

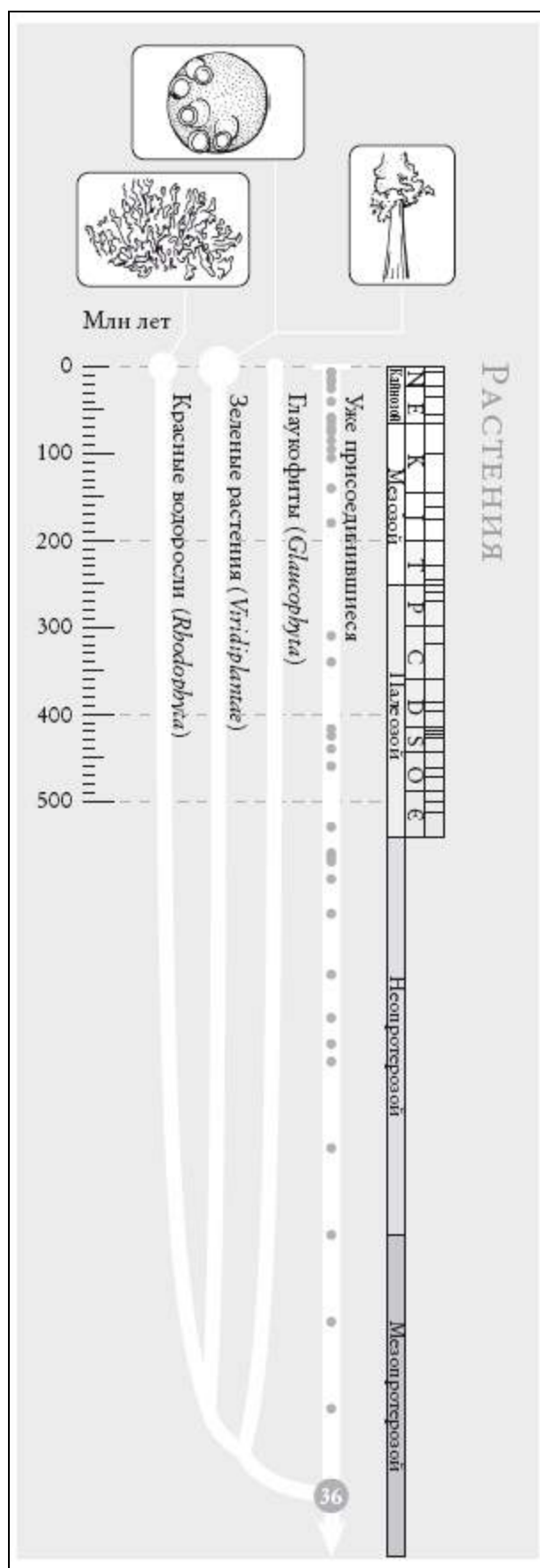
неродственная им группа “слизевиков”, акразиды, которые присоединятся к нам на randеву № 37). Из слизевиков-амебозоев самыми известными являются клеточные слизевики, или диктиостелиды. Изучению этих организмов посвятил свою жизнь выдающийся американский биолог Джон Т. Боннер.

Клеточные слизевики – это социальные амебы. Они буквально стирают грань между социальной группой и многоклеточным организмом. На первом этапе жизненного цикла самостоятельные амебы живут в почве, питаются бактериями и размножаются как амебы – делением пополам. Затем, довольно внезапно, амебы переключаются на “социальный режим”. Они собираются в “центрах скоплений”, от которых во все стороны распространяются химические аттрактанты. Поскольку к этому центру стекается все больше амеб, он распространяет все больше аттрактантов и становится все привлекательнее. Это отчасти напоминает формирование планет из обломков. Чем больше накапливается осколков в некоем центре сборки, тем сильнее его притяжение. Поэтому через некоторое время остается несколько центров притяжения, и вокруг них формируются планеты. То же и амебы: собравшись в нескольких центрах притяжения, они формируют многоклеточную массу, из которой образуется многоклеточный “слизняк”. Это образование примерно в миллиметр длиной передвигается как настоящий слизняк, имеет передний и задний конец тела и может перемещаться в определенном направлении – например, к свету. Так амебы подавляют свою индивидуальность, чтобы образовать единый организм.

Поползав, слизняк вступает в заключительную фазу жизненного цикла: построение грибообразного “плодового тела”. Он встает на “голову” (тот конец, который был передним при ползании), и она становится “ножкой” миниатюрного гриба. Ножка превращается в полую трубку, образованную разбухшими целлюлозными оболочками мертвых клеток. Затем в трубку начинают вливаться клетки, находящиеся на верхушке гриба – Боннер сравнил это зрелище с фонтаном наоборот. В результате ножка поднимается, причем исходно задний конец оказывается сверху. Все амебы, составляющие этот задний конец, формируют споры, заключенные в толстую защитную оболочку. И, подобно спорам гриба, они рассеиваются: из каждой споры вырывается свободноживущая амеба, которая входит в новый жизненный цикл, попадая в почву и начиная поедать бактерии.

Боннер приводит поучительный список социальных микробов: многоклеточные бактерии, многоклеточные инфузории, многоклеточные жгутиковые и многоклеточные амебы, включая его любимых слизевиков. Все эти существа могут служить наглядной реконструкцией происхождения нашей многоклеточности. Но, подозреваю, все они эволюционировали своим путем, и этим-то и замечательны.

Мы встречаемся с истинными властелинами жизни: растениями. Жизнь вполне могла обойтись без животных и без грибов. Но если бы исчезли растения, жизни тут же пришел бы конец. Растения – основа почти любой пищевой цепи. Это самые заметные организмы на нашей планете, и именно их первыми заметил бы посетивший Землю марсианин. Самыми крупными самостоятельными организмами, когда-либо жившими здесь, являются растения, и они же составляют значительную долю биомассы. Это не случайно. Почти^[94] вся биомасса образуется от солнечной энергии с помощью фотосинтеза зеленых растений, а при переходе к каждому следующему звену пищевой цепи сохраняется около 10 % накопленной энергии. Суша окрашена преимущественно в зеленый цвет благодаря растениям, и поверхность моря тоже была бы зеленой, если бы фотосинтезирующие организмы, составляющие плавающий “ковер”, не были бы настолько мелкими, что они просто не в состоянии отразить достаточное количество зеленого света. Складывается впечатление, что растения стараются покрыть собой каждый квадратный сантиметр. В общем-то, примерно это они и делают, и по весьма важной причине.



Растения. К растениям относятся ок. 13 видов глаукофитовых водорослей (одноклеточные водоросли, хлоропласты которых морфологически очень близки к свободноживущим цианобактериям), ок. 5 тыс. видов красных водорослей и ок. 30 тыс. видов зеленых растений. Последняя группа включает множество одноклеточных и колониальных зеленых водорослей, например вольвокс (*Volvox*), а также мхи, папоротники, хвойные растения, цветковые растения и проч. Порядок ветвления этих трех групп установлен сравнительно точно, но положение растений на филогенетическом древе

эукариот остается спорным (рандеву № 37). На рис. (слева направо): красная водоросль (*Rhodomenia palmata*), вольвокс (*Volvox aurelia*), гигантская секвойя (*Sequoiadendron giganteum*).

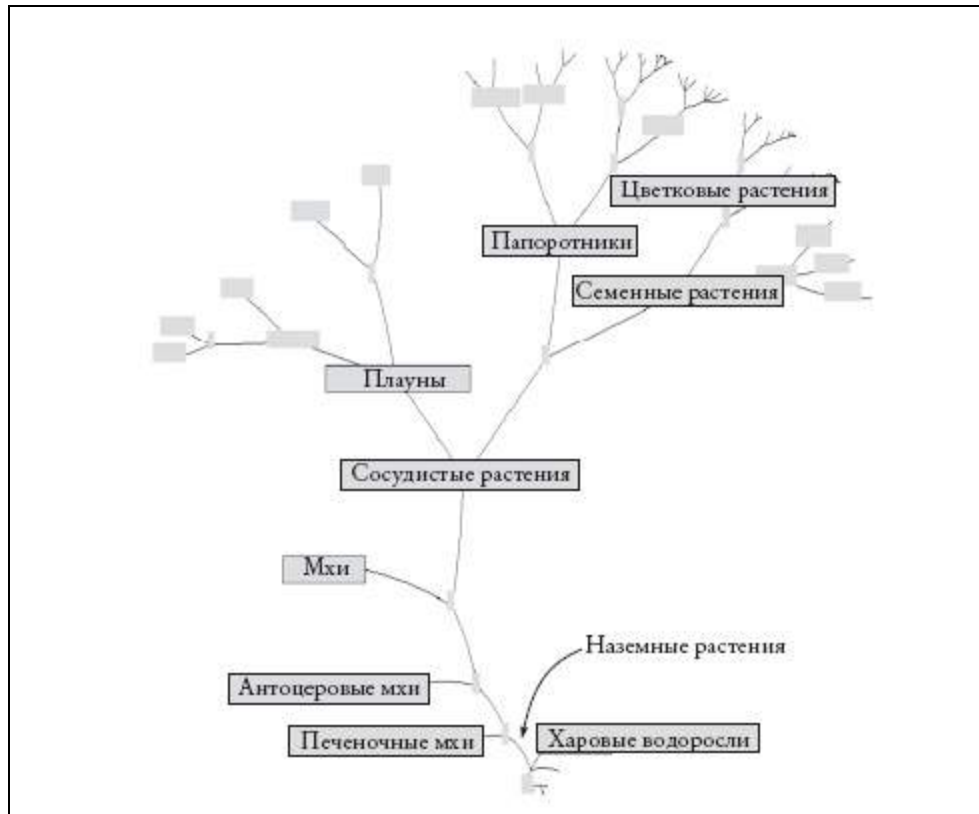
От Солнца до Земли доходит ограниченное число фотонов, и каждый из них драгоценен. Общее число фотонов, которые может собрать планета, ограничено площадью ее поверхности – кроме того, задача осложняется тем, что к Солнцу обращена лишь одна ее сторона. С точки зрения растения, неосмотрительно упускать возможность перехватить лишний фотон. Листья представляют собой максимально уплощенные “солнечные панели”, чтобы увеличить количество фотонов на единицу затраченных усилий. Кроме того, листья располагаются так, чтобы они не затеняли друг друга. Поэтому деревья в лесу высокие. А вне леса высокие деревья неуместны и, как правило, являются результатом человеческого вмешательства. Быть высоким – пустая трата сил, если вы – единственное в округе дерево. Гораздо разумнее разрастись, как трава. Что касается лесов, то не случайно там темно: каждый фотон, достигающий земли, – это упущенный фотон.

За немногими исключениями, например венериной мухоловки, растения неподвижны. Животные же, за немногими исключениями (например губок), подвижны. Чем объяснить разницу? Ясно, что ответ связан с тем фактом, что растения поглощают фотоны, а животные (в конечном счете) поглощают растения. (Уточнение “в конечном счете” необходимо, потому что животные нередко едят других животных, поедающих растения.) Но как связано поглощение фотонов с неподвижностью? И, напротив, как связано поедание растений с подвижным образом жизни? Начнем с того, что, поскольку растения остаются на месте, животным, которые желают их съесть, не остается ничего, кроме как двигаться. Но почему растения сидят на месте? Возможно, это связано с необходимостью иметь корни, чтобы поглощать питательные вещества из почвы? Возможно, план строения, подходящий для подвижного образа жизни (цельное, компактное тело), слишком трудно совместить с планом строения, подходящим для улавливания максимального количества фотонов (тело с большой площадью поверхности и, следовательно, громоздкое)? Не знаю. Как бы то ни было, представители двух из трех основных групп организмов на планете – грибы и растения – ведут практически неподвижный образ жизни, а третьей – животные – как правило, активно двигаются. Растения даже могут использовать животных как транспорт, и цветы с их очаровательными красками, формами и ароматами являются примерами орудий такой эксплуатации.

Не все пилигримы, которых мы встречаем на рандеву № 36, имеют зеленую окраску. Растения делятся на две группы: красные водоросли и зеленые растения (включая зеленые водоросли)^[95]. Красные водоросли обитают на морском побережье. Зеленые водоросли тоже встречаются там, однако они живут и в пресной воде. Самые привычные для нас водоросли – бурые. Однако это довольно самостоятельная группа, и мы встретимся с ними позднее. Из тех же, кто присоединился к нам сейчас, самая внушительная и знакомая нам группа – наземные растения. Растения завоевали сушу прежде животных, и неудивительно: какой смысл быть животным, если на суше нет растений, которые можно есть? Растения, по всей видимости, попали на сушу не сразу из моря, а через пресные водоемы, как и животные.

Встречая большую группу пилигримов, мы, как всегда, обнаруживаем, что они идут стройными рядами, сомкнувшись “до” встречи с нами. Я настоятельно рекомендую взглянуть на блестящую компьютерную программу *Deep Green*, которая в момент написания

этой книги была доступна в интернете. Запустив *Deep Green*, вы увидите укорененное филогенетическое древо. У некоторых ветвей на концах есть названия растения или группы растений. Другие ветви названий не имеют и уходят за пределы страницы. Прелесть программы в том, что вы можете захватить древо “мышью” и двигать его, чтобы увидеть другие части дерева. Потянув его, вы увидите, как оно обрастает мелкими веточками, а повернув, заметите, как на экране появляется множество новых названий, вместе со множеством новых безымянных ветвей. Древо можно вертеть как угодно, и, кажется, этим можно заниматься бесконечно. На нем видно как велико разнообразие зеленых растений. Поднимаясь по ветвям дерева, легко и быстро, словно дарвиновская обезьянка, помните, что каждое разветвление – это одно рандеву (в том смысле, в котором мы рассматриваем его здесь). Как замечательно было бы иметь такое же древо для животных!

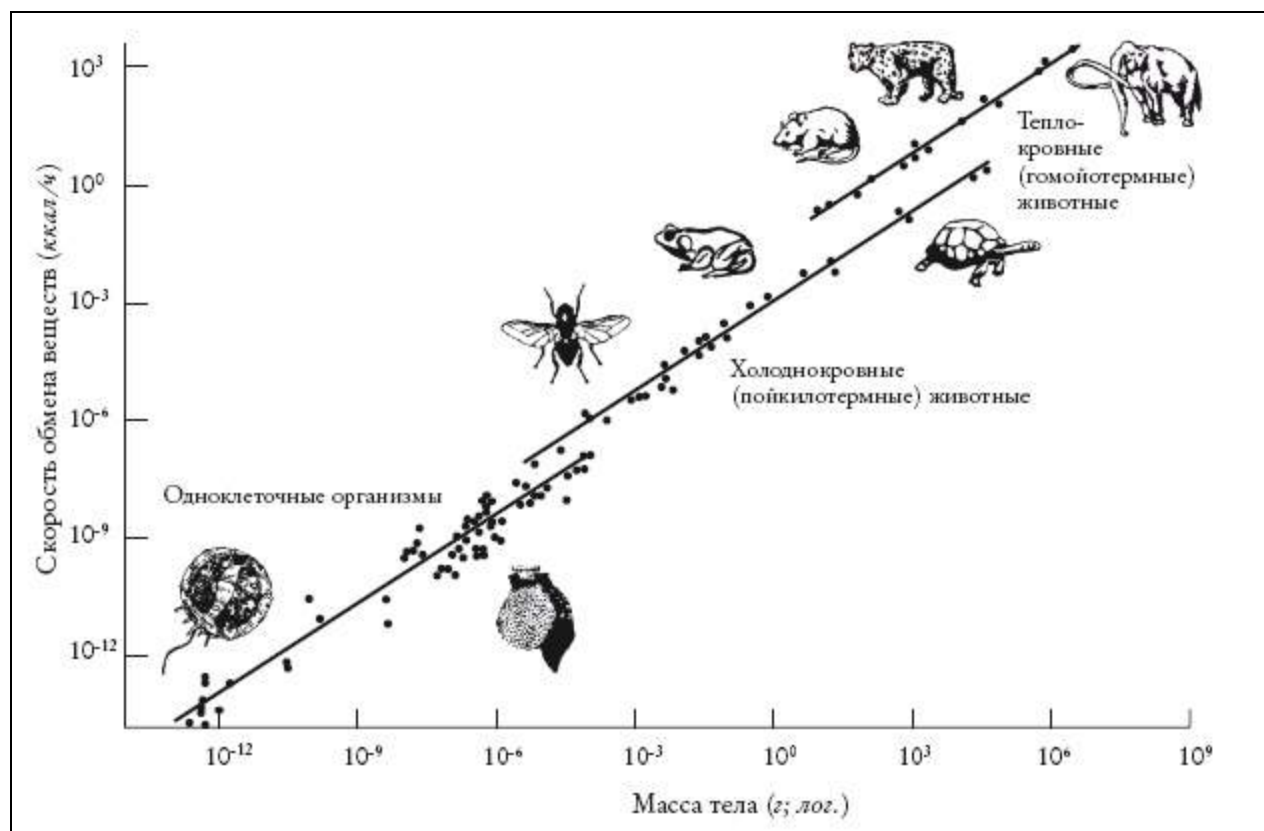


Если бы у Дарвина и Гукера был компьютер! Филогенетическое древо зеленых растений, построенное с помощью программы *Deep Green* (см.: <http://ucjeps.berkeley.edu/map2.html>). Корень – в нижней части изображения.

В конце предыдущего рассказа я отметил, как хорошо в наше время быть зоологом. То же я могу сказать про ботаников. Как бы было прекрасно показать *Deep Green* Джозефу Гукеру и его другу Чарльзу Дарвину. Мне хочется плакать, когда я думаю об этом.

Рассказ Цветной капусты ^[96]

Предполагается, что все рассказы в книге выходят за рамки личных интересов рассказчика. Как у Чосера, эти рассказы содержат размышления о жизни вообще, однако в его случае это человеческая жизнь, а в нашем – просто жизнь. Что может рассказать нам цветная капуста на великом собрании пилигримов, где растения присоединяются к животным? Она может поведать нам о важном принципе, который применим к любому животному и любому растению. Ее рассказ можно рассматривать как продолжение “Рассказа Человека умелого”.



Закон Клайбера. График, демонстрирующий логарифмическое соотношение скорости метаболизма и массы тела. West, Brown and Enquist [304].

В “Рассказе Человека умелого” мы говорили о размере мозга и логарифмических графиках распределения величин, которые мы строим для сравнения видов. Как мы видели, у крупных животных мозг пропорционально меньше, чем у мелких. Если точнее, угол наклона двойного логарифмического графика зависимости массы мозга от массы тела составлял ровно $3/4$. Эта величина укладывается между двумя интуитивно понятными значениями: $1/1$ (масса мозга прямо пропорциональна массе тела) и $2/3$ (площадь поверхности мозга пропорциональна массе тела). Однако наклон графика зависимости логарифма массы мозга от логарифма массы тела не больше $2/3$ и меньше $1/1$: он точно равен $3/4$. Такое значение требует не менее точной поясняющей теории. Попробуем найти объяснение этим $3/4$, хотя это не так просто.

Задача осложняется тем, что, как давно заметили биологи, соотношение $3/4$ характеризует не только размер мозга. Так, потребление энергии различными организмами – скорость метаболизма – соответствует “закону $3/4$ ”. На основе этого правила был

сформулирован *метаболический закон Клайбера* – хотя тогда у него не было признанного обоснования. На графике изображена зависимость логарифма скорости метаболизма от логарифма массы тела (В “Рассказе Человека умелого” объясняются причины использования логарифмических осей).

Самое удивительное в законе Клайбера вот что: он справедлив в отношении всех животных, от бактерий до кита, хотя размер их тела различается на 20 порядков. То есть чтобы получить массу кита, нам понадобится 20 раз умножить массу бактерии на десять (иными словами, добавить 20 нулей). Он работает для растений и одноклеточных организмов. Как видно из графика, самый точный результат получается, если построить три параллельных линии: для микроорганизмов, для крупных холоднокровных животных (“крупных” здесь значит – тяжелее миллионной доли грамма) и для крупных теплокровных существ (млекопитающие и птицы). Все три линии имеют одинаковый наклон, но расположены они на разной высоте. И это понятно: у теплокровных животных скорость метаболизма выше, чем у холоднокровных животных того же размера.

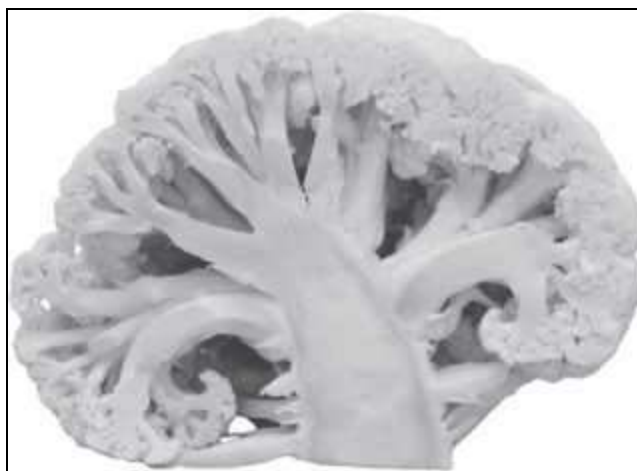
Очень долго никто не мог придумать убедительного объяснения закону Клайбера, пока наконец задачу не решила команда, состоящая из физика Джеффри Веста и двух биологов – Джеймса Брауна и Брайана Энkvиста. Их обоснование “закона 3/4” – шедевр математической магии, который довольно трудно перевести в слова. Но попытка того стоит.

Теория Веста, Энkvиста и Брауна (ВЭБ) основана на том факте, что ткани крупного организма нуждаются в снабжении. Кровеносная система животных и сосуды растений занимаются исключительно этой задачей: переносят вещества к тканям и от тканей. У мелких существ этой проблемы практически нет. У очень маленького организма площадь поверхности настолько велика по сравнению с объемом, что он может получить весь необходимый кислород через стенку тела. Даже если организм многоклеточный, все его клетки все равно расположены довольно близко к поверхности. Но у крупных организмов проблема транспорта неизбежна, потому что большинство клеток находится далеко от необходимых им веществ. Поэтому крупным животным приходится перемещать вещества с одного места в другое. Насекомые закачивают воздух в ткани, используя сеть разветвленных трубок-трахей. У нас тоже есть сеть разветвленных трубок: они образуют легкие. Сеть трубок дополнена сетью разветвленных кровеносных сосудов, которые переносят воздух из легких к тканям тела. У рыб эту функцию выполняют жабры, устроенные так, чтобы максимизировать поверхность контакта воды и крови. То же самое делает и плацента с материнской кровью и кровью плода. А деревья используют ветви для снабжения листьев водой, добытой из почвы, и переноса сахаров в обратном направлении, от листьев к стволу.

На примере цветной капусты, которую я только что купил у зеленщика и разрезал пополам, видно, как выглядит типичная система транспорта. Видите, как старательно цветная капуста обеспечивает “транспортной сетью” свою поверхность, образованную “цветочными почками”? [\[97\]](#)

Теперь представим, что эти сети – воздушные трубки, трубки с кровью, растворами сахаров или чего-нибудь еще – пропорциональны размеру тела. В этом случае типичная клетка цветной капусты снабжалась бы так же хорошо, как типичная клетка секвойи, и скорость метаболизма была бы одинаковой. Поскольку число клеток в организме пропорционально его массе, логарифмический график зависимости скорости метаболизма от массы тела имел бы угол наклона 1. Однако мы наблюдаем другой угол: 3/4. У малых организмов по сравнению с крупными скорость метаболизма выше, чем “должна быть” при

данной массе. Это значит, что у клетки цветной капусты скорость метаболизма выше, чем у клетки секвойи, а у клетки мыши – выше, чем у клетки кита.



Система транспорта веществ у цветной капусты.

На первый взгляд это странно. Ведь клетка – это просто клетка, и кажется, что существует идеальная скорость метаболизма, одинаковая для цветной капусты и секвойи, мыши и кита. Возможно, такая скорость существует. Но трудности с доставкой воды, или крови, или воздуха, или какого угодно другого вещества, похоже, препятствуют достижению этого идеала. Организмам приходится идти на компромисс. Теория ВЭБ объясняет существование этого компромисса и то, почему его следствием является соотношение $3/4$.

В теории два основных пункта. Во-первых, ветвящаяся сеть трубок, которые снабжают веществами заданный объем клеток, сама по себе занимает некоторый объем, соперничая за пространство с клетками, которые она обеспечивает. На “краях” сети трубки сами занимают весьма внушительный объем. Если удвоить число клеток, которые нужно обслужить, объем сети увеличится более чем вдвое, потому что для соединения дополнительных трубок с системой потребуются еще трубки. Если мы хотим удвоить число клеток и при этом увеличить объем трубок всего вдвое, придется сделать сеть реже.

Во-вторых, независимо от того, кит вы или мышшь, наиболее эффективной транспортной системой – то есть наименее энергозатратной – будет та, которая занимает определенную долю вашего тела. Это следует из математических расчетов и эмпирических данных [\[98\]](#). Например, у млекопитающих, будь то мыши, люди или киты, объем крови (то есть объем транспортной системы) составляет 6–7 % объема тела.

Отсюда следует, что если мы желаем удвоить объем снабжаемых клеток и сохранить максимальную эффективность транспорта, нам придется сделать систему более разреженной. А это, в свою очередь, приведет к тому, что на одну клетку будет приходиться меньше доставляемых веществ – то есть скорость метаболизма снизится. Но насколько?

Авторы ВЭБ нашли ответ на этот вопрос. Удивительно, но математические расчеты показывают: логарифмический график зависимости скорости метаболизма от размера тела имеет угол наклона $3/4$. Эта теория обросла множеством слоев, но сердцевина ее осталась прежней. Закон Клайбера, справедливый для растений, животных и даже для внутриклеточного транспорта, наконец-то обоснован с помощью физики и геометрии питающих сетей.

Рассказ Секвойи

Есть такие места, о которых говорят, что каждый обязан их посетить, прежде чем умрет. Для меня такое место – Мюирский лес к северу от моста “Золотые Ворота”. На случай, если вы немного запоздали с посещением этого леса, советую выбрать его местом своего захоронения (впрочем, я не уверен, что это разрешено). Мюирский лес – это зеленый с коричневым храм тишины, неф, образованный самыми высокими на планете деревьями – секвойями Тихоокеанского побережья (*Sequoia sempervirens*), чья толстая кора гасит эхо, неизбежно возникающее в любом храме, построенном людьми. Представители близкого вида *Sequoiadendron giganteum*, которые растут в предгорьях Сьерра-Невады, обычно не такие высокие, но зато более массивные. Крупнейшее в мире живое существо, дерево “Генерал Шерман”, является гигантом более 30 метров в окружности и более 80 метров высотой. Предполагаемая масса дерева составляет 1260 тонн. Его возраст точно не установлен, но вообще этот вид знаменит тем, что живет дольше 3 тыс. лет. Возраст “Генерала Шермана” можно было бы установить с точностью до года, если бы мы могли его срубить^[99]. Однако это непросто: одна кора имеет толщину около метра. Так что будем надеяться, что эта участь его никогда не постигнет, вопреки мнению Рональда Рейгана, который в бытность губернатором Калифорнии высказался о секвойях так: “Достаточно увидеть одну, чтобы судить обо всех”.

Как определить возраст дерева – даже настолько старого, как “Генерал Шерман”? Подсчитав годовые кольца на срезе. На этом основан метод дендрохронологии, с помощью которого археологи, работающие в масштабе столетий, могут точно датировать любой образец древесины.

Я собираюсь рассказать о методах, с помощью которых мы на протяжении нашего путешествия датировали образцы, размещая их на абсолютной временной шкале. Годовые кольца – очень точный инструмент, но он позволяет охватить лишь относительно небольшой временной промежуток. Возраст ископаемых определяют другими методами, основанными преимущественно на радиоактивном распаде.

Годовые кольца появляются вследствие того очевидного факта, что дерево в некоторые сезоны растет интенсивнее. Но точно так же дерево растет лучше в хороший год, чем в плохой – независимо от сезона. Поскольку удачные года сменяются неблагоприятными, по одному кольцу ничего нельзя сказать. Однако с течением лет на коре образуется рисунок из широких и узких колец, одинаковый у всех деревьев на достаточно большой территории. Дендрохронологи составляют каталоги этих рисунков. И затем можно датировать деревянный фрагмент, например, затянутого илом корабля викингов.

Тот же принцип используется и в каталогах мелодий. Допустим, в голове крутится мелодия, и вы не можете вспомнить название. Как ее найти? Есть разные способы, и самый простой – код Парсонса. Для этого нужно представить мелодию в виде ряда подъемов (*up*) и спадов (*down*). Первая нота обозначается звездочкой, потому что она, очевидным образом, не может быть ни выше, ни ниже предыдущей. Вот, например, образец мелодии *Londonderry Air*, или *Air from County Derry*, который я только что набрал на сайте *Melodyhound*:

*UUUDUDDDDDUUUUDDDDUD

Аппарат *Melodyhound* верно определил мелодию: она известна в Америке под названием *Danny Boy* (по нескольким словам, вставленным в песню в XX веке). На первый взгляд удивительно, как можно идентифицировать мелодию с помощью короткой последовательности символов, которые к тому же указывают только на направление градиента, не обозначая ни расстояния между нотами, ни их длительность. Но это работает. И по тем же причинам рисунок годичных колец оказывается достаточно для идентификации.

В недавно срубленном дереве внешнее кольцо соответствует современности. А о прошлом можно судить, отсчитывая кольца внутрь. Поэтому с помощью рисунка годичных колец современных деревьев, для которых известна дата вырубки, можно проставлять абсолютные даты для других деревьев. Обнаруживая наложения – то есть рисунки вблизи сердцевины молодого дерева, соответствующие рисунку внешних слоев старшего дерева, – можно датировать кольца старших деревьев. Последовательно соединяя такие наложения, мы можем точно датировать даже очень старые деревья – теоретически даже ископаемый лес Аризоны. Для этого нужен непрерывный ряд промежуточных звеньев. Благодаря технике наложения можно составить каталог признаков и пользоваться им для датирования образцов древесины, превосходящих по возрасту самые старые деревья, которые мы видели живыми. Кстати, изменчивость толщины колец можно использовать не только для датирования, но и для реконструкции климатических и экологических условий, относящихся ко временам, когда метеорологических записей никто не вел.

Разрешающая способность дендрохронологии ограничивается относительно коротким промежутком времени. Но рост дерева – это не единственный природный процесс, для которого характерна цикличность. В принципе, для датирования можно использовать любой такой процесс – нужно лишь воспользоваться техникой соединения перекрывающихся последовательностей. И некоторые из природных процессов позволяют проводить датирование на гораздо более длинных интервалах по сравнению с дендрохронологией. Так, осадки откладываются на морском дне неравномерно, образуя линии, аналогичные годичным кольцам. Эти линии можно подсчитать и затем идентифицировать рисунки по образцам, извлеченным глубинными цилиндрическими зондами.

Другой пример, с которым мы познакомились в “Эпилоге к рассказу Эпиорниса”, – палеомагнитное датирование. Как мы знаем, магнитное поле Земли время от времени внезапно претерпевает инверсию. Северный магнитный полюс на несколько тысяч лет становится Южным. Затем они снова меняются местами. За последние 10 млн лет это произошло 282 раза. Хотя я употребил слово “внезапный”, внезапны такие события лишь в геологическом масштабе. Вот было бы весело, если бы полюса, меняясь местами, разворачивали все самолеты и корабли в противоположную сторону. Однако на самом деле “переключение” занимает несколько тысяч лет и представляет собой очень сложный процесс. Следует заметить, что Северный магнитный полюс в любом случае редко совпадает с географическим Северным полюсом (вокруг которого вращается Земля). Обычно он блуждает по полярной области. В настоящее время Северный магнитный полюс расположен возле острова Батерст на севере Канады, примерно в 2 тыс. км от географического Северного полюса. В период “переключения” наступает время “междоцарствия”: возникают помехи, иногда приводящие к появлению нескольких магнитных северных или южных полюсов. Когда поле стабилизируется, иногда оказывается, что бывший Северный магнитный полюс оказался возле географического Южного полюса, и наоборот. Затем наступает период стабильности, когда магнитные полюса блуждают вокруг географических. Это может

продолжаться в течение миллиона лет, пока не придет время для следующего “переключения”.

В геологических масштабах тысяча лет – почти ничто. Время, потраченное на “переключение”, незначительно по сравнению со временем вблизи одного из географических полюсов. Природа ведет автоматическую запись таких событий. Некоторые минералы в расплавленной вулканической породе ведут себя как крошечные компасы. Когда порода остывает, “стрелки” превращаются в запись магнитного поля Земли в момент отвердевания (благодаря некоторым другим процессам явление палеомагнетизма можно наблюдать и в осадочных породах). После “переключения” “стрелки” начинают указывать противоположное направление. Это напоминает историю с годовыми кольцами – однако здесь интервал составляет не год, а примерно миллион лет. Узоры можно сопоставлять, выстраивая непрерывную хронологию магнитных переключений. С помощью этого метода нельзя определить абсолютный возраст, потому что, в отличие от годовых колец, линии откладываются через разные промежутки времени. Однако мы по-прежнему можем собирать характерные узоры из разных мест. И если для одного из таких мест доступен какой-либо метод абсолютного датирования (см. ниже), узоры магнитных линий можно использовать как код Парсонса, отыскивая тот же временной интервал в других местах. Как и в случае с годовыми кольцами и другими методами датирования, картина складывается из фрагментов, собранных в различных местах.

Годовые кольца хороши для датирования относительно молодых образцов. Датировки давних событий неизбежно окажутся менее точными, и их устанавливают с помощью радиоактивного распада.

Все вещества состоят из *атомов*. Существует более 100 видов атомов, соответствующих числу *химических элементов*. Большинство веществ представляют собой не чистые элементы, а *соединения*, то есть два или более атомов различных элементов, связанных вместе, как в карбонате кальция, поваренной соли или угарном газе. Связывание атомов в соединения происходит благодаря *электронам*, которые представляют собой крошечные частицы, вращающиеся по орбите (на самом деле это просто метафора: реальное их поведение гораздо сложнее) вокруг *ядра* атома. Ядро огромно по сравнению с электроном, но чрезвычайно мало по сравнению с орбитой электрона. Наша рука, состоящая главным образом из пустоты, встречает сопротивление, ударяясь о кусок железа, тоже состоящий главным образом из пустоты. Причина в том, что силы, связывающие атомы в двух твердых телах, при взаимодействии не дают им проходить друг сквозь друга. Как следствие, железо или камень кажутся нам монолитными – а мозг услужливо помогает в оформлении этой иллюзии.

Давно известно, что химическое соединение можно разъединить на составляющие и затем собрать снова, получив то же или другое соединение с выделением или поглощением энергии. Такие взаимодействия между атомами и составляют химию. Однако до XX века сам атом считался неделимым. Его считали наименьшей частицей. Атом золота, согласно взглядам того времени, был частичкой золота, качественно отличающейся от атома меди, который представлял собой частицу меди. Современные представления изящнее. Мы знаем, что атомы золота, меди, водорода и других элементов представляют собой различные комбинации фундаментальных частиц – аналогично тому, как гены лошади, салата, человека или бактерии являются различными комбинациями четырех “букв” ДНК. Точно так же, как химические соединения являются комбинациями, составленными из конечного набора

примерно сотни атомов, каждое ядро атома оказалось комбинацией двух фундаментальных частиц – протонов и нейтронов. Ядро атома золота не “сделано” из золота. Как и все другие ядра, оно из протонов и нейтронов. Ядро железа отличается от ядра золота не потому, что оно из “железного” вещества, а потому, что содержит 26 протонов (и 30 нейтронов), а не 79 протонов (и 118 нейтронов), как ядро золота. На уровне атома не существует никакого “вещества” со свойствами золота или железа. Есть лишь комбинации протонов, нейтронов и электронов. Впрочем, физики на этом не останавливаются и утверждают, что даже протоны, нейтроны и электроны состоят, в свою очередь, из кварков. Но мы не будем слишком углубляться в физику.

Протоны и нейтроны имеют примерно одинаковый размер, они гораздо больше электрона. В отличие от нейтрона, электрически нейтрального, каждый протон имеет одну единицу электрического заряда (который произвольно считается положительным). Этот заряд уравнивает отрицательный заряд одного электрона, который находится на *орбите* вокруг ядра. Протон может превратиться в нейтрон, если поглотит электрон, отрицательный заряд которого нейтрализует положительный заряд протона. Нейтрон, в свою очередь, может превратиться в протон, избавившись от единицы отрицательного заряда – электрона. Такие преобразования являются примерами ядерных реакций. Химические реакции не затрагивают ядро.

Ядерные реакции приводят к его изменениям. Обычно они сопровождаются гораздо более значительным обменом энергии, чем химические реакции. Поэтому ядерное оружие при равной массе разрушительнее обычных (химических) взрывчатых веществ. Попытки алхимиков превратить один химический элемент в другой провалились лишь потому, что они пытались сделать это с помощью химических, а не ядерных реакций.

У каждого химического элемента определенное число протонов в ядре атома и равное ему число электронов на орбите вокруг ядра: 1 – у водорода, 2 – у гелия, 6 – у углерода, 11 – у натрия, 26 – у железа, 82 – у свинца, 92 – у урана. *Атомное число* в значительной степени определяет свойства элемента. Нейтроны почти не влияют на химические свойства элемента, однако определяют его массу и участвуют в ядерных реакциях.

Число нейтронов в ядре обычно примерно равно числу протонов (или немного больше). В отличие от числа протонов, которое фиксировано для каждого элемента, число нейтронов варьирует. Обычный углерод имеет шесть протонов и шесть нейтронов, что в сумме дает *массовое число 12* (массой электронов можно пренебречь, а нейтрон весит примерно столько же, сколько протон). Поэтому его называют углеродом-12.

У углерода-13 один дополнительный нейтрон, а у углерода-14 их два. При этом у каждого по шесть протонов. Такие “версии” химического элемента называются *изотопами*. Причина, по которой изотопы называются углеродом, в том, что у них одинаковое атомное число (6) и, следовательно, одинаковые химические свойства. Если бы ядерные реакции были открыты раньше химических, возможно, изотопы назывались бы по-разному. Иногда изотопы ведут себя настолько странно, что вполне заслуживают индивидуальных названий. У обычного водорода нет нейтронов. Водород-2, который имеет один протон и один нейтрон, называется дейтерием, а водород-3 с одним протоном и двумя нейтронами – тритием. Все они в химическом отношении ведут себя как водород. Например, дейтерий при взаимодействии с кислородом образует так называемую тяжелую воду, которую применяют в производстве водородных бомб.

Таким образом, изотопы различаются лишь числом нейтронов. Некоторые изотопы

нестабильны: это значит, что их ядро с высокой вероятностью может в любой момент превратиться в ядро другого типа. Другие изотопы стабильны: вероятность превращения их ядер близка к нулю. Нестабильные изотопы также называют радиоактивными. У свинца 4 стабильных изотопа и 25 описанных нестабильных изотопов. У урана – очень тяжелого металла – нестабильны (то есть радиоактивны) все изотопы.

Радиоактивность – вот ключ к абсолютному датированию горных пород и окаменелостей. Как происходит превращение нестабильных радиоактивных элементов? Это может происходить по-разному, но есть два основных способа: альфа-распад и бета-распад. При альфа-распаде ядро теряет альфа-частицу, состоящую из двух протонов и двух нейтронов. В результате массовое число уменьшается на четыре единицы, атомное – на две (соответствующие двум потерянным протонам). Элемент превращается в элемент, имеющий на два протона меньше. Так, уран-238 (92 протона и 146 нейтронов) превращается в торий-234 (90 протонов и 144 нейтрона).

Бета-распад происходит иначе. Один нейтрон в исходном ядре превращается в протон, выбрасывая бета-частицу, которая представляет собой единицу отрицательного заряда, или один электрон. Массовое число ядра при этом не меняется, потому что общее число протонов и нейтронов остается неизменным (массой электронов можно пренебречь). Однако атомное число увеличивается на 1, поскольку в ядре становится протоном больше. Натрий-24 в результате бета-распада превращается в магний-24. Массовое число остается прежним – 24, а атомное число увеличивается с 11 (натрий) до 12 (магний).

Третий вид превращения – нейтронно-протонное замещение. Блуждающий нейтрон ударяет в ядро, выбивает один протон и занимает его место. Как и при бета-распаде, массовое число при этом не меняется. Однако атомное число уменьшается на 1 из-за потери протона (атомное число – это число протонов в ядре).

Четвертый способ радиоактивного превращения, который приводит к аналогичным изменениям атомного и массового чисел, – электронный захват. Он представляет собой как бы бета-распад наоборот.

При бета-распаде нейтрон превращается в протон, испуская электрон. А при электронном захвате, напротив, протон, захватывая электрон, превращается в нейтрон. Атомное число уменьшается на 1, а массовое число остается неизменным. Калий-40 (атомное число 19) превращается в аргон-40 (атомное число 18).

Кроме описанных, есть множество других способов превращения одних ядер в другие.

Один из основных принципов квантовой механики – невозможность точно предсказать, когда распадется ядро нестабильного элемента. Но мы можем измерить статистическую вероятность этого события, причем такая вероятность будет характерной для конкретного изотопа. Стандартной мерой является период полураспада. Чтобы измерить период полураспада радиоактивного изотопа, нужно взять образец вещества и подсчитать, за какое время его половина превратится во что-либо другое. Период полураспада стронция-90 составляет 28 лет. Если мы возьмем сто граммов стронция-90, то 28 лет спустя у нас останется лишь пятьдесят граммов. Остальная половина превратится в иттрий-90 (который, в свою очередь, превращается в цирконий-90). Значит ли это, что еще через 28 лет у нас совсем не останется стронция? Разумеется, нет. Останется 25 граммов стронция. Еще через 28 лет количество стронция снова уменьшится вдвое и составит 12,5 грамма. Теоретически оно никогда не достигнет нуля. Поэтому используется понятие периода полураспада.

Период полураспада углерода-15 составляет 2,4 секунды. Через 2,4 секунды от

исходного образца остается половина. Еще 2,4 секунды спустя остается четверть, еще через 2,4 секунды – восьмая часть, и так далее. Период полураспада урана-238 составляет почти 4,5 млрд лет. Это примерный возраст Солнечной системы. Поэтому от всего урана-238, который присутствовал на Земле в момент ее формирования, сейчас осталась примерно половина. Замечательное и очень полезное свойство радиоактивности заключается в том, что периоды полураспада различных элементов охватывают огромный временной диапазон, от долей секунд до миллиардов лет.

Итак, мы подошли к основной мысли. Тот факт, что каждый радиоактивный изотоп имеет определенный период полураспада, позволяет датировать горные породы. Вулканические породы нередко содержат радиоактивные изотопы, например калий-40. Он превращается в аргон-40 (период полураспада – 1,3 млрд лет). Теоретически это точные “часы”. Однако измерять содержание калия-40 в горной породе бессмысленно: мы не знаем, сколько его было вначале. Вместо этого нужно оценить отношение калия-40 к аргону-40. К счастью, если калий-40 в кристаллической породе распадается, то аргон-40 (который представляет собой газ) остается в кристалле. Если в кристалле содержание калия-40 и аргона-40 одинаково, то можно заключить, что половина исходного калия-40 распалась. Следовательно, с момента формирования кристалла прошло 1,3 млрд лет. Если аргона-40 вдвое больше, чем калия-40, то с момента формирования кристалла прошло 2,6 млрд лет. А если, напротив, аргона-40 вдвое меньше, можно сделать вывод, что кристаллу 650 млн лет.

Момент кристаллизации, который в случае вулканических пород соответствует моменту остывания лавы, представляет нулевую точку отсчета. После этого исходный изотоп начинает распадаться, а образованный остается “захваченным” в кристалле. Теперь остается измерить соотношение двух изотопов, найти период полураспада исходного изотопа в справочнике и вычислить возраст кристалла. Как я говорил, окаменелости обычно находят в осадочных породах, в то время как пригодные для датирования кристаллы обычно встречаются в вулканических. Поэтому сами окаменелости приходится датировать косвенно, на основе вулканических пород, между которыми залегает интересующий нас слой.

Здесь есть одна трудность: первичным продуктом распада нередко становится другой нестабильный изотоп. Аргон-40, первичный продукт распада калия-40, стабилен. Но уран-238, распадаясь, проходит не менее четырнадцати нестабильных промежуточных стадий, которые включают девять альфа-распадов и семь бета-распадов. Конечной стадией является стабильный изотоп свинец-206. Самый длинный период полураспада в этом ряду (4,5 млрд лет) относится к первому переходу, от урана-238 к торию-234. У одного из промежуточных переходов, от висмута-214 к таллию-210, период полураспада составляет всего двадцать минут – и это не самый быстрый (то есть самый вероятный) переход. Последующие переходы занимают время, пренебрежительно малое по сравнению с первичным. Поэтому для датирования горной породы наблюдаемое отношение урана-238 к свинцу-206 нужно оценивать, исходя из периода полураспада в 4,5 млрд лет.

Уран-свинцовый и калий-аргоновый методы, в рамках которых периоды полураспада оцениваются миллиардами лет, используются для датирования очень древних ископаемых. Для молодых пород эти методы слишком грубы. Для них нужны изотопы с более короткими периодами полураспада. К счастью, в нашем распоряжении целый ряд “часов”, и для каждой породы нужно выбрать подходящие. Более того, различные “часы” можно использовать для перепроверки.

Самые быстрые радиоактивные “часы” обычно основаны на применении углерода-14.

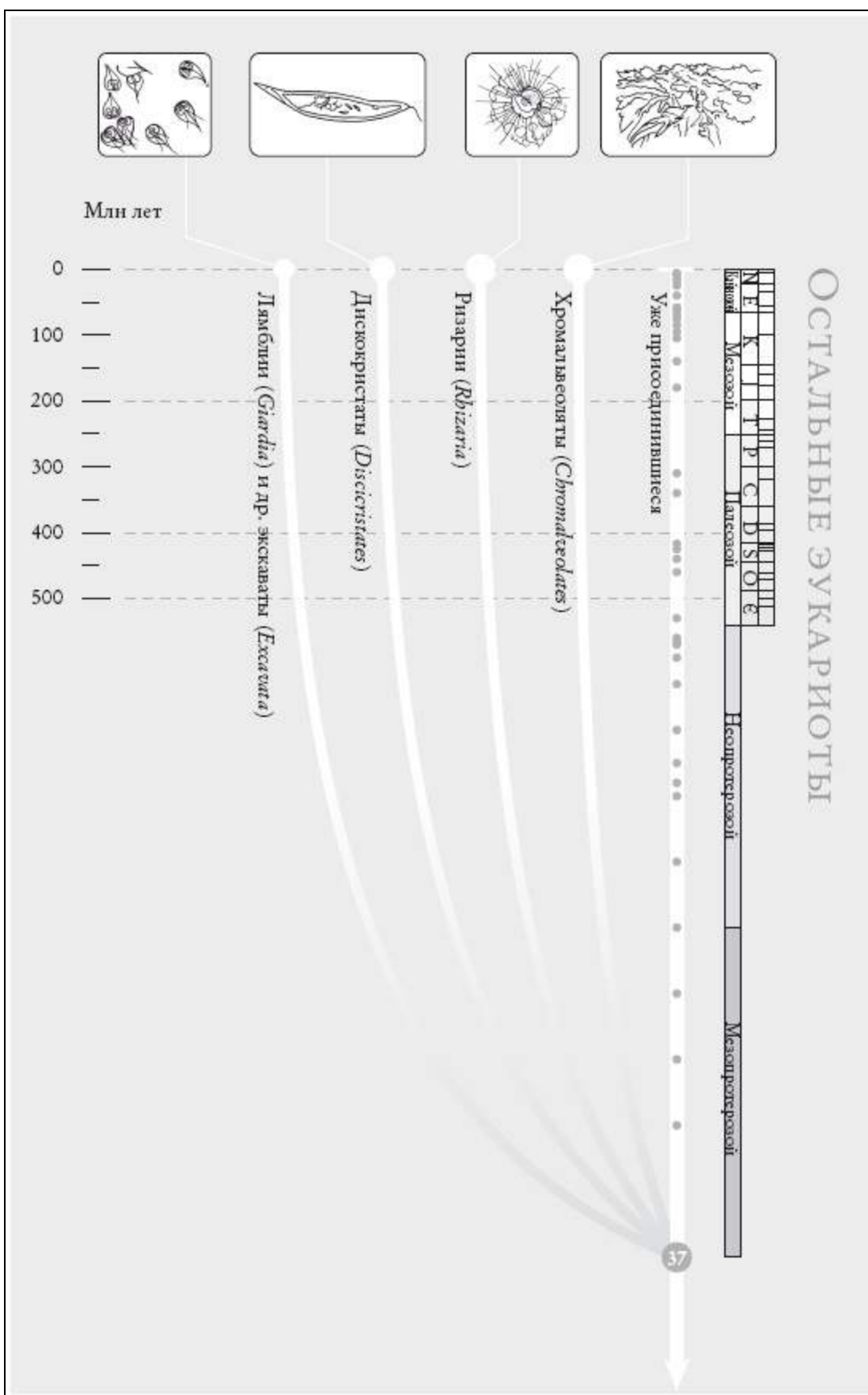
Таким образом, мы вернулись к рассказчику: древесина – один из главных материалов, который археологи датируют с помощью углерода-14. Углерод-14 распадается на азот-14 с периодом полураспада 5730 лет. Углеродные “часы” необычны тем, что они используются для датирования мертвых тканей, а не окружающих их вулканических пород, как в других случаях. Датирование углеродом-14 играет важную роль в изучении относительно недавних событий – моложе большинства ископаемых.

Большая часть углерода в мире представлена в виде стабильного изотопа углерод-12. Примерно одна миллион-миллионная часть углерода представлена нестабильным изотопом углерод-14. Поскольку период полураспада углерода измеряется тысячами лет, весь углерод-14 на Земле давно превратился бы в азот-14, если бы не возобновлялся. К счастью, некоторое количество атомов азота-14, самого распространенного в атмосфере газа, непрерывно превращается, в результате бомбардировки космическими лучами, в углерод-14. Скорость образования углерода-14 примерно постоянна. Большая часть углерода в атмосфере (углерода-14 и более распространенного углерода-12) химически связана с кислородом в виде углекислого газа. Этот газ поглощается растениями, которые используют атомы углерода для построения тканей. Растения не делают различий между углеродом-14 и углеродом-12 (их интересуют химические, а не ядерные свойства атомов). Поэтому оба изотопа одинаково хорошо усваиваются растениями.

Растения служат пищей животным, которых, в свою очередь, едят другие животные. Поэтому углерод-14 (в определенной пропорции к углероду-12) распространяется во всей пищевой цепи. По сравнению с периодом полураспада углерода-14 это происходит довольно быстро. Эти два изотопа присутствуют во всех живых тканях примерно в том же соотношении, что и в атмосфере: один к миллиону миллионов. Конечно, они иногда превращаются в атомы азота-14. Но постоянная скорость их превращения компенсируется непрерывным обменом с постоянно обновляемым через пищевую цепь атмосферным углекислым газом.

Однако в момент смерти организма все меняется. Мертвый хищник выпадает из пищевой цепи. Мертвое растение больше не получает углекислого газа из атмосферы. Мертвое травоядное больше не ест. Углерод-14 в трупe животного или в мертвом растении продолжает превращаться в азот-14, но запасы его больше не пополняются из атмосферы. Таким образом, соотношение углерода-14 и углерода-12 в мертвых тканях начинает снижаться с периодом полураспада 5730 лет. Для нас важность этого процесса заключается в том, что мы получаем возможность узнать время смерти животного или растения, измерив соотношение углерода-14 и углерода-12. (Именно так ученые доказали, что Туринская плащаница не имеет отношения к Иисусу: она изготовлена в средневековье.) Датирование углеродом-14 является замечательным инструментом для определения возраста относительно недавних образцов. Однако для совсем древних событий этот метод не годится, поскольку за относительно недолгое время почти весь углерод-14 превращается в углерод-12, а того, что остается, недостаточно для точных измерений.

Существуют и другие методы абсолютного датирования. Постоянно появляются новые. Это позволяет охватить огромный временной диапазон. Кроме того, разные методы можно использовать для перепроверки: если датировка подтверждается несколькими методами, с ней сложно спорить.



Остальные эукариоты. Филогения оставшихся эукариот (ок. 50 тыс. описанных видов) имеет очень низкое разрешение. Затемненные линии указывают на высокий уровень неопределенности. Ветвь хромальвеолят часто делят на ветви хромист (гетероконт) и альвеолят.

На рис. (слева направо): кишечная лямблия (*Giardia lamblia*), *Euglena acus*, фораминифера (*Globigerina*), *Ecklonia radiata*.

Рандеву № 37

Неопределенное

Не будь он так вертляв и мал,
Я бы для вас его поймал.
И вы бы увидали сами
Микробью мордочку с усами,
Узор пятнистый вдоль хребта,
Шесть быстрых ног и три хвоста...
Увы, задача нелегка
Увидеть шустрого зверька.
Ведь без очков и без лорнета
Непросто различить все это.
Но нам о нем расскажут строгие
Профессора по зоологии.
Нельзя ж кому-нибудь на свете
Позволить сомневаться в этом.

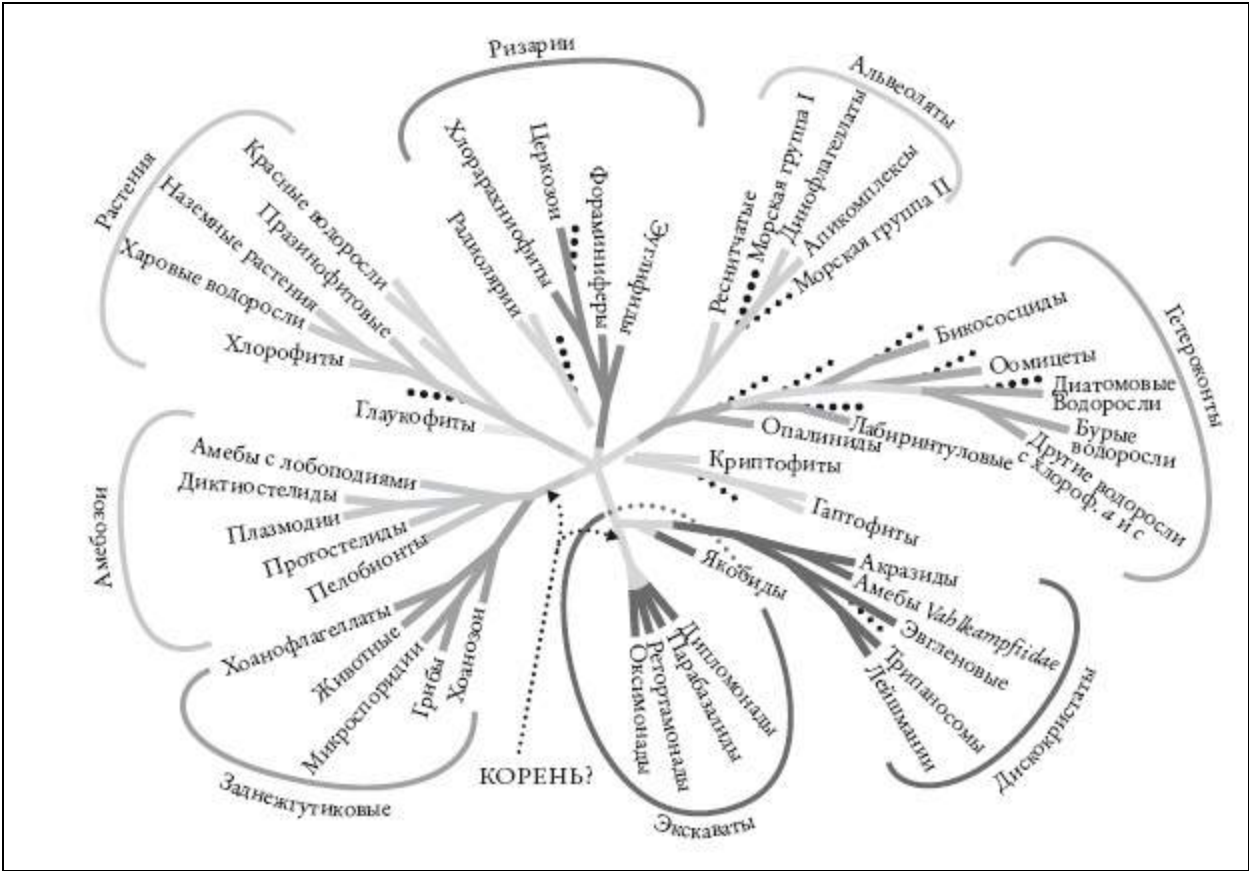
Х. Беллок

Хилэр Беллок был блестящим поэтом, однако предвзятым человеком. Поэтому не будем подыгрывать антинаучному предубеждению. В науке есть много такого, в чем мы не уверены, однако преимущество научного типа мировоззрения в том, что мы сознаем свою неуверенность и нередко можем количественно ее оценить – а после постараться ее уменьшить.

Сейчас мы вступаем в мир микробов и в царство неуверенности. Эта неуверенность касается не столько самих микробов, сколько порядка, в котором к нам присоединяются разные их группы. Я мог бы, конечно, выдвинуть предположение, но это было бы несправедливо по отношению к другим рандеву, в которых мы хоть в какой-то степени уверены. Если бы публикация этой книги задержалась на пару лет, наши шансы найти ответ на вопрос были бы выше. Но пока давайте считать стихотворение Беллока чем-то вроде предостережения. Мы знаем, кого должны встретить во время двух-трех следующих рандеву, но не знаем, в каком порядке. Не уверены мы и в количестве рандеву.

Неопределенность касается также всех *эукариот*, которые должны присоединиться к нам в ближайшее время (этот важный термин я разъясню в главе “Великое историческое рандеву”). А пока запомните, что одним из главных событий в истории жизни стало появление *эукариотической клетки*. Это крупная, сложно организованная клетка с митохондриями и ядром, имеющим собственную мембрану. Из эукариотических клеток сложены тела всех живых существ, кроме настоящих бактерий и архей (раньше их тоже считали бактериями). Бактерии и археи, составляющие группу прокариоты, присоединятся к нам на двух последних рандеву – №№ 38, 39. Таким образом, все оставшиеся эукариоты присоединяются к нам на рандеву № 37 – хотя это одна из теорий. Не забывайте, это произвольное решение: рандеву с настоящими бактериями может иметь номер от 39 до 42.

Наша неуверенность отчасти объясняется проблемой укоренения филогенетического древа. Мы сталкивались с этим в “Рассказе Гиббона”. Помещенная здесь диаграмма согласуется с множеством эволюционных деревьев – а значит, есть множество вариантов организации рандеву.



Неукорененная филограмма, или звездная диаграмма всего живого, построенная на основании данных молекулярных и других исследований. Обратите внимание на наше скромное положение. Baldauf [13].

Прежде чем мы перейдем к главному вопросу, обратите внимание на линию, обозначенную “Животные”. (Взгляните на ветвь “Заднежутиковые” внизу слева: там вы и найдете животных, составляющих сестринскую группу для хоанофлагеллатов. К этой ветви относимся мы – а также вся толпа пилигримов, присоединившихся к нам до рандеву № 31 включительно.)

Вариантов укоренения очень много. То, что две гипотезы с самой сильной статистической поддержкой (они обозначены пунктирными стрелками) представляют собой две совершенно не пересекающиеся крайности, лишает меня последних остатков уверенности. Но это еще что! Укоренение – лишь одна из проблем. Вторая заключается в том, что из центральной точки диаграммы исходят сразу пять основных ветвей. Конечно, никто не думает, что все пять групп одновременно возникли от одного предка и, соответственно, в равной степени родственны друг другу. Это значит лишь, что степень нашей неуверенности растет. Мы не знаем, какие из пяти групп ближе друг к другу, а какие – дальше. Поэтому, чтобы не гадать, мы изображаем их исходящими из одной точки. Теоретически когда-нибудь мы сможем разделить эту точку на несколько дивергирующих ветвей, причем каждая ветвь станет потенциальным местом укоренения.

Теперь, наверное, понятно, почему я не хочу приводить детали следующих рандеву.

Взглянув на диаграмму, вы увидите, что я уже проявил неосторожность, отметив рандеву № 36 как точку, в которой к нам присоединяются растения. Ветвь растений – одна из пяти ветвей, расходящихся из центра. Однако я решил устроить с ними отдельное рандеву. Мое решение привело к тому, что диаграмма стала выглядеть так.

Я мог бы обойтись так же с остальными тремя ветвями, однако тут мужество окончательно покидает меня. Я оставлю их до рандеву № 37 – настоящего свидания вслепую.

Так что не будем думать о порядке, в котором к нам присоединяются оставшиеся группы эукариот, а кратко их опишем. Ризарии (*Rhizaria*) включают различные группы одноклеточных эукариот. Некоторые из них имеют зеленую окраску и фотосинтезируют, остальные – нет. Самые известные представители этой группы – фораминиферы (*Foraminifera*) и радиолярии (*Radiolaria*). Они замечательно красивы (что и запечатлел Эрнст Геккель). К альвео-лятам (*Alveolata*) относятся некоторые другие красивые существа, в том числе инфузории (*Ciliata*) и динофлагеллаты (*Dinoflagellata*). К инфузориям относится (хотя в этом нельзя быть точно уверенным) *Mixotricha paradoxa*, чей рассказ мы вскоре услышим.

Еще одна смешанная группа – гетероконты (*Heterokont*). К ним относятся такие симпатичные одноклеточные, как диатомовые водоросли. Кроме того, гетероконты независимо дошли до многоклеточности – в форме бурых водорослей. Это самые заметные из морских водорослей: их ленты достигают ста метров в длину. К бурым водорослям относятся водоросли рода фукус (*Fucus*). Разные виды фукуса растут полосами вдоль берегового края, и каждый вид приспособлен к определенной зоне прилива. Возможно, именно фукус – та водоросль, под которую мимикрирует тряпичник (см. его рассказ).

Discicnstatata объединяет фотосинтетических жгутиковых, например зеленые эвгленовые водоросли, и паразитических жгутиковых, например трипаносому, вызывающую сонную болезнь. Также известны акразиевые слизевики, составляющие обособленную группу, не родственную диктиостелиевым слизевикам (см. рандеву № 35). Восхитимся же снова способностью жизни многократно изобретать одинаковые формы тела для существ со сходным образом жизни. “Слизевики” встречаются в двух или трех разных группах пилигримов, то же касается и “жгутиковых”, и “амеб”. Возможно, “амебу” стоит считать жизненной формой, как, например, “дерево”. “Деревья” – то есть крупные растения с твердой древесиной – многократно возникают в разных растительных семействах. Похоже, что то же самое можно сказать про “амеб” и “жгутиковых”. Это верно и в отношении многоклеточности, которая неоднократно возникала у животных, растений, грибов, бурых водорослей, а также во многих других группах – например у слизевиков.

Последняя крупная группа на диаграмме – *Excavata*. Этих одноклеточных когда-то называли жгутиковыми и объединяли с трипаносомами. Затем *Excavata* выделили в группу, которая теперь объединяет мерзких кишечных паразитов лямблий (*Giardia*), мерзкого, передаваемого половым путем вагинального паразита трихомонаду (*Trichomonas*), а также удивительно сложно устроенных одноклеточных, которые найдены лишь в кишечнике термитов. О них-то и пойдет речь.

Рассказ Миксотрихи

Латинское название *Mixotricha paradoxa* означает “неожиданное сочетание волосков”. Миксотриха живет в кишечнике австралийского термита *Mastotermes darwiniensis* – так называемого дарвинова термита. Забавно, что одним из мест его обитания является североавстралийский город Дарвин (впрочем, самим горожанам это, наверное, не кажется забавным).

Термиты широко распространены в тропиках. В тропических лесах и саваннах плотность их популяций достигает 10 тыс. особей на квадратный метр. Подсчитано, что они потребляют до трети ежегодной продукции мертвой древесины, листьев и травы. Их биомасса на единицу площади вдвое превышает биомассу мигрирующих стад антилоп в Серенгети и Масаи-Мара, однако она не сосредоточена в одном месте, а рассеяна по тропикам.

Каковы причины успеха термитов? Во-первых, они едят древесину, содержащую целлюлозу, лигнин и другие вещества, которые не могут переварить другие животные. Во-вторых, они высокосоциальны и извлекают огромную пользу из разделения труда. Термитник во многом похож на крупный (и весьма прожорливый) организм со своей анатомией, физиологией и вылепленными из земли “органами”, включая сложную систему вентиляции и охлаждения. Термитник сидит на месте, однако у него мириад ртов и шесть мириад ножек, которые регулярно обходят кормовой участок размером с футбольное поле.

Удивительные достижения термитов в области кооперации стали возможны в мире естественного отбора лишь благодаря тому, что большинство особей бесплодны. Однако они тесно взаимодействуют с меньшей, фертильной частью популяции. Стерильные рабочие выступают в роли родителей по отношению к младшим братьям и сестрам. Это позволяет одной особи стать царицей – специализированной, чрезвычайно эффективной фабрикой по производству яиц. Гены рабочего поведения передаются будущим поколениям через тех немногочисленных братьев и сестер рабочих особей, которым предстоит размножиться (в этом им помогают братья и сестры, которые остаются стерильными). Система удивительна по меньшей мере тем, что судьба молодого термита – станет ли он рабочей или репродуктивной особью – определяется вовсе не генетикой. Гены молодого термита позволяют ему участвовать в “лотерее”, и именно она определяет специализацию термита. Если бы гены стерильности существовали, они бы, очевидно, не могли передаваться потомкам. Поэтому вместо этого они включаются под влиянием условий. Оказавшись в телах “царицы” и “царя”, эти гены передаются потомкам, а оказавшись в телах рабочих термитов, заставляют их трудиться и воздерживаться от размножения.

Колонию этих насекомых часто сравнивают с человеческим телом. На мой взгляд, это неплохая аналогия. Большинство наших клеток отказываются от своей индивидуальности и посвящают жизнь обслуживанию способного к репродукции меньшинства: клеток “зародышевой линии” в яичках и яичниках, гены которых через сперматозоиды и яйцеклетки попадут в будущее. Но генетическое родство – не единственное основание для подчинения индивидуальности при разделении обязанностей. Любой тип взаимовыручки, при которой стороны взаимно компенсируют недостатки друг друга, может поощряться естественным отбором, воздействующим на обе стороны. Чтобы увидеть крайний пример такого сотрудничества, придется заглянуть в кишечник термита – бурлящий и, надо полагать,

зловонный хемостат, который образует мир миксотрихи.

У термитов есть преимущество перед пчелами, осами и муравьями: у них невероятно мощное пищеварение. Нет почти ничего, что термиты не сумели бы съесть: от домов и бильярдных шаров до “Первого фолио” Шекспира. Древесина потенциально весьма питательна, но ее отвергают почти все животные, потому что целлюлозу и лигнин очень трудно переварить. Исключение составляют термиты и некоторые виды тараканов. Заметим, что термиты – это родственники тараканов, а вот дарвиновы термиты (как и другие “низшие термиты”) – своего рода живые ископаемые. Они где-то на полпути между тараканами и высшими термитами.

Для переваривания целлюлозы нужны ферменты целлюлазы. Большинство животных не способны вырабатывать целлюлазу, но некоторые микроорганизмы это умеют. Из “Рассказа *Taq* ” вы узнаете, что бактерии и археи биохимически более разнообразны, чем представители всех остальных царств, вместе взятые. Животным и растениям доступна малая часть того набора биохимических реакций, которые под силу бактериям. Переваривание целлюлозы травоядные животные полностью доверяют микробам, живущим в кишечнике. За время коэволюции животные научились сотрудничать с микробами, используя их отходы жизнедеятельности – например уксусную кислоту. Микробы, в свою очередь, получают от такого партнерства убежище и обильную пищу, обработанную и разделанную. У всех травоядных млекопитающих есть бактерии в нижней части кишечника, куда пища попадает после обработки пищеварительными ферментами. А ленивцы, кенгуру, колобусы и жвачные животные самостоятельно завели себе бактерий в верхней части кишечника, куда пища попадает еще до обработки ферментами.

В отличие от млекопитающих, термиты способны вырабатывать целлюлазу – по крайней мере высшие термиты. Низшие же термиты (то есть более “тараканообразные”), например дарвиновы, несут в кишечнике богатую микрофлору, включающую эукариотических протозоев и бактерий. Микрофлора может составлять до трети массы термита. Термиты пережевывают древесину, а микробы ее переваривают. Иными словами, микробы выполняют функцию инструмента. Как и в случае домашнего скота, термиты пользуются отходами жизнедеятельности микробов. Так что дарвиновы термиты и родственные им примитивные виды культивируют микроорганизмы в кишечниках.

Миксотриха – не бактерия. Как и многие другие микробы, живущие в кишечнике термитов, это крупное простейшее, длиной в полмиллиметра или даже больше. Размеры миксотрихи позволяют ей содержать сотни тысяч бактерий. Она обитает только в кишечнике дарвиновых термитов, где входит в состав сообщества микробов. Микроорганизмы в кишечнике термита столь же многочисленны, как термиты в термитнике или термитники в саванне. И если термитник – город термитов, то кишечник термита – это город микроорганизмов. Однако существует и третий уровень: миксотриха тоже представляет собой город. Этот факт был установлен Л. Р. Кливлендом и А. В. Гримстоуном. Но особую известность эта история получила благодаря американскому биологу Линн Маргулис, которая указала на значение миксотрихи для эволюции.

В начале 30-х годов, когда Дж. Л. Сазерленд впервые обследовала миксотриху, она увидела два типа “волосков” на поверхности. Почти всю поверхность клетки миксотрихи покрывали тысячи волосков, колеблющихся из стороны в сторону. Однако помимо них Сазерленд увидела несколько очень длинных и тонких, похожих на хлыст структур на переднем конце миксотрихи. Это показалось ей очень знакомым: маленькие волоски

напоминали реснички, а большие – жгутики. Реснички имеются у многих клеток животных – например в клетках, выстилающих носовую полость человека. Также они покрывают поверхность простейших, которые по этой причине называются ресничными. Представители другой группы протозоев, жгутиковые, имеют гораздо более длинные кнутообразные “жгутики”. Ультраструктура ресничек и жгутиков идентична. И те, и другие похожи на многожильные кабели, где жилы образуют характерный рисунок: девять пар, кольцом окружающих центральную пару.

Реснички можно считать мелкими и более многочисленными жгутиками. Линн Маргулис даже рискнула отказаться от отдельных названий и обозначала их словом “ундулиподии”, оставив слово “жгутик” для бактерий. Однако, согласно таксономии 30-х годов, простейшие могли иметь либо жгутики, либо реснички – но не то и другое одновременно.

Отсюда и название, которое Сазерленд дала этому простейшему: *Mixotricha paradoxa* – “неожиданное сочетание волосков”. У миксотрихи – так показалось Сазерленд – есть и реснички, и жгутики. Таким образом, она нарушает все нормы протозоологии. Спереди у нее четыре крупных жгутика: три обращены вперед, один – назад, напоминая своим расположением жгутики известной группы жгутиковых – парабазалий (*Parabasalina*). Но, кроме этого, у миксотрихи густой покров из кольщущихся ресничек. Или это только кажется?

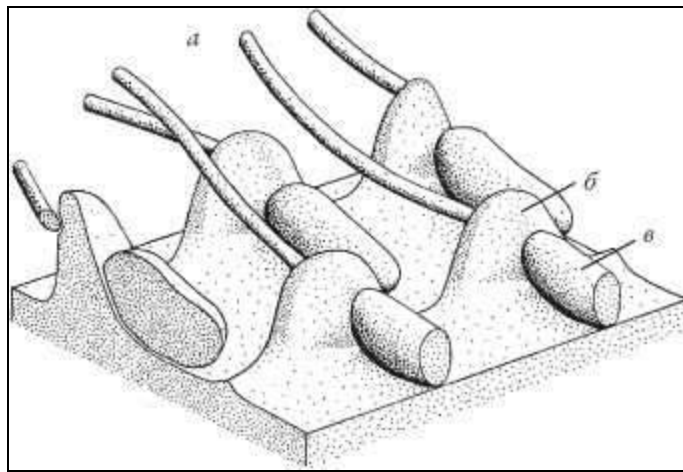
“Реснички” миксотрихи преподнесли сюрприз. Оказалось, они не нарушают правил зоологии в том смысле, в каком думала Сазерленд. К сожалению, ей не довелось увидеть миксотриху живой, а не на предметном стекле. Миксотрихи плавают слишком плавно для существа, перемещающегося с помощью ундулиподий. Кливленд и Гримстоун отмечали, что жгутиковые обычно “плавают с непостоянной скоростью, поворачивая из стороны в сторону, меняя направление и периодически останавливаясь”. То же верно для ресничных. Миксотриха же плавно скользит, обычно по прямой, и не останавливается, если только не окажется перед препятствием. Кливленд и Гримстоун заключили, что плавные скользкие движения вызываются колебанием “ресничек”. Но удивительно не это, а то, что, как выяснилось под электронным микроскопом, “реснички” миксотрихи – это не реснички. Это бактерии. Каждый из сотен тысяч волосков представляет собой спирохету – бактерию, тело которой имеет форму длинного волоска. Спирохеты вызывают некоторые заболевания, например сифилис. Обычно они свободноживущие, но в данном случае спирохеты прикреплены к клеточной стенке миксотрихи – как настоящие реснички.

Однако движутся они не как реснички, а как спирохеты. Реснички движутся активными пульсирующими толчками с последующими обратными взмахами, во время которых они сгибаются, чтобы уменьшить сопротивление воды. Спирохеты же совершают характерные волнообразные колебания. Точно так же двигаются “волоски” миксотрихи. Удивительно, что при этом они, судя по всему, координируются друг с другом, формируя волны, начинающиеся на переднем конце тела. Кливленд и Гримстоун измерили длину волны (то есть расстояние между гребнями волн), и она оказалась равна примерно одной сотой миллиметра. Это говорит о том, что спирохеты “общаются” друг с другом. Возможно, они просто прикасаются друг к другу и реагируют на движения соседа с задержкой, которая и определяет длину волны. Правда, вопрос, почему волна идет спереди назад, а не наоборот, остается открытым.

Клетка миксотрихи имеет сложный аппарат, не только удерживающий спирохеты, но и

ориентирующий их в сторону заднего конца тела, благодаря чему их волнообразные движения двигают миксотриху вперед. Если спирохеты и являются паразитами, сложно придумать пример хозяина, более “дружелюбного” к своим паразитам. Каждая спирохета удерживается на поверхности миксотрихи “скобой” (выражение Кливленда и Гримстоуна). Она удерживает иногда не одну спирохету. Ни одна ресничка не желала бы лучшего. В подобных случаях очень трудно провести границу между своим и чужим телом.

Сходство с ресничками не ограничивается перечисленным. Если посмотреть в микроскоп на поверхность ресничного простейшего, например парамеции (*Paramecium*), мы увидим, что в основании каждой реснички лежит *базальное тело*. Удивительно, но “реснички” миксотрихи тоже имеют базальные тела. У основания каждой скобы, удерживающей спирохету, находится одно базальное тело, имеющее форму короткой палочки. Попробуйте угадать, учитывая своеобразное строение миксотрихи, что представляют собой “базальные тела”? Правильно! Это тоже бактерии. Правда, не спирохеты, а овальные бактерии в форме коротких палочек.



Спирохеты (а), скобы (б) и палочковидные бактерии (в) на поверхности миксотрихи. Cleveland and Grimstone [49].

На большей части поверхности миксотрихи соотношение между “скобой”, спирохетой и базальной бактерией составляет один к одному: каждая скоба удерживает одну спирохету и имеет одну овальную бактерию у основания. Поэтому неудивительно, что Сазерленд увидела “реснички”. Она ожидала увидеть базальные тела там, где реснички – и увидела их. Ей было невдомек, что и “реснички”, и “базальные тела” – просто гостящие на миксотрихе бактерии. Что касается четырех “жгутиков” – настоящих ундулиподий миксотрихи, – то они, похоже, используются скорее как рули. Они регулируют направление корабля, приводимого в движение тысячами “галерных гребцов” – спирохет. Кстати, эта замечательная фраза принадлежит С. Л. Тамму, который уже после публикации Кливленда и Гримстоуна обнаружил, что другие простейшие, живущие в кишечнике термитов, передвигаются сходным образом – только вместо спирохет роль “гребцов” выполняют обычные бактерии со жгутиками.

Чем же занимаются другие бактерии миксотрихи – короткие палочки, похожие на базальные тела? Приносят ли они пользу хозяину? Получают ли сами выгоду? Вероятно, да, но это пока не доказано. Возможно, они синтезируют целлюлазы, расщепляющие древесину: миксотриха питается крошечными кусочками дерева из кишечника термита. Таким образом, мы наблюдаем трехуровневую зависимость. Она напоминает мне слова Джонатана Свифта:

Гоббс доказал: везде война!
Тебя кусает под одежкой
Блоха, а в свой черед она
Укушена мельчайшей блошкой.
На меньшей меньшая сидит,
И все идет *ad infinitum*.
Так и значительный пиит
Искусан маленьким пиитом.

К слову, ритм стиха Свифта в средних строках настолько (неожиданно) неуклюж, что легко понять, почему Огастес де Морган его перефразировал. В его варианте этот стишок большинству известен сейчас:

Блох больших кусают блошки.
Блошек тех – малютки-крошки,
Нет конца тем паразитам,
Как говорят, *ad infinitum*.
Блоха большая в свой черед
Кусает ту, на ком живет,
Та – блох потолще, шире в талии,
И нет конца им, и так далее...

И вот мы пришли к кульминации. Эта история о замещающей биохимии (история того, как более крупные существа пользуются биохимическими талантами существ, живущих внутри них) имеет оттенок эволюционного дежавю. Вот как звучит послание миксотрихи остальным пилигримам: “Все это когда-то было”.

Мы достигли Великого исторического рандеву.

Великое историческое рандеву

Все рандеву здесь отвечают главной идее: путешествию в прошлое. Однако в истории эволюции было событие – возможно, важнейшее из всех, – которое представляло собой рандеву в буквальном смысле. Речь об образовании эукариотической (то есть имеющей ядро) клетки: миниатюрного высокотехнологичного устройства, которое стало базовым элементом сложной и разнообразной жизни на нашей планете. Чтобы противопоставить это событие остальным условным пунктам рандеву, я назвал его Великим историческим рандеву. Слово “историческое” здесь имеет двойное значение: во-первых, оно “очень важное”, а во-вторых, указывает на то, что хронология событий здесь прямая, а не обратная, как в остальной книге.

Я говорю о Великом историческом рандеву как о *событии* потому, что самое важное для нас последствие этого события – появление эукариотической клетки с ядром, содержащим хромосомы, со сложной ультраструктурой мембран и с самовоспроизводящимися органоидами, такими как митохондрии и (у растений) хлоропласты. На самом деле, конечно, то было не одно событие, а два или три, причем, возможно, далеко отстоящих друг от друга во времени. Каждое из исторических рандеву представляло собой слияние с бактериальными клетками, в результате которого формировалась клетка большего размера. “Рассказ Миксотрихи”, который служит своего рода современной реконструкцией тех событий, отчасти подготовил нас к пониманию произошедшего здесь.

Около 2 млрд лет назад одноклеточный организм, что-то вроде протопростейшего, вступил в странные отношения с бактерией, подобные тем, что мы наблюдали в случае миксотрихи. Это произошло не один раз, и, возможно, эпизоды этой истории отделены друг от друга сотнями миллионов лет. Все наши клетки похожи на миксотриху, напшигованную бактериями, которые за время сотрудничества с клеткой-хозяином изменились так сильно, что сегодня их бактериальное происхождение почти незаметно. Эти отношения зашли дальше, чем у миксотрихи, и бактерии вступили в настолько тесную связь с эукариотической клеткой, что обнаружение их воистину стало научным подвигом. Мне нравится сравнение сотрудничества некогда самостоятельных клеточных элементов с улыбкой Чеширского Кота, которое провел сэр Дэвид Смит, один из ведущих специалистов по симбиозу.

Инвазивный организм, обитая в клетке, может постепенно утрачивать себя, медленно растворяясь, и лишь реликтовые признаки будут выдавать его происхождение. Это напоминает встречу Алисы с Чеширским Котом: “На этот раз он исчез очень медленно. Первым исчез кончик хвоста, а последней – улыбка, она еще долго парила в воздухе, когда все остальное уже пропало”. Многие клеточные структуры похожи на улыбку Чеширского Кота. И тем, кто пытается выявить их происхождение, “улыбка” кажется многообещающей и очень загадочной.

Какими биохимическими талантами эти некогда свободные бактерии поделились с нами? Вот два главных приобретения: фотосинтез, который использует солнечную энергию для синтеза органических соединений и выделяет в качестве побочного продукта кислород, и окислительный метаболизм, который использует кислород (поступающий, в конечном

счете, от растений) для медленного сжигания органических веществ и аккумуляции энергии, поступившей от Солнца. Эти химические технологии разработаны бактериями задолго до Великого исторического рандеву, и, можно сказать, еще никто не превзошел бактерии в умении ими пользоваться. Однако теперь бактерии оттачивают свое мастерство на специализированных фабриках: в эукариотических клетках.

Фотосинтетические бактерии до недавнего времени назывались сине-зелеными водорослями. Это очень неудачное название: во-первых, большинство их совершенно иной окраски, во-вторых, они не водоросли. Чаще всего фотосинтетические бактерии имеют зеленую окраску, и было бы логично называть их зелеными бактериями. Впрочем, иногда они могут быть красноватыми, желтоватыми, коричневатыми, черноватыми и – в некоторых случаях – сине-зелеными. Название “зеленые бактерии” удачно и потому, что слово “зеленый” часто используют для обозначения фотосинтезирующего организма. Сегодня научное название фотосинтетических бактерий – цианобактерии. Они относятся к настоящим бактериям и, судя по всему, образуют “хорошую” монофилетическую группу. Иными словами, они представляют собой всех потомков одного предка, который сам относится к цианобактериям.

Зеленый цвет водорослей и капусты, сосен и трав определяется зелеными тельцами внутри клетки – хлоропластами. Это далекие потомки некогда свободноживущих зеленых бактерий. У них до сих пор сохраняется собственная ДНК, и они до сих пор размножаются бесполом делением, образуя большие популяции внутри клетки хозяина. Любой хлоропласт является членом воспроизводящейся популяции зеленых бактерий. Мир, в котором он живет и размножается, – пространство растительной клетки. Время от времени в его мире происходит переворот: растительная клетка делится на две дочерних. В каждую дочернюю клетку попадает примерно половина родительских хлоропластов, и вскоре они возвращаются к обычной жизни, размножаясь и населяя новый мир. И все это время хлоропласты с помощью зеленых пигментов захватывают фотоны и используют солнечную энергию для синтеза органических веществ из углекислого газа и воды, предоставляемых растением-хозяином. Побочный продукт – кислород – отчасти используется растением, отчасти выбрасывается в атмосферу через отверстия в листьях – устьица. В конечном счете органические вещества, синтезированные хлоропластами, поступают в распоряжение клетки.

Некоторые хлоропласты сохраняют признаки того, что попали в клетки растений не напрямую, а в “капсулах”, образованных другими эукариотическими клетками, которые предположительно были водорослями. На это указывает двойная мембрана некоторых хлоропластов. Предположительно внутренняя стенка соответствует стенке самой бактерии, а внешняя – стенке водоросли. Как и в случае миксотрихи, можно найти немало примеров современных реконструкций этого процесса. Это многочисленные случаи внедрения одноклеточных зеленых водорослей в клетки или ткани грибов и животных – например водорослей, живущих в кораллах. Хлоропласты, которые имеют одну мембрану, предположительно попали в растительные клетки напрямую, без участия водоросли.

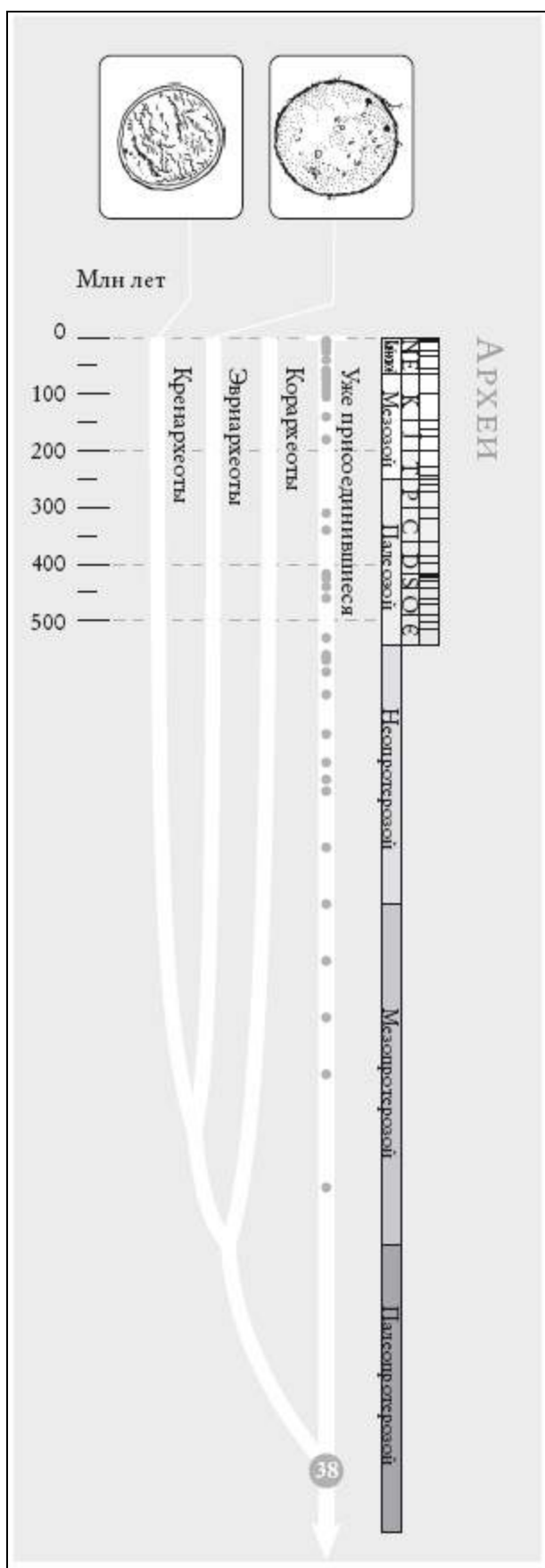
Весь свободный кислород в атмосфере образован благодаря зеленым бактериям – либо свободноживущим, либо существующим в форме хлоропластов. Как мы уже говорили, сначала кислород был ядом. Впрочем, есть люди, которые с энтузиазмом доказывают, что он и сейчас яд, и тем объясняют прописанные докторами “антиоксиданты”. Однако живые организмы совершили прорыв, научившись использовать кислород для извлечения

солнечной (исходно) энергии из органических соединений. Это открытие, которое можно считать своего рода обратным фотосинтезом, сделали бактерии – правда, уже другие. Как и в случае фотосинтеза, бактерии до сих пор сохраняют ноу-хау на эту технологию – правда, теперь они используют ее внутри эукариотических клеток. Сейчас мы настолько зависим от кислорода, что утверждение, будто он ядовит, допустимо лишь как шутка. Угарный газ – смертельный яд, содержащийся в автомобильных выхлопах, – убивает нас, вытесняя кислород из молекул гемоглобина. Лишение человека кислорода – вернейший способ его убить. Однако не нужно забывать, что наши клетки без посторонней помощи не знали бы, что делать с кислородом. Обращаться с ним умеют лишь митохондрии и их бактериальные родственники.

Как в случае хлоропластов, с помощью молекулярных исследований мы можем определить группу бактерий, от которых произошли митохондрии. Они возникли от альфа-протеобактерий и, следовательно, родственны риккетсиям, которые вызывают сыпной тиф и другие заболевания. Сами митохондрии утратили большую часть исходного генома и полностью приспособились к жизни внутри эукариотической клетки. Но, как и хлоропласты, они сохранили способность к самостоятельному размножению. И, хотя митохондрии утратили большую часть генов, кое-что сохранилось – и эти остатки с радостью изучают молекулярные биологи.

Линн Маргулис популяризировала идею симбиотического происхождения митохондрий и хлоропластов, сегодня общепризнанную. Она попыталась сделать то же самое с ресничками. Вдохновившись примерами реконструкций, как в “Рассказе Миксотрихи”, она проследила биографию ресничек до самых спирохет. К сожалению, доказательства того, что реснички (ундулиподии) являются симбиотическими бактериями, почти всем показались неубедительными.

Поскольку Великое историческое randevу представляет собой randevу в буквальном смысле, наш маршрут должен измениться. Нам следует проводить отдельные группы эукариотических пилигримов до места, где они воссоединятся. Но, мне кажется, это слишком усложнило бы дорогу. Хлоропласты и митохондрии ближе к эубактериям, чем к другой прокариотической группе – археям. Однако наши ядерные гены ближе к археям, и на следующем randevу мы встретимся именно с ними.



Археи. Большинство ученых считают архей сестринской группой по отношению к эукариотам на основании ядерной ДНК, а также биохимических и цитологических характеристик. Однако, если бы для классификации использовалась митохондриальная ДНК, ближайшими родственниками оказались бы альфа-протеобактерии: именно от них произошли митохондрии (см. "Великое историческое рандеву"). Археи подразделяются на две основные группы: кренархеоты и эвриархеоты. Изучение последовательностей ДНК архей из горячих источников указывает на существование еще одной рано отделившейся

ветви корархеотов, но их почти никто не видел. Число видов не приводится: неясно, что считать "видом" у бесполой организмов. *На рис. (слева направо): Desulfurococcus mobilis, Methanococcoides burtonii.*

Как хорошо от неопределенности вернуться к консенсусу! На этом этапе путешествия к эукариотическим пилигримам (по крайней мере, к их ядерным генам) присоединяются археи (*Archae*), которых прежде называли археобактериями (*Archaeobacteria*). Какой номер присвоить этому рандеву – 38, 39, 40 или 41, – вопрос вкуса (или скорее исследований следующих нескольких лет). Однако известно, что прокариоты (некоторые все еще называют их бактериями) образуют две самостоятельных группы: эубактерии и археи. Преобладает мнение, что археи ближе к нам, чем к эубактериям, поэтому я расставил два рандеву в этом порядке. Но не нужно забывать, что вследствие Великого исторического рандеву некоторые части наших клеток ближе к эубактериям – несмотря на то, что ядра близки к археям.

Мой оксфордский коллега Том Кавалир-Смит, чьи взгляды на раннюю эволюцию опираются на обширные познания о микробах, придумал название *Neomura*, объединяющее архей и эукариот, однако исключаящее эубактерий. Кавалир-Смит использует и слово “бактерия”, которым обозначает эубактерий и архей, но не эукариот. Согласно его классификации, бактерии – это града, а неомуры – клада. Таким образом, клада, к которой принадлежат эубактерии, равнозначна самой жизни, потому что она включает архей и эукариот.

Кавалир-Смит считает, что неомуры возникли всего 850 млн лет назад (мне кажется, это очень смело). По его мнению, археи, принадлежащие к группе бактерий, приобрели необычные биохимические признаки в качестве адаптации к термофилии (от греч. “любовь к теплу”; обычно это означает обитание в горячих источниках).

Согласно теории Кавалир-Смита, впоследствии бактерии-термофилы разделились на две ветви. Некоторые стали гипертермофилами (это те, кто любит погорячее) и дали начало современным археям. Другие, напротив, покинули горячие источники и дали начало эукариотам, захватив внутрь клеток прокариот и научившись пользоваться ими на манер миксотрихи. Если Кавалир-Смит прав, то мы знаем, в каких условиях проходит рандеву № 38: в горячем источнике или, возможно, в термальных водах вулканической области. Но он, конечно, легко может ошибаться – и надо заметить, что его взгляды сильно отличаются от общепринятых.

Впервые архей (под именем археобактерий) описал в конце 70-х годов великий американский микробиолог Карл Везе из Университета Иллинойса. Выделение их в самостоятельную группу, далеко отстоящую от других бактерий, сначала вызывало споры, поскольку шло вразрез с традиционными представлениями. Но сейчас этот подход повсеместно признан, и Везе получил заслуженные награды, в том числе престижную премию Крафорда и медаль Левенгука.

К археям относятся виды, живущие в экстремальных условиях – при очень высоких температурах или в очень кислой, щелочной или соленой среде. Археи своим существованием расширяют представления о границах возможного. Никто не знает, был ли таким же экстремофилом сопредок № 38. Но предположение это любопытное.

Рандеву № 39

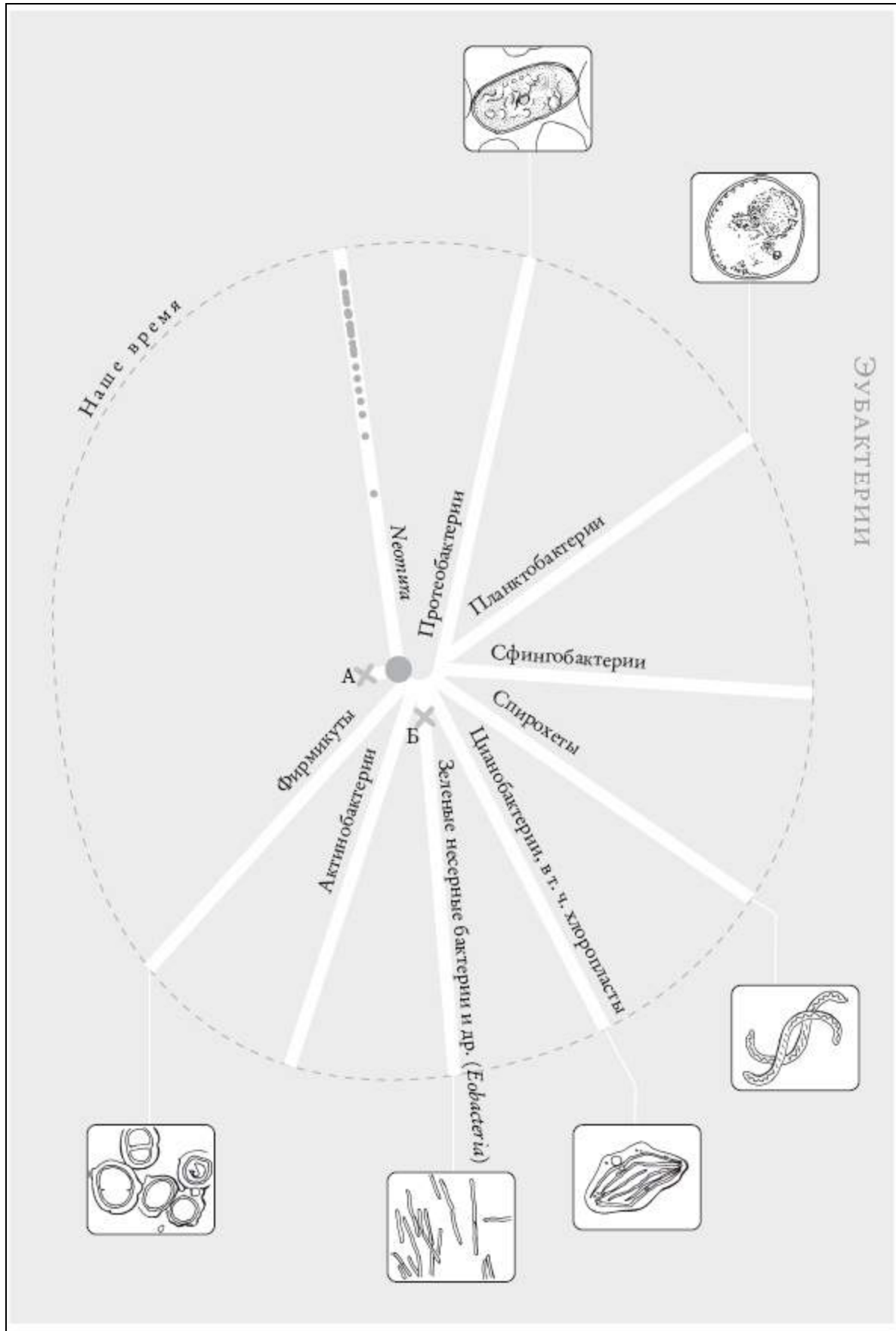
Эубактерии

Вначале путешествия машина времени двигалась на самой низкой передаче, и мы мыслили в масштабах десятков тысяч лет. По мере движения к кембрию нашему воображению приходилось справляться с перегонами в миллионы, а затем и сотни миллионов лет. Но кембрий – не такая уж древность. Большую часть времени жизнь на планете была исключительно прокариотической. Мы, животные, здесь недавно. На финишной прямой, у “Кентербери”, придется разогнать машину до предела, чтобы книга не стала невыносимо затянутой. Поэтому толпа пилигримов в несколько неприличной спешке устремляется к месту рандеву № 39. Здесь к нам присоединяются эубактерии. Возможно, это не одно рандеву, а несколько: некоторые эубактерии могут оказаться к нам ближе, чем другие. Но, поскольку мы этого не знаем точно, древо, изображенное здесь, остается неукорененным.

Бактерии, как мы видели, обладают разнообразными талантами в области биохимии. “Рассказ *Taq*” – еще один тому пример. Кроме того, бактериям – единственным существам, кроме людей, – удалось изобрести колесо.

Рассказ Ризобии

Колесо – самое знаменитое изобретение человека. Разберите любой хоть сколько-нибудь сложный механизм, и вы найдете колесо. Двигатели судов и самолетов, дрели, токарные станки, гончарные круги: наша техника не смогла бы существовать без колеса. Оно было изобретено предположительно в IV тысячелетии до н. э. в Месопотамии. А вот цивилизации Нового Света ко времени испанского завоевания колесом так и не обзавелись. Говорят, правда, что было исключение – детские игрушки, – но мне не очень верится. Вероятно, это один из тех мифов, которые расходятся потому, что их легко запомнить – вроде мифа о том, что в языке инуитов полсотни слов для обозначения снега.



Эубактерии. Неукорененное древо (см. “Рассказ Гиббона”), на котором крестиками обозначены два возможных места укоренения. Конец каждой ветви соответствует современности. Традиционно эубактерий считают сестринской группой по отношению ко всем остальным живым существам – а это соответствует укоренению древа через сопредка № 39 (А). Однако в отсутствие внешних групп сложно найти сколько-нибудь надежные доказательства этому. Другой вариант – поместить корень среди эубактерий (например Б) – это автоматически увеличит число рандеву. В пределах группы эубактерий

филогенетические отношения остаются спорными. Представленные здесь группы являются общепризнанными, однако их родственные связи не установлены. Особенно это касается цианобактерий.

Напис. (сверху по часовой стрелке): Escherkhia coli, Chlamydia, Leptospira interrogates, хлоропласт растения, Thermus aquaticus, Staphylococcus aureus.

Почти всякий раз, когда у людей появляется хорошая идея, зоологи обнаруживают, что ее уже применяют животные. В этой книге много примеров: эхолокация (летучие мыши), электролокация (см. “Рассказ Утконоса”), плотина (см. “Рассказ Бобра”), рефлектор радиолокационной антенны (морские блюдца), датчик теплового излучения (некоторые змеи), шприц для подкожных инъекций (осы, змеи и скорпионы), гарпун (стрекающие) и реактивный двигатель (кальмары). Почему же не колесо?

Возможно, колесо впечатляет нас лишь в сравнении с нашими довольно неуклюжими ногами. Прежде чем мы изобрели двигатель, работающий на топливе (ископаемой солнечной энергии), нас легко обгоняли многие животные. И неудивительно, что Ричард III, оставшись без коня, предлагал полцарства за нового. Думаю, большинству животных колеса не нужны: они быстро бегают и без них. Кстати, до недавнего времени все колесные транспортные средства передвигались за счет живой тягловой силы. Мы придумали колесо не чтобы двигаться быстрее лошади, а чтобы от нее не отставать (или отставать совсем немного: все-таки повозка заставляет лошадь идти медленнее).

Не нужно переоценивать значение колеса. Его эффективность определяется дорогой. Мощный автомобильный двигатель позволяет нам обогнать лошадь, собаку или гепарда на ровной дороге. Но попробуйте устроить гонку по дикой местности или вспаханым полям, возможно, с изгородями или канавами – и лошадь оставит автомобиль далеко позади.

В таком случае, возможно, стоит задать вопрос иначе. Почему животные не придумали дорогу? Технически это несложно: по сравнению с плотиной бобра или шалашом беседковой птицы это ерунда. Известны даже роющие осы, которые утрамбовывают почву камешками. Почему бы другим не делать то же самое?

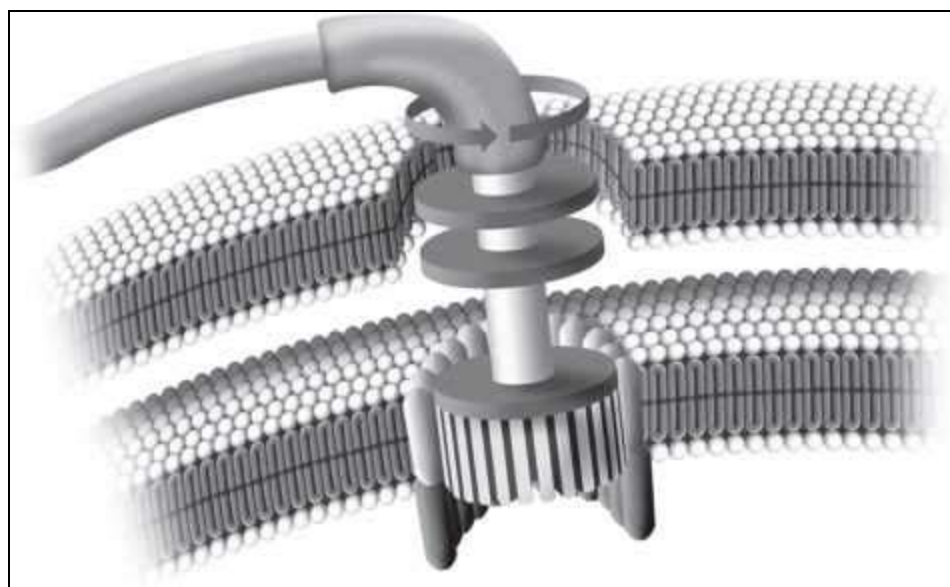
С технической точки зрения дорожное строительство вполне осуществимо. Но это прискорбно альтруистичное занятие. Если я проложу дорогу из А в Б, вы сможете извлечь из нее такую же пользу, как и я. А естественный отбор основан на эгоизме. Постройка дороги, которая может пригодится другим, будет “оштрафована” естественным отбором: мой конкурент получит от дороги выгоду, но не потратит, как я, силы на строительство. А сэкономленные силы этот дармоед сможет потратить на размножение, занявшись им в то время, пока я надрываюсь. Если не принять меры, ленивые и эгоистичные эксплуататоры будут процветать за счет трудолюбивых строителей. В результате дороги вообще не будут построены, потому что, как легко предсказать, все останутся внакладе. Но естественный отбор, в отличие от нас, не умеет предсказывать.

Что же позволило нам преодолеть антисоциальные инстинкты и начать строить дороги? Ни один другой вид так близко не подошел к “государству всеобщего благоденствия” – к общественной системе, которая заботится о стариках, больных и сиротах и занимается другими видами благотворительности. На первый взгляд, такое устройство противоречит принципам естественного отбора, но мы не будем вдаваться в подробности. У нас есть правительства, полиция, налоги и общественные обязанности, которые мы выполняем, нравится ли нам это или нет. Человека, заявившего: “Сэр, вы очень любезны, но я не

поддерживаю вашу схему подоходного налога”, вряд ли бы радушно приняли в налоговом управлении. К сожалению, человек – единственный вид, придумавший налоги. Однако некоторые другие животные придумали другой способ ограничений: особь может обеспечить себе монополию на пользование ресурсом, если будет защищать его от конкурентов.

Многие виды животных являются территориальными: не только птицы и млекопитающие, но также рыбы и насекомые. Они защищают от конкурентов того же вида свои участки: место кормежки, участок для ухаживания, район гнездования. По идее, животное с обширной территорией могло бы извлечь пользу из постройки сети дорог на территории, куда не допускаются конкуренты. Это вполне возможно, однако дороги получились бы слишком короткими. Длина дорог была бы ограничена размером участка, который особь может защитить от конкурентов. Не самое благоприятное начало для эволюции колеса!

Но вот мы наконец добрались до рассказчика. Есть крошечные организмы, которые *изобрели колесо*. Возможно, это колесо было также первым в истории аппаратом движения – учитывая, что первые два миллиарда лет жизнь на планете была представлена исключительно бактериями. Многие бактерии, в том числе ризобия (*Rhizobium*), плавают при помощи нитевидных спиралевидных винтов, каждый из которых приводится в движение непрерывно вращающимся валом. Раньше считалось, что эти “жгутики” виляют, как собачьи хвосты, а видимость спирального вращения объясняли волной возмущения, которая передается вдоль жгутика – по примеру змеи. Но правда оказалась гораздо интереснее. Жгутик бактерии присоединен к валу, который свободно вращается в отверстии, проходящем через стенку клетки. То есть это настоящая ось со свободно вращающейся втулкой. Она приводится в движение молекулярным моторчиком, который работает по тем же биофизическим принципам, что и мышца. Однако мышца – это двигатель возвратно-поступательного действия, который после сокращения должен растянуться, чтобы совершить новое усилие. А бактериальный “двигатель” постоянно в движении, как турбина.



Настоящая ось с втулкой приводится в движение молекулярным «двигателем».

Тот факт, что колесо изобрели самые крошечные существа, указывает на вероятную причину, по которой этого не сделали крупные организмы: крупному животному нужны

крупные колеса. Животные не могут собрать колеса: их пришлось бы выращивать. А для обеспечения работы такого большого органа потребовалась бы кровь или некий ее аналог – и, вероятно, что-то вроде нервов. Думаю, не нужно объяснять, насколько сложно обеспечить свободно вращающийся орган кровеносными сосудами (не говоря уже о нервах), которые не завязывались бы в узлы. Возможно, решение проблемы существует. Но нечего удивляться тому, что оно не найдено.

Инженеры, наверное, предложили бы использовать концентрические сосуды, которые поставляли бы кровь через середину оси в середину колеса. Но как выглядели бы промежуточные звенья? Ведь эволюционное усовершенствование напоминает восхождение на гору. Инженерная мысль может позволить себе скачки, однако в эволюции вершины можно достигнуть лишь путем восхождения. Случай колеса – один из тех, когда техническое решение лежит на поверхности, но для эволюции недостижимо. Поэтому оно не появилось у крупных животных, но оказалось доступным бактериям.

Филип Пулман в трилогии “Темные начала” решает проблему крупных животных весьма оригинальным и “биологичным” способом. Он придумал добродушных хоботных *мулефа*, живущих в симбиозе с гигантским деревом. Это дерево образует твердые, круглые, похожие на колесо стручки. На ногах *мулефа* гладкая роговая шпора, точно соответствующая отверстию в середине стручка. И, надевая на эти шпоры стручки, животные пользуются ими как колесами. Деревья тоже извлекают пользу от сотрудничества: когда “колесо” изнашивается, семена рассыпаются. В отверстие для оси *мулефа* стручки выделяют высококачественное смазочное вещество. Четыре ноги *мулефа* расположены так: передняя и задняя нога на средней линии тела (на них надеваются колеса), а две оставшихся ноги, посередине тела, расставлены в стороны. Ими животное отталкивается от земли, как при езде на старинном велосипеде без педалей. Пулман отмечает, что такая система возможна лишь благодаря геологическим особенностям придуманного мира: выходы базальта на поверхность там образуют длинные “дороги” в саванне.

В нашем мире таких хитроумных изобретений, к сожалению, нет. Поэтому придется признать колесо одним из органов, которые сами по себе хороши, но не могут появиться у крупных животных. Причиной тому может быть как потребность в существовании дорог или проблема перекручивания кровеносных сосудов, так и невозможность создать жизнеспособные промежуточные звенья. Бактерии смогли завести колесо потому, что микромир кардинально отличается от макромира: в нем организмы сталкиваются с другими техническими задачами.

Между прочим, моторчик в жгутиках бактерий принят на вооружение креационистами, именуящими себя “теоретиками разумного замысла”. Они видят в нем иллюстрацию невозможности эволюции. Я объясняю невозможностью эволюции отсутствие колеса у крупных животных, например млекопитающих. Креационисты рассуждают иначе: колеса у бактерий быть не может, однако оно есть (и это трудно отрицать). А значит, оно появилось сверхъестественным способом!

Это давний “довод к проекту” (довод Пейли, довод к неупрощаемой сложности). Подобные доводы я называю “доводами к личному неверию”. Смысл сводится к следующему: “Я не могу себе представить естественную последовательность событий, при которой мог появиться признак *икс*. Следовательно, *икс* появился сверхъестественным способом”. Если вы прибегаете к этому доводу, это говорит лишь о скудости вашего воображения и совершенно не отражает сути вещей. Ведь если мы принимаем “довод к

личному неверию”, мы должны ссылаться на сверхъестественное всякий раз, когда видим фокусника, трюки которого мы не можем объяснить.

Что касается довода к неупрощаемой сложности, он вполне годится в качестве объяснения отсутствия чего-то, чего не существует: это я и сделал в отношении колес у млекопитающих. Однако это не то же самое, что уклонение ученого от прямой обязанности объяснить существование того, что существует – например колеса у бактерий. Впрочем, справедливости ради скажу, что в каком-то варианте “довод к проекту” или к неупрощаемой сложности может пригодиться. Космические пришельцы, которые когда-нибудь прилетят на нашу планету и устроят археологические раскопки, сумеют отличить сконструированные человеком механизмы, например микрофоны и самолеты, от механизмов, развившихся естественным путем, например крыльев летучей мыши и ушей. Как? Они столкнутся с некоторыми сложными для понимания примерами совпадения результатов эволюции и инженерной мысли. Если эти ученые получают возможность взглянуть не только на археологические памятники, но и на земных существ, что они подумают о хрупких, легковозбудимых скаковых лошадях, или о грейхаундах, или о бульдогах, которые едва дышат и появляются на свет не иначе, как с помощью кесарева сечения? Что они подумают о близоруких пекинесах, о фризских коровах, которые представляют собой ходячее вымя, о ландрасских свиньях – ходячих кусках ветчины – или об овцахмериносах – ходячих свитерах? Не говоря уже о нанотехнологиях, которые человеку удаются не хуже, чем бактериям.

Фрэнсис Крик в книге “Жизнь как она есть” отчасти в шутку обсуждает возможность того, что бактерии зародились не на нашей планете. В его книге бактерии попадают на Землю на ракете, посланной инопланетянами. Эти инопланетяне желают распространить во Вселенной свою форму жизни, но не хотят связываться с трудностями транспортировки своих тел – и надеются на эволюцию, которая сделает за них работу после того, как бактериальная “инфекция” приживется на новом месте. Крик и его коллега Лесли Оргел, с которым они это придумали, подразумевали, что вначале бактерии естественным образом эволюционировали на своей планете. Но они вполне могли бы, в духе научной фантастики, добавить немного нанотехнологий вроде молекулярного колеса. Или жгутикового “двигателя”, который мы видим у ризобии и многих других бактерий.

Крик – то ли с сожалением, то ли с облегчением – признает, что его теория направленной панспермии почти ни на чем не основана. Но такая область, находящаяся на границе науки и научной фантастики, представляет собой замечательный “тренажерный зал” для ума. Ведь если иллюзия замысла, которую вызывает в нашем воображении идея естественного отбора, так сильна, возникает вопрос: как мы на практике должны отличать плоды эволюции от спроектированных человеком предметов? Другой молекулярный биолог, Жак Моно, в книге “Случайность и необходимость” задавался вопросом, существуют ли в природе подлинные примеры неупрощаемой сложности: сложные структуры, собранные из частей, каждая из которых необходима для целого? И если да, не указывает ли это на существование некоего высшего разума – например, более древней и развитой, чем наша, инопланетной цивилизации?

Возможно, когда-нибудь мы обнаружим подобный пример. Однако жгутиковый “двигатель” на эту роль не подходит. Как и в случае многих других примеров якобы неупрощаемой сложности (глаз и так далее), бактериальный жгутик оказался упрощаемым. Кеннет Миллер из Брауновского университета опроверг утверждение, будто составные части

жгутикового “двигателя” не имеют других функций. Например, он указывает, что у многих паразитических бактерий есть механизм для введения химических веществ в клетку хозяина – секреторная система III типа. Она использует набор белков, которые представлены в жгутиковом “двигателе”, но в секреторной системе III типа они используются не для обеспечения вращательных движений, а для создания отверстия в клеточной стенке хозяина. Миллер заключает:

Секреторная система III типа делает свое подлое дело, используя несколько белков из основания жгутика. С эволюционной точки зрения такая взаимосвязь ничуть не удивительна. В сущности, вполне логично, что эволюционные процессы с их оппортунизмом будут смешивать и подбирать белки для выполнения новых функций. Однако идея неупрощаемой сложности говорит о том, что это невозможно. Если жгутик на самом деле неупрощаем, то удаление всего одной его части, не говоря уже о десяти или пятнадцати, должно превратить остальные в “нефункциональные по определению”. И все же секреторная система III типа вполне функциональна, хотя в ней отсутствует большая часть компонентов жгутика. Для нас секреторная система III типа представляет мало приятного, но для бактерий, у которых она есть, это по-настоящему ценный биохимический механизм.

Наличие секреторной системы III типа у широкого спектра бактерий указывает на то, что отдельные части “неупрощаемо сложного” жгутика вполне могут выполнять важную биологическую функцию. А поскольку естественный отбор явно благоприятствует этой функции, утверждение о том, что части жгутика функциональны лишь в составе целого, неверно. А это значит, что довод к пользе спроектированного жгутика не имеет смысла.

Негодование Миллера по поводу теории “разумного замысла” подпитывается из неожиданного источника: его глубоких религиозных убеждений, которые полнее отражены в его книге “В поисках бога Дарвина”. Бог Миллера (а может, и самого Дарвина) – это бог существование которого проявляется в базовых законах природы (точнее, он им тождественен). По мнению Миллера, попытки креационистов доказать существование бога с помощью малопривлекательных “доводов к личному неверию” дают обратный эффект: складывается впечатление, что бог своенравно нарушает свои же законы. А для тех, кто, подобно Миллеру, обладает глубоко продуманными религиозными взглядами, это подлое и унижительное богохульство.

Я, человек нерелигиозный, с удовольствием подкреплю аргумент Миллера собственным. На мой взгляд, идея разумного замысла если не богохульна, то несет печать умственной лености. Представьте разговор сэра Эндрю Хаксли и сэра Алана Ходжкина. Оба в свое время были президентами Королевского общества и получили Нобелевскую премию (одну на двоих) за модель молекулярной биофизики нервного импульса.

– Говорю вам, Хаксли, это сложнейшая проблема. Я не понимаю, что такое нервный импульс, а вы?

– Да, Ходжкин, и я не понимаю. А дифференциальные уравнения для этих импульсов – вообще кошмар. Почему бы не бросить это и не просто сказать, что

нервный импульс передается посредством нервной энергии?

– Отличная идея, Хаксли! Давайте черкнем письмо в “Нейчур” (всего-то одна строчка), а потом займемся чем-нибудь полегче.

Старший брат Эндрю Хаксли, Джулиан, сходным образом высмеивал витализм Анри Бергсона: писал, что объяснять жизнь идеей *elan vital* [фр. *жизненный порыв*] Бергсона – все равно что утверждать: поезд движется благодаря еіапокомотиву. Однако гипотеза направленной панспермии не страдает пороком умственной лености (Миллер бы сказал о богохульстве). Ведь Крик говорил о сверхчеловеческом, а не сверхъестественном замысле: разница существенная. По Крику, сверхчеловеческие разработчики бактерий и способов заселения Земли этими бактериями сами эволюционировали в ходе некоего аналога земного естественного отбора. Важно понимать, что Крик всегда пытается отыскать то, что Дэниел Деннет называет “подъемным краном”, и никогда не довольствуется, как Бергсон, “крюком” с небес.

Основной способ опровержения аргумента неупрощаемой сложности заключается в демонстрации того, что некая якобы неупрощаемая сложная сущность – жгутиковый “двигатель”, каскад реакций свертывания крови, цикл Кребса, что угодно еще – на самом деле является упрощаемой. Во всех этих случаях нужно просто доказать, что субъективное неверие было ошибочным. Кроме того, не нужно забывать: если мы не можем детально описать путь, которым могла эволюционировать сложность, это еще не повод говорить, что такая сложность сверхъестественна. Потому что это либо богохульство, либо обычная умственная леность – кому как нравится.

Но есть и другое опровержение: гипотеза “арки и строительных лесов” Грэма Кернс-Смита. Правда, он применял эту гипотезу в другом контексте, но здесь его доводы тоже уместны. Арка неупрощаема в том смысле, что, если удалить ее часть, все развалится. Однако ее можно построить постепенно с помощью строительных лесов. Если впоследствии мы уберем леса, это не даст нам права наделять каменщиков сверхъестественными способностями.

Жгутиковый “двигатель” обычен для бактерий. Ризобии (*Rhizobium*) выбраны на роль рассказчика лишь затем, чтобы продемонстрировать удивительное многообразие бактерий. Фермеры выращивают бобовые (*Leguminosae*) по одной простой причине: они могут поглощать азот (самый распространенный газ в атмосфере) из воздуха, а не в виде соединений азота в почве. Но связыванием атмосферного азота и преобразованием его в доступные соединения занимаются не сами бобовые. Это делают симбиотические бактерии, в частности ризобии. Эти бактерии живут в узелках, находящихся на корнях растений и явно предназначенных для них.

Такой “контракт” с бактериями на оказание биохимических услуг – чрезвычайно распространенное явление среди животных и растений.

Рассказ Таq

Итак, мы встретили практически все существующие формы жизни. Теперь можно окинуть взглядом открывшееся разнообразие. На самом глубоком уровне разнообразие жизни является химическим. Профессии, которыми владеют наши пилигримы, охватывают широкий диапазон навыков в области химии. И самый широкий спектр демонстрируют бактерии, включая архей. Бактерии – главные химики на планете. Даже химия наших собственных клеток во многом заимствована у бактериальных гастарбайтеров – а ведь это малая часть того, на что способны бактерии. С химической точки зрения мы сильнее похожи на некоторые бактерии, чем некоторые бактерии – друг на друга. Если уничтожить все живое, кроме бактерий, жизнь сохранит значительную часть своего разнообразия – по крайней мере, в химическом отношении.

На роль рассказчика я пригласил бактерию *Thermus aquaticus* (она известна молекулярным биологам как *Taq*). *T. aquaticus*, как видно из ее названия, живет в воде. В очень горячей воде. Как мы убедились на рандеву № 38, многие археи являются термофилами и гипертермофилами, хотя они не имеют монополии на такой образ жизни. Термофилы и гипертермофилы – не таксономические категории, а скорее что-то вроде профессий или гильдий, вроде чосеровских Студента, Мельника и Врача. Они живут там, где никто другой жить не может: в очень горячих источниках Роторуа и Йеллоустонского парка, в жерлах вулканов срединно-океанических хребтов. *T. aquaticus* – эубактерия-гипертермофил. Она выживает в почти кипящей воде, хотя предпочитает более комфортную температуру: 70 °C или около того. Впрочем, мировой рекорд принадлежит не ей: некоторые глубоководные археи живут при температуре до 115 °C, что гораздо выше нормальной точки кипения воды.

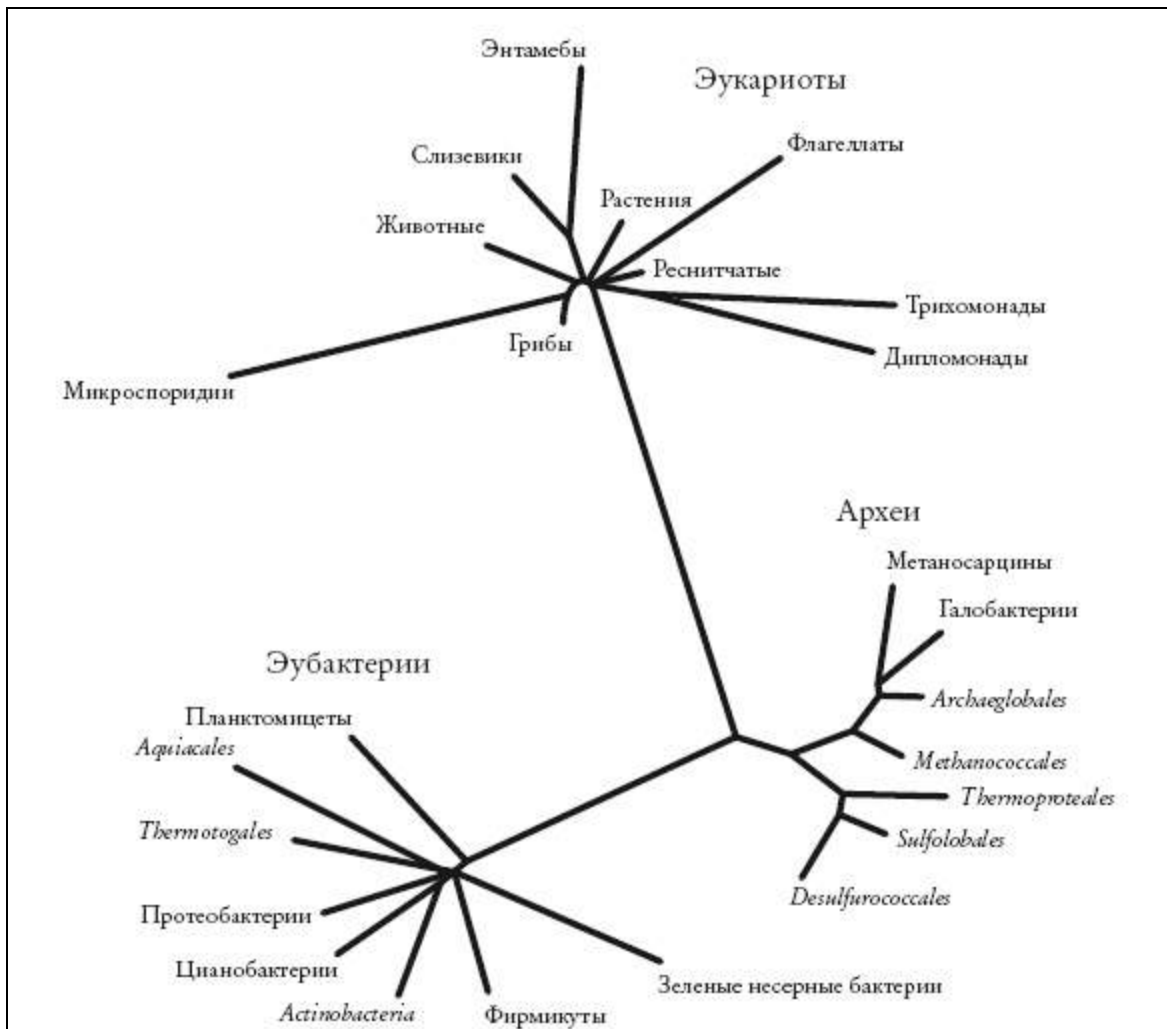
Молекулярным биологам *T. aquaticus* интересна тем, что выступает источником фермента репликации ДНК, известного как *Taq*-полимераза. Конечно, ферменты для репликации ДНК есть у всех организмов, однако у *T. aquaticus* он выдерживает температуры, близкие к точке кипения воды. Ученым это оказалось очень удобно: самый простой способ подготовить ДНК к репликации – это нагреть ее, чтобы разделить на две нити. Многократное нагревание и охлаждение раствора, содержащего ДНК и *Taq*-полимеразу, позволяет реплицировать (“амплифицировать”) даже ничтожные количества исходной ДНК. Этот метод называется *полимеразной цепной реакцией* (ПЦР).

Известность, которую *T. aquaticus* приобрела в качестве волшебника, является достаточным основанием для того, чтобы доверить ей этот рассказ. Впрочем, это не единственная причина, по которой нам подходит *T. aquaticus*. Она относится к небольшой группе бактерий, известных как галобактерии (*Halobacteria*). По мнению Тома Кавалир-Смита (см. рандеву № 39), галобактерии вместе с зелеными несернистыми бактериями являются самой ранней ответвившейся бактериальной группой. Если так, то они самые дальние родственники всех остальных форм жизни.

Согласно такой точке зрения, *T. aquaticus* и родственные ей бактерии – настоящие маргиналы. У других бактерий есть общий предок, который объединяет их с остальными живыми существами. Но только не у *T. aquaticus*. Если гипотеза в дальнейшем подтвердится, это будет означать вот что. Как любую бактерию можно использовать для укоренения филогенетического древа всех остальных живых существ, так и *T. aquaticus* можно

использовать для укоренения филогенетического древа всех остальных бактерий. Правда, пока особый статус *T. aquaticus* не получил надежных доказательств. Но мы можем не сомневаться в том, что основная доля разнообразия жизни на фундаментальном химическом уровне приходится на микробов, подавляющее большинство которых – бактерии. А поскольку разнообразие жизни в основном касается ее химических аспектов, историю об этом разнообразии должна рассказывать именно бактерия. Так что пусть это будет *T. aquaticus*.

Традиционно – и по понятным причинам – мы смотрим на все с точки зрения крупных животных. Мы относим живое к растительному или животному царствам, и отличие кажется нам вполне очевидным. Прежде грибы считались растениями, потому что они, как правило, живут на одном месте и не убегают от нас. До XIX века мы даже не подозревали о существовании бактерий. А когда ученые впервые увидели их в микроскоп, они не знали, как их классифицировать. Одни считали их крошечными растениями, другие – крошечными животными. Третьи относили светопоглощающих бактерий к растениям (“сине-зеленые водоросли”), а остальных – к животным. Примерно так же поступили с “протистами” – одноклеточными эукариотами, которые не относятся к бактериям и гораздо крупнее их. Зеленых протистов назвали протофитами (*Protophyta*), а остальных – протозоями (*Protozoa*). Самый известный пример протозоя – амеба, которую когда-то считали чуть ли не великим предком всей жизни на Земле. Как мы ошибались! Ведь амеба с точки зрения бактерий почти неотличима от людей.



Фундаментальные ветвления на древе жизни. Филогенетическая схема, построенная по молекулярным данным. Gribaldo and Philippe [113].

Однако это было тогда, когда существ классифицировали по их внешним признакам. А по внешним признакам бактерии гораздо менее разнообразны, чем животные или растения, и вполне понятно, почему их считали примитивными. Однако все изменилось, когда для классификации стали использовать молекулярные данные и мы ознакомились со спектром биохимических “профессий” микробов.

Если мы считаем группы животных и растений царствами, мы должны признать, что существуют десятки микробных “царств”, уникальность которых дает им полное право на такой статус. На диаграмме изображена лишь верхушка айсберга. Сюда не попали некоторые глубоко укорененные ветви. Кроме того, здесь представлены лишь те существа, которые живут в доступных местах и могут быть культивированы в лаборатории. А ведь если мы соберем всю ДНК из пока не известных нам мест, мы найдем новые микробные царства. Животные, растения и грибы представляют три небольших ветви на древе жизни. Эти три царства отличает то, что относящиеся к ним организмы – крупные и состоят из множества клеток. Другие царства почти целиком состоят из микроорганизмов. Так почему бы не объединить их в одно микробное царство, которое будет иметь тот же статус, что и каждое из трех царств многоклеточных? Одна из причин, почему мы не можем так поступить, такова: на биохимическом уровне многие из микробных царств столь же сильно отличаются друг от друга и от “большой тройки”, как и три царства многоклеточных – между собой.

Нет смысла спорить, сколько царств: двадцать или сто. Однако из диаграммы видно, что многочисленные царства делятся на три сверхцарства, или *домена*, по терминологии Карла Везе. Первый – наш собственный домен эукариот, в компании которых мы провели большую часть пути. Второй – это археи. К ним относятся микробы, с которыми мы встретились на randevу № 38 и которые, согласно устаревшим представлениям, группировались с третьим доменом – настоящими (то есть эу-) бактериями. Представители этого домена присоединяются к нам на последнем randevу. Между прочим, это честь – разделить путь с вездесущими и самыми эффективными машинами по распространению ДНК.

Сама диаграмма, конечно, построена на основе признаков, которые мы можем увидеть или потрогать. Чтобы сравнить группу организмов, мы должны выбрать признаки, которые есть у всех. Мы не можем использовать для сравнения ноги, если у большинства видов их нет. Ноги, головы, листья, ключицы, корни, сердца, митохондрии: все это присутствует далеко не у всех живых существ. А вот наличие ДНК – универсальный признак, и в ней есть некоторое количество генов, которые имеют все живые существа – за единичными исключениями. Именно эти гены подходят для сравнения.

И, возможно, лучший пример – гены, с помощью которых образуются рибосомы.

Рибосомы – это клеточные “машины”, которые считывают информацию РНК (транскрибированных с генов ДНК) и синтезируют белки. Рибосомы жизненно необходимы всем клеткам и присутствуют во всех них. Сами они в основном построены из рибосомальной РНК (рРНК) и совершенно не похожи на “ленты” РНК, которые считывают рибосомы, синтезируя белок. Гены ДНК кодируют рРНК. Последовательность рРНК может быть считана либо непосредственно, либо в виде ДНК, которая ее кодирует: рДНК. У всех организмов есть рДНК, но используется она не только поэтому. Она почти одинакова у всех существ, чтобы было что сравнивать, но не идентична. Применив к рДНК методы, о которых мы говорили в “Рассказе Гиббона”, можно нарисовать древо жизни и оценить

эволюционные расстояния в пределах трех основных доменов или даже между ними. Однако нужно соблюдать осторожность: рДНК крайне уязвима для эффекта “притяжения длинных ветвей” и подобных ловушек. Но, призвав на помощь другие гены и используя редкие геномные изменения – вставки и делеции больших участков ДНК, – мы добьемся успеха. Конечно, некоторые ветви на древе будут ненадежны – особенно среди эубактерий, что объясняется их склонностью к обмену участками ДНК (с этой проблемой мы не сталкивались ни у одной из эукариотических групп). Впрочем, ученым удалось обнаружить группу бактериальных генов, которые редко обмениваются ДНК. Надеюсь, однажды мы сможем установить достоверный порядок ветвления на древе жизни. Я этого очень жду.

Таксономическое расстояние, которое мы измеряем, сравнивая геномы, – один из способов изучить многообразие жизни. Другой способ – рассмотреть разнообразие жизненных форм, спектр “профессий” пилигримов. На первый взгляд, бактерии в этом отношении более однородны, чем, например, лев и буйвол или крот и коала. Для таких крупных животных, как мы, раскапывание земли в поисках червей кажется отличным от жевания листьев эвкалипта. Однако с химической точки зрения – то есть с точки зрения бактериального рассказчика – все кроты, коалы, львы и буйволы делают одно и то же: получают энергию путем расщепления сложных молекул, синтезированных за счет солнечной энергии, полученной растениями. Коалы и буйволы едят растения. Львы и кроты едят животных, которые питаются растениями.

Первоисточник внешней энергии – Солнце, и оно (посредством симбиотических зеленых бактерий, живущих в растительных клетках) – единственный производитель энергии, которой пользуется все живое. Энергию Солнца собирают “солнечные панели” – листья, и используется она для синтеза растениями органических соединений, например сахара и крахмала. Впоследствии, через ряд реакций синтеза и расщепления, солнечная энергия поступает ко всем остальным существам. Поток энергии от Солнца проходит через все живое и идет к растениям, травоядным, хищникам, падальщикам. На каждом этапе – и не только при переходе от одного существа к другому, но и от одного биохимического этапа к другому – энергия теряется. Некоторая ее часть неизбежно рассеивается в виде тепла. Без притока энергии от Солнца жизнь на Земле замерла бы – так гласят учебники.

В целом это верно. Но авторы учебников забывают о бактериях и археях. Изобретательный химик может предложить схемы, которые не начинались бы с Солнца. А если такая схема существует, бактерии с высокой вероятностью придумали ее первыми: возможно, даже раньше, чем начали использовать солнечную энергию (минимум 3 млрд лет назад). Жизни необходим внешний источник энергии, однако это не обязательно Солнце. Среди таких источников – водород, сероводород, некоторые соединения железа.

Предоставим слово *T. aquaticus*:

Взгляните на жизнь нашими глазами – и вы, эукариоты, перестанете задирать нос. Вы, двуногие обезьяны, и вы, бесхвостые землеройки, и вы, сушеные лопастеперые рыбы, и вы, позвоночные черви, и вы, губки с Лох-генами! Вы – новички в нашем районе, вы, едва различимые в толпе, вы – просто пена на поверхности бактериальной жизни. Даже клетки, из которых вы состоите, суть колонии бактерий, делающих то же, чему мы научились миллиард лет назад. Мы были здесь до вас, и мы останемся здесь, когда вас не будет.

Наш “Кентербери” исполнен тайн. В этой точке эволюции появилась жизнь, однако лучше было бы назвать ее точкой происхождения наследственности. Сама жизнь не имеет четкого определения – это факт, который противоречит интуиции и традиции. Пророк (Иезекииль 37), которому повелели спуститься в “долину сухих костей”, отождествляет жизнь с дыханием. Я не могу удержаться от того, чтобы не процитировать отрывок (“кость с костью своею” – замечательный пример языковой экономии):

Я изрек пророчество, как повелено было мне; и когда я пророчествовал, произошел шум, и вот движение, и стали сближаться кости, кость с костью своею.

И видел я: и вот, жилы были на них, и плоть выросла, и кожа покрыла их сверху, а духа не было в них.

Тогда сказал Он мне: изреки пророчество духу, изреки пророчество, сын человеческий, и скажи духу: так говорит Господь Бог: от четырех ветров приди, дух, и дохни на этих убитых, и они оживут.

Дух, конечно, так и поступил. Великое войско ожило и поднялось на ноги. Дыхание, по Иезекиилю, и отличает мертвое от живого. Дарвин говорил об этом в финале “Происхождения видов”:

Таким образом, из борьбы в природе, из голода и смерти непосредственно вытекает самый высокий результат, какой ум в состоянии себе представить, – образование высших животных. Есть величие в этом воззрении, по которому жизнь с ее различными проявлениями Творец первоначально *вдохнул* (курсив мой. – Р. Д.) в одну или ограниченное число форм; и между тем как наша планета продолжает вращаться согласно неизменным законам тяготения, из такого простого начала развилось и продолжает развиваться бесконечное число самых прекрасных и самых изумительных форм.

Дарвин справедливо изменил порядок событий у Иезекииля. Сначала явилось дыхание жизни, подготовившее условия, в которых в конце концов появились кости и сухожилия, плоть и кожа. Кстати, Творца в первом издании “Происхождения видов” Дарвин не поминал. Он появился лишь во втором издании, вероятно в виде подачи религиозному лобби. Позднее Дарвин посетовал в письме своему другу Джозефу Гукеру:

Но я уже давно сожалею, что уступил общественному мнению и употребил выражение Пятикнижия – “сотворение”, под которым я на самом деле только подразумеваю “появление” вследствие какого-то совершенно неизвестного нам процесса. Суший вздор – рассуждать сейчас о происхождении жизни; с тем же успехом можно было бы рассуждать о происхождении материи.

Вероятно, Дарвин (на мой взгляд, справедливо) считал происхождение примитивной жизни *относительно* легкой проблемой по сравнению с той, которую ему удалось решить: как жизнь, однажды возникнув, становилась все разнообразнее и сложнее, породив иллюзию

замысла. Однако позднее (в другом письме Гукеру) Дарвин рискнул высказать предположение о “совершенно неизвестном процессе”, с которого все началось. Он пришел к этому, раздумывая, почему жизнь не возникает снова и снова.

Часто говорят, что условия для образования первого живого организма существуют сейчас и, вероятно, существовали всегда. Но если (какое немаленькое если!) мы предположим, что в каком-нибудь маленьком теплом пруду, со всякими родами аммония и фосфорными солями, светом, теплом и электричеством и так далее, образовалась химическая смесь протеина, готовая к более сложным изменениям, то в настоящее время такая материя будет немедленно поглощена или впитана, что не могло бы произойти до того, как были образованы живые существа.

Теорию самозарождения жизни экспериментально опроверг Пастер, и не так давно. Долго считалось, что в гниющем мясе самозарождаются личинки, из морских уток (*goose barnacles*) получают гусята, а в грязном белье, хранящемся вместе с пшеницей, “выбраживают” мыши. В искаженном виде теорию самозарождения поддержала церковь (которая, как и во многом другом, следовала за Аристотелем): по крайней мере, с ретроспективной точки зрения, самозарождение было таким же вызовом божественному сотворению, как и эволюция. Мысль о том, что мухи или мыши могут зарождаться самопроизвольно, сильно недооценивает то великое достижение, которым на самом деле является сотворение мух или мышей. А ведь это, может решить кто-нибудь, оскорбление Творца! Однако люди с ненаучным складом ума не в состоянии понять, насколько сложны и в сущности невероятны муха или мышь. Дарвин, пожалуй, первым осознал масштаб ошибки.

Еще в 1872 году в письме Уоллесу, одновременно открывшему естественный отбор, Дарвин поделился своим скептицизмом относительно “самозарождения коловраток и тихоходок” (о нем говорилось в книге Уоллеса “Истоки жизни”, которая в остальном очень нравилась Дарвину) и, как обычно, попал в точку. Коловратки и тихоходки – сложные жизненные формы, прекрасно приспособленные к условиям, в которых они живут. В их случае самозарождение означало бы, что они стали приспособленными и сложными “благодаря счастливому стечению обстоятельств, а в это я не могу поверить”. Стечения обстоятельств такого масштаба Дарвин (и церковь – по другим причинам) отрицал. Сутью его теории было и остается следующее: адаптивная сложность возникает как череда медленных изменений. При этом ни один из этих шагов не может быть настолько длинным, чтобы для его объяснения потребовалась случайность. Теория Дарвина, разделив случайность на шажки, поставляющие необходимые для отбора вариации, представляет собой единственный реалистичный способ объяснения жизни случайностью. Если бы коловратки могли возникнуть так, труды Дарвина были бы ненужными.

Однако естественный отбор должен был с чего-то начаться. В этом смысле – и только в этом! – должно было произойти нечто вроде самозарождения, и, может быть, не однажды. Самое замечательное в работе Дарвина то, что от единственного самозарождения, которое нам нужно постулировать, не требуется ничего сложного, вроде личинки или мыши. От него требуется только... вот мы и подобрались к сути проблемы. Если не дыхание, то какой компонент запустил естественный отбор, который после миллионов лет кумулятивной эволюции привел к появлению личинок, мышей и человека?

События эти таятся во мраке “Кентербери”. Но мы можем дать нашему ключевому элементу название, которое будет отражать его суть: наследственность. Мы должны искать не происхождение жизни, туманное и неопределенное, а происхождение наследственности – настоящей наследственности. А это нечто точное.

Огонь как символ жизни соперничает с дыханием. Когда мы умираем, *искра жизни* гаснет. Наши предки, “приручившие” огонь, возможно, считали его живым существом или даже богом. Глядя на огонь и тлеющие угли – особенно ночью, когда костер согревал их и защищал от хищников, – говорили ли они мысленно с этим пляшущим духом? Огонь живет, пока мы даем ему пищу. Огонь дышит, и мы можем задушить его, перекрыв воздух, или утопить его в воде. Пожар сжигает лес, гоня перед собой животных с быстротой и безжалостностью волков, преследующих добычу по горячим (в буквальном смысле) следам. Как и в случае волков, наши предки могли поймать “детеныша” пламени и оставить его у себя как полезное домашнее животное: приручить его, кормить и убирать пепел. Прежде чем было открыто искусство добывания огня, люди научились менее сложному искусству его поддерживать. Возможно, “побеги” огня носили в горшках для обмена с соседями, у которых огонь потух.

Затем люди могли заметить, что лесной пожар порождает дочерние костры, разбрасывая искры и тлеющие угли – как одуванчиковый пух на ветру. Возможно, философски настроенные представители *Homo ergaster* решили, что огонь не может самозарождаться, но всегда происходит от родительского огня: лесного пожара на равнине или домашнего очага. В этом случае первые палочки для добывания огня должны были разрушить их картину мира.

Может быть, наши предки даже представляли себе огонь в виде популяции размножающихся лесных пожаров и прослеживали родословную домашних костров, берущую начало от пылающего предка, приобретенного у некоего далекого племени. И все же это нельзя назвать настоящей наследственностью. Почему? Разве размножения и родословной недостаточно для того, чтобы постулировать наследственность? Нет, и огонь объясняет нам, почему.

Истинная наследственность подразумевала бы, что наследуется не сам костер, а *вариации* костра. Некоторые костры ревут, другие потрескивают, некоторые шипят, дымят, рассыпают искры. У некоторых пламя имеет синеватый или зеленоватый оттенок. Если бы наши предки присмотрелись к своим одомашненным волкам, они бы заметили большую разницу между породами собак и породами костров. У собак подобное порождает подобное. Хотя бы некоторые из признаков, отличающих конкретную собаку от любой другой, были унаследованы ею от родителей. Конечно, кое-что приходит и со стороны: с пищей, болезнями и несчастными случаями. У огня же все вариации обусловлены окружающей средой: ни одна из них не передается по наследству от предковой искры. Все зависит от качества топлива, направления и силы ветра, от свойств очага, от примесей меди и калия, которые придают сине-зеленый и сиреневый оттенок желтому натриевому пламени. В отличие от собак, ни одно из качеств взрослого костра не унаследовано от породившей его искры. Синие костры не порождают синие костры. Потрескивающие костры не наследуют свое потрескивание от родительского костра, давшего предковую искру. Костры – пример воспроизводства без наследственности.

Возникновение жизни было возникновением истинной наследственности, можно даже сказать – возникновением первого гена. Под первым геном, спешу заметить, я не имею в

виду первую молекулу ДНК. Никто не знает, был ли первый ген построен из ДНК (держу пари, что нет). Под первым геном я подразумеваю первый репликатор. Это структура, например молекула, которая способна копировать сама себя. А поскольку при копировании неизбежно возникают ошибки, популяция приобретает разнообразие. Суть наследственности в том, что репликатор больше похож на то, с чего он скопирован, чем на случайного представителя популяции. Возникновение первого репликатора было не самым вероятным событием, но произойти оно должно было лишь однажды. Потомки первого репликатора сами поддерживали свое существование и в итоге, посредством дарвиновской эволюции, дали начало жизни.

Участок ДНК или, при определенных условиях, участок соответствующей ей молекулы РНК – истинный репликатор. Как компьютерный вирус. Или “письма счастья”. Но все эти репликаторы нуждаются в сложном аппарате, поддерживающем их существование. ДНК нужна клетка, укомплектованная готовыми биохимическими механизмами, приспособленными для чтения и копирования кода ДНК. Компьютерному вирусу нужен компьютер, имеющий канал связи с другими компьютерами, сконструированными инженерами и работающими согласно закодированным инструкциям. “Письма счастья” нуждаются в достаточном числе идиотов, чей мозг позволяет им хотя бы читать. Уникальность самого первого репликатора – того, что зажег искру жизни, – в том, что он не был снабжен необходимым для существования аппаратом. Первый репликатор работал *de novo*, с нуля, беспрецедентно и без какой-либо помощи извне, не считая законов химии.

В возникновении репликации, несомненно, участвовал некий катализатор. Это вещество, которое ускоряет химическую реакцию, однако само не расходуется. Вся биохимия основана на катализируемых реакциях, и катализаторами обычно выступают крупные молекулы белка – ферменты. Типичный фермент имеет в трехмерной структуре углубления определенной конфигурации, которые служат приемниками для компонентов химической реакции. Фермент выстраивает эти компоненты в определенном порядке, образуя с ними временную химическую связь, и соединяет их попарно с точностью, которой вряд ли можно было добиться путем свободной диффузии.

Катализаторы в ходе химической реакции не расходуются, но могут синтезироваться. Автокаталитическая реакция – это реакция, которая синтезирует свой катализатор. Начинается она неохотно, но, однажды начавшись, все быстрее набирает обороты – подобно лесному пожару, обладающему некоторыми свойствами автокатали-тической реакции. Строго говоря, огонь – не катализатор. Но он также самовоспроизводится. С химической точки зрения горение – это процесс окисления, в котором выделяется тепло и который требует тепла для преодоления пороговой черты. Однажды начавшись, этот процесс продолжается в виде цепной реакции, поскольку в ходе него вырабатывается тепло, необходимое для возобновления горения. Другая известная цепная реакция – атомный взрыв, но в этом случае реакция не химическая, а ядерная. Наследственность возникла со случайным запуском автокаталитического или другого самовоспроизводящегося процесса. После этого она быстро набрала обороты и распространилась, как огонь, приведя к появлению естественного отбора и всего, что за ним последовало.

Наши тела тоже окисляют углеродосодержащее горючее, чтобы получить тепло. Но в данном случае окисление не переходит в горение, потому что каждый этап процесса контролируется и энергия не рассеивается в форме неконтролируемого тепла. Такая управляемая химия, или метаболизм, является столь же универсальной особенностью жизни,

как наследственность. Теории происхождения жизни должны принимать во внимание как наследственность, так и метаболизм, но некоторые авторы неверно расставляют приоритеты. Они пытаются построить теорию самозарождения метаболизма и надеются, что она каким-то образом сможет объяснить наследственность. Тем самым они уподобляют наследственность полезным приспособлениям, которые создает метаболизм, а это неверно. Наследственность должна быть на первом месте, потому что до наследственности само понятие “полезности” не имело смысла. Без наследственности и, следовательно, без естественного отбора не может быть ничего “полезного” или “бесполезного”. Понятие полезности может возникнуть лишь с появлением естественного отбора наследственной информации.

Самыми ранними из теорий происхождения жизни, до сих пор сохранивших свою значимость, являются теории Александра Опарина и Дж. Б. С. Холдейна, независимо выдвинутые в 20-х годах. Авторы обеих теорий уделили основное внимание метаболизму, а не наследственности. Оба подчеркивали тот важный факт, что до возникновения жизни атмосфера Земли должна была быть *восстановительной* (в атмосфере отсутствовал свободный кислород), иначе жизнь не смогла бы появиться. Органические соединения (соединения углерода) в присутствии свободного кислорода легко сгорают или окисляются до углекислого газа. Сейчас это кажется странным: без кислорода мы не проживем и пары минут. Но жизнь не могла возникнуть на планете со свободным кислородом в атмосфере. Как я говорил, для самых древних наших предков кислород был ядом. Все, что мы знаем о других планетах, указывает на то, что первоначально атмосфера Земли почти наверняка была восстановительной. Свободный кислород появился позднее – как отход жизнедеятельности зеленых бактерий, сначала свободноживущих, а после включенных в клетки растений. В некоторый момент у наших предков появилась способность справляться с кислородом, а позднее они стали от него зависеть.

Кстати, тезис о том, что кислород образуют зеленые растения и водоросли, – чрезмерное упрощение. Да, растения выделяют кислород. Но после смерти растения химические реакции, сопровождающие его разложение и эквивалентные сгоранию его углеродсодержащих структур, приводят к поглощению кислорода, равного по объему *всему* кислороду, синтезированному этим растением за всю жизнь. Общее количество кислорода в атмосфере осталось бы таким же, если бы не одна деталь: не все погибшие растения разлагаются. Некоторые откладываются в виде угля (или его аналогов), выходя из круговорота. Если бы люди сожгли все ископаемое топливо, большая часть атмосферного кислорода заменилась бы углекислым газом, и атмосфера вернулась бы в исходное состояние. Конечно, в ближайшем будущем это вряд ли произойдет. Однако не стоит забывать, что единственная причина, благодаря которой мы располагаем кислородом, – то, что большая часть углерода захоронена под землей. Сжигая его, мы действуем на свой страх и риск.

Атомы кислорода всегда присутствовали в атмосфере – но в древности не в свободной форме, а в составе, например, углекислого газа и воды. Сейчас углерод в основном входит в состав живых организмов или – в гораздо большем объеме – горных пород, например мела, известняка и угля, которые представляют собой остатки некогда живых существ. В “Кентербери” эти атомы углерода в основном находились в атмосфере в составе соединений, например углекислого газа и метана. Азот, основной компонент нынешней атмосферы, в восстановительной атмосфере вместе с водородом входил в состав аммиака.

Опарин и Холдейн поняли, что восстановительная атмосфера была благоприятной для спонтанного синтеза простых органических соединений. Холдейн писал:

Сейчас, когда ультрафиолетовые лучи воздействуют на смесь воды, углекислого газа и аммиака, синтезируется множество органических веществ, включая сахара и, по-видимому, некоторые из материалов, из которых получились белки. Этот факт был продемонстрирован Бэйли и коллегами в лаборатории в Ливерпуле. В современном мире такие вещества, находясь в свободном состоянии, разлагаются – то есть разрушаются микроорганизмами. Но до возникновения жизни они должны были накапливаться, пока примитивные океаны не достигли консистенции горячего разбавленного бульона.

Это написано в 1929 году, более чем за двадцать лет до известного эксперимента Стэнли Миллера и Гарольда Юри (который, как можно подумать со слов Холдейна, был своего рода повторением эксперимента Бэйли). Однако Эдвард Ч. С. Бэйли не изучал происхождение жизни. Его интересовал фотосинтез, а целью был поставлен синтез сахара с помощью ультрафиолетовых лучей, направленных на воду с растворенным углекислым газом, в присутствии катализатора – железа или никеля. Именно Холдейн, а не Бэйли, предвидел нечто подобное эксперименту Миллера – Юри и приписал его Бэйли.

Вот что сделал Миллер под руководством Юри. Он взял две колбы, поставил одну над другой и соединил двумя трубками. В нижней находилась нагретая вода, имитирующая первобытный океан. Верхняя представляла собой модель первобытной атмосферы (метан, аммиак, водяной пар и водород). Через одну трубку пар поднимался от “океана” в “атмосферу”. Вторая трубка шла из “атмосферы” в “океан”. По пути она проходила через искровую камеру (“молнии”) и камеру охлаждения, где пар конденсировался, образуя “дождь”, который пополнял “океан”.

Всего неделю спустя океан приобрел желто-коричневый цвет. Как и предсказывал Холдейн, раствор превратился в “бульон” из органических соединений, среди которых было не менее семи аминокислот – главных структурных элементов белков. Три из семи аминокислот (глицин, аспарагиновая кислота и аланин) входили в список из двадцати аминокислот, присутствующих у живых существ. Позднейшие подобные эксперименты, в которых углекислый или угарный газ заменялись метаном, показали сходные результаты. Таким образом, мы можем с уверенностью сказать, что биологически важные небольшие молекулы, включая аминокислоты, сахара и, что особенно важно, структурные элементы ДНК и РНК, могут спонтанно образовываться в лабораторных моделях первобытной Земли Опарина – Холдейна.

До Опарина и Холдейна ученые, размышлявшие о происхождении жизни, предполагали, что первыми организмами были растения – возможно, зеленые бактерии. Ведь люди привыкли думать, что жизнь зависит от фотосинтеза (синтеза органических соединений за счет энергии солнечного света, который сопровождается выделением кислорода). Опарин и Холдейн, выдвинувшие идею восстановительной атмосферы, предположили, что растения появились позднее. Древняя жизнь возникла в море уже существовавших органических соединений. То был питательный бульон, и у жизни не было потребности в фотосинтезе – по крайней мере, пока бульон не кончился.

Для Опарина важнейшим рубежом было возникновение первой клетки. Разумеется, у

клеток, как и у организмов, есть важное свойство: они возникают не спонтанно, а лишь от других клеток. Вполне простительно отождествлять возникновение жизни с возникновением первой “клетки” (метаболизатора), а не первого “гена” (репликатора), как это делаю я. Позднее подобный взгляд приобрел физик-теоретик Фримен Дайсон. Большинство современных ученых, в том числе Лесли Оргел из Калифорнии, Манфред Эйген и его коллеги из Германии, Грэм Кернс-Смит из Шотландии (правда, они скорее диссиденты, но это не значит, что их следует сбрасывать со счетов), отдают предпочтение саморепликации – и в хронологическом смысле, и в смысле первостепенности. По-моему, это справедливо.

Какой была бы наследственность, если бы не существовало клеток? Если мы считаем, что для наследственности обязательно нужна ДНК, то этот вопрос сродни задаче о курице и яйце. Ведь ДНК не реплицируется без многочисленных вспомогательных молекул, в том числе белков, а те могут синтезироваться лишь на основе закодированной в ДНК информации. Но тот факт, что ДНК – это основная известная нам самореплицирующаяся молекула, не означает, что в природе не существовало подобных молекул. Кернс-Смит убедительно показал, что первые репликаторы были неорганическими минеральными кристаллами. ДНК вышла на сцену позднее и получила главную роль уже после того, как эволюция жизни сделала возможным генетический захват. Я не буду здесь приводить доводы Кернс-Смита (я отчасти сделал это в книге “Слепой часовщик”). Но есть и более веская причина. Из всего, что я читал, Кернс-Смит лучше всего доказывает первичность репликации и наличие у ДНК некоего предшественника. Об этом предшественнике мы не знаем почти ничего, за исключением того, что он обладал истинной наследственностью. Было бы нехорошо, если бы эти неопровержимые доводы Кернс-Смита стали связаны в сознании людей с куда более спорными и спекулятивными доводами в пользу минеральных кристаллов в качестве предшественников ДНК.

Я ничего не имею против теории минеральных кристаллов, но хочу подчеркнуть первичность репликации и высокую вероятность того, что ДНК переняла свои функции у некоего предшественника. Самый эффективный способ пояснить мою позицию – сразу перейти к другой теории, о том, каким мог быть этот предшественник. РНК безусловно лучше ДНК подходит на роль первого репликатора, и именно ее предлагают на эту роль многие теоретики “мира РНК”. Прежде чем перейти к теории “мира РНК”, поговорим о ферментах. Если репликатор играет главную роль в шоу под названием жизнь, то фермент – это скорее основной партнер, чем актер второго плана.

Жизнь сильно зависит от способности ферментов к виртуозному катализу биохимических реакций. Впервые я услышал о ферментах в школе. Тогда было распространено мнение (на мой взгляд, ошибочное) о том, что науку нужно преподавать на основе жизненных примеров, в связи с чем мы плевали в воду, чтобы продемонстрировать способность фермента амилазы, содержащегося в слюне, расщеплять крахмал и образовывать сахар. В результате складывалось впечатление, что фермент похож на агрессивную кислоту. Примерно так же работают стиральные порошки, содержащие ферменты, которые расщепляют грязь. Однако это разрушительные ферменты, служащие для расщепления крупных молекул. Конструктивные же ферменты участвуют в синтезе крупных молекул из небольших составляющих. Действуют они при этом как “роботы-сводники”.

Клетка содержит раствор тысяч молекул, атомов и ионов. Существует почти бесконечное число способов объединиться друг с другом, однако большинство этих способов не реализуется. Иными словами, в клетке есть широкий диапазон потенциальных

химических реакций, большинство которых никогда не происходит. Теперь представьте лабораторию с сотнями бутылок, надежно закупоренных, чтобы их содержимое могло смешаться лишь тогда, когда этого захочет химик. То есть имеется огромный диапазон потенциальных химических реакций.

Теперь представьте, что вы снимаете все бутылки с полок и выливаете содержимое в бочку с водой. Это, конечно, бессмысленный акт вандализма, однако живая клетка в значительной степени есть такая бочка. Сотни содержащихся в клетке компонентов тысяч потенциальных химических реакций не хранятся в бутылках. Они смешаны, но при этом ожидают, находясь преимущественно в инертном состоянии, пока их не смешают для участия в реакции. Они как бы хранятся в бутылках. Ферменты действуют как сводники или лаборанты. Ферменты умеют распознавать вещества – как радиоприемник, который ловит радиостанции, игнорируя сотни других сигналов.

Допустим, есть некая важная химическая реакция, в которой компонент A соединяется с компонентом B , чтобы образовать Z . В лаборатории мы проведем эту реакцию, достав бутылку с этикеткой A с одной полки, бутылку с этикеткой B с другой и смешав их содержимое в чистой колбе с соблюдением необходимых условий. То есть для осуществления нужной реакции нужно взять две бутылки. В клетке множество молекул A и B , плавающих в растворе среди огромного разнообразия других молекул. Молекулы A и B вполне могут встретиться, но даже при встрече они редко объединяются. В любом случае, встреча их не более вероятна, чем тысячи других комбинаций. Так что теперь мы вводим в клетку фермент под названием абзаза ((ABZ -аза), который предназначен для катализа реакции $A + B = Z$. В клетке миллионы молекул абзазы, и каждая действует как “робот-лаборант”. Каждый лаборант-абзаза захватывает одну молекулу A из смеси свободно плавающих молекул. Затем захватывает одну проплывающую мимо молекулу B . Он удерживает A , придавая молекуле определенное положение. Молекуле B он тоже придает правильное положение, чтобы она могла соединиться с A и создать Z . Кроме того, фермент способен делать и другое (как и лаборант, например, умеет обращаться с мешалкой или бунзеновской горелкой): образовывать временное химическое соединение с A или B , обмениваясь атомами или ионами, которые в итоге возвращаются на места. Таким образом, фермент, как катализатор, не расходуется. В “захватах” фермента образуется молекула Z . После этого “лаборант” выпускает полученную молекулу в раствор и ждет, пока мимо не проплывет следующая молекула A . Фермент захватывает ее, и цикл повторяется.

Если бы “робота-лаборанта” не существовало, свободно плавающая молекула A время от времени сталкивалась бы со свободно плавающей молекулой B в условиях, благоприятных для образования соединения. Но это случайное событие было бы крайне редким – не менее редким, чем столкновения молекул A и B со множеством других потенциальных партнеров. A может столкнуться с C и образовать Y . Или B может столкнуться с D и образовать X . Действительно, небольшие количества Y и X постоянно синтезируются благодаря такому случайному дрейфу. Но в присутствии “лаборанта”, фермента абзазы, все меняется. Благодаря абзазе производство Z приобретает промышленный (с точки зрения клетки) масштаб: типичный фермент многократно увеличивает скорость спонтанной реакции: с миллиона до триллиона. Если бы у нас был другой фермент, ациаза, то A вместо B соединялась бы с C и конвейерным способом образовывала Y . Ведь это те же молекулы A , о которых мы говорили. Они не заключены в бутылку, а свободно плавают в растворе и могут соединиться с B или C , в зависимости от того, какой фермент окажется рядом.

Скорость образования Z и Y , таким образом, зависит, кроме прочего, от того, какое количество каждого из конкурирующих “лаборантов”, абзазы и ациазы, в клетке. А это, в свою очередь, зависит от того, какой из двух генов работает в ядре клетки. В реальности все, конечно, сложнее: молекула абзазы, даже если она есть в клетке, может находиться в инактивированном состоянии. Инактивация может происходить, например, следующим образом: появляется другая молекула и занимает активную “нишу” фермента. То есть “робот-лаборант” как бы оказывается временно закованным в наручники. Раз уж я прибегаю к этой метафоре, придется предупредить читателей, чтобы они не воспринимали “робота-лаборанта” буквально. Конечно, у молекулы фермента нет рук, которые могут захватывать компоненты, например молекулы A – не говоря уже о надевании наручников. У настоящего фермента на поверхности есть участки, которые, например, обладают сродством к молекулам A , или точно соответствуют им по форме, или характеризуются какими-нибудь еще химическими особенностями. И все это сродство можно на время устранить способами, которые напоминают переключение выключателя.

Большинство молекул ферментов представляют собой механизмы, которые умеют синтезировать лишь один продукт: например, сахар или жир; пурин или пиримидин (составные элементы ДНК и РНК) или аминокислоты (двадцать из них представляют собой составные элементы природных белков). Но некоторые ферменты сильнее похожи на программируемые механизмы, требующие использования перфорированной ленты, которая будет указывать им, что делать. Самый замечательный пример такого фермента – рибосома, сложное устройство, построенное из белка и РНК и синтезирующее белок. Рибосома захватывает аминокислоты – составные элементы белков, синтезированные специальными ферментами и свободно плавающие в клетке. Перфолентой служит *информационная РНК* (иРНК). Информационная лента, которая, в свою очередь, является копией геномной ДНК вводит данные в рибосому. По мере того, как лента проходит через “считывающую головку”, соответствующие аминокислоты соединяются в белковую цепь в порядке, зашифрованном на ленте с помощью генетического кода.

В клетке есть набор небольших *транспортных РНК* (тРНК), каждая длиной приблизительно семьдесят нуклеотидов. Каждая тРНК избирательно присоединяется к одному и только одному из двадцати видов природных аминокислот. На другом конце молекулы тРНК находится *антикодон* – триплет, в точности комплементарный короткой последовательности иРНК (кодону), кодирующей конкретную аминокислоту. По мере того, как “лента” иРНК продвигается через “считывающую головку” рибосомы, каждый кодон иРНК связывается с тРНК, несущей подходящий антикодон. В результате аминокислота на другом конце тРНК становится в ряд с другими аминокислотами, прикрепляясь к растущему концу формирующегося белка. После прикрепления аминокислоты тРНК уходит на поиски новой молекулы аминокислоты своего типа, а иРНК тем временем медленно продвигает ленту вперед. Шаг за шагом выстраивается белковая цепь. Удивительно, что одна “лента” иРНК может одновременно работать с несколькими рибосомами. Каждая из рибосом продвигает свою “считывающую головку” вдоль разных участков ленты, и каждая формирует свою копию вновь синтезируемой цепи белка.

Когда новая белковая цепь заканчивается – то есть когда иРНК, вводящая свои данные в рибосому, целиком проходит через “считывающую головку” этой рибосомы, – белок отрывается. Он сворачивается в сложную трехмерную структуру, форма которой обусловлена, в соответствии с законами химии, последовательностью аминокислот в цепи

белка. Эта последовательность, в свою очередь, определяется порядком символов кода и РНК. А порядок символов обусловлен комплементарной последовательностью символов кода ДНК, составляющей главную “базу данных” клетки.

Таким образом, кодированная последовательность ДНК управляет процессами в клетке. Она определяет последовательность аминокислот в каждом белке, от которой зависит его трехмерная структура, которая, в свою очередь, придает этому белку определенные ферментативные свойства. Важно, что контроль при этом может быть косвенным: как мы знаем из “Рассказа Мыши”, гены сами определяют, какие гены и когда должны “включиться” в клетке. Большинство генов в каждой клетке “выключены”. Именно поэтому из всех реакций, которые могли произойти в сосуде со смесью компонентов, в конкретный момент происходят одна-две: те реакции, “лаборанты” для которых в данный момент активны.

Итак, мы разобрались с катализом, ферментами и теперь можем перейти от обычного катализа к случаям автокатализа, который в некотором виде, вероятно, сыграл ключевую роль в возникновении жизни. Вспомните гипотетический пример, в котором молекулы A и B соединяются и образуют молекулу Z под влиянием фермента абзаза. Теперь представьте, что Z – это абзаза. То есть молекула Z имеет такую структуру и химические свойства, которые позволяют ей захватывать одну молекулу A и одну молекулу B , соединять их в правильной ориентации и создавать молекулу Z – точную копию себя самой. В предыдущем примере количество образованных молекул Z определялось количеством абзазы в растворе. Но теперь, когда Z и абзаза – это одна и та же молекула, для начала цепной реакции нужна одна-единственная молекула Z . Первая молекула Z захватывает A и B и соединяет их, образуя вторую Z . Образовавшаяся Z захватывает новые A и B , синтезируя новые молекулы Z . Это и есть автокатализ. При подходящих условиях количество молекул Z будет расти по экспоненте. В контексте возникновения жизни звучит многообещающе!

Конечно, это гипотеза. Однако Джулиус Ребек и его коллеги из Института им. Скриппса в Калифорнии сделали ее теорией. Они изучили некоторые примеры автокатализа в химии. В одном из примеров Z была трехкислотным сложным эфиром аминокаденозина ($AATE$), A – аминокаденозином, B – эфиром пентафторфенила. Реакция происходила не в воде, а в хлороформе. Разумеется, нет смысла запоминать эти детали. Важно то, что продукт этой химической реакции являлся катализатором для себя самого. Первая молекула $AATE$ синтезировалась неохотно, но лишь это происходило, начиналась цепная реакция, и молекулы $AATE$ синтезировали все больше собственных копий. Однако ученые этим не удовлетворились и продолжили серию экспериментов, демонстрирующих истинную наследственность в том смысле, в котором мы ее здесь определяем. Ребек и его коллеги придумали систему, в которой присутствовало несколько вариантов автокатализируемого вещества. Каждый вариант катализировал собственный синтез, используя нужные ему компоненты. Это повышало возможность истинной конкуренции в популяции молекул, демонстрируя настоящую наследственность и примитивную форму дарвиновского отбора.

Конечно, модели Ребека искусственны. Однако его эксперименты прекрасно иллюстрируют принцип автокатализа, согласно которому продукт химической реакции служит катализатором для себя самого. Что-то вроде автокатализа и нужно для возникновения жизни. Могла ли РНК или ее аналог катализировать собственный синтез в условиях ранней Земли – только не в хлороформе, как в модели Ребека, а в воде?

Манфред Эйген, немецкий лауреат Нобелевской премии в области химии, показал, что

эта проблема не из легких. Он обратил внимание на то, что любой процесс саморепликации подвержен вырождению в результате ошибок копирования – мутаций. Представьте популяцию реплицирующихся единиц, в которой каждое событие копирования имеет высокую вероятность ошибки. Чтобы закодированное сообщение могло противостоять разрушительному действию мутаций, по меньшей мере один член популяции в каждом поколении должен быть идентичным своему родителю. То есть если в цепи РНК десять кодовых единиц (“букв”), средняя частота ошибок на “букву” должна быть меньше десятой доли: тогда можно ожидать, что по крайней мере у некоторых членов нового поколения окажется комплект из десяти правильных “букв” кода. Но если доля ошибок больше, в каждом поколении код будет вырождаться просто в результате накопления мутаций, независимо от того, насколько сильно давление отбора. Это называют “катастрофой ошибок”. Катастрофы ошибок в геномах – главная тема любопытной книги Марка Ридли “Демон Менделя”. Однако нас сейчас интересует катастрофа ошибок, которая угрожала возникновению самой жизни.

Короткие цепочки РНК и даже ДНК могут спонтанно самореплицироваться без участия ферментов. Но доля ошибок в этом случае гораздо выше, чем в присутствии ферментов. А это значит, что растущий ген будет разрушен мутациями прежде, чем выстроится достаточная для кодирования работающего фермента последовательность. Это “уловка-22”, замкнутый круг происхождения жизни. Ген, достаточно длинный для кодирования фермента, слишком длинен, чтобы самореплицироваться без помощи того самого фермента, который он пытается кодировать. Так что на первый взгляд такая система никогда не сможет запуститься.

Эйген предложил теорию гиперцикла. В ней используется принцип “разделяй и властвуй”. Закодированная информация разделена на субъединицы, небольшого размера которых позволяет им избежать катастрофы ошибок. Каждая субъединица представляет собой самостоятельный минирепликатор, достаточно короткий, чтобы в следующем поколении выживала по меньшей мере одна его копия. Субъединицы совместно выполняют некую важную функцию, которая была бы подвержена катастрофе ошибок, если бы катализировалась крупной молекулой.

Однако такая система рискует стать нестабильной в случае, если одни субъединицы самореплицируются быстрее прочих. Синтез каждой субъединицы катализируется присутствием другой, так что они образуют цикл взаимозависимости. Этот *гиперцикл* не позволяет одним субъединицам работать быстрее других. Они просто не могут это делать, потому что зависят от своего предшественника в гиперцикле.

Джон Мейнард Смит указал на сходство гиперцикла с экосистемой. Численность рыб зависит от размера популяции дафний, которыми они питаются. В свою очередь, численность рыб влияет на численность рыбадных птиц. Благодаря птицам образуется гуано – удобрение для водорослей, которыми питаются дафнии. Таким образом, система представляет собой гиперцикл. Манфред Эйген и его коллега Питер Шустер предложили некую разновидность молекулярного гиперцикла, чтобы обойти “уловку-22” возникновения жизни.

Здесь я вернусь к предположению, которое полностью согласуется с теорией гиперцикла и согласно которому РНК во времена, когда жизнь зарождалась и еще не изобрела белки, могла служить собственным катализатором. Это теория “мира РНК”. Чтобы понять, насколько она правдоподобна, мы должны ответить, почему белки хороши в

качестве ферментов, однако плохи как репликаторы, а также почему ДНК хороша в качестве репликатора, но плоха в качестве фермента. Наконец, нужно понять, почему РНК вполне подходит на обе роли, а также что позволяет ей избежать “уловки-22”.

Для ферментативной активности очень важна трехмерная форма. Белки хороши в роли ферментов: они могут принимать почти любую трехмерную форму, которая является следствием одномерной последовательности аминокислот белка. Именно химическое сродство аминокислот различных участков цепи определяет форму узла, в который сворачивается белковая цепь. Таким образом, трехмерная форма молекулы белка определяется одномерной последовательностью аминокислот, которая, в свою очередь, обусловлена одномерной последовательностью “букв”. Теоретически (на практике это гораздо сложнее) можно придумать последовательность аминокислот, которая самопроизвольно сворачивалась бы почти в любую нужную форму: и не только форму, хорошо подходящую для выполнения функции фермента, но и любую произвольную форму. Это свойство белков лежит в основе их ферментативной активности. Белок способен выбирать любую из сотен потенциальных химических реакций, возможных в клетке.

Белки – это удивительные ферменты, способные скручиваться в узлы любой нужной формы. Но они никуда не годятся как репликаторы. В отличие от ДНК и РНК, составные элементы которых подчиняются определенным правилам спаривания (правила комплементарности Уотсона и Крика), аминокислоты таких правил не имеют. Поэтому ДНК, в противоположность белкам, является прекрасным репликатором, но совершенно не годится на роль фермента. Причина в том, что, в отличие от белков с их почти бесконечным разнообразием трехмерных форм, ДНК имеет лишь одну форму: двойную спираль. Она идеально подходит для репликации, поскольку две стороны “лестницы” легко отделяются друг от друга и могут служить матрицами для присоединения новых “букв” согласно правилам комплементарности Уотсона и Крика. Однако для чего-либо еще это свойство бесполезно.

РНК обладает некоторыми репликативными свойствами ДНК и одновременно некоторыми ферментативными свойствами белка. Четыре “буквы” РНК похожи на четыре “буквы” ДНК, благодаря чему любой их набор может служить матрицей для другой цепи. С другой стороны, РНК не так легко формирует длинную двойную спираль и в этом отношении уступает ДНК. Отчасти это объясняется тем, что системе двойной спирали приходится прибегать к исправлению ошибок. Когда двойная спираль ДНК расплетается и на каждой из одиночных одновременно выстраивается комплементарная цепь, ошибки могут быть сразу замечены и исправлены. Поскольку каждая дочерняя цепь остается прикрепленной к родительской цепи, их сравнение делает возможным немедленное выявление ошибок. Исправление ошибок, основанное на этом принципе, уменьшает их частоту примерно до одной на миллиард, что делает возможным существование больших геномов, таких как наш. В РНК же, лишенной системы исправления ошибок такого типа, частота мутаций в тысячи раз выше, чем у ДНК. Поэтому пользоваться РНК в качестве основного репликатора могут лишь простые организмы с небольшими геномами, например некоторые вирусы.

Но в отсутствие двойной спирали есть и плюсы. Поскольку цепь РНК не существует в виде двойной спирали и отделяется от родительской цепи сразу после формирования, она, как и белок, способна скручиваться в узлы. Подобно тому, как белок скручивается благодаря химическому сродству аминокислот в разных участках одной цепи, РНК формирует узлы

согласно обычным правилам комплементарности Уотсона и Крика. Иными словами, в отсутствие комплементарной цепи двойной спирали, как в случае ДНК, РНК может свободно спариваться с комплементарными участками самой себя. РНК находит у себя короткие участки, с которыми она может спариваться, образуя либо миниатюрную двойную спираль, либо иную структуру. Правила комплементарности требуют, чтобы направленность этих участков была противоположной. Поэтому цепь РНК часто сворачивается в ряд шпилек.

Разнообразие трехмерных форм, в которые может сворачиваться молекула РНК, не так велико, как разнообразие форм какого-нибудь крупного белка. Но и этого вполне достаточно, чтобы РНК могла выполнять ферментативные функции. Выявлено много ферментов РНК, названных рибозимами. Итак, у РНК есть некоторые репликативные свойства ДНК и некоторые ферментативные свойства белков. Возможно, до появления ДНК (архаичного репликатора) и белков (архаичных катализаторов) функции и тех, и других выполняла РНК. Позднее она стала синтезировать белки. Белки, в свою очередь, стали помогать синтезировать РНК, а потом и ДНК, которая в итоге стала выполнять функции главного репликатора.

Теория “мира РНК” получила косвенное подтверждение в ряде замечательных экспериментов, который провел Сол Шпигельман из Колумбийского университета, а позднее в различных вариантах повторили другие ученые. В экспериментах Шпигельмана использовался белковый фермент – что, конечно, можно считать нечестным, однако результаты были настолько впечатляющими и прояснили столько важных звеньев теории “мира РНК”, что того стоили.

Сначала об истории вопроса. Существует вирус QP. Это вирус РНК – то есть вместе с ДНК его гены состоят из РНК. Для репликации этой РНК вирус использует фермент Q β -репликазу. В “диком” виде QP является бактериофагом – паразитом кишечной бактерии *Escherichia coll*. Бактериальная клетка решает, что РНК вируса QP – часть ее собственной информационной РНК, и ее рибосомы обрабатывают чужую РНК точно так, как и собственную. Однако белки, которые при этом образуются, полезны вирусу, но не бактерии-хозяину. Таких белков четыре: белок оболочки, нужный для защиты вируса; клейкий белок для прикрепления к бактериальной клетке; так называемый фактор репликации, о котором я расскажу ниже; белок-бомба, который разрушает бактериальную клетку после того, как вирус закончил реплицироваться, и высвобождает десятки тысяч вирусных частиц, каждая из которых будет блуждать в своей белковой оболочке, пока не встретит новую бактериальную клетку.

Я обещал рассказать о факторе репликации. Это не фермент Q β -репликазы, он меньше и проще. Этот небольшой вирусный ген отвечает за синтез белка, “сшивающего” три других белка, которые бактерия синтезирует для своих (совершенно иных) нужд. Вместе три белка образуют Q β -репликазу.

Шпигельман смог изолировать в этой системе всего два компонента: Q β -репликазу и Q β -РНК. Он поместил их в воду вместе с некоторыми низкомолекулярными веществами – строительными элементами для синтеза РНК – и принялся ждать. РНК захватывала маленькие молекулы и синтезировала собственные копии согласно правилам комплементарности Уотсона и Крика. Причем она справлялась с этим без помощи бактерии-хозяина, белковой оболочки или какой-либо иной части вируса, что само по себе любопытно. Заметьте, что синтез белка, который в естественных условиях является одной из обычных функций РНК, был полностью изъят из цикла. Мы получили голую систему

репликации РНК, создающую свои копии, не утруждаясь синтезом белков.

И тут Шпигельман в искусственном мире – в пробирке, в отсутствие каких-либо клеток – запустил действующую модель эволюции. Его экспериментальная установка представляла собой длинный ряд пробирок, содержащих Q β -репликазу и строительные элементы, не содержащих РНК. В первую пробирку он поместил небольшое количество Q β -РНК, и она послушно синтезировала множество своих копий. Взяв каплю полученной жидкости, Шпигельман поместил ее во вторую пробирку. Эта “затравочная” РНК принялась реплицироваться во второй пробирке, и через некоторое время Шпигельман извлек оттуда каплю жидкости и перенес в третью пробирку. И так далее. Похоже на то, как искра, воспламеняя сухую траву, приводит к появлению нового костра. Однако огонь не наследует качеств искры, а молекулы РНК у Шпигельмана это делали. И это позволило добиться эволюции путем естественного отбора в ее самой простой форме.

Шпигельман брал пробы каждого “поколения” РНК из пробирок и изучал их свойства, в том числе способность инфицировать бактерии. И получил удивительные результаты. Эволюционирующие РНК становились все меньше и одновременно утрачивали способность к инфицированию бактерий. Через 74 поколения от типичной молекулы РНК в пробирке осталась лишь небольшая часть исходного размера “дикого” предка. РНК “дикого” типа представляла собой цепь длиной 3600 “бусин”. Спустя 74 поколения естественного отбора средний обитатель пробирки уменьшился до скромных 550 оснований. Такая молекула уже не годилась для инфицирования бактерий, зато отлично справлялась с инфицированием пробирок.

Произошло вот что. Со сменой поколений в РНК происходили спонтанные мутации, и выжившие мутанты приспособлялись жить в мире пробирок, а не в естественном мире бактерий, которые можно инфицировать. Основное различие предположительно в том, что РНК в пробирках могла обходиться без тех частей кода, которые нужны для синтеза четырех указанных выше белков, необходимых вирусу “дикого” типа для паразитирования на бактериях. И то, что осталось от РНК, было минимумом, нужным для репликации в тепличном мире пробирок, полных Q β -репликазы и строительных компонентов.

Этот выживший кусочек РНК, размером менее десятой части своего “дикого” предка, стал известен как *монстр Шпигельмана*. Благодаря небольшому размеру эта экономичная конструкция репродуцируется быстрее, чем конкуренты, и поэтому естественный отбор постепенно увеличивает его численность в популяции (популяция в данном случае – самое верное слово, хотя мы говорим о свободно плавающих молекулах, а не о вирусах или каких-нибудь других организмах).

Поразительно, но “монстр Шпигельмана” снова эволюционирует при повторных проведениях эксперимента. Более того, Шпигельман вместе с Лесли Оргелом, ведущим специалистом в области исследований происхождения жизни, провел дополнительные эксперименты. Ученые добавляли в раствор вредное вещество – бромистый этидий. В таких условиях в растворе эволюционировал другой монстр, устойчивый к бромистому этидию. То есть загрязнение раствора разными химическими веществами способствует эволюции монстров с разной специализацией.

Шпигельман в экспериментах избрал отправной точкой Q β -РНК “дикого” типа. Манфред Сумпер и Рюдигер Люче из лаборатории Манфреда Эйгена провели другой опыт, также получив удивительные результаты. Они показали, что при определенных условиях в пробирке, в которой нет РНК, а есть лишь компоненты для ее синтеза и фермент Q β -

репликаза, может спонтанно синтезироваться самореплицирующаяся РНК. В подходящих условиях она эволюционирует, превращаясь во что-то вроде “монстра Шпигельмана”. Здесь уместно вспомнить о креационистах, которые боятся (или, лучше сказать, надеются), что крупные молекулы слишком “невероятны”, чтобы появиться в результате эволюции. Сила кумулятивного естественного отбора (и его отличие от слепого случая) такова, что “монстру Шпигельмана” нужно лишь несколько дней, чтобы выстроить себя с нуля.

Однако эти эксперименты все же нельзя назвать проверкой гипотезы “мира РНК”. Нам так или иначе приходится “мошенничать”, обеспечивая постоянное наличие Q β -репликазы. А гипотеза “мира РНК” связывает свои надежды с каталитическими способностями самой РНК. Ведь если РНК может катализировать другие реакции (что она, как известно, делает) почему бы ей не катализировать собственный синтез? Сумпер и Люче обошлись без РНК, однако Q β -репликазу все-таки использовали. Таким образом, нужен новый эксперимент, в котором не использовалась бы и Q β -репликаза. Исследования на эту тему продолжаются, и я ожидаю интереснейших результатов.

А сейчас я хотел бы поговорить о модном направлении мысли, которое полностью совместимо с идеей “мира РНК” и многими другими современными теориями происхождения жизни. Новизна в том, что первые важные события происходили не в “маленьком теплом пруду”, а в глубинах Земли. Чтобы найти “Кентербери” и закончить наше путешествие, пилигримам придется спуститься под землю. Главный вдохновитель этой теории – Томас Голд, большой оригинал. Вообще-то он астроном, но заслуживает редкого ныне звания полимата. Причем Голд настолько выдающийся ученый, что его избрали и в Королевское общество, и в Национальную академию наук США.

Голд считает, что мы напрасно делаем упор на Солнце как на исходную энергетическую движущую силу жизни. По его мнению, нас могло ввести в заблуждение то, что кажется таким знакомым: мы придаем себе и собственному типу жизни центральное положение, которого не заслуживаем. Когда-то учебники утверждали, что жизнь зависит от солнечного света. Затем, в 1977 году, было сделано ошеломляющее открытие: в вулканических жерлах на океаническом дне есть сообщества необычных существ, обходящихся без солнечного света. Жар от лавы нагревает воду выше 100 °С (что, однако, значительно ниже точки кипения вследствие колоссального давления на глубине). При этом окружающая вода остается очень холодной, и температурный градиент стимулирует различные типы бактериального метаболизма. Живущие там термофильные бактерии (включая серных бактерий, которые используют сероводород из жерл) составляют основу сложных пищевых цепей. Верхние звенья таких цепей включают кроваво-красных червей погонофор, достигающих трех метров в длину, а также морских блюдечек, мидий, морских звезд, усногих рачков, белых крабов, креветок, рыб и кольчатых червей, которые способны жить при 80 °С. Как мы видели, существуют бактерии, умеющие обращать себе на пользу адские температуры, однако такого не замечали за животными, поэтому открытых червей-полихет назвали помпейскими червями. Некоторых серных бактерий приютили животные, например устрицы и гигантские погонофоры, которые имеют биохимические механизмы, позволяющие использовать гемоглобин (он придает им кроваво-красный цвет) для скармливания сульфидов своим бактериям. Эти колонии, живущие за счет извлечения бактериями энергии из жерл вулканов, поразили всех сначала своим существованием, а затем и богатством форм, разительно контрастирующим с пустыней морского дна.

Но даже после сенсационного открытия многие биологи продолжают считать, что

жизнь полностью зависит от Солнца. Большинство ученых считает существ из глубоководных сообществ пусть восхитительными, но все же редкими и нетипичными исключениями. Голд думает иначе. По его мнению, именно в пекле под высоким давлением возникла жизнь. Не обязательно в море, а, возможно, в горных породах глубоко под землей. А исключения – это как раз мы, живущие на поверхности, в окружении света и прохладного свежего воздуха! Голд указывает, что гопаноиды – органические молекулы в стенках бактериальных клеток – повсеместно встречаются в горных породах, и приводит оценку специалистов: 10-100 триллионов тонн гопаноидов в горных породах по всему миру. Это гораздо больше органического углерода (всего триллион тонн), содержащегося в обитающих на поверхности жизненных формах.

Голд считает, что породы пронизаны трещинами, которые, хоть и почти невидимы глазу, обеспечивают более миллиарда триллионов кубических сантиметров теплого влажного пространства, подходящего для жизни на бактериальном уровне. Тепла и химических веществ, составляющих эти породы, достаточно для поддержания жизни огромного количества бактерий. Многие бактерии, указывает Голд, живут при температуре до 110 °С, что позволяет им жить на глубине 5-10 км (для преодоления этого расстояния им потребовалось бы менее тысячи лет). И, хотя это невозможно проверить, Голд считает, что биомасса бактерий, живущих в горячих недрах, может превышать биомассу знакомых нам поверхностных жизненных форм, существующих за счет энергии Солнца.

Голд и другие ученые напоминают, что термофилия – нередкое явление среди бактерий и архей. Она распространена настолько широко, что, возможно, именно она была тем примитивным состоянием, из которого эволюционировали знакомые нам холодолюбивые формы жизни. Температурные и химические условия на поверхности первобытной Земли (некоторые ученые называют этот период гадейским) были сильнее похожи на условия Голда, чем на сегодняшние поверхностные. И можно привести доводы в пользу того, что, погружаясь вглубь горных пород, мы погружаемся вглубь времен и открываем мир, похожий на “Кентербери”.

Эту идею недавно отстаивал англо-австралийский физик Пол Дэвис, приведший в книге “Пятое чудо” новые свидетельства, появившиеся уже после выхода статьи Голда в 1992 году. Было показано, что добытые бурением пробы содержат гипертермофильные бактерии, живые и плодящиеся – хотя были предприняты меры, исключающие загрязнение с поверхности. Впоследствии некоторых из этих бактерий успешно культивировали... в модифицированной скороварке.

Дэвис, как и Голд, считает, что жизнь возникла глубоко под землей и что бактерии, до сих пор там живущие, могут представлять собой наших почти не изменившихся далеких предков. Эта идея особенно привлекательна для нас, пилигримов, потому что позволяет надеяться на встречу с бактериями, не похожими на знакомых нам бактерий, приспособившихся к современному свету, прохладе и кислороду. Теория возникновения жизни в горячих недрах, сначала поднятая на смех, сегодня очень модна. Окажется ли она верной, покажут дальнейшие исследования. Но я, признаться, надеюсь, что так и произойдет.

Существует множество других теорий. Возможно, когда-нибудь мы придем к консенсусу относительно происхождения жизни. Однако сомневаюсь, что консенсус будет подкреплён непосредственными доказательствами – боюсь, они давно утрачены. Скорее всего, окончательное решение будет принято после того, как кто-нибудь предложит теорию

настолько элегантную, что, как выразился (в другом контексте) американский физик Джон Арчибальд Уилер,

ее суть окажется столь простой, красивой, убедительной, что мы скажем друг другу: “Да разве может быть иначе?! И как это мы так долго оставались слепыми?”

Возвращение Хозяина

Трактирщик, сопровождавший Чосера и других пилигримов в Кентербери и исполнивший роль импресарио, привел их обратно в Лондон. И если я теперь вернусь в настоящее, оно должно быть иным: ожидание того, что эволюция дважды проследует одним путем, противоречило бы логике нашего путешествия. Эволюция никогда не была нацеленной. Наше путешествие было последовательностью слияний, увеличивавших нашу компанию по мере того, как нас поглощали все более крупные группы: человекообразные обезьяны, приматы, млекопитающие, позвоночные, вторичноротые, животные – и так далее, вплоть до предка всего живого. Если теперь мы развернемся и двинемся в будущее, нам не удастся пройти по собственным следам. Это значило бы, что эволюция, проигранная заново, проследовала бы тем же путем, в обратном порядке повторяя слияния, принявшие форму ветвления. Поток жизни разветвлялся бы во всех “правильных” точках. Был бы заново открыт фотосинтез и окислительный метаболизм, снова образовалась бы эукариотическая клетка, и клетки соединились бы, сформировав многоклеточные организмы. Произошло бы новое ветвление группы растений и группы животных и грибов, новое ветвление первичноротых и вторичноротых животных, повторное изобретение позвоночника, а также глаз, ушей, конечностей, нервных систем... В конце концов явились бы двуногие с увеличенным мозгом и ловкими руками, смотрящие на мир направленными вперед глазами и достигшие вершины своей эволюции в виде вошедшей в поговорку сборной по крикету, способной победить австралийцев.

Именно из-за нежелания признавать целенаправленность эволюции я решил рассматривать историю жизни наоборот. Однако я все же признаю, что прислушиваюсь к рифмам эволюции, которые привели меня к осторожному рассуждению об ее повторяющихся схемах, закономерности и направленности. Поэтому, хотя мое возвращение и не будет движением по следам, я все же задам вопрос об уместности повторения пути.

Американский биолог-теоретик Стюарт Кауфман указывал в статье 1985 года:

Один из способов подчеркнуть наше нынешнее невежество – это задать вопрос, как выглядели бы организмы через один-два миллиарда лет, если бы эволюция повторилась от докембрия, когда уже сформировались древние эукариотические клетки. И если бы этот эксперимент был проведен бесконечное число раз, какие свойства организмов появлялись бы снова и снова, какие оказались бы редкими, какие свойства легко возникали бы в процессе эволюции, а какие – с трудом? Основной недостаток современного видения эволюции заключается в том, что оно не привело нас к постановке вопросов, ответы на которые могли бы дать нам глубокое понимание прогнозируемых признаков.

Особенно мне нравится оговорка Кауфмана о статистике. Он предлагает не просто мысленный эксперимент, а ряд экспериментов, направленных на поиск всеобщих законов жизни, а не конкретных проявлений организмов. Вопрос Кауфмана сродни вопросу из научной фантастики о том, какой была бы жизнь на других планетах, – за исключением того, что на других планетах исходные и существующие условия были бы иными. На крупной планете гравитация создала бы совершенно новые направления давления отбора. Там животные размером с паука не смогли бы иметь паучьи ноги (они сломались бы под тяжестью животного) и нуждались бы в столпообразных конечностях, напоминающих ноги земных слонов. И, напротив, на маленькой планете животные размером со слона, однако имеющие более хрупкое телосложение, могли бы носиться и прыгать, как пауки-скакуны. Эти ожидания относительно телосложения применимы к целым статистическим выборкам миров с большой силой тяжести и миров с небольшой силой тяжести.

Сила тяжести – такое свойство планеты, на которое жизнь не может повлиять. К подобным свойствам относятся также: расстояние планеты от звезды и скорость ее обращения, которая определяет длительность суток; наклон ее оси, который на планете, имеющей почти круговую орбиту, является основным фактором, определяющим смену времен года. На планете с орбитой, отличной от круговой, например на Плутоне, резкое изменение расстояния до звезды – гораздо более важный фактор, определяющий сезонность. Наличие спутника (спутников), расстояние до него, его масса и орбита также оказывают трудноуловимое, но заметное влияние на жизнь из-за приливов и отливов. Все эти факторы являются данностью, на которую не может повлиять жизнь, и поэтому при многократных экспериментах Кауфмана их следует рассматривать в качестве констант.

Прежние поколения ученых рассматривали как данность также погодные условия и химический состав атмосферы. Сейчас известно, что состав атмосферы (особенно высокое содержание в ней кислорода и низкое – углерода) определяется жизнью. Поэтому наш мысленный эксперимент должен учитывать возможность того, что при “перезапусках” эволюции атмосфера будет меняться под влиянием той формы жизни, которая эволюционирует в данный момент. Вследствие этого жизнь может влиять на погоду и даже на такие климатические события, как ледниковые периоды и засухи. Мой коллега Билл Гамильтон (который оказывался прав слишком часто, чтобы смеяться над его догадками) предположил даже, что облака и дождь суть адаптация стремящихся к распространению

микроорганизмов.

Насколько нам известно, на глубинные механизмы Земли не влияет “пена” жизни на ее поверхности. Однако мысленные эксперименты по “перезапуску” эволюции должны учитывать возможные различия в ходе тектонических событий и, следовательно, в истории движения континентов. Интересен также вопрос о вулканической активности, землетрясениях и метеоритных бомбардировках: должны ли мы считать их одинаковыми при последовательных “перезапусках” эксперимента Кауфмана? Наверное, разумно считать движение литосферных плит и столкновения с космическими объектами такими переменными, которые можно усреднить, взяв достаточно крупные статистические выборки “перезапусков”.

С чего же мы начнем, пытаюсь ответить на вопрос Кауфмана? Какой была бы жизнь, если бы мы проиграли “запись” статистически значимое количество раз? Можно сразу выделить целый ряд вопросов возрастающей сложности. Кауфман выбрал точкой “перезапуска” часов момент формирования эукариотической клетки из бактериальных компонентов. Но мы можем начать “перезапуск” двумя или тремя зонами ранее – с возникновения самой жизни. Или, напротив, перезапустить часы гораздо позднее: скажем, в момент возникновения сопредка № 1, на месте нашего расхождения с шимпанзе. Тогда мы сможем проверить, появились бы у гоминид двуногость, крупный мозг, язык, цивилизация и бейсбол при статистически значимом количестве “перезапусков” – при исходном условии, что жизнь достигла сопредка № 1. А в промежутке между этими крайностями останется пространство для вопросов о происхождении млекопитающих, происхождении позвоночных, любых других загадок.

Было ли в истории жизни нечто похожее на кауфмановский эксперимент? Да. Во время путешествия мы увидели несколько таких естественных экспериментов. По счастливому стечению обстоятельств Австралия, Новая Зеландия, Мадагаскар, Южная Америка и даже Африка долгое время провели в географической изоляции, что предоставляет нам нечто вроде “перезапусков” основных эпизодов эволюции.

Эти массивы суши были изолированы друг от друга и от остального мира в течение долгих периодов времени после исчезновения динозавров – как раз тогда, когда группы млекопитающих продемонстрировали свой максимальный творческий потенциал. Изоляция не была полной, но достаточной для радиации афротериев и появления лемурув на Мадагаскаре. В случае Южной Америки мы выделили три этапа эволюции млекопитающих, разделенных длительными периодами изоляции. Австралинея предоставила самые идеальные условия для естественного эксперимента: ее изоляция в течение большей части нужного нам периода была почти совершенной, и началась она с появления там крошечной – возможно, представленной единственным экземпляром – группы сумчатых. Новая Зеландия представляет собой исключение, потому что она – единственная среди наших “экспериментальных площадок” – весь рассматриваемый период была лишена млекопитающих.

Глядя на эти эксперименты, я восхищаюсь главным образом тем, насколько предсказуемо ведет себя эволюция, если запустить ее дважды. Мы видели, как похож тасманийский сумчатый волк на собаку, сумчатый крот – на обычного крота, летающий поссум – на белку-летягу, а сумчатый саблезубый тигр – на саблезубого тигра (и различных “ложных саблезубых” представителей плацентарных хищников). Отличия также любопытны. Кенгуру – это прыгающая замена антилопы. Прыжки на двух ногах, доведенные в ходе

эволюции до совершенства, могут быть такими же удивительно быстрыми, как и бег на четырех ногах. Но эти способы передвижения радикально отличаются друг от друга – причем их особенности обуславливают важнейшие различия анатомии. Предположительно на каком-то древнем перепутье любая из этих двух “экспериментальных” линий могла выбрать либо путь усовершенствования прыжков на двух ногах, либо путь развития бега на четырех конечностях. Так уж произошло (возможно, сначала почти случайно), что кенгуру стали прыгать, а антилопы – бегать. И теперь мы с удивлением смотрим на последовательные дивергенции того, что получилось.

Все эти различные по масштабам события радиации млекопитающих произошли примерно в одно и то же время на разных массивах суши. Уход динозавров предоставил им широкие возможности. Но и с самими динозаврами в свое время произошло подобное, хотя и с некоторыми упущениями: так, я не знаю, почему среди динозавров не найдено аналога современного крота. До динозавров тоже было много параллельных линий развития, особенно среди тероморфов, и они тоже приводили к появлению сходных морфологических типов.

Читая публичные лекции, я всегда пытаюсь ответить на вопросы аудитории. Чаще всего меня спрашивают, во что эволюционируют люди в будущем (и каждый вопрошающий, похоже, искренне считает этот вопрос оригинальным). У меня каждый раз сжимается сердце: именно этого вопроса должен избегать эволюционист. Мы не можем предсказать эволюцию видов – мы можем лишь спрогнозировать вымирание большинства видов. Однако, хотя мы не в состоянии предсказать будущее, скажем, на 20 млн лет вперед, мы все-таки можем предугадать общий характер экологических типов, которые будут распространены в то время. Среди них будут травоядные и хищные животные, те, кто питается травой и побегами, мясом, рыбой и насекомыми. Эти прогнозы пищевых предпочтений предполагают, что через 20 млн лет на Земле все еще будет соответствующая пища. Присутствие животных, питающихся побегами, предполагает существование деревьев, а насекомоядных животных – наличие насекомых или мелких беспозвоночных. В пределах каждой категории – травоядных, хищных и так далее – будет наблюдаться диапазон различных размеров. Животные будут бегающими, летающими, плавающими, ползающими и роющими. Виды не будут такими, как сегодня. Но диапазон типов будет сходен с нынешним, и разнообразие образов жизни – тоже.

Если в следующие 20 млн лет произойдет крупная катастрофа и вымирание, сопоставимое по масштабам с вымиранием динозавров, мы можем ожидать, что диапазон экотипов будет получен из новых предковых точек. При этом – вопреки моим рассуждениям о грызунах (рандеву № 10) – непросто угадать, какие из современных животных явятся этими отправными точками. На карикатуре викторианской эпохи изображен профессор Ихтиозавр, читающий лекцию о древнем человеческом черепе. Если бы в эпоху динозавров профессор Ихтиозавр взялся бы обсуждать их катастрофический конец, ему было бы трудно предсказать, что место динозавров займут потомки млекопитающих, которые в те времена были мелкими ночными насекомоядными.



Конечно, это касается недавней эволюции: речь не идет о масштабном “перезапуске” по Кауфману. Но и эти “перезапуски” могут многое рассказать о воспроизводимости эволюции. Если ранняя эволюция шла примерно так же, как поздняя, то информация, которую мы получим, может дать нам общие принципы. Предполагаю, что принципы, которые мы обнаруживаем в недавней (после исчезновения динозавров) эволюции, вероятно, воплощаются по меньшей мере до кембрия и, возможно, до момента появления эукариотической клетки. Я думаю, что параллелизм радиации млекопитающих в Австралии, Южной Америке, Африке, Азии и на Мадагаскаре может дать что-то вроде шаблона для ответа на вопросы Кауфмана, относящиеся к гораздо более ранним отправным точкам, например к выбранной им самим – появлению эукариотической клетки. Что касается раннего времени, то в его отношении уверенности нет. Марк Ридли в книге “Демон Ёнделя” указывает, что появление эукариот стало в высшей степени маловероятным событием – возможно, оно еще невероятнее, чем происхождение самой жизни. Держу пари, что большинство мысленных “перезапусков” эволюции с момента возникновения жизни не приведут к “эукариократии”.

Чтобы изучить конвергенцию, не обязательно полагаться на географическое разделение, как в австралийском естественном эксперименте. Мы можем провести эксперимент, “перезапуская” эволюцию не из одной точки в разных географических областях, а из разных точек в одной области. Ведь конвергенция наблюдается у животных, настолько не связанных друг с другом, что паттерны не имеют отношения к географическому разделению. Согласно некоторым оценкам, “глаз” независимо появился в животном мире 40–60 раз. Этому вопросу я посвятил главу в книге “Восхождение на пик Невероятности” и не буду здесь повторяться. Скажу лишь, что профессор Майкл Лэнд из Университета Сассекса, ведущий специалист по сравнительной зоологии глаза, выделяет девять видов оптического механизма, каждый из которых появлялся в эволюции более одного раза. Профессор любезно подготовил для этой книги схему, где пики соответствуют случаям независимого появления глаза.

Складывается впечатление, что жизнь изо всех сил стремится к эволюции глаза (см.

вкладку). Мы можем с уверенностью сказать, что статистически значимая доля “перезапусков” по Кауфману привела бы к появлению глаза. И не просто глаза, а сложного глаза, похожего на глаза насекомых, креветок или трилобитов, и камерного глаза, как у нас или кальмаров, с цветовым зрением и механизмами настройки фокуса и диафрагмы. Также с высокой долей вероятности появились бы глаза, похожие на рефлектор радиолокационной антенны, как у морских блюдечек, и глаза-обскуры, как у наутилуса – современного, похожего на аммонита моллюска с плавучей спиральной раковиной (см. рандеву № 26). И если на других планетах есть жизнь, можно смело ставить на то, что и там есть глаза, работающие по знакомым нам оптическим принципам. Есть не так много способов получить глаз, и жизнь наверняка перепробовала их все.

Такого рода оценки допустимы и для других адаптаций. Эхолокация появлялась не меньше четырех раз: у летучих мышей, усатых китов, птиц гуахаро и пещерных стрижей. Это происходило не чаще эволюции глаза, но все же достаточно часто, чтобы счесть, что при подходящих условиях она появится снова. Вполне возможно, что “перезапуски” эволюции снова и снова открывали бы одни и те же приемы преодоления трудностей. Здесь я тоже не буду повторяться (см. мою книгу “Слепой часовщик”), а подведу итог. Чего стоило бы ожидать от “перезапусков”? Многократно эволюционировала бы эхолокация с использованием высокочастотных сигналов (которые обеспечивают лучшее разрешение, чем низкочастотные). Сигналы, по крайней мере у некоторых видов, вероятно, будут частотно-модулированными, понижающимися или повышающимися (это обеспечивает точность распознавания благодаря разнице между первым и последним участками). Вычислительный аппарат, который используют для анализа эха, вполне мог бы проводить (конечно, подсознательно) подсчеты, основанные на доплеровском смещении частоты эха. Ведь эффект Доплера универсален для любой планеты, где есть звук, и летучие мыши в совершенстве им владеют.

Как узнать, что глаз или эхолокация эволюционировали независимо? Изучая генеалогическое древо. Родственники гуахаро и пещерных стрижей не пользуются эхолокацией. Гуахаро и пещерные стрижи независимо перешли к жизни в пещерах. Мы знаем, что эхолокация развилась у них независимо, потому что никто из их родственников это не практикует. Возможно, у разных групп летучих мышей этот навык эволюционировал независимо. Мы не знаем, сколько раз появилась эхолокация. У некоторых землероек и тюленей эта способность имеется в рудиментарной форме (она есть и у некоторых слепых людей). Пользовались ли эхолокацией птеродактили? Вполне возможно: ночью можно много чем поживиться, а летучих мышей в то время еще не было. То же относится и к ихтиозаврам. Внешне они напоминали дельфинов и, вероятно, вели сходный с ними образ жизни. Поскольку дельфины интенсивно используют эхолокацию, логично спросить, делали ли это ихтиозавры. Прямых доказательств нет. Существует один довод против: у ихтиозавров были очень большие глаза (одна из их самых заметных черт). Это, возможно, свидетельствует о том, что они полагались в основном на зрение, а не на эхолокацию. У дельфинов, напротив, глаза не очень крупные, а одна из их самых заметных особенностей – шишка (“дыня”) над рылом, которая работает как акустическая “линза”: она собирает звук в узкий, направленный вперед пучок.

Как любой зоолог, я могу просмотреть свою мысленную базу данных царства животных и приблизительно ответить на вопросы вроде: “Сколько раз в эволюции независимо появился признак *икс*?” Если провести подсчеты более систематично, из этого мог бы

получиться хороший исследовательский проект. Оказалось бы, что некоторые признаки появились “много раз” (как глаз) или “несколько раз” (как эхолокация). Некоторые – “лишь однажды” или даже “никогда”, – хотя такие примеры найти неожиданно трудно. Различия могут быть весьма любопытными. Я подозреваю, мы открыли бы эволюционные пути, которыми сильнее всего “желает” следовать жизнь. Другие пути имеют более сильное “сопротивление”. В “Восхождении на пик Невероятности” я привел аналогию: огромный музей жизни (реальной и потенциальной), в котором коридоры во многих измерениях представляют собой эволюционные изменения (реальные и потенциальные). Некоторые из коридоров – широкие, манящие. Другие перегорожены барьерами, которые трудно или даже невозможно преодолеть. Эволюция многократно устремляется широкими коридорами и время от времени неожиданно преодолевает один из барьеров.

А теперь рассмотрим несколько признаков, для которых стоит провести подсчет. Ядовитое жало, впрыскивающее яд под кожу, независимо эволюционировало не менее десяти раз: у медуз и их родственников, у пауков, скорпионов, многоножек, насекомых, моллюсков (конусы), змей, акул (хвостоколовые скаты), костистых рыб (бородавчатка), млекопитающих (самцы утконосов) и растений (крапива). Держу пари, что яд, в том числе его подкожное впрыскивание, не раз появлялся бы в экспериментах по “перезапуску” эволюции.

Производство звуков в социальных целях независимо развилось у птиц, млекопитающих, сверчков и кузнечиков, цикад, рыб и лягушек. Электролокация – использование слабых электрических полей для ориентации в пространстве – эволюционировала несколько раз (см. “Рассказ Утконоса”). Несколько раз независимо эволюционировало использование электрического тока в защитных целях – вероятно, возникшее на основе электролокации. Мы довольно уверенно можем делать ставку на повторную эволюцию существ, использующих электричество для ориентирования и в качестве оружия.

Истинный машущий полет, в противоположность пассивному планированию или парашютированию, эволюционировал, судя по всему, четыре раза: у насекомых, птерозавров, летучих мышей и птиц. Парашютирование и планирующий полет различных типов независимо развился, вероятно, не менее ста раз и, возможно, является эволюционным предшественником истинного полета. Он встречается, например, у ящериц, лягушек, змей, “летучих” рыб, кальмаров, шерстокрылов, сумчатых и грызунов (дважды). Я бы мог поставить крупную сумму на то, что в условиях “перезапуска” эволюции по Кауфману планирующие животные появлялись бы снова и снова. (Что касается истинного машущего полета, то я ограничился бы средней суммой.)

Реактивная тяга, вероятно, появилась дважды: у головоногих моллюсков (причем кальмары развивают высокую скорость) и гребешков. Последние обитают преимущественно на морском дне, но могут и плавать. Они ритмично открывают и закрывают створки раковины, щелкая ими, как кастаньетами. Можно было бы предположить (я, например, так и делаю), что они при этом двигаются “назад”, в направлении, противоположном щелчку. Но нет: гребешки движутся “вперед”, как бы прогрызая путь сквозь толщу воды. Дело в том, что щелкающие движения прокачивают воду через пару отверстий, расположенных позади замка раковины. Две образующиеся струи и толкают моллюска “вперед”.

А как насчет признаков, которые эволюционировали лишь однажды или не появились вообще никогда? Мы узнали из “Рассказа Ризобии”, что колесо с настоящими свободно

вращающимися подшипниками, похоже, появилось однажды – у бактерий. Позднее его изобрели люди. Язык, судя по всему, есть лишь у нас: это событие, по меньшей мере в 40 раз более редкое, чем эволюция глаза. Вообще же, привести пример хорошей идеи, которая реализовалась бы всего один раз, оказалось неожиданно трудно.

Я предложил эту задачу оксфордскому коллеге – энтомологу и натуралисту Джорджу Макгэвину. Он составил любопытный список, который, однако, оказался короче списка признаков, эволюционировавших много раз. Жуки-бомбардиры из рода *Brachinus*, согласно Макгэвину, уникальны тем, что смешивают химические вещества с образованием взрывчатой жидкости. Ее компоненты синтезируются в отдельных (разумеется!) железах. Когда жуку угрожает опасность, эти вещества впрыскиваются в камеру около заднего конца тела и взрываются, выстреливая во врага едкой кипящей жидкостью. Этот пример любят креационисты. Они считают, что такая способность не могла эволюционировать у жуков, поскольку все промежуточные формы должны были якобы взорваться. Я с удовольствием продемонстрировал ошибочность этого воззрения на Би-би-си в 1991 году, во время Рождественской лекции для детей Королевского института. Нацепив каску времен Второй мировой и предложив всем желающим уйти, пока не поздно, я смешал гидрохинон и перекись водорода – компоненты взрывчатой смеси жука-бомбардира. Но ничего не случилось, жидкость даже не нагрелась. Дело в том, что для этой реакции нужен катализатор. Я добавил катализатор, постепенно увеличивая концентрацию, и получил разные результаты, от тихого шипения до удовлетворительного бурления. Жук делает то же самое, и я не вижу ничего трудного в постепенном, эволюционном решении этого затруднения.

Следующий пункт в списке Макгэвина – рыба-брызгун из семейства *Toxotidae*. Она плюет в добычу. Рыба поднимается к поверхности воды и, выстреливая в сидящее насекомое водой изо рта, сбивает его и съедает. Другой кандидат на роль “сбивающего” хищника – муравьиный лев. Это личинки насекомых отряда сетчатокрылые (*Neuroptera*). Как и многие другие личинки, они не похожи на взрослых особей. У них огромные челюсти, достойные фильма ужасов. Муравьиный лев прячется под поверхностью песка, у основания конической ямки-ловушки. Эту ловушку он устраивает сам, отбрасывая песок наружу из центра: это вызывает миниатюрные оползни по краям ямки, а остальное довершают законы физики, формируя аккуратный конус. Добыча муравьиного льва (это, как правило, муравьи) падает в ямку и скатывается ему прямо в рот. Некоторое сходство с брызгуновой рыбой проявляется в том, что жертвы падают в ямку не совсем сами: иногда их сбивают в яму падающие песчинки. Хотя, конечно, песчинки не сравнить с меткими плевками рыбы-брызгуна, направленными с помощью бинокулярных глаз.

Также уникальны шипящие или плюющие пауки из семейства *Scytodidae*. Не обладающие проворством пауков-волков и не умеющие плести паутину, шипящие пауки выпрыскивают в сторону добычи ядовитую клейкую жидкость, которая пригвозждает ее к земле. После этого паук убивает жертву укусом. Этот способ охоты отличается от тактики рыб-брызгунов. Некоторые животные, например плюющиеся ядом кобры, делают это не с охотничьими целями, а для защиты. Еще один уникальный случай – пауки-боладоры из рода *Mastophora*. Они мечут в добычу (ночных бабочек, привлеченных запахом поддельного полового феромона, который синтезирует паук) комочек паутины, привязанный к нити, подобно шару-бола.

Замечателен и следующий кандидат на эволюционную уникальность: паук-серебрянка

(*Argyroneta aquatica*). Он живет и охотится под водой, но, подобно дельфинам, дюгоням, морским черепахам, пресноводным улиткам и другим наземным животным, вторично приспособившимся к жизни в воде, дышит атмосферным воздухом. В отличие от остальных “перебежчиков”, серебрянка сооружает “водолазный колокол” из паутины (которая у пауков служит универсальным решением любой проблемы) и крепит его к водорослям. На поверхности паук набирает воздух тем же способом, что и некоторые водяные клопы: воздух задерживается между волосками, покрывающими его тело. Однако дальше, в отличие от клопов, которые просто носят воздух на себе как водолазный баллон, серебрянка тащит его в “водолазный колокол”. Здесь паук ждет добычу, хранит ее и поедает.

Однако чемпион, по Макгэвину, – это личинка африканского слепня из рода *Tabanus*. Когда лужи, в которых живут и питаются личинки, пересыхают, личинка закапывается в грязь и окукливается. Позднее из засохшей грязи выходит слепень. Он питается кровью и в конце жизненного цикла, во время нового сезона дождей, откладывает яйца в лужи. Закопанным в грязь личинкам грозит очевидная опасность: высыхая, грязь трескается, и трещина может пройти прямо через убежище личинки. Теоретически у нее есть способ избежать этого, перенаправив трещину в обход своей камеры. Так личинка и делает. Прежде чем закопаться и окуклиться, личинка, подобно штопору, ввинчивается в грязь, а затем таким же образом прокладывает путь на поверхность, двигаясь по встречной спирали. После этого она ныряет между двумя спиралями, где и переживает тяжелые времена. Теперь она заключена в грязевый цилиндр, стенки которого предусмотрительно ослаблены двумя спиралями. Поэтому, когда трещина ползет через сохнущую грязь и достигает стенки камеры, она, вместо того чтобы пройти прямо через нее, идет по спиральному пути. Личинка спасена. Это приспособление работает по типу перфорации почтовой марки. Макгэвин считает, что эта хитрость уникальна для данного рода слепней.

А есть ли хорошие идеи, которые *никогда* не эволюционировали под влиянием естественного отбора? Да. Насколько я знаю, ни у одного животного на планете никогда не было органа для передачи или приема радиоволн для коммуникации. Другой пример – использование огня. Человеческий опыт показывает, насколько полезным может быть огонь. Известны растения, которым для прорастания семян нужен огонь, однако не думаю, что они пользуются им в том же смысле, в котором, например, электрические угри пользуются электричеством. Использование металла для формирования скелета – другой пример хорошей идеи, ни разу не осуществившейся на практике, за исключением предметов, изготовленных человеком. Предположительно, дело в том, что эту идею трудно реализовать в отсутствие огня.

Подобные сравнения, в которых мы подсчитываем, какие признаки эволюционируют часто, а какие – редко, удобно совмещать с географическими сравнениями. Это может позволить нам предсказать особенности внеземной жизни, а также предугадать вероятный результат мысленных экспериментов по “перезапуску” эволюции. Мы, безусловно, можем делать ставку на глаза, уши, крылья и электрические органы – но вряд ли на взрывчатку жука-бомбардира или плевки рыбы-брызгуна.

Биологи, которые, если можно так сказать, последовали примеру Стивена Джея Гулда, считают, что все этапы эволюции, включая эволюцию после кембрия, в немалой степени были основаны на случайностях, которые вряд ли можно воспроизвести в “перезапусках” эволюции по Кауфману. Гулд независимо от Кауфмана придумал мысленный эксперимент, назвав его “перемоткой эволюционной ленты”. Как правило, вероятность появления при

“перезапуске” эволюции животного, хотя бы отдаленно напоминающего человека, считается исчезающе малой. Гулд убедительно показал это в книге “Чудесная жизнь”. Именно эта общепринятая точка зрения побудила меня написать осторожное самоотречение во вступительной главе. Она же заставила меня совершить наше путешествие в обратном направлении. И теперь она вынуждает покинуть моих спутников в “Кентербери” и возвращаться в одиночестве. И все же... Я думал, не зашла ли эта грозная ортодоксальность слишком далеко. В рецензии на книгу Гулда “Фулл-хаус” (*Full House*), перепечатанной в “Капеллане дьявола”, я защищал непопулярную идею прогресса в эволюции. Причем не прогресса в сторону человека (Дарвин меня упаси!), а в направлениях, которые, как минимум, достаточно предсказуемы для того, чтобы оправдать употребление этого слова. Ниже я покажу, что кумулятивная эволюция таких сложных адаптаций как, например, глаза, дает все основания предполагать наличие прогресса – особенно в сочетании с некоторыми замечательными плодами конвергентной эволюции.

Кембриджский геолог Саймон Конвей-Моррис в провокационной книге “Решение жизни: неизбежные люди в одинокой Вселенной” приводит аргументы, противоположные “случайности” Гулда. Значение, которое Конвей-Моррис вложил в подзаголовок своей книги, недалеко от буквального. Он действительно считает, что “перезапуск” эволюции привел бы к второму пришествию человека или кого-то очень близкого к человеку. Это непопулярное утверждение он подкрепляет вызывающе смелыми доказательствами. Свидетели, которых он неоднократно вызывает: конвергенция и ограничивающие факторы.

Сходные проблемы требуют сходных решений, и происходит это не дважды и не трижды. Я всегда считал, что был весьма категоричен в отношении конвергентной эволюции, однако в лице Конвея Морриса я встретил достойного соперника. Он приводит впечатляющий список примеров, и о многих я прежде не знал. Но если я, защищая конвергенцию, обычно прибегаю к сходным направлениям давления отбора, Конвей-Моррис добавляет к этому показания своего второго свидетеля – ограничивающие факторы. Средства, которыми располагает жизнь, и процессы эмбрионального развития допускают ограниченный диапазон решений проблемы. Для любой эволюционной отправной точки существует ограниченное число решений. Поэтому, если условия давления отбора в двух экспериментах по “перезапуску” окажутся сходными, ограничения развития заставят жизнь искать сходные решения.

Вот так ловкий адвокат мог бы использовать этих “свидетелей” в защиту смелой теории, согласно которой “перезапуск” эволюции с высокой вероятностью приведет к появлению прямоходящего существа с крупным мозгом, двумя ловкими руками, направленными вперед камерными глазами и другими человеческими признаками. К сожалению, на нашей планете это произошло лишь однажды. Но, думаю, все когда-то случается впервые.

Признаться, меня впечатлили доводы Конвея-Морриса в пользу предсказуемости эволюции насекомых. Среди определительных признаков насекомых следующие: членистый экзоскелет; фасеточные глаза; характерный способ передвижения на шести ногах, причем три всегда оказываются на земле, образуя треугольник (две ноги с одной стороны, одна с другой); дыхательные трубки-трахеи, переносящие кислород к внутренним органам через отверстия (дыхальца) по бокам тела. Завершая список эволюционных особенностей, нужно упомянуть многократное (одиннадцать раз независимо!) появление у насекомых высокоорганизованных общественных колоний, например у медоносных пчел. Вам кажется, что все это необычно? Уникально в великой лотерее жизни? Во все нет: эти признаки

конвергентны.

Конвей-Моррис последовательно показывает, что каждый из пунктов списка неоднократно эволюционировал в разных областях царства животных, зачастую несколько раз, в том числе среди самих насекомых. А если природе настолько легко дается эволюция отдельных признаков, не так уж невероятна повторная эволюция совокупности этих признаков. Меня очень привлекает та идея Конвея-Морриса, что не стоит считать конвергентную эволюцию чудом. Возможно, мы должны считать нормой именно ее, а не удивляться исключениям. Одно из них – синтаксический язык, который, судя по всему, уникален для нашего вида. Возможно (к этому я вернусь), это единственное, чего не доставало бы повторно эволюционировавшему прямоходящему животному с крупным мозгом.

Я предупреждал: не стоит искать в эволюции паттерны, рифмы или причины. Однако я оговорился, что иногда все же буду возвращаться к этим идеям. Глава “Возвращение Хозяина” позволила мне пробежаться по эволюции в прямом направлении и посмотреть, какие паттерны мы можем найти. Идея того, что эволюция была нацелена на создание *Homo sapiens*, разумеется, благополучно опровергнута, и ничто из увиденного нами не смогло восстановить ее в правах. Даже Конвей-Моррис не идет дальше утверждения о том, что одним из результатов “перезапусков” может быть нечто, *напоминающее* человека. Другим результатом могут явиться, например, насекомые.

Ценностно-нейтральный и ценностно-нагруженный подход к прогрессу

Прогрессивна ли эволюция? Есть по крайней мере одно разумное определение прогресса, при котором я готов его защищать. Начнем с того, что понятие прогресса можно применять в нестрогом минималистском смысле, без оценочных суждений, таких как экстраполяция тенденций прошлого в будущее. Взросление ребенка прогрессивно в том смысле, что тенденции к изменению веса, роста и так далее, которые мы наблюдаем в течение года, сохраняются в дальнейшем. Это нестрогое определение прогресса не содержит оценочных суждений. Рост раковой опухоли прогрессивен в таком же нестрогом смысле. И ее уменьшение в результате лечения – тоже. Что же, в таком случае, не является прогрессивным в нестрогом смысле? Случайные, ненаправленные изменения: опухоль немного растет, немного уменьшается, сильно увеличивается, сильно сокращается, и так далее. Прогрессивная тенденция – это тенденция, в которой нет реверсий, а если они есть, их перевешивает движение в основном направлении. В случае ряда датированных ископаемых прогресс в ценностно-нейтральном смысле будет означать, что любая анатомическая тенденция, которую мы наблюдаем при движении от ранних форм к промежуточным, сохранится и при движении от промежуточных форм к поздним.

Хочу пояснить разницу между ценностно-нагруженным и ценностно-нейтральным пониманием прогресса. Я только что определил прогресс в нестрогом смысле как ценностно-нейтральный. Однако большинство людей воспринимают прогресс как ценностно-нагруженный. Врач, сообщая об уменьшении опухоли в ответ на химиотерапию, с удовлетворением сообщает: “Есть прогресс”. Как правило, врачи, глядя на рентгенограмму разрастающейся опухоли с многочисленными вторичными опухолями, не объявляют о *прогрессе*. Это было бы оценочным суждением – только с негативной оценкой. В политических и общественных делах эпитет “прогрессивный” обычно относится к тенденции, которую говорящий считает предпочтительной. Рассуждая об истории человечества, мы считаем прогрессивными отмену рабства, всеобщее избирательное право, снижение дискриминации по половому и расовому признакам, снижение заболеваемости и бедности, распространение гигиены, уменьшение загрязнения атмосферы, повышение качества образования. Человеку с определенными политическими взглядами некоторые из этих тенденций могут показаться негативными: например, он с ностальгией будет вспоминать времена, когда женщины не могли голосовать или входить в обеденный зал клуба. Но тенденции все равно остаются прогрессивными не только в нестрогом ценностно-нейтральном смысле: они прогрессивны в рамках некоторой системы ценностей – даже если вы или я их не разделяем.

Прошло всего сто лет с тех пор, как братья Райт совершили первый полет на аппарате тяжелее воздуха. С 1903 года история авиации была безусловно прогрессивной и на удивление стремительной. Всего через 42 года, в 1945 году, немецкий летчик Ганс Гвидо Мутке преодолел звуковой барьер на реактивном “Мессершмитте”. Спустя еще 24 года люди ходили по Луне. То, что больше они там не ходят, а также то, что единственный сверхзвуковой пассажирский рейс закрыт, продиктовано экономическими причинами и является временными реверсиями в бесспорно прогрессивной тенденции. Самолеты летают быстрее и прогрессируют во многих других направлениях. Многие из этих тенденций не

соответствуют ценностям отдельных групп – например тех несчастных, кто живет рядом с аэропортами. Многие тенденции развития авиации определяются военными нуждами. Однако никто не станет отрицать существование комплекса ценностей, разделяемых по меньшей мере некоторыми здравомыслящими людьми: истребители, бомбардировщики и управляемые ракеты улучшались со времен братьев Райт. То же можно сказать обо всех остальных видах транспорта, а также технологиях, в первую очередь компьютерных.

Повторю: говоря о ценностно-нагруженном прогрессе, я не подразумеваю, что эти ценности обязательно должны иметь для меня или вас положительную окраску. Я отметил, что многие направления технического прогресса определяются военными нуждами. Есть все основания думать, что без таких изобретений мир был бы лучше. В этом случае ценностная нагрузка прогресса имеет негативную окраску. Однако такой прогресс остается ценностно-нагруженным в смысле, выходящем за пределы моего исходного ценностно-нейтрального определения прогресса как тенденции, сохраняющейся в будущем. Эволюция оружия (камень, копьё, лук, мушкет, винтовка, пулемет, снаряды, атомные и водородные бомбы) представляет собой прогресс согласно чьей-то системе ценностей, пусть не моей и не вашей. В противном случае никто не занимался бы разработкой оружия.

Эволюция прогрессивна не только в нестрогом ценностно-нейтральном смысле. Некоторые эпизоды эволюционного прогресса являются ценностно-нагруженными – по крайней мере, согласно некоторым системам ценностей. И раз уж мы заговорили об оружии, самое время отметить, что наиболее известные примеры таких эпизодов являются следствием гонки вооружений между хищником и жертвой.

Выражение “гонка вооружений”, согласно Оксфордскому словарю английского языка, впервые зафиксировано в 1936 году в протоколе Палаты общин:

Палата не может согласиться на политику, которая ищет безопасности лишь в национальном вооружении и усиливает разрушительную гонку вооружений между государствами, неизбежно ведущую к войне.

В 1937 году газета “Дейли экспресс” сообщила, что “все обеспокоены гонкой вооружений”. Вскоре после этого идея попала в литературу по эволюционной биологии. Хью Котт в книге “Приспособительная окраска у животных”, вышедшей в 1940 году, писал:

Прежде чем утверждать, что обманчивая наружность кузнечика или бабочки излишне совершенна, мы должны удостовериться, каковы острота зрения и способность опознавания их естественных врагов. [Мы не стали бы утверждать, что броня линейного крейсера слишком тяжела или что его пушки слишком дальнобойны, не потрудившись предварительно проанализировать вооружение противника. В первобытной борьбе джунглей, как и в цивилизованной войне,] мы наблюдаем непрерывное совершенствование и эволюцию как способов защиты, так и способов нападения. Их результаты в области обороны проявляются в таких средствах, как быстрота, бдительность, панцирь, защита шипами, инстинкт рытья, ночной образ жизни, выделение яда, отвратительный запах, защитно-криптическая, отпугивающая и миметическая окраски. В то же время у хищников развиваются быстрота и внезапность нападения, засады, приманки, острота зрения, когти, зубы, жала, ядовитые укусы, агрессивно-криптическая и

приманивающая окраски. Соответственно возрастающей быстроте преследователя развивается большая быстрота преследуемого, защитная броня развивается в соответствии с оружием нападения; точно так же совершенство маскировки развивается в ответ на совершенствование органов зрения.

Мой оксфордский коллега Джон Кребс и я рассмотрели вопрос гонки вооружений в статье, представленной Королевскому обществу в 1979 году. Мы указали, что усовершенствования, возникающие у животных в ходе гонки вооружений, являются усовершенствованиями способа выживания – но не усовершенствованием самого выживания. В гонке вооружений между нападающей и обороняющейся стороной могут быть периоды, во время которых та или иная сторона вырывается вперед. Но в целом усовершенствования с одной стороны уравнивают усовершенствования с другой. В гонке вооружений есть нечто парадоксальное. Она требует серьезных затрат от обеих сторон, но при этом ни одна из них не получает чистой прибыли. С экономической точки зрения обе стороны выиграли бы, договорившись о прекращении гонки вооружений. В крайнем, довольно абсурдном случае вид-жертва мог бы пожертвовать десятой частью своей популяции в обмен на безопасность и покой для оставшихся. В этом случае ни хищникам, ни жертвам не пришлось бы отвлекать ценные ресурсы на наращивание мышц для бега, развитие органов чувств для обнаружения врага, повышение бдительности и продолжительности охоты: для обеих сторон это бесполезная трата времени и сил. Если бы такое соглашение могло быть достигнуто, от него выиграли бы обе стороны.

К сожалению, теория Дарвина не знает пути к такому соглашению. Вместо этого обе стороны продолжают тратить ресурсы на конкуренцию с особями своего вида, чтобы обогнать врага, и обеим сторонам приходится принимать трудные компромиссные решения при управлении экономикой своего тела. Кролики, если бы не было хищников, могли бы направить все ресурсы и время на кормление и воспроизводство. Вместо этого им приходится тратить массу времени на высматривание хищников и тратить ресурсы на разработку средств спасения. Хищники, в свою очередь, вынуждены тратить вложения от своего главного занятия – размножения – на усовершенствование приспособлений для ловли добычи. Гонка вооружений в эволюции животных и развитии техники ведет не к улучшению качества жизни, а к росту затрат на обслуживание гонки вооружений.

Мы с Кребсом указывали на существование асимметрии в гонке вооружений. Одна сторона нередко тратит больше ресурсов, чем вторая. Одно из таких нарушений равновесия мы назвали принципом обед-жизнь. Своим названием оно обязано басне Эзопа, в которой кролик бежит быстрее, чем лиса, потому что кролик бежит, спасая свою жизнь, а лиса бежит просто за обедом. Есть асимметрия и в цене неудачи. В гонке вооружений между кукушками и хозяевами гнезд за каждой кукушкой стоит длинный ряд предков, успешно обманувших приемных родителей. Особь вида-хозяина, в свою очередь, может оглянуться на ряд предков, многие из которых не встречали кукушек, а другие – встречали и были ими одурачены. Гены, определяющие неспособность обнаруживать и убивать кукушек, передавались через многие поколения вида-хозяина. Однако гены, определяющие неспособность кукушек обмануть хозяев, подвергаются гораздо большему риску при передаче. Эта асимметрия риска приводит к появлению другой асимметрии, которая касается ресурсов, направляемых на гонку вооружений в ущерб другим аспектам жизни. Повторюсь: стоимость неудачи для кукушек выше, чем для их хозяев. Это приводит к асимметрии экономических и временных затрат.

Гонка вооружений безусловно прогрессивна – в том смысле, в котором, например, не является прогрессивной эволюционная адаптация к погоде. Хищники и паразиты делают жизнь каждой особи в конкретном поколении хуже – как и плохая погода. Но в масштабе эволюционного времени, в отличие от погоды, которая изменяется ненаправленно, хищники и паразиты (а также жертвы и хозяева) эволюционируют, становясь с точки зрения жертв все хуже. В отличие от эволюционных тенденций ледниковых периодов и засух, тенденции гонки вооружений можно экстраполировать на будущее, и эти тенденции являются ценностно-нагруженными в том же смысле, что и совершенствование оружия. Зрение хищников становится острее, но не обязательно лучше, потому что в это время добыча учится прятаться. С обеих сторон прогрессивно повышается скорость бега, хотя преимущества чаще всего уравниваются достижениями противной стороны. Саблевидные зубы становятся острее и длиннее по мере того, как шкура жертвы становится жестче. Токсины становятся все опаснее по мере того, как совершенствуются биохимические приемы их нейтрализации.

С течением эволюционного времени гонка вооружений прогрессирует. Те черты живого, которые восхитили бы инженера, становятся все сложнее и порождают все более сильную иллюзию проектирования. В “Восхождении на пик Невероятности” я отделил проектирование от иллюзии проектирования. Глаз канюка, ухо летучей мыши, опорно-двигательный аппарат гепарда или газели – наивысшие результаты эволюционной гонки хищников и их жертв. Гонка вооружений паразита и его хозяина достигает наивысшей точки в еще более тонко настроенных коадаптивных признаках, создающих иллюзии проекта.

Теперь – важный момент. Эволюция любого комплекса органов в гонке вооружений неизбежно проходила множество этапов прогрессивной эволюции. Такая эволюция, согласно нашему определению, прогрессивна, поскольку каждое изменение продолжает курс, избранный предшественниками. Откуда мы знаем, что этапов было много, а не всего один или два? Из теории вероятностей. Части такого сложного аппарата, как ухо летучей мыши, случайным образом можно перегруппировать миллионом способов, прежде чем обнаружится другой механизм, который будет слышать так же хорошо, как реальное ухо. С точки зрения статистики это невероятно – и не только в банальном смысле, согласно которому любая сборка частей является в ретроспективе столь же невероятной, как и любая другая. Очень немногие комбинации атомов составляют слуховой аппарат. Ухо летучей мыши – одна из миллионов таких комбинаций. Она работает. А существование вещи, столь невероятной с точки зрения статистики, нельзя разумно объяснить результатом счастливой случайности. Такая вещь должна быть результатом некоего процесса, генерирующего невероятность: этот процесс философ Дэниел Деннет назвал “подъемом с помощью крана”. Единственные “краны”, известные науке (готов поспорить, что они уникальны и для Вселенной) – это проектирование и естественный отбор. Проектирование объясняет сложность и эффективность микрофонов. Естественный отбор объясняет сложность и эффективность ушей летучей мыши. Он объясняет вообще все: даже микрофоны и остальные спроектированные человеком вещи, поскольку самих проектировщиков породил естественный отбор. А проектирование, в конечном счете, не объясняет ничего, потому что оно неизбежно сводится к проблеме происхождения проектировщика.

И проектирование, и естественный отбор – это процессы, для которых характерны постепенные, прогрессивные улучшения. Естественный отбор иным быть и не может. Мнения касательно проектирования могут быть разными, однако факты есть факты. Братья

Райт не придумали “Конкорд”. Они смогли спроектировать только скрипящую этажерку, которая еле оторвалась от земли и рухнула на соседнее поле. Каждый этап пути от Китти-Хок до мыса Канаверал основывался на предыдущих. Улучшения происходят постепенно, в одном направлении, воплощая прогресс (в нашем определении). Мы можем, пусть с трудом, представить себе гения-викторианца, который проектирует ракету “Сайдвиндер” в своей великомудрой, украшенной бакенбардами голове. И, хотя эта идея противоречит здравому смыслу и фактам, она не идет наперекор законам вероятности в том смысле, в котором это касалось бы спонтанной эволюции современной летучей мыши, располагающей эхолокацией.

Вероятность того, что наземную предковую землеройку отделяет от обладающей эхолокацией летучей мыши всего одна макромутация, можно исключить с той же уверенностью, как и вероятность того, что фокусник угадает порядок карт в перетасованной колоде. В обоих случаях удача не абсолютно невозможна. Но ни один ученый не станет делать ставку на удачу. Трюк с угадыванием карт не может быть ничем иным, кроме фокуса. Но природа не водит нас за нос, как это делает фокусник. Однако мы все равно можем исключить из расчетов удачу, и гений Дарвина – как раз в разоблачении трюков природы. Летучая мышь, передвигающаяся с помощью эхолокации, – результат серии малых последовательных изменений, и каждое дополняет предыдущее в рамках эволюционной тенденции. Это и есть прогресс согласно нашему определению. То же применимо и ко всем остальным сложным биологическим объектам, которые порождают иллюзию проектирования и потому являются статистически невероятными при заданном направлении. Такие объекты могли эволюционировать только прогрессивно.

Возвращающийся в наше время Трактирщик, теперь очень щепетильный в отношении эволюции, отмечает прогресс в одной из ее тем. Но прогресс подобного рода – не однородная неизменная тенденция, сохраняющаяся от начала эволюционного до настоящего времени. *Прогресс рифмуется*. Мы отмечаем эпизод прогресса в ходе гонки вооружений. Но конкретная гонка вооружений подходит к концу: например, одну команду целиком истребляет вторая. Или вымирают обе – например в результате массовой катастрофы вроде погубившей динозавров. Затем процесс возобновляется, но не с нуля, а с некоторой ранней точки гонки вооружений. Прогресс в эволюции – не прямая дорожка от подножия горы к вершине, а зигзагообразная тропинка из рифмующихся участков. Один такой участок оборвался в конце мелового периода, когда динозавры уступили дорогу млекопитающим. Но и в течение долгого периода господства динозавров было немало таких участков, только более коротких. Млекопитающие с эпохи расцвета после вымирания динозавров также проходили этапы малых гонок вооружений, которые сопровождались вымираниями, которые, в свою очередь, сопровождались новыми гонками вооружений. Эти гонки рифмуются с древними в периодичных всплесках многоступенчатой прогрессивной эволюции.

Способность эволюционировать

Вот и все, что я хочу сказать о гонке вооружений как о двигателе прогресса. Какие еще послания из прошлого принес нам Трактирщик? Здесь я должен упомянуть о предполагаемом отличии макроэволюции от микроэволюции. “Предполагаемом” потому, что, на мой взгляд, макроэволюция (в масштабе миллионов лет) – это просто то, что мы получим, если будем наблюдать за микроэволюцией (в масштабе жизни особей) несколько миллионов лет. Противоположная точка зрения заключается в том, что макроэволюция качественно отличается от микроэволюции. Обе точки зрения имеют право на существование и не обязательно противоречат друг другу. Как это часто бывает, все зависит от того, что вы имеете в виду.

Можно снова прибегнуть к сравнению с ростом ребенка. Представьте спор о предполагаемой разнице между макроростом и микроростом. Чтобы изучить макророст, мы взвешиваем ребенка каждые несколько месяцев. По случаю каждого дня рождения мы подводим ребенка к дверному косяку и проводим карандашом линию. При более научном подходе мы могли бы измерить, например, окружность головы, ширину плеч, длину основных костей конечностей... и построить графики зависимости этих параметров друг от друга, возможно, представив их в логарифмическом виде (по причинам, изложенным в “Рассказе Человека умелого”). Также мы отмечаем важные события, например появление лобковых волос, или увеличение груди и начало менструаций у девочки, или рост волос на лице мальчика. Все эти изменения составляют макророст, и мы оцениваем их по шкале масштаба лет или месяцев. Наши измерительные приборы недостаточно чувствительны, чтобы уловить посуточные и почасовые изменения в теле (микророст), которые, будучи суммированы, составляют макророст. Или, как ни странно, приборы могут быть слишком чувствительными. Очень точные весы могли бы теоретически зафиксировать почасовой рост, однако слабый сигнал заглушали бы колебания массы тела, сопровождающие прием пищи и выделение. Эпизоды микророста, образованные клеточными делениями, не вносят непосредственного вклада в изменение массы тела и не обнаруживаются при грубых изменениях.

Так является ли макророст суммой эпизодов микророста? Да. Но верно и то, что различные масштабы времени предполагают применение разных методов. Микроскопы непригодны для исследования развития ребенка на уровне организма. Сантиметровые ленты и весы не подходят для изучения размножения клеток. То же можно сказать о макроэволюции и микроэволюции. Если использовать эти термины, чтобы подчеркнуть различия в способах их изучения, я ничего не имею против рабочего различения микроэволюции и макроэволюции. Но я не могу согласиться с теми, кто придает этому вполне бытовому различию почти (или более чем почти) мистический смысл. Некоторые считают, что дарвиновская теория эволюции путем естественного отбора может объяснить микроэволюцию, но бессильна объяснить макроэволюцию. Следовательно, макроэволюция, по мнению этих людей, нуждается в дополнительной составляющей – и в крайних случаях эта составляющая носит сверхъестественный характер!

К сожалению, мольбы о “крюке” с неба поддержали (из лучших побуждений) некоторые ученые. Я уже обсуждал теорию прерывистого равновесия, причем слишком часто и подробно, чтобы повторять то же самое здесь. Так что просто добавлю, что защитники этой

теории верят в фундаментальное “разъединение” микроэволюции и макроэволюции – безо всяких оснований. Чтобы объяснить макроуровень, макроуровню не нужны дополнительные составляющие. Скорее, дополнительные составляющие сами появляются на макроуровне как следствие событий на микроуровне, экстраполируемых на невообразимо длинные отрезки времени.

Рабочее разграничение, подобное тем, которое мы применяем для микро– и макроэволюции, встречается во многих других ситуациях. Изменения карты мира с течением геологического времени являются следствием событий, накапливающихся за миллионы лет, и тектонических явлений, происходящих в масштабе минут, дней и лет. Но, как и с ростом ребенка, на разных масштабах времени применяются почти не перекрывающиеся методы. Масштаб колебаний напряжения не годится для обсуждения работы сложной компьютерной программы, такой как *Microsoft Excel*. Ни один разумный человек не станет отрицать, что программы, как они ни были бы сложны, выполняются исключительно за счет временных и пространственных изменений напряжения. Но ни один разумный человек не станет обсуждать этот факт при создании, написании, отладке или использовании сложной программы.

Я никогда не сомневался в том, что макроэволюция – это множество эпизодов микроэволюции, объединенных в масштабе геологического времени и обнаруживаемых на примере ископаемых, которые в этом случае играют роль генетических образцов. Однако в эволюционной истории могли быть (я уверен, что были) события, в результате которых изменялась сама природа эволюции. Иными словами, эволюционировала сама эволюция. До сих пор мы, говоря о прогрессе, подразумевали организмы, которые с течением времени все лучше справляются с основными занятиями организмов, а именно: с выживанием и размножением. Но, кроме того, мы можем допустить и изменения самой эволюции. Может ли эволюция научиться все лучше справляться с каким-то делом? Является ли поздняя эволюция улучшенной версией ранней? Могут ли организмы улучшать не только способность выживать и размножаться, но и способность эволюционировать? Существует ли эволюция способности эволюционировать?

Я впервые использовал выражение “эволюция эволюционируемости” в статье, опубликованной в 1987 году в сборнике материалов конференции по вопросам искусственной жизни. Изучением искусственной жизни тогда только начала заниматься междисциплинарная наука на стыке биологии, физики, информатики и так далее, изобретенная физиком-фантазером Кристофером Лэнгтоном (он редактировал сборник). После выхода моей статьи (хотя, скорее всего, не из-за нее) “эволюцию эволюционируемости” стали широко обсуждать и биологи, и специалисты в области искусственной жизни. Сама идея была предложена еще до того, как я употребил это выражение. Так, американский ихтиолог Карел Ф. Лайем в 1973 году употребил выражение “перспективная адаптация” применительно к челюстному аппарату цихлид, который позволил им стремительно эволюционировать в сотни видов (см. “Рассказ Цихлиды”). Хочу заметить, что предположение Лайема выходит за пределы идеи преадаптации. (Это то, что исходно развивается для одной цели и впоследствии служит для другой.) Однако перспективная адаптация и “эволюция эволюционируемости” подразумевают не только использование преадаптации для новой функции, но и обеспечение новой вспышки дивергентной эволюции. Я предлагаю идею постоянной, даже прогрессивной, тенденции к улучшению способности эволюционировать.

В 1987 году идея “эволюции эволюционированности” казалась еретической, особенно для меня, пользовавшегося репутацией “ультрадарвиниста”. Я оказался в странном положении, защищая свою идею и в то же время оправдываясь за нее перед людьми, которые не понимали, почему она нуждается в оправданиях. Теперь эта идея широко обсуждается, и многие ученые зашли в этих обсуждениях даже дальше, чем я предполагал – например, клеточные биологи Марк Киршнер и Джон Герхарт, а также специалист по эволюционной энтомологии Мэри-Джейн Вест-Эберхард, автор книги “Пластичность развития и эволюция”.

Что делает организм способным к эволюции, помимо способности к выживанию и размножению? Мы говорили об архипелагах как об экспериментальных площадках для видообразования. Если острова достаточно близко друг от друга, чтобы обеспечить случайные миграции, но достаточно далеко, чтобы популяции могли дивергировать, у нас есть все условия для видообразования – первого шага к эволюционной радиации. Но что значит “достаточно близко” и “достаточно далеко”? Все зависит от того, как передвигаются животные. Дистанция в несколько метров для мокрицы равнозначна дистанции в несколько километров для летающей птицы или летучей мыши. Галапагосские острова отстоят друг от друга на расстояние, идеально подходящее для эволюции мелких птиц, например вьюрков. Но это не значит, что они подходят для дивергентной эволюции вообще. В этом контексте расстояние между островами нужно измерять не в абсолютных, а в относительных единицах, отражающих способность вида к перемещению. (Родители рассказывали мне о лодочнике-ирландце, который на вопрос о расстоянии до острова Большой Бласкет ответил: “Мили три по хорошей погоде”).

Таким образом, галапагосский вьюрок, изменяя в ходе эволюции дальность полета, одновременно уменьшает свою способность эволюционировать. Уменьшение дальности полета снижает шансы появления новой популяции потомков на соседнем острове. Это легко понять. Но увеличение дальности полета, как ни странно, дает тот же эффект. Это уже не так очевидно. Дело в том, что потомки начинают заселять новые острова настолько часто, что у них не остается времени для обособленной эволюции до прибытия следующей партии мигрантов. Возьмем крайний случай: для птиц, дальность полета которых позволяет им с легкостью преодолеть расстояние между любыми двумя островами, эти острова больше не являются таковыми. В отношении генетического переноса весь архипелаг становится континентом, и, следовательно, видообразования не происходит. Способность эволюционировать, раз уж мы выбрали ее мерой скорости видообразования, есть случайное последствие оптимальной дальности перемещений. Оптимальная дальность, в свою очередь, определяется расстоянием между островами. Конечно, “остров” здесь – не обязательно суша, со всех сторон окруженная водой. Для водных обитателей роль островов выполняют озера, а рифы могут быть островами внутри озер. Для высокогорных животных роль островов выполняют горные вершины. Для древесных обитателей, не привыкших далеко перемещаться, островом может быть дерево. А для вируса, например ВИЧ, островом служит человеческий организм.

Если увеличение или уменьшение дальности перемещений приводит к улучшению способности эволюционировать, можем ли мы назвать это эволюционным “усовершенствованием”? Здесь шерсть на моем ультрадарвинистском загривке встает дыбом: все это очень неприятно напоминает идею эволюционного предсказания. Увеличение или уменьшение дальности полета у птиц происходит в эволюции вследствие

естественного отбора. Тот эффект, который это оказывает на эволюцию, является не более чем случайным последствием. Однако, оглядываясь в прошлое, мы видим, что современные виды происходят от тех предковых видов, которые обладали хорошими способностями к эволюционированию. Поэтому можно предположить существование некоего высокоуровневого отбора линий в пользу способности эволюционировать. Это пример кладового отбора (Джордж К. Уильямс). Классический дарвиновский отбор приводит к повышению выживаемости отдельных организмов. Возможно ли, что вследствие кладового отбора повышается способность к эволюционированию жизни в целом? Если так, мы могли бы ожидать, что в “перезапусках” эволюции по Кауфману вновь появлялись бы одни и те же прогрессивные улучшения способности эволюционировать.

Когда я впервые писал об “эволюции эволюционированности”, я предположил наличие ряда “переломных событий” в эволюции, после которых способность эволюционировать резко улучшалась. Самый многообещающий пример такого события – сегментация. Это модульное строение тела, при котором части организма и системы органов расположены серийно вдоль оси тела. Сегментация, судя по всему, независимо появилась у членистоногих, позвоночных и кольчатых червей. Происхождение сегментации относится к тем эволюционным событиям, которые никак не могли произойти постепенно. Позвоночник костистых рыб обычно состоит из 50 позвонков, угрей – из 200. У червяг – от 95 до 285 позвонков. Рекорд змей (вымерших) составляет 565 позвонков.

Каждый позвонок змеи представляет собой сегмент тела со своей парой ребер, блоками мышц и нервами, отходящими от спинного мозга. Число сегментов не может быть дробным, и эволюция количества сегментов должна включать многочисленные эпизоды, в результате которых мутантная змея стала отличаться от своих родителей сразу на некоторое целое число сегментов: минимум на один. Аналогичным образом при возникновении сегментации должен был произойти резкий мутационный переход от несегментированных родителей к потомку минимум с двумя сегментами. Довольно трудно представить, как уродец мог выжить, не говоря уже о поиске партнера и размножении. Однако это явно случалось, потому что сегментированные животные окружают нас. Возможно, мутация затронула *Нохгены* (см. “Рассказ Дрозофилы”). В статье 1987 года, посвященной способности эволюционировать, я предположил, что

индивидуальный успех или неудача первого сегментированного животного в масштабе его жизни не так уж важны. Ясно, что многие другие новые мутанты оказались успешнее как особи. В первом сегментированном животном главным было то, что линии его потомков были чемпионами в способности эволюционировать. Они претерпели радиацию и видообразование и дали начало новым типам. Независимо от того, была ли сегментация выгодной адаптацией для первого сегментированного животного, она внесла изменения в эмбриологическое развитие, представляющие большой эволюционный потенциал.

Легкость, с которой целые сегменты могут добавляться или изыматься из тела – лишь одна составляющая улучшения способности эволюционировать. То же можно сказать о дифференциации сегментов.

У таких животных, как многоножки и земляные черви, большинство сегментов не различаются. Но периодически у животных, особенно у членистоногих и позвоночных,

появляется тенденция к специализации сегментов и, следовательно, их дифференциации (сравните омара с многоножкой). Та линия, которой удастся приобрести сегментированный план строения тела, тут же оказывается способной к приобретению целого ряда новых признаков путем изменения сегментных модулей по всей длине тела.

Сегментация является примером модульного строения, а модульное строение – основной предмет размышлений современных ученых, пишущих об “эволюции эволюционируемости”. Из многочисленных определений слова “модуль” в Оксфордском словаре уместно следующее:

Один из агрегатов или одна из деталей, стандартизированных для упрощения сборки или замены и, как правило, заранее изготовленных в виде независимых структур.

Прилагательное “модульный” описывает комплекс модулей, а существительное “модульность” указывает на соответствующее свойство. Среди примеров модульного строения – многие растения (листья и цветы). Но, пожалуй, лучшие примеры модульности можно найти на клеточном и биохимическом уровнях. Образцовыми модулями являются клетки, а внутри клеток – молекулы белка и, конечно, сама ДНК.

Изобретение многоклеточности почти наверняка усилило способность эволюционировать. Оно на сотни миллионов лет предшествовало сегментации, и сегментация является в некотором роде ее повторением в более крупном масштабе и еще одним шагом к модульности. Каковы другие переломные моменты? Джон Мейнард Смит, которому посвящена эта книга, вместе с венгерским ученым Эршем Сатмари издал работу “Главные переходные этапы эволюции”. Большинство этапов Смита и Сатмари пересекаются с моими “переломными событиями” – усовершенствованиями способности эволюционировать. Они в первую очередь включают возникновение репликации молекул: без нее эволюции не было бы вообще. Если бы, как предположили Кернс-Смит и другие, ДНК переняла ключевую роль репликатора у некоего менее успешного предшественника, преодолев при этом ряд промежуточных этапов, то каждый из этапов представлял бы собой скачок вперед в способности эволюционировать.

Если мы признаем теорию “мира РНК”, то имелся еще один основной переход (переломное событие): когда “мир РНК”, тогда исполнявшей одновременно роли и репликатора, и фермента, уступил место миру, в котором ДНК взяла на себя роль репликатора, а белки – роль ферментов. Затем произошло объединение реплицирующих структур (“генов”) в клетки со стенками, предотвращавшими утечку продуктов репликации генов и удерживавшими их вместе с продуктами других генов, с которыми они вместе осуществляли процессы клеточной химии. Очень важным переходом и, с высокой вероятностью, также переломным событием в “эволюции эволюционируемо-сти” стало возникновение эукариотической клетки – посредством объединения нескольких прокариотических. Не менее важным стало и возникновение полового размножения, совпавшее с возникновением собственно вида с его генофондом и всем остальным, что обеспечило будущую эволюцию. Мейнард Смит и Сатмари продолжают список: возникновение многоклеточности; возникновение колоний, например муравейников и термитников; возникновение человеческих популяций, пользующихся речью. По крайней мере некоторые из указанных переходов включают объединение ранее независимых единиц

в крупные группы на более высоком уровне, сопровождающееся утратой независимости на более низком.

Я уже добавил к их списку сегментацию и теперь хотел бы обратить внимание еще на одно событие: формирование “бутылочного горлышка”. (См. мою книгу “Расширенный фенотип”, особенно заключительную главу.) “Бутылочное горлышко” относится к определенному типу жизненного цикла многоклеточных организмов. При наличии “бутылочного горлышка” жизненный цикл регулярно возвращается к одноклеточной стадии, из которой снова вырастает многоклеточный организм. Альтернативой жизненному циклу с “бутылочным горлышком” могло бы стать гипотетическое водное растение, при размножении отрывающее от себя многоклеточные кусочки, которые уплывают прочь и растут, после чего и от них отрываются кусочки. “Бутылочное горлышко” имеет три важных последствия, и каждое является хорошим кандидатом на роль событий, улучшающих способность эволюционировать.

Во-первых, эволюционные новшества могут быть повторно предложены снизу вверх, а не в виде воспроизведения уже существующих структур – своего рода перековки мечей на орала. Усовершенствование, например, сердца имеет больше шансов стать настоящим усовершенствованием, если генетические изменения могут изменить курс развития, начиная с одной-единственной клетки. Представьте себе альтернативный вариант: попробуйте взять уже существующее сердце и модернизировать его посредством дифференцированного роста тканей внутри непрерывно бьющегося органа. Такая модернизация нарушила бы работу сердца и подвергла бы риску потенциальное усовершенствование.

Во-вторых, благодаря многократному возвращению к отправной точке в последовательных жизненных циклах, “бутылочное горлышко” обеспечивает “календарь”, с помощью которого можно синхронизировать эмбриологические события. Гены можно включать или выключать в ключевые моменты цикла развития. Именно такого четкого расписания не хватает нашему гипотетическому растению, размножающемуся отрыванием от себя кусочков: без него растение не может регулировать “включение” и “выключение” генов.

В-третьих, без “бутылочного горлышка” в разных частях растения будут накапливаться мутации. В результате у клеток не останется причин для кооперации. Субпопуляции клеток будут вести себя как раковые опухоли, чтобы увеличить свои шансы передать гены в кусочки, участвующие в размножении. При наличии “бутылочного горлышка” все иначе: поскольку каждое поколение начинается с одной клетки, весь организм будет построен из генетически однородных кооперирующихся клеток, произошедших от одного предшественника. В отсутствие же “бутылочного горлышка” между клетками возникнет генетический “конфликт лояльности”.

С “бутылочным горлышком” связано эпохальное событие, которое могло внести вклад в способность эволюционировать и, возможно, наблюдаться в “перезапусках” эволюции по Кауфману. Это отделение клеток зародышевой линии от клеток соматической линии, на которое указал великий немецкий биолог Август Вейсман. Как мы видели (рандеву № 31), в развивающемся эмбрионе часть клеток откладывается для воспроизводства (зародышевая линия), а остальные направляются на строительство тела (соматические клетки). Клетки зародышевой линии потенциально бессмертны и теоретически могут иметь прямых потомков и миллионы лет спустя. Соматическим клеткам суждено делиться лишь ограниченное, не всегда предсказуемое, количество раз. Они дают клеточные линии, из

которых строятся ткани тела. После этого линии обрываются и организм умирает. Растения часто нарушают это разграничение – в самом очевидном случае это происходит при вегетативном размножении. Возможно, здесь существенное различие между путями эволюции растений и животных. До изобретения разделения соматической и зародышевой линий все клетки были потенциальными предками бесконечной линии потомков – каковыми, например, остаются клетки губок.

Изобретение полового размножения стало переломным моментом, который на первый взгляд можно перепутать и с “бутылочным горлышком”, и с отделением зародышевой линии. Но на самом деле оно логически отличается от обоих этих событий. В самой общей форме половое размножение – это частичное смешение геномов. Мы знакомы с частной, сложно организованной версией такого размножения, при которой каждая особь получает 50 % своего генома от каждого родителя. Мы привыкли к мысли, что родители всегда имеют разный пол: самка и самец. Но это не обязательная составляющая полового размножения. Изогамия – тип полового размножения, при котором две особи, неразличимые как самец и самка, не дифференцированные на два пола, комбинируют половины своих геномов. Разделение на самцов и самок скорее нужно рассматривать как еще одно переломное событие, которое произошло после возникновения полового размножения. Сложно организованное половое размножение такого рода в каждом поколении сопровождается “редукционным делением”, при котором каждая особь передает 50 % своего генома каждому потомку. Без этого геномы в каждом поколении удваивались бы в размере.

Бактерии практикуют беспорядочную форму полового донорства, которую иногда описывают как половое размножение. На самом деле этот процесс очень своеобразен и происходит скорее по принципу функций “вырезать и вставить” или “копировать и вставить” в компьютерных программах. Фрагменты генома “копируются” или “вырезаются” из одной бактерии и “вставляются” в другую, не обязательно принадлежащую к тому же “виду” (понятие вида у бактерий остается неясным). Поскольку гены являются подпрограммами, выполняющими клеточные операции, “вставленный” в бактерию ген может сразу же начать работу в новой среде, выполняя те же задачи, что и раньше.

Какая от этого польза бактерии-донору? Это, возможно, не совсем верная постановка вопроса. Правильнее спросить: какая польза передаваемому гену? Гены, успешно переданные реципиенту и помогшие ему выжить и передать их дальше, увеличивают количество своих копий в мире. Не очень понятно, произошло ли наше сложное эукариотическое половое размножение от бактериального полового процесса “вырезать и вставить” – или это стало переломным событием? Как бы то ни было, это изобретение имело огромное значение для последующей эволюции, и оба варианта очень подходят для дискуссии на тему “эволюции эволюционности”. Сложноорганизованное половое размножение, подобное тому, о котором мы узнали из “Рассказа Коловратки”, оказывает сильнейший эффект на эволюцию, поскольку делает возможным существование видов с их генофондами.

В заглавии этой книги слово “предок” употреблено в единственном числе. Признаюсь, причина этого отчасти стилистическая. И все же на протяжении нашего пути длиной в миллиарды лет один герой постоянно возвращался, как лейтмотив в музыке Вагнера: ДНК. Из “Рассказа Митохондриальной Евы” мы узнали, что предки есть и у генов. “Рассказ Неандертальца” посвящен прояснению вопроса о том, действительно ли этот оклеветанный исчез, не оставив смягчившего удар наследия. “Рассказ Гиббона” стал предисловием к теме

“голосования” в “парламенте” генов, защищающих каждый свою точку зрения на историю предков. А в “Рассказе Миноги” мы обсудили аналогию между дубликацией гена и видообразованием, где каждый процесс происходит на своем уровне. Причем эта аналогия настолько точна, что для генов можно составить отдельные деревья, которые будут параллельны обычным филогенетическим деревьям, хотя и не совпадут с ними полностью. Лейтмотив в области таксономии перекликается с основной темой “эгоистичного гена” в понимании естественного отбора, но не сливается с ней.

Прощание Хозяина

Я восхищаюсь паломничеством, в котором сам с благодарностью участвовал. Восхищение у меня вызывает не только торжество жизни, но и то обстоятельство, что на некоей планете вообще может существовать жизнь. Вселенная могла бы остаться безжизненной, с одними физическими и химическими процессами и рассеянной пылью от космического взрыва, давшего начало времени и пространству. То, что она не осталась пустой, что жизнь эволюционировала почти из ничего примерно 10 млрд лет спустя после того, как почти из ничего появилась сама Вселенная, настолько поразительно, что было бы безумием пытаться воздать должное случившемуся словами. И это еще не все! Эволюция привела к появлению существ, которые оказались способны понять не только ее механизмы, но и процессы, благодаря которым они их поняли.

Это паломничество было путешествием (*trip*) не только в обычном значении этого слова, но и в контркультурном, с которым я познакомился в Калифорнии в бо-х годах, будучи совсем молодым. Самый сильный галлюциноген, который можно было купить в Хейт-Эшбери и на Телеграф-авеню, – ничто в сравнении с этим. Если хотите восхищения, вы найдете его в реальном мире. Вспомните о венерином поясе, мигрирующих медузах и крошечных “гарпунах”, о “радаре” утконоса и электрических рыбах, о предусмотрительной личинке слепня, о секвойе, о павлине, о морской звезде с гидравлическими ножками, о цихлидах озера Виктория, которые эволюционируют на много порядков быстрее, чем лингула, мечехвост или латиметрия. И не гордость за свою книгу, а благоговение перед жизнью заставляет меня сказать: если хотите оправдать жизнь, откройте эту книгу на любой странице. И подумайте о том, что, хотя она написана с человеческой точки зрения, любой из десяти миллионов пилигримов мог бы написать похожую. Да, жизнь на нашей планете удивительна и способна радовать всех, чьи чувства не притуплены обыденностью. Но то, что наш мозг позволяет уяснить свое эволюционное происхождение, многократно усиливает удивление и радость.

“Паломничество” предполагает набожность и благоговение. В книге мне не представился случай упомянуть о своей нетерпимости к набожности и о презрении к благоговению перед сверхъестественным. Но я этого не скрываю. И не потому, что хотел бы ограничить пределы почтительности или желал бы принизить то благоговение, с которым мы будем прославлять Вселенную, когда поймем ее величие. Сказать “все наоборот” было бы преуменьшением. Моя неприязнь к вере в сверхъестественное объясняется как раз тем, что она, к сожалению, не может полностью воздать должное великолепию мира. Она выхолащивает реальность и недооценивает ее.

Подозреваю, что многие люди, считающие себя религиозными, согласятся со мной. Им я адресую замечательную фразу, подслушанную на конференции. Один уважаемый ученый долго дискутировал с коллегой. Когда перепалка подошла к концу, он подмигнул и сказал: “Знаете, на самом деле мы согласны друг с другом. Просто то, что вы говорите, ошибочно!”

Я чувствую, что вернулся из настоящего паломничества.

Благодарности

Эту книгу меня уговорил написать Энтони Читэм, основатель издательства “Орион букс”. Он не дожидаясь выхода книги: я немисливо долго тянул с ее завершением. Майкл Довер стойко и с юмором переносил мою медлительность и подбадривал меня, всегда понимая, чего я пытаюсь достичь. Лучшим из множества его замечательных предложений стало приглашение Латы Менон в качестве редактора. Как и в работе над “Капелланом дьявола”, ее поддержка оказалась неоценимой. Способность Латы увидеть картину целиком, не упуская ни малейшей детали, ее энциклопедические знания, любовь к науке и бескорыстная преданность делу подарили и мне, и книге так много, что это сложно выразить. Мне очень помогли и другие сотрудники издательства, однако Дженни Конделл и дизайнер Кен Уилсон проявили подлинный героизм.

Мой ассистент Янь Вон участвовал во всех стадиях планирования, сбора информации и написания книги. Его находчивость и глубокую осведомленность в вопросах современной биологии можно сравнить разве что с его умелым обращением с компьютерами. В этом отношении я могу назвать себя его учеником и отметить лишь, что он прежде сам был моим учеником: я преподавал у него в Нью-Колледже. Потом он защитил диссертацию под руководством Алана Графена, когда-то моего аспиранта, так что Янь, так сказать, дважды мой ученик. Он внес в эту книгу столько, что я настоял на том, чтобы упомянуть его как соавтора некоторых глав. Когда Янь уехал колесить по Патагонии, мне на последних этапах книги помогал Сэм Терви – обладатель выдающихся познаний в области зоологии, которыми он честно делился со мной.

Я благодарен за поддержку и советы Майклу Юджину, Марку Гриффиту, Стиву Симпсону, Анжеле Дуглас, Джорджу Макгэвину, Джеку Петтигрю, Джорджу Барлоу, Колин Блейкмор, Джону Моллону, Генри Беннет-Кларку, Робин Элизабет Корнуэлл, Линделл Бромэм, Марку Саттону, Бетии Томас, Элизе Хаулетт, Тома Кемпа, Малгозии Новак-Кемп, Ричарду Форти, Дереку Сиветеру, Алексу Фримену, Алану Куперу и особенно Кристин Деблаз-Балльштадт. (Остальные благодарности – в примечаниях.)

Я глубоко признателен Марку Ридли и Питеру Холланду, которых издатели попросили выступить рецензентами. Ответственность за оставшиеся недоработки я беру на себя.

Как всегда, я благодарен щедрости Чарльза Симони. И моей жене, Лалле Уорд, которая и в этот раз стала моей опорой.

Список рекомендованной литературы

Что читать сначала...

Barlow, George *The Cichlid Fishes: Nature's Grand Experiment in Evolution*. Perseus Publishing, Cambridge, Mass., 2002.

DIAMOND, Jared *Guns, Germs and Steel: A Short History of Everybody for the Last 13,000 Years*. Chatto & Windus, London, 1997.

FORTEY, Richard *Life: An Unauthorised Biography*. Harper Collins, London, 1997.

FORTEY, Richard *The Earth: An Intimate History*. Harper Collins, London, 2004.

LEAKEY, Richard *The Origin of Humankind: Unearthing Our Family Tree* Science Masters series. Basic Books, New York, 1994.

Maynard Smith, John & Eors Szathmáry *The Origins of Life:*

From the Birth of Life to the Origin of Language. Oxford University Press, Oxford, 1999
Также см.: [189].

QUAMMEN, David *The Song of the Dodo: Island Biogeography in an Age of Extinctions* Hutchinson, Oxford, 1996.

RIDLEY, Mark *Mendel's Demon: Gene justice and the Complexity of Life*. Weidenfeld & Nicolson, London, 2000.

RIDLEY, Matt *Genome: The Autobiography of a Species in 23 Chapters*. Fourth Estate, London, 1999.

SOUTHWOOD, Richard *The Story of Life*. Oxford University Press, Oxford, 2003.

TUDGE, COLIN *The Variety of Life: A Survey and a Celebration of all the Creatures that Have Ever Lived*. Oxford University Press, Oxford, 2000.

WEINER, Jonathan *The Beak of the Finch: A Story of Evolution in Our Time*. Jonathan Cape, London, 1994.

Wilson, E. o. *The Diversity of Life*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1992.

...и что потом.

Brusca, Richard C. & Gary J. Busca *Invertebrates*. 2nd ed. Sinauer Associates Inc, Sunderland, Mass., 2002.

CARROLL, Robert L. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W H. Freeman, New York, 1988.

MACDONALD, David *The New Encyclopedia of Mammals*. Oxford University Press, Oxford 2001.

Ridley, Mark *Evolution*. 3rd ed. Blackwell, Oxford, 2004.

Замечания к филогенетическим схемам и реконструкциям

Ниже приведены обоснования филогенетических схем в книге, которые касаются, в частности, недавних таксономических ревизий и спорных вопросов. Хороший филогенетический обзор, основанный на относительно свежих данных, см. в книге Колина Таджа “Многообразие жизни”.

Рандеву № 0. В схему не включена Америка: существующие свидетельства указывают на то, что люди недавно переселились туда из Азии. Сопредок № 0 должен иметь по меньшей мере тот же возраст, что и последний общий предок (ПОП) генов (например К-хромосомный “Адам”). Даже незначительных уровней интербридинга достаточно для того, чтобы ПОП всего человечества был относительно молод [45] – отсюда и сравнительно недавние датировки.

Рандеву №№ 1–2. Филогенетическая схема (как и для остальных деревьев, построенная на основе результатов “голосования большинства” генов – см. “Рассказ Гиббона”) подтверждена морфологическими [102] и молекулярными [20] данными. Даты дивергенций определены по “молекулярным часам” [105, 230].

Рандеву № 3. Датировки филогенетических схем и дивергенций основаны на морфологических и молекулярных данных, а также ископаемых [102, 105, 273].

Рандеву № 4. Филогения гиббонов ненадежна: древо основано на данных митохондриальной ДНК [246, рис. 2С], подкрепленных найденными с помощью “молекулярных часов” датировками для сопредка и дивергенции *Symphalangus* и *Hylobates* [105].

Рандеву № 5. Общепринятая филогения. Датировки основаны на молекулярных данных и ископаемых [105].

Рандеву № 6. Филогенетическая схема и датировки получены непосредственно или основаны на [105]. Положение *Aotinae* ненадежно.

Рандеву № 7. Положение и датировки [105] семейства долгопяты согласуются с молекулярными [254] и морфологическими данными.

Рандеву № 8. Взаимосвязи лемуров в составе мокроносых приматов остаются спорными, хотя айе-айе обычно считают базальной группой. Порядок и даты ветвления четырех других семейств основаны на молекулярных данных [322], масштабированных так, чтобы датировать первую дивергенцию приматов 63 млн лет [105, 207]. Согласно другим подсчетам, дивергенция датируется 80 млн лет [281], при этом рандеву №№ 9, 10, 11 смещаются назад примерно на 15 млн лет.

Рандеву № 9. Положение шерстокрылов и тупай очень спорно и основано на молекулярных данных [207]. Базальное ветвление, таким образом, ограничено соседними узлами до 63–75 млн лет назад.

Рандеву № 10. Положение грызунообразных (*Glires*) определено исходя из надежных молекулярных данных [207]. Даты рандеву ограничены датировками рандеву № 11, найденными с помощью “молекулярных часов” [207, 137], но могут быть сдвинуты на 10 млн лет вперед [271]. Положение зайцеобразных надежно [137, 207]. Филогения грызунов остается спорной. Группа дикобразоподобных грызунов (*Hystricidae*, *Phiomorpha*, *Caviomorpha*) общепризнанна. Однако в молекулярных исследованиях [например 137, 202]

часто выделяются четыре группы: *Muridae* + *Dipodidae*, *Aplodontidae* + *Sciuridae* + *Gliridae*, *Stenodactylidae* + дикобразоподобные грызуны, *Heteromyidae* + *Geomyidae*. Порядок ветвления и примерные датировки этих групп основаны на данных мтДНК и рДНК [202] однако порядок их ветвления ненадежен [например, 137].

Рандеву №№ 11–12. Филогенетическая схема и датировки основаны на недавних молекулярных исследованиях [207, 271].

Рандеву № 13. Филогенетическая схема и датировки основаны на молекулярных данных [207, 271]. Морфологические данные [177] и некоторые молекулярные данные [205] указывают на разделение “слоны – сирены – даманы”. Однако положение трубкозуба ненадежно [205, 271], морфологические данные противоречат положению *Afrosoricida* [177].

Рандеву № 14. Подтверждено современными данными [208]. Дивергенция плацентарных и сумчатых 140 млн лет назад согласуется с ископаемыми и последними молекулярными данными [7, 144]. Молекулярные исследования указывают на то, что дидельфиды и малобугорчатые являются сестринскими группами по отношению к другим сумчатым [212, 272], что согласуется с морфологическими данными [251]. Остальные ветви с разной степенью надежности поддерживаются молекулярными данными [212, 272]: положение чилоэсского опоссума особенно ненадежно и здесь рассматривается как сестринское по отношению к *Diprotodontia* [251]. Датировки дивергенций сделаны с помощью “молекулярных часов”, но также ограничены биогеографией Гондваны [212].

Рандеву № 15. Филогенетическая схема и датировки основаны на последних молекулярных и морфологических данных, а также ископаемых [208].

Рандеву № 16. Дата определена около 310 млн лет назад [112], другие ранние ответвления датируются на основе ископаемых [40]. Порядок ветвления в группе змей и ящериц является общепринятым [228]. Порядок ветвления в составе птиц основан на генетических исследованиях [293] и данных гибридизации ДНК [265]: несколько отрядов объединены в *Neoaves* из-за неустановленных отношений между ними.

Рандеву № 17. Хотя некоторые палеонтологи с этим не согласны [40], молекулярные и морфологические данные надежно поддерживают монофилию лиссамфибий и указывают на приведенный здесь порядок ветвления [325]. Датировка базального разветвления основана на палеонтологических данных [4], другие – на филогенетических деревьях для мтДНК, построенных с помощью метода максимального правдоподобия [325].

Рандеву №№ 18–19. Филогенетическая схема и датировки основаны на молекулярных [294], морфологических и палеонтологических данных [326].

Рандеву № 20. Дата является общепризнанной [209]. Филогения лучеперых рыб постоянно меняется [141, 199], хотя традиционный вариант, приведенный здесь [209], поддерживается большинством ученых. Даты дивергенций основаны на ископаемых [40, 209]. Некоторые группы не включены в схему, поскольку филогения ненадежна.

Рандеву № 21. Филогенетическая схема основана на морфологических данных [75, 263]. Даты дивергенция основаны на ископаемых [209, 252].

Рандеву № 22. Группировка бесчелюстных основана на генетических данных [97, 279], противоречащих большинству филогенетических схем, основанных на ископаемых (но эти специализированные группы демонстрируют вторичную утрату некоторых признаков, из-за чего морфологические данные трудно интерпретировать). Дата рандеву строго ограничена ископаемыми [264]. Дата дивергенции миксины и миноги основана на деревьях, построенных методом максимального правдоподобия [279].

Рандеву № 23. Датировки “молекулярных часов” [315] помещают ответвление ланцетника вблизи базальной дивергенции вторичноротых, которую датируют 570 млн лет назад согласно датировкам “кембрийского взрыва” (см. “Рассказ Онихофоры”).

Рандеву № 24. Дата ограничена соседними узлами. Возможно, ближе к *Ambulacraria*, чем к ланцетникам [315].

Рандеву № 25. Группировка *Ambulacraria* и базальные дивергенции основаны на последних генетических данных [32, 97, 315], согласно теории “отложенного взрыва”. Генетические исследования также указывают на раннее ответвление *Xenoturbellida* [281], хотя ее положение ненадежно. Филогения и даты дивергенция иглокожих основаны на генетических и морфологических данных, а также ископаемых [176, 297].

Рандеву № 26. Дата (около 590 млн лет назад) основана на последних оценках, сделанных с помощью “молекулярных часов” [8, 10], и в целом согласуется с ископаемыми [291]. Филогения первичноротых недавно пересмотрена [3]: здесь приведена общая схема [103], основанная на генетике и морфологии. Три ветви состоят из сгруппированных типов: *Cephalorhyncha* [103], *Gnathifera* [162] (включая *Acanthocephala* и *Myzostomida*) и *Erachiozoa* (форониды и брахиоподы). Филогения линияющих довольно надежна [103]: спорные моменты в основном касаются группировки “онихофоры – членистоногие” и базального присоединения щетинкочелюстных, положение которых на этой схеме основано на морфологических и генетических данных [224]. Многие даты, относящиеся к линияющим, ограничены датировками “раковинной фауны” (см. “Рассказ Онихофоры”). Порядок ветвления *Lophotrochozoa* гораздо сомнительнее: разветвление “кольчатые черви – моллюски – сипункулиды” надежно [224], немертины, возможно, образуют сестринскую группу по отношению к ним [290]. Порядок ветвления остальных групп ненадежен.

Рандеву № 27. Филогения основана на молекулярных данных [247, 283]. Эти данные часто слабо поддерживают парафилетичность *Acoela*, однако морфологические данные указывают на монофилию *Acoela*: дата дивергенции, следовательно, произвольна. Дата рандеву основана на оценке генетических дистанций [247, 283], которая помещает разделение “первичноротые – вторичноротые” 590 млн лет назад, “двусторонне-симметричные – стрекающие” – 700 млн лет назад.

Рандеву №№ 28–29. Порядок ветвления стрекающих и ктенофор остается ненадежным [35]. Некоторые молекулярные данные слабо поддерживают приведенный здесь порядок ветвления [191]. Филогения стрекающих сегодня является спорной, датировки основаны на генетических исследованиях [50] и откалиброваны по использованной здесь шкале.

Рандеву № 30. Положение трихоплакса ненадежно [351], но, возможно, он находится вблизи базальной части *Metazoa* [комментарий Питера Холланда].

Рандеву № 31. Губок, как правило, помещают в базальную часть многоклеточных, хотя некоторые молекулярные данные указывают на то, что они могут быть парафилетичны [191]. Датировка рандеву 800 млн лет назад основана на подсчетах, сделанных с помощью “молекулярных часов” [211], откалиброванных на основе датировки дивергенции первичноротых и вторичноротых (590 млн лет назад). Это противоречит отсутствию окаменелых спикул губок до раннего докембрия – впрочем, спикулы могут быть вторичным признаком.

Рандеву №№ 32–33. Даты рандеву примерно оценивали по молекулярным деревьям [166, 191], исходя из датирования рандеву № 31 – 800 млн лет, №² 34 – 1,1 млрд лет. Положение *Mesomycetozoea (Ichthyosporea)* [231] основано на последовательностях мтДНК

[166], а не на (менее информативных) последовательностях рРНК [191].

Рандеву № 34. Датирование (около 1,1 млрд лет назад) признается многими учеными [91, 244], но, возможно, оно не очень надежно. Новые молекулярные исследования помещают *Microsporidia* в состав грибов [149], возможно, в базальное положение [13]. Морфология и генетика указывают на то, что аскомицеты и базидиомицеты – ближайшие родственники. Кроме этого, рДНК указывает на то, что *Glomeromycota* является сестринской группой по отношению и к тем, и к другим [256], а “зигомицеты” образуют две (как показано здесь) или более парафилетических ветвей. Даты дивергенций установлены с помощью “молекулярных часов” [133], откалиброванных относительно использованных здесь дат.

Рандеву № 35. Выделение большинства амёб и слизевиков в сестринскую группу по отношению к *Metazoa + Fungi* поддерживается молекулярными данными [13, 43], хотя неуверенность в порядке ветвления древа эукариот может означать, что рандеву №№ 34, 35, 36, 37 нужно объединить [43]. Даты дивергенций произвольно выставлены между соседними узлами.

Рандеву № 36. Основанное на рРНК объединение растений с животными и грибами сейчас считается ошибочным [13, 113]. Положение растений на филогенетическом древе эукариот является неустановленным (рандеву № 37), и схема, приведенная здесь, во многом произвольна. Дата рандеву ограничена ископаемыми возрастом 1,2 млрд лет [38, 42]: датировка 1300 млн лет назад согласуется с данными “молекулярных часов” [например, 91]. Для растений филогения и относительные даты основаны на молекулярных данных [203], хотя включение красных водорослей иногда считается спорным [214].

Рандеву № 37. Порядок ветвления и даты дивергенций основных групп эукариот остаются неясными [13; отсюда же приведенная политомиа]. Рибосомальная РНК ошибочно указывает на раннее ответвление некоторых групп вследствие эффекта притяжения длинных ветвей. Дополненные деревья могут лишь поместить ветви эукариот дальше от *Archaea* [113], что подразумевает гораздо более позднюю дивергенцию по сравнению с рандеву № 38: даты рандеву №№ 3739 – около 500 млн лет.

Рандеву № 38. Дата не установлена; “молекулярные часы” датируют рандеву примерно 2 млрд лет [например, 91, также см. 42]. Даты дивергенций и (спорная) филогения основаны на рРНК [например 16].

Рандеву № 39. Древо сложно укоренить из-за отсутствия внешней группы. Кроме того, различная скорость мутаций в разных линиях затрудняет построение “центральной” части древа. “Корень” часто помещают между *Archaea* и *Eubacteria* (А), однако есть и другие варианты [42] (В), [113], поэтому здесь древо представлено в неукорененном виде. В зависимости от способа укоренения меняются длины ветвей по всему древу, поэтому схема не содержит указаний на время и в некоторой степени произвольна. Филогения эубактерий основана на надежных биохимических данных (например, о гликопротеинах клеточной стенки) и редких геномных мутациях (например, о вставках и делециях) [42, 117]. Деревья, основанные на рРНК, могут содержать эффект притяжения длинных ветвей, однако указывают на глубокие дивергенции в составе бактерий [113]. Из-за феномена обмена бактериальной ДНК построить единое древо сложно, если не существует набора генов, не подвергающихся обмену [64].

Реконструкции сопредков

Реконструкции, выполненные Малкольмом Годвином на основе современных данных, дают представление о предполагаемом внешнем виде и среде обитания каждого сопредка. Признаки, не относящиеся к скелету (например цвет меха или кожи), неизбежно являются домыслом. Генри Беннет-Кларк, Том Кавалир-Смит, Хью Дикинсон, Уильям Готорн, Питер Холланд, Том Кемп, Анна Некарис, Марчелло Рута, Марк Саттон и Кит Томсон помогали советами при реконструкции, однако они не несут ответственности за изображения: ошибки в интерпретации я целиком беру на себя.

Сопредок № 3. Большая лесная обезьяна, ходившая на четырех конечностях [20] и, вероятно, обитавшая в Азии [273]. Лицевая часть черепа меньше выдается вперед, чем у орангутана, а глазницы более округлые и широко расставленные (как следует из облика *Ankarapithecus*, жившего в миоцене). Передние конечности используются для повисания на ветвях, хотя не в такой степени, как у орангутана. Способ передвижения примерно такой же, как у носача (*Nasalis*). Обратите внимание на надбровные дуги, выступающее надпереносье, относительно высокую степень энцефализации, преимущественно фруктовую диету и (по сравнению с гиббонами и обезьянами Старого Света) увеличенные молочные железы и более выгнутую лучевую кость [116].

Сопредок № 18. Реконструкция основана на облике лопастеперой рыбы *Styloichthys*, жившей в нижнем девоне [326]. Обратите внимание на лопасти плавника, головной панцирь, боковую линию и гетеро-церкальный хвост.

Сопредок № 23. Похож на ланцетника, однако хорда не достигает роострума, а специализированный мерцательный орган отсутствует. Обратите внимание на пигментированный глаз, ряды жабр, хорду, миомеры (V-образные мускульные блоки) и атриум (полость ниже основной части туловища).

Сопредок № 31. Считается, что он представлял собой полый шар из направленных наружу хоаноцитов [248] (похож на эмбрион губки). Реснички используются для передвижения и переноса частиц пищи в “воротничок” хоаноцитов. Обратите внимание на специализацию клеток: половое размножение осуществляется с помощью яйцеклеток и свободно плавающих спермиев. Сопредок реконструирован как обитатель пелагиали, аналогично эмбриону губок.

Сопредок № 36. Типичный одноклеточный эукариотический организм с охватывающим внутриклеточное пространство цитоскелетом из микротрубочек; жгутиком, связанным с центриолью (базальным телом), которая представляет собой центр организации микротрубочек; ядром с пористой оболочкой, окруженной перфорированными слоями ЭПР, который пронизывает цитозоль; зернистыми структурами, образованными крошечными рибосомами. Также обратите внимание на митохондрии с трубчатыми кристами, небольшое количество пероксисом и других клеточных пузырьков и передвижение за счет комбинации движения жгутика и коротких псевдоподий. Сопредок изображен поглощающим пищевую частицу (обратите внимание на локализованное скопление элементов цитоскелета).

Библиография

- [1] Adams, D. *Dirk Gently's Holistic Detective Agency*. William Heinemann, London, 1987.
- [2] Adams, D. & M. Carwardine *Last Chance to See*. 2nd ed. Pan Books, London, 1991.
- [3] Aguinaldo, A. M. A., Turbeville, J. M., Linford, L. S., ET AL. *Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals* // *Nature* 387 (1997): 489–493.
- [4] Ahlberg, P. E. & A. R. MILNER *The origin and early diversification of tetrapods* / In: *Shaking the Tree: Readings from Nature in the History of life*. Gee, H., ed. University of Chicago Press, Chicago, 2000/1994.
- [5] Alexander, R. D., Hoogland, J. L., Howard, R. D., et al *Sexual dimorphisms and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates, and humans*. In: *Evolutionary Biology and Human Social Behavior: An Anthropological Perspective*. CHAGNON, N. A. & W. IRONS, eds. Duxbury Press, North Scituate, Mass., 1979. Pp. 402–435.
- [6] *The Arabian Nights*. The Kamashastra Society, Benares, 1885.
- [7] ARCHIBALD, J. D. *Timing and biogeography of the eutherian radiation: Fossils and molecules compared* // *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28 (2003): 350–359.
- [8] ARIS-BROSOU, S. & Z. Yang *Bayesian models of episodic evolution support a late Precambrian explosive diversification of the Metazoa* // *Molecular Biology and Evolution* 20 (2003): 1947–1954.
- [9] Arrese, C. A., Hart, N. S., Thomas, N., et al. *Trichromacy in Australian marsupials* // *Current Biology* 12 (2002): 657–660.
- [10] Ayala, F. J., Rzhetsky, A. & F.J. Ayala *Origin of the metazoan phyla: Molecular clocks confirm paleontological estimates* // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 95 (2002): 606–611.
- [11] BADA, J. L. & A. Lazcano *Prebiotic soup – revisiting the Miller experiment* // *Science* 300 (2003): 745–746.
- [12] BAKKER, R. *The Dinosaur Heresies: A Revolutionary View of Dinosaurs*. Longman Scientific and Technical, Harlow, 1986.
- [13] Baldauf, S. L. *The deep roots of eukaryotes* // *Science* 300 (2003): 1703–1706.
- [14] BALDWIN, J. M. *A new factor in evolution*. *American Naturalist* 30 (1896): 441–451.
- [15] BARLOW, G. W. *The Cichlid Fishes: Nature's Grand Experiment in Evolution*. Perseus Publishing, Cambridge, 2002.
- [16] Barns, S. M., Delwiche, C. F., Palmer, J. D. & N. R. Pace *Perspectives on archaeal diversity, thermophily and monophyly from environmental rRNA sequences* // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 93 (1996): 9188–9193.
- [17] BATESON, P P G. *Specificity and the origins of behavior* / In: *Advances in the Study of Behavior*. ROSENBLATT, J., HINDE, R. A. & C. Beer, eds. Vol. 6. Academic Press, New York, 1976. Pp. 1-20.
- [18] BATESON, W. *Materials for the Study of Variation Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species*. Macmillan and Co, London, 1894.
- [19] BAUER, M. & O. Von Halversen *Separate localization of sound recognizing and sound producing neural mechanisms in a grasshopper* // *Journal of Comparative Physiology* 161 (1987): 95-101.

- [20] BEGUN, D. R. *Hominid family values: Morphological and molecular data on relations among the great apes and humans* / In: *The Mentalities of Gorillas and Orangutans*. PARKER, S T., MITCHELL, R. W. & H. L. Miles, eds. Cambridge University Press, Cambridge, 1999. Pp. 3-42.
- [21] BELL, G. *The Masterpiece of Nature: The Evolution and Genetics of Sexuality*. Croom Helm, London, 1982.
- [22] BELLOC, H. *Complete Verse*. Random House Children's Books, London, 1999.
- [23] BETZIG, L. *Medieval monogamy* // *Journal of Family History* 20 (1995): 181–216.
- [24] Blackmore, S. *The Meme Machine*. Oxford University Press, Oxford, 1999.
- [25] Blair, W. F. *Mating call and stage of speciation in the *Microhyala oliva-cea* – *M. carolinensis complex** // *Evolution* 9 (1955): 469–480.
- [26] BLOCK, J. I. & D. M. Boyer *Grasping primate origins* // *Science* 298 (2002): 1606–1610.
- [27] BONNER, J. T. *Life Cycles: Reflections of an Evolutionary Biologist*. Princeton University Press, Princeton, 1993.
- [28] Boutilier, S. J., Nielsen, C., Lockyer, A. E., et al. *Xenoturbella a deuterostome that eats molluscs* // *Nature* 424 (2003): 925–928.
- [29] Brasier, M. D., Green, O. R., JEPHCOAT, A. P, ET AL *Questioning the evidence for earth's oldest fossils* // *Nature* 416 (2002): 76–81.
- [30] Briggs, D., Erwin. D. & F. Collier *The Fossils of the Burgess Shale*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C., 1994.
- [31] BRIGGS, D. E. G. & R. A. FORTE *Wonderful strife – systematics, stem groups and the phylogenetic signal of the Cambrian radiation* // *Paleobiology* 31 (2) (2005): 94-112.
- [32] BROMHAM, L. & B. M. DEGNAN *Hemichordates and deuterostome evolution: Robust molecular phylogenetic support for a hemichordate + echinoderm clade* // *Evolution and Development* 1 (1999): 166–171.
- [33] BROMHAM, L. & D. Penny *The modern molecular clock* // *Nature Reviews Genetics* 4 (2003): 216–224.
- [34] Bromham, L., Woolfit, M., Lee, M. S. Y. & A. Rambaut *Testing the relationship between morphological and molecular rates of change along phylogenies* // *Evolution* 56 (2002): 1921–1930.
- [35] Brooke, N. M. & P W. H. Holland *The evolution of multicellularity and early animal genomes* // *Current Opinion in Genetics & Development* 13 (2003): 599–603.
- [36] Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., et al. *A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa* // *Nature* 418 (2002): 145-151.
- [37] BUCHSBAUM, R. *Animals Without Backbones*. University of Chicago Press, Chicago, 3rd ed., 1987.
- [38] BUTTERFIELD, N. J. *Paleobiology of the late Mesoproterozoic (ca. 1200 Ma) Hunting Formation, Somerset Island, Arctic Canada* // *Pre-cambrian Research* 111 (2001): 235–256.
- [39] Cairns-Smith, A. G. *Seven Clues to the Origin of Life*. Cambridge University Press, Cambridge, 1985.
- [40] Carroll, R. L. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W H. Freeman, New York, 1988.
- [41] CATANIA, K. C. & J. H. Kaas *Somatosensory fovea in the star-nosed mole: Behavioral use of the star in relation to innervation patterns and cortical representation* // *Journal of*

Comparative Neurology 387 (1997): 215–233.

[42] CAVALIER-SMITH, T. *The neomuran origin of archaeobacteria, the negibacterial root of the universal tree and bacterial megaclassification* // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology 52 (2002): 7-76.

[43] Cavalier-Smith, T. & E. E. Y. Chao *Phylogeny of Choanozoa, Apusozoa, and other Protozoa and early eukaryote megaevolution* // Journal of Molecular Evolution 56 (2003): 540–563.

[44] Censky, E. J., Hodge, K. & J. Dudley *Overwater dispersal of lizards due to hurricanes* // Nature 395 (1998): 556.

[45] CHANG, J. T. *Recent common ancestors of all present-day individuals* // Advances in Applied Probability 31 (1999): 1002–1026.

[46] CHAUCER, G. *Chaucer: The General Prologue on CD-ROM*. So-LOPOVA, E., ED Cambridge University Press, Cambridge, 2000.

[47] CLACK, J. *Gaining Ground: The Origin and Evolution of Tetrapods*. Indiana University Press, Bloomington, 2002.

[48] CLARKE, R. J. *First ever discovery of a well-preserved skull and associated skeleton of Australopithecus* // South African Journal of Science 94 (1998): 460–463.

[49] Cleveland, L. R. & A. V. Grimstone *The fine structure of the flagellate Mixotricha paradoxa and its associated microorganisms* // Proceedings of the Royal Society of London: Series B 159 (1964): 668–686.

[50] COLLINS, A. G. *Phylogeny of medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles* // Journal of Evolutionary Biology 15 (2002): 418–432.

[51] CONWAY-MORRIS, S. *The Crucible of Creation: The Burgess Shale and the Rise of Animals*. Oxford University Press, Oxford, 1998.

[52] CONWAY-MORRIS, S. *Life's Solution: Inevitable Humans in a Lonely Universe*. Cambridge University Press, Cambridge, 2003.

[53] Cooper, a. & R. ForTEY *Evolutionary explosions and the phylogenetic fuse* // Trends in Ecology and Evolution 13 (1998): 151–156.

[54] COPPENS, Y. *East side story: The origin of humankind* // Scientific American 111 (1994): 88–95.

[55] CoTT, H. B. *Adaptive Coloration in Animals*. Methuen, London, 1940.

[56] CRICK, F. H. C. *Life Itself: Its Origin and Nature*. Macdonald, London, 1981.

[57] CROCKFORD, S. *Dog Evolution: A Role for Thyroid Hormone Physiology in Domestication Changes*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2002.

[58] CRONIN, H. *The Ant and the Peacock: Altruism and Sexual Selection from Darwin to Today*. Cambridge University Press, Cambridge, 1991.

[59] DARWIN, C. *On The Origin of Species by Means of Natural Selection*. John Murray, London, 1860/1859.

[60] DARWIN, C. *The Geology of the Voyage of HMS Beagle: The Structure and Distribution of Coral Reefs*. New York University Press, New York, 1987/1842.

[61] Darwin, C. *The Voyage of the Beagle*. Dover Publications, New York, 2002/1839.

[62] Darwin, C. *The Descent of Man*. Gibson Square Books, London, 2003/1871.

[63] DARWIN, F., ED. *The Life And Letters of Charles Darwin*. John Murray, London, 1888.

[64] Daubin, V., Gouy, M. & G. PERRIERE *Phylogenomic approach to bacterial phylogeny:*

- evidence for a core of genes snaring common history // *Genome Research* 12 (2002): 1080–1090.
- [65] DAVIES, P. *The Fifth Miracle: The Search for the Origin of Life*. Allen Lane, The Penguin Press, London, 1998.
- [66] Dawkins, R. *The Extended Phenotype*. W H. Freeman, Oxford, 1982.
- [67] Dawkins, R. *The Blind Watchmaker*. Longman, London, 1986.
- [68] DAWKINS, R. *The evolution of evolvability* / In: *Artificial Life*. Langton, C., ed. Addison-Wesley, New York, 1989. Pp. 201–220.
- [69] Dawkins, R. *The Selfish Gene*. 2nd ed. Oxford University Press, Oxford, 1989.
- [70] Dawkins, R. *River Out of Eden*. Weidenfeld & Nicolson, London, 1995.
- [71] Dawkins, R. *Climbing Mount Improbable*. Viking, London, 1996.
- [72] Dawkins, R. *Unweaving the Rainbow*. Penguin, London, 1998.
- [73] Dawkins, R. *A Devil's Chaplain*. Weidenfeld & Nicolson, London, 2003.
- [74] Dawkins, R. & J. R. Krebs *Arms races between and within species* // *Proceedings of the Royal Society of London: Series B* 205 (1979): 489–511.
- [75] de CARVALHO, M. R. *Higher-level elasmobranch phylogeny, basal squalians, and paraphyly* / In: *Interrelationships of Fishes*. STIASSNY, M. L. J., Parenti, L. R. & G. D. Johnson eds. Academic Press, San Diego, 1996. Pp. 35–62.
- [76] de MORGAN, A. *A Budget of Paradoxes*. The Thoemmes Library, Poole, Dorset 2003/1866.
- [77] DE Waal, F. *Bonobo sex and society* // *Scientific American* 272 (1995): 82–88.
- [78] DE Waal, F. *Bonobo: The Forgotten Ape*. University of California Press, Berkeley, 1997.
- [79] DENNETT, D. *Consciousness Explained*. Little Brown, Boston, 1991.
- [80] DENNETT, D. *Darwin's Dangerous Idea: Evolution and the Meaning of Life*. Simon & Schuster, New York, 1995.
- [81] Deutsch, D. *The Fabric of Reality*. Allen Lane, The Penguin Press, London, 1997.
- [82] Diamond, J. *The Rise and Fall of the Third Chimpanzee*. Radius, London, 1991.
- [83] Dixon, D. *After Man: A Zoology of the Future*. Granada, London, 1981.
- [84] DRAYTON, M. *The Works of Michael Drayton*. Blackwell, Oxford, 1931–1941.
- [85] Dudley, J. W & R.J. Lambert *Ninety generations of selection for oil and protein in maize* // *Maydica* 37 (1992): 96–119.
- [86] Dulai, K. S., von Dornum, M., Mollon, J. D. & D. M. HUNT *The evolution of trichromatic color vision by opsin gene duplication in New World and Old World primates* // *Genome Research* 9 (1999): 629–638.
- [87] Durham, W. H. *Convolution: Genes, Culture and Human diversity*. Stanford University Press, Stanford, 1991.
- [88] Dyson, F. J. *Origins of Life*. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge, 1999.
- [89] EDWARDS, A. W. F. *Human genetic diversity: Lewontin's fallacy* // *BioEssays* 25 (2003): 798–801.
- [90] EIGEN, M. *Steps Towards Life: A Perspective on Evolution*. Oxford University Press, Oxford, 1992.
- [91] Feng, D.-F., Cho, G. & R. F. Doolittle *Determining divergence times with a protein clock: Update and reevaluation* // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 94 (1997) 13028–13033.
- [92] FERRIER, D. E. K. & P. W. H. HOLLAND *Ancient origin of the Hox gene cluster* // *Nature Reviews Genetics* 2 (2001): 33–38.

- [93] Ferrier, D. E. K., Minguillon, C., Holland, P. W. H. & J. GARCIA-FERNANDEZ *The amphioxus Hox cluster: Deutero-stome posterior flexibility and Hox 4* // *Evolution and Development* 2 (2000): 284–293.
- [94] FISHER, R. A. *The Genetical Theory of Natural Selection: A Complete Variorum Edition*. Oxford University Press, Oxford, 1999/1930.
- [95] FOGLE, B. *101 Questions Your Dog Would Ask Its Vet*. Michael Joseph, London, 1993.
- [96] FORTEY, R. *Life: An Unauthorised Biography: A Natural History of the First Four Thousand Million Years of Life on Earth*. HarperCollins, London, 1997.
- [97] Furlong, R. F. & P. W. H. Holland *Bayesian phylogenetic analysis supports monophyly of Armbulacraria and of cyclostomes* // *Zoological Science* 19 (2002): 593–599.
- [98] Furnes, H., Banerjee, N. R., Muehlenbachs, K., et al. *Early life recorded in Archean pillow lavas* // *Science* 304 (2004): 578–581.
- [99] GARSTANG, W. *Larval forms and other zoological verses by the late Walter Garstang*. Hardy, A. C., ED. Blackwell, Oxford, 1951.
- [100] GEISSMANN, T. *Taxonomy and evolution of gibbons* // *Evolutionary Anthropology* 11, Supplement 1 (2002): 28–31.
- [101] Georgy, S. T., Widdicombe, J. G. & V. Young *The pyrophysiology and sexuality of dragons* // *Respiratory Physiology & Neurobiology* 133 (2002): 3–10.
- [102] Gibbs, S., Collard, M. & B. Wood *Soft-tissue anatomy of the extant hominoids: a review and phylogenetic analysis* // *Journal of Anatomy* 200 (2002): 3–49.
- [103] GIRIBET, G. *Current advances in the phylogenetic reconstruction of metazoan evolution. A new paradigm for the Cambrian explosion?* // *Molecular Phylogenetics and Evolution* 24 (2002): 345–357.
- [104] Gold, T. *The deep, hot biosphere* // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 89 (1992): 6045–6049.
- [105] Coodman, M., Porter, C. A., Czelusniak, J., et al. *Toward a phylogenetic classification of primates based on DNA evidence complemented by fossil evidence* // *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9 (1998): 583–598.
- [106] Gould, S. J. *Ontogeny and Phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, Mass., 1977.
- [107] GOULD, S. J. *The Flamingo's Smile: Reflections in Natural History*. Norton, New York, 1985.
- [108] GOULD, S. J. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. Hutchinson Radius, London, 1989.
- [109] GOULD, S. J. & C. B. Calloway *Clams and brachiopods: ships that pass in the night* // *Paleobiology* 6 (1980): 383–396.
- [110] GRAFEN, A. *Sexual selection unhandicapped by the Fisher process* // *Journal of Theoretical Biology* 144 (1990): 473–516.
- [111] GRANT, P. R. *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton University Press, Princeton, 1999/1986.
- [112] GRAUR, D. & W. MARTIN *Reading the entrails of chickens: Molecular timescales of evolution and the illusion of precision* // *Trends in Genetics* 20 (2004): 80–86.
- [113] GRIBALDO, S. & H. PHILIPP *Ancient phylogenetic relationships* // *Theoretical Population Biology* 61 (2002): 391–408.
- [114] Gribbin, J. & J. Cherfas *The Monkey Puzzle*. The Bodley Head, London, 1982.

- [115] GRIBBIN, J. & J. Chérifas *The First Chimpanzee: In Search of Human Origins*. Penguin, London, 2001.
- [116] GROVES, C. P. *Systematics of the great apes* / In: *Systematics, Evolution, and Anatomy*. SWINDLER, D. R. & J. Erwin, EDS. Comparative Primate Biology, Vol. 1. Alan R. Liss, New York, 1986. Pp. 186–217.
- [117] Gupta, R. S. & E. Griffiths *Critical issues in bacterial phylogeny* // Theoretical Population Biology 61 (2002): 423–434.
- [118] Hadzi, J. *The Evolution of the Metazoa*. Pergamon Press, Oxford, 1963.
- [119] Haeckel, E. *Generelle Morphologie der Organismen*. Georg Reimer, Berlin, 1866.
- [120] HAECKEL, E. *Kunstformen der Natur*, 1899–1904.
- [121] Haig, D. *Genetic conflicts in human pregnancy* // The Quarterly Review of Biology 68 (1993): 495–532.
- [122] Haldane, J. B. S. *Introducing Douglas Spalding* // British Journal for Animal Behaviour 2 (1952): 1.
- [123] HALDANE, J. B. S. *On Being the Right Size and Other Essays*. MAYNARD Smith, J. ed. Oxford University Press, Oxford, 1985.
- [124] Halder, G., Cavaletto, P. & W.J. Gehring *Induction of ectopic eyes by targeted expression of the eyeless gene in Drosophila* // Science 267 (1995): 1788–1792.
- [125] HALLAM, A. & P. B. WIGNALL *Mass Extinctions and their Aftermath*. Oxford University Press, Oxford, 1997.
- [126] HAMILTON, W. D. *Narrow Roads of Gene Land*. Vol. 2. Oxford University Press, Oxford, 2001.
- [127] HAMILTON, W. D. *Narrow Roads of Gene Land*. Vol. 3. Oxford University Press, Oxford. *In prep.*
- [128] HAMRICK, M. W. *Primate origins: Evolutionary change in digital ray patterning and segmentation* // Journal of Human Evolution 40 (2001): 339–351.
- [129] Harcourt, A. H., Harvey, P. H., Larson, S. G. & R. V. SHORT *Testis weight, body weight and breeding system in primates* // Nature 293 (1981): 55–57.
- [130] Hardy, A. *The Living Stream*. Collins, London, 1965.
- [131] HARDY, A. C. *The escape from specialization* / In: *Evolution as a Process*. Huxley, J., Hardy, A. C. & E. B. Ford, eds. 1st ed. Allen and Unwin, London, 1954.
- [132] HARVEY, P. H. & M. D. Pagel *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford, 1991.
- [133] Heckman, D. S., Geiser, D. M., Eidell, B. R., et al. *Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants* // Science 293 (2001): 1129–1133.
- [134] Heesy, C. P. & C. F. Ross *Evolution of activity patterns and chromatic vision in primates: Morphometrics, genetics and cladistics* // Journal of Human Evolution 40 (2001): 111–149.
- [135] Home, E. *A description of the anatomy of the Ornithorhynchus paradoxus* // Philosophical Transactions of the Royal Society of London 92 (1802): 67–84.
- [136] Hou, X.-G., Aldridge, R. J., Bergstrom, J., et al. *The Cambrian Fossils of Chengjiang, China: The flowering of Early Animal Life*. Blackwell Science, Oxford, 2004.
- [137] Huchon, D., Madsen, O., Sibbald, M. J. J. B., et al. *Rodent phylogeny and a timescale for the evolution of Glires: Evidence from an extensive taxon sampling using three nuclear genes* // Molecular Biology and Evolution 19 (2002): 1053–1065.

- [138] Hume, D. *The Natural History of Religion*. ROOT, H. E., ED. Stanford University Press Stanford, 1957/1757.
- [139] Huxley, A. *After Many a Summer*. Chatto and Windus, London, 1939.
- [140] Huxley, T. H. *Man's Place in Nature*. Random House USA, New York, 2001/1836.
- [141] Inoue, J. G., Masaki, M., Tsukamoto, K. & M. Nishida *Basal actinopterygian relationships: A mitogenomic perspective on the phylogeny of the "ancient fish"* // *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26 (2003): 110–120.
- [142] JEFFERY, W. R. & D. P. MARTASIAN *Evolution of eye regression in the cavefish Astyanax: Apoptosis and the Pax-6 gene* // *American Zoology* 38 (1998): 685–696.
- [143] JERISON, H. *Evolution of the Brain and Intelligence*. Academic Press, New York, 1973.
- [144] Ji, Q., Luo, Z.-X., Yuan, C.-X., ET AL. *The earliest known eutherian mammal* // *Nature* 416 (2002): 816–822.
- [145] JOHANSON, D. C. & M. A. EDEY *Lucy: The Beginnings of Humankind*. Grenada, London, 1981.
- [146] JONES, S. *The Language of the Genes: Biology, History, and the Evolutionary Future*. HarperCollins, London, 1993.
- [147] JUDSON, O. *Dr. Tatiana's Sex Advice to all Creation*. Metropolitan Books, New York, 2002.
- [148] Kauffman, S. a. *Self-organization, selective adaptation, and its limits* / In: *Evolution at a Crossroads*. DEPEW, D. J. & B. H. WEBER, eds. MIT Press, Cambridge, Mass., 1985. Pp. 16–207.
- [149] KEELING, P. J. & N. M. FAST *Microsporidia Biology and evolution of highly reduced intracellular parasites* // *Annual Review of Microbiology* 56 (2002): 93–116.
- [150] Kemp, T. S. *Mammal-like reptiles and the origin of mammals*. Academic Press, London, 1982.
- [151] Kemp, T. S. *The reptiles that became mammals* // *New Scientist* 93 (1982): 581–584.
- [152] KIMURA, M. *Population Genetics, Molecular Evolution and the Neutral Theory* Takahata, N., ed. University of Chicago Press, Chicago, 1994.
- [153] KINGDON, J. *Island Africa*. Collins, London, 1990.
- [154] KINGDON, J. *Lowly Origin. Where, When and Why our Ancestors First Stood Up* Princeton University Press, Princeton – Oxford, 2003.
- [155] KINGSLEY, C. *The Water Babies*. Puffin, London, 1995/1863.
- [156] KIPLING, R. *Puck of Pook's Hill*. Penguin, London, 1995/1906.
- [157] KIRSCHNER, M. S. & J. GERHART *Evolvability* // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 95 (1998): 8420–8427.
- [158] KITTLER, R., KAYSER, M. & M. STONEKIN *Molecular evolution of Pediculus humanus and the origin of clothing* // *Current Biology* 13 (2003): 1414–1417.
- [159] KLEIN, R. G. *The Human Career: Human Biological and Cultural Origins*. 2nd ed. Chicago University Press, Chicago – London, 1999.
- [160] KORTLANDT, A. *New Perspectives on Ape and Human Evolution*. Stichting voor Psychobiologie, Amsterdam, 1972.
- [161] Krings, M., Stone, A., Schmitz, R. W., et al. *Neanderthal DNA sequences and the origin*

of modern humans // Cell 90 (1997): 19–30.

[162] KRISTENSEN, R. *Man introduction to Loricifera, Cyclophora, and Micrognathozoa* // Integrative and Comparative Biology 42 (2002): 641–651.

[163] Kruuk, H. *Niko's Nature*. Oxford University Press, Oxford, 2003.

[164] Lack, D. *Darwin's Finches*. Cambridge University Press, Cambridge, 1947.

[165] Lambourn, W A. *The remarkable adaptation by which a dipterous pupa (Tabanidae) is preserved from the dangers of fissures in drying mud* // Proceedings of the Royal Society of London: Series B 106 (1930): 83–87.

[166] Lang, B. F., O'Kelly, C., Nerad, T., et al. *The closest unicellular relatives of animals* // Current Biology 12 (2002): 1773–1778.

[167] LASKEY, R. A. & J. B. Gurdon *Genetic content of adult somatic cells tested by nuclear transplantation from cultured cells* // Nature 228 (1970): 1332–1334.

[168] LEAKEY, M. *The hominid footprints: Introduction* / In: *Laetoli: A Pliocene Site in Northern Tanzania*. LEAKEY, M. D. & J. M. HARRIS, EDS. Clarendon Press. Oxford, 1987. P 490–496.

[169] Leakey, M., Feibel, C., McDougall, I. & A. Walker *New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya* // Nature 376 (1995): 565–571.

[170] Leakey, R. *The Origin of Humankind*. Basic Books, New York, 1994.

[171] LEAKEY, R. & R. LEWIN *Origins Reconsidered: In Search of What Makes us Human* Little Brown, London, 1992.

[172] LEAKEY, R. & R. Lewin *The Sixth Extinction: Biodiversity and its Survival* Weidenfeld & Nicolson, London, 1996.

[173] Lewis-Williams, D. *The Mind in the Cave*. Thames and Hudson, London, 2002.

[174] LEWONTIN, R. C *The apportionment of human diversity* // Evolutionary Biology 6 (1972): 381–398.

[175] LIEM. K. F. *Evolutionary strategies and morphological innovations: cichlid pharyngeal jaws* // Systematic Zoology 22 (1973): 425–441.

[176] Littlewood, D. T. J., Smith, A. B., Clough, K. A. & R. H. EMSON *The interrelationships of the echinoderm classes: Morphological and molecular evidence* // Biological Journal of the Linnean Society 61 (1997): 409–438.

[177] Liu, F. G. R., Miyamoto, M. M., Freire, N. P., et al. *Molecular and morphological supertrees for eutherian (placental) mammals* // Science 291 (2001): 1786–1789.

[178] LORENZ, K. *Man Meets Dog*. Routledge Classics, Routledge, London, 2002.

[179] Lovejoy, C. O. *The origin of man* // Science 211 (1981): 341–350.

[180] Luo, Z.-X., Cifelli, R. L. & Z. Kielan-Jaworowska *Dual origin of tribosphenic mammals* // Nature 409 (2001): 53–57.

[181] Manger, P R. & J. D. Pettigrew *Electroreception and feeding behaviour of the platypus (Ornithorhynchus anatinus: Monotremata: Mammalia)* // Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Biological Sciences 347 (1995): 359–381.

[182] Marcus, G. F. & S. E. Fisher *FOXP2 in focus: what can genes tell us about speech and language?* // Trends in Cognitive Sciences 7 (2003): 257–262.

[183] MARGULIS, L. *Symbiosis in Cell Evolution*. W H. Freeman, San Francisco, 1981.

[184] MARK Welch, D. & M. Meselson *Evidence for the evolution of bdelloid rotifers without sexual reproduction or genetic exchange* // Science 288 (2000): 1211–1219.

- [185] MARTIN, R. D. *Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates* // *Nature* 293 (1981): 57–60.
- [186] Mash, R. *How to Keep Dinosaurs*. Weidenfeld & Nicholson, London, 2003/1983.
- [187] Maynard Smith, J. *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press, Cambridge, 1978.
- [188] MAYNARD Smith, J. *Evolution – contemplating life without sex* // *Nature* 324 (1986): 300–301.
- [189] Maynard Smith, J. & E. Szathmáry *The Major Transitions in Evolution*. Oxford University Press, Oxford, 1995.
- [190] Mayr, E. *The Growth of Biological Thought*. Harvard University Press, Cambridge Mass., 1985/1982.
- [191] Medina, M., Collins, A. G., Silberman, J. D. & M. L. SoGIN *Evaluating hypotheses of basal animal phylogeny using complete sequences of large and small subunit rRNA* // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 98 (2001): 9707–9712.
- [192] Menotti-Raymond, M. & S.J. O’Brien *Dating the genetic bottleneck of the African cheetah* // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 90 (1993): 3172–3176.
- [193] MILIUS, S. *Bdelloids: No sex for over 40 million years* // *Science News* 157 (2000): 326.
- [194] Miller, G. *The Mating Mind: How Sexual Choice Shaped the Evolution of Human Nature*. Heinemann, London, 2000.
- [195] MILLER, K. R. *Finding Darwin’s God: A Scientist’s Search for Common Ground Between God and Evolution*. Cliff Street Books (Harper Collins), New York, 1999.
- [196] MILLER, K. R. *The flagellum unspun: the collapse of “irreducible complexity”* / In: *Debating Design: From Darwin to DNA*. RUSE, M. & W. Dembski, eds. Cambridge University Press, Cambridge, 2004.
- [197] Mills, D. R., Peterson, R. L. & S. Spiegelman *An extracellular Darwinian experiment with a self-duplicating nucleic acid molecule* // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 58 (1967): 217–224.
- [198] MILNER, A. R. & S. E. K. Sequeira *The temnospondyl amphibians from the Viséan of East Kirkton* // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences* 84 (1994): 331–361.
- [199] MIYA, M., Takeshima, H., Endo, H., ET AL. *Major patterns of higher teleostean phylogenies: A new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences* // *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26 (2003): 121–138.
- [200] MOLLON, J. D., BOWMAKER, J. K. & G. H. JACOBS *Variations of colour vision in a New World primate can be explained by polymorphism of retinal photopigments* // *Proceedings of the Royal Society of London: Series B* 222 (1984): 373–399.
- [201] MONOD, J. *Chance and Necessity: Essay on the Natural Philosophy of Modern Biology*. Collins, London, 1972.
- [202] MONTGELARD, C., BENTZ, S., TIRARD, C., ET AL. (2002) *Molecular systematics of Sciurognathi (Rodentia): The mitochondrial cytochrome b and 12S rRNA genes support the Anomaluroidae (Pedetidae and Anomaluridae)* // *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22 (1972): 220–233.
- [203] Moreira, D., Le Guyader, H. & H. Philippe *The origin of red algae and the evolution of chloroplasts* // *Nature* 405 (2000): 32–33.
- [204] MORGAN, E. *The Aquatic Ape Hypothesis*. Souvenir Press, London, 1997.
- [205] MURATA, Y., Nikaido, M., Sasaki, T., ET AL. *Afrotherian phylogeny as inferred from*

- complete mitochondrial genomes* // Molecular Phylogenetics and Evolution 28 (2003): 253–260.
- [206] Murdock, G. P *Ethnographic Atlas*. University of Pittsburgh Press, Pittsburgh, 1967.
- [207] Murphy, W. J., Eizirik, E., O'Brien, S. J., et al. *Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics* // Science 294 (2001): 2348–2351.
- [208] MUSSER, A. M. *Review of the monotreme fossil record and comparison of palaeontological and molecular data* // Comparative Biochemistry and Physiology Part A 136 (2003): 927–942.
- [209] NELSON, J. S. *Fishes of the World*. 3rd ed. John Wiley, New York, 1994.
- [210] NESSE, R. M. & G. C. WILLIAMS *The Science of Darwinian Medicine*. Orion, London, 1994.
- [211] NIKOH, N., IWABE, N., Kuma, K.-I., ET AL *An estimate of divergence time of Parazoa and Eumetazoa and that of Cephalochordata and Vertebrata by aldolase and triosephosphate isomerase clocks* // Journal of Molecular Evolution 45 (1997): 97-106.
- [212] Nilsson, M. A., Gullberg, A., Spotorno, A. E., et al. *Radiation of extant marsupials after the K/T boundary: Evidence from complete mitochondrial genomes* // Journal of Molecular Evolution 57 (2003): S3-S12.
- [213] Norman, D. *Dinosaur!* Boxtree, London, 1991.
- [214] Nozake, H., Matsuzaki, M., Takahara, M., et al. *The phylogenetic position of red algae revealed by multiple nuclear genes from mitochondria-containing eukaryotes and an alternative hypothesis on the origin of plastids* // Journal of Molecular Evolution 56 (2003): 485–497.
- [215] OHTA, T. *The nearly neutral theory of molecular evolution* // Annual Review of Ecology and Systematics 23 (1992): 263–286.
- [216] Oparin, A. I. *The Origin of Life*. Macmillan, New York, 1938.
- [217] ORGEL, L. E. *The origin of life – a review of facts and speculations* // Trends in Biochemical Sciences 23 (1998): 491–495.
- [218] PAGEL, M. & W. BODMERA *naked ape would have fewer parasites* // Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences (Suppl.) 270 (2003): S117-S119.
- [219] PANCHEN, A. L. *Etienne Geoffroy St.-Hilaire: Father of “evo-devo”?* // Evolution and Development 3 (2001): 41–46.
- [220] PARKER, A. *In the Blink of an Eye: The Cause of the Most Dramatic Event in the History of Life*. Free Press, London, 2003.
- [221] Partridge, T. C., Granger, D. E., Caffee, M. W. & R.J. CLARKE *Lower Pliocene hominid remains from Sterkfontein* // Science 300 (2003): 607–612.
- [222] Penfield, W. & T. Rasmussen *The Cerebral Cortex of Man: A Clinical Study of Localization of Function*. Macmillan, New York, 1950.
- [223] PERDECK, A. C. *The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers* // Behaviour 12 (1957): 1-75.
- [224] PETERSON, K. J. & D.J. Eernisse *Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: Inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences* // Evolution and Development 3 (2001): 170–205.
- [225] Pettigrew, J. D., Manger, P R. & S. L. B. Fine *The sensory world of the platypus* // Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Biological Sciences 353 (1998): 1199–1210.
- [226] PINKER, S. *The Language Instinct: The New Science of language and Mind*. Allen

- Lane, The Penguin Press, London, 1994.
- [227] Pinker, S. *How the Mind Works*. Norton, New York, 1997.
- [228] Pough, F. H., Andrews, R. M., Cadle, J. E. & M. Crump *Herpetology*. 2nd ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, N. J., 2001.
- [229] PULLMAN, P *Dark Materials Trilogy*. Scholastic Press, London, 2001.
- [230] PURVIS, A. *A composite estimate of primate phylogeny* // *Philosophical Transactions of the Royal Society: Biological Sciences* 348 (1995): 405–421.
- [231] Ragan, M. A., Goggin, C. L, Cawthorn, R. J., et al.
A novel clade of protistan parasites near the animal-fungal divergence // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 93 (1996): 11907-11912.
- [232] Reader, J. *Man on Earth*. Collins, London, 1988.
- [233] Reader, J. *Africa: A Biography of the Continent*. Penguin, London, 1998.
- [234] Rebek, J. *Synthetic self-replicating molecules* // *Scientific American* 271 (1994): 48–55.
- [235] Rees, M. *Just Six Numbers*. Science Masters, Weidenfeld & Nicolson, London, 1999.
- [236] Reno, P L., Meindl, R. S., McCollum, M. A. & C. O. Lovejoy *Sexual dimorphism in Australopithecus afarensis was similar to that of modern humans* // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 100 (2003): 9404–9409.
- [237] Richardson, M. K. & G. Keuck *Haeckel's ABC of evolution and development* // *Biological Reviews* 77 (2002): 495–528.
- [238] Richmond, B. G., Begun, D. R. & D. S. Strait *Origin of human bipedalism: The knuckle-walking hypothesis revisited* // *Yearbook of Physical Anthropology* 44 (2001): 70-105.
- [239] RIDLEY, Mark *The Explanation of Organic Diversity – The Comparative Method and Adaptations for Mating*. Clarendon Press – Oxford University Press, Oxford, 1983.
- [240] RIDLEY, Mark *Embryology and classical zoology in Great Britain* / In: *A History of Embryology: The Eighth Symposium of the British Society for Developmental Biology*. HARDER T. J., WITKOWSKI, J. & C. C. Wylie, eds. Cambridge University Press, Cambridge, 1986. Pp. 3: 67.
- [241] RIDLEY, Mark *Mendel's Demon: Gene Justice and the Complexity of Life*. Weidenfeld & Nicolson, London, 2000.
- [242] RIDLEY, Matt *The Red Queen: Sex and the Evolution of Human Nature*. Viking, London, 1993.
- [243] RIDLEY, Matt *Nature Via Nurture: Genes, Experience and What Makes Us Human* Fourth Estate, London, 2003.
- [244] Rodriguez-Trelles, F., Tarrío, R. & F.J. Ayala *A methodological bias toward overestimation of molecular evolutionary time scales* // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 99 (2002): 8112–8115.
- [245] ROKAS, A. & P. W. H. HOLLAND *Rare genomic changes as a tool for phylogenetics* // *Trends in Ecology and Evolution* 15 (2000): 454–459.
- [246] ROOS, C. & T. GEISSMAN *Molecular phylogeny of the major hylo-batid divisions* // *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19 (2001): 486-494.
- [247] Ruiz-Trillo, I., Paps, J., Loukota, M., et al. *A phylogenetic analysis of myosin heavy chain type II sequences corroborates that Acoela and Nemertodermatida are basal bilaterians* // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 99 (2002): 11246-11251.

- [248] RUPPERT, E. E. & R. D. BARNESE *Invertebrate Zoology*. 6th ed. Saunders College Publishing, Fort Worth, 1994.
- [249] Sacks, o. *The Island of the Colour-blind and Cycad Island*. Picador, London, 1996.
- [250] Saffhill, R., Schneider-Bernloer, H., Orgel, L. E. & S. SPIEGELMAN *In vitro* selection of bacteriophage Q ribonucleic acid variants resistant to ethidium bromide // *Journal of Molecular Biology* 51 (1970): 531–539.
- [251] SANCHEZ-VILLAGRA, M. *The phylogenetic relationships of ar-gyrolagid marsupials* // *Zoological Journal of the Linnean Society* 131 (2001): 481–496.
- [252] Sansom, I. J., Smith, M. M. & M. P. Smith *The Ordovician radiation of vertebrates* / In: *Major Events in Early Vertebrate Evolution*. Ahlberg, P. E., ed. Ch. 10. Taylor and Francis, London, 2001.
- [253] SCHLUTER, D. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, Oxford, 2000.
- [254] Schmitz, J., Ohme, M. & H. Zischler *SINE insertions in clade-specific analyses and the phylogenetic affiliations of Tarsius bancanus to other primates* // *Genetics* 157 (2001): 777–784.
- [255] SCHOPF, J. W. *Cradle of Life – The Discovery of Earth's Earliest Fossils*. Princeton University Press, Princeton, 1999.
- [256] Schussler, D., Schwarzott, C. & A. Walker *A new phylum, the Glomeromycota: Phylogeny and evolution* // *Mycological Research* 105 (2001): 1413–1421.
- [257] SCOTESE, C. R. *Atlas of Earth History*, vol. 1, Palaeogeography. PALEO-MAP project, Arlington, Texas, 2001.
- [258] SEEHAUSEN, O. & J. J. M. VAN ALPHEM *The effect of male coloration on female mate choice in closely related Lake Victoria cichlids (Haplochromis nyererei complex)* // *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42 (1998): 1–8.
- [259] Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., ET AL *First hominid from the Miocene (Lukoleki Formation, Kenya)* // *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Series IIA – Earth and Planetary Science* 332 (2001): 137–144.
- [260] SEPKOSKI, J. J. *Patterns of Phanerozoic extinction: A perspective from global databases* / In: *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. WALLISER, O. H., Ed. Springer-Verlag, Berlin, 1996. Pp. 35–51.
- [261] Shapiro, B., Sibthorpe, D., Rambaut, A., et al. *Flight of the dodo* // *Science* 295 (2002): 1683.
- [262] SHEETS-JOHNSTONE, M. *The Roots of Thinking*. Temple University Press, Philadelphia, 1990.
- [263] SHIRAI, S. *Phylogenetic interrelationships of neoselachians (Chondrichthyes: Euselachii)* / In: *Interrelationships of Fishes*. STIASNY, M. L. J., Parenti, L. R. & G. D. Johnson, eds. Academic Press, San Diego, 1996. Pp. 9–34.
- [264] Shu, D.-G., Luo, H.-L., Conway Morris, S., et al. *Lower Cambrian vertebrates from south China* // *Nature* 402 (1999): 42–46.
- [265] SIBLEY, C. G. & B. L. Monroe *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. Yale University Press, New Haven, 1990.
- [266] SIMPSON, G. G. *Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals*. Yale University Press, New Haven, 1980.
- [267] Slack, J. M. W., Holland, P. W. H. & C. F. Graham *The zootype and the phylotypic stage* // *Nature* 361 (1993): 490–492.

- [268] SMITH, D. C. *From extracellular to intracellular: The establishment of a symbiosis* / In: *The Cell as a Habitat*. RICHMOND, M. H. & D. C. Smith, eds. Royal Society of London, London, 1979.
- [269] SMOLIN, L. *The Life of the Cosmos*. Weidenfeld & Nicolson, London, 1997.
- [270] SOUTHWOOD, T. R. E. *The Story of Life*. Oxford University Press, Oxford, 2003.
- [271] Springer, M. S., Murphy, W. J., Eizirik, E. & S. J. O'Brien *Placental mammal diversification and the Cretaceous-Tertiary boundary* // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 100 (2003): 1056–1061.
- [272] Springer, M. S., Westerman, M., Kavanagh, J. R., et al. *The origin of the Australasian marsupial fauna and the phylogenetic affinities of the enigmatic monito del monte and marsupial mole* // *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 265 (1998): 2381–2386.
- [273] STEWART, C. B. & T. R. Disotell *Primate evolution – in and out of Africa* // *Current Biology* 8 (1998): R582-R588.
- [274] STRINGER, C. *Human evolution – out of Ethiopia* // *Nature* 423 (2003): 692–695.
- [275] Sumper, M., & R. Luce *Evidence for de novo production of self-replicating and environmentally adapted RNA structures by bacteriophage Q P replicase* // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 72 (1975): 162–166.
- [276] SUTHERLAND, J. L. *Protozoa from Australian termites* // *Quarterly Journal of Microscopic Science* 76 (1933): 145–173.
- [277] SWIFT, J. *Poetry, A Rhapsody*. 1733.
- [278] Syed, T. & B. SCHIERWATER *Trichoplax adhaerens: discovered as a missing link, forgotten as a hydrozoan, rediscovered as a key to metazoan evolution* // *Vie et Milieu* 52 (2002): 177–187.
- [279] Takezaki, N., Figueroa, F., Zaleska-Rutczynska, Z. & J. KLEIN *Molecular phylogeny of early vertebrates: Monophyly of the agnathans as revealed by sequences of 35 genes* // *Molecular Biology and Evolution* 20 (2003): 287–292.
- [280] TAMM, S. L. *Flagellated endosymbiotic bacteria propel a eukaryotic cell* // *Journal of Cell Biology* 94 (1982): 697–709.
- [281] Tavaré, S., Marshall, C. R., Will, O., et al. *Using the fossil record to estimate the age of the last common ancestor of extant primates* // *Nature* 416 (2002): 726–729.
- [282] TAYLOR, C. R. & V. J. ROWNTREE *Running on two or four legs: which consumes more energy?* // *Science* 179 (1973): 186–187.
- [283] Telford, M. J., Lockyer, A. E., Cartwright-Finch, C. & D. T. J. LITTLEWOOD *Combined large and small subunit ribosomal RNA phylogenies support a basal position of the acoelomorph flatworms* // *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences* 270 (2003): 1077–1083.
- [284] Templeton, A. R. *Out of Africa again and again* // *Nature* 416 (2002): 45–51.
- [285] THOMSON, K. S. *Living Fossil: The Story of the Coelacanth*. Hutchinson Radius, London, 1991.
- [286] TRIVERS, R. L. *Parental investment and sexual selection* / In: *Sexual Selection and the Descent of Man*. CAMPBELL, B., ED. Aldine, Chicago, 1972. Pp. 136–179.
- [287] TRUT, L. N. *Early canid domestication: The farm-fox experiment* // *American Scientist* 87 (1999): 160–169.
- [288] Tudge, C. *Neanderthals. Bandits and Farmers: How Agriculture Really Began*

Weidenfeld & Nicolson, London, 1998.

[289] Tudge, C. *The Variety of Life*. Oxford University Press, Oxford, 2000.

[290] TURBEVILLE, J. M. *Progress in nemertean biology: Development and phylogeny* // Integrative and Comparative Biology 42 (2002): 692–703.

[291] VALENTINE, J. W. *Prelude to the Cambrian explosion* // Annual Review of Earth and Planetary Sciences 30 (2002): 285–306.

[292] van Schaik, C. P., Ancrenaz, M., Borgen, G., et al.

Orangutan cultures and the evolution of material culture // Science 299 (2003): 102–105.

[293] van Tuinen, M., Sibley, C. G. & S. B. Hedges *The early history of modern birds inferred from DNA sequences of nuclear and mitochondrial genomes* // Molecular Biology and Evolution 17 (2000): 451–457.

[294] Venkatesh, B., Erdmann, M. V. & S. Brenner *Molecular synapomorphies resolve evolutionary relationships of extant jawed vertebrates* // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 98 (2001): 11382–11387.

[295] Verheyen, E., Salzburger, W., Snoeks, J. & A. Meyer *Origin of the superflock of cichlid fishes from Lake Victoria, East Africa* // Science 300 (2003): 325–329.

[296] VINE, F. J. & D. H. Matthews *Magnetic anomalies over oceanic ridges* // Nature 199 (1963): 947–949.

[297] WADA, H. & N. SATOH *Phylogenetic relationships among extant classes of echinoderms, as inferred from sequences of 18S rDNA, coincide with relationships deduced from the fossil record* // Journal of Molecular Evolution 38 (1994): 41–49.

[298] WAKE, D. B. *Incipient species formation in salamanders of the *Ensatina* complex* // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 94 (1997): 7761–7767.

[299] WALKER, G. *Snowball Earth: The Story of the Great Global Catastrophe that Spawned Life as we Know It*. Bloomsbury, London, 2003.

[300] Ward, C. V., Walker, A. & M. F. Teaford *Proconsul did not have a tail* // Journal of Human Evolution 21 (1991): 215–220.

[301] Weinberg, S. *Dreams of a Final Theory*. Hutchinson Radius, London, 1993.

[302] Weiner, J. *The Beak of the Finch*. Jonathan Cape, London, 1994.

[303] WESENBERG-LUND, C. *Contributions to the biology of the Rotifera. Part II. The periodicity and sexual periods* // Det Kongelige Danske Videnskabers Selskabs Skrifter 9, II (1930) 1–230.

[304] West, G. B., Brown, J. H. & B. J. Enquist *The origin of universal scaling laws in biology* / In: *Scaling in Biology*. BROWN, J. H. & G. B. West, eds. Oxford University Press, Oxford, 2000.

[305] WEST-EBERHARD, M. J. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, New York, 2003.

[306] WESTOLL, T. S. *On the evolution of the Dipnoi* / In: *Genetics, Paleontology and Evolution*. Jepsen, G. L., Mayr, E. & G. G. Simpson, EDS. Princeton University Press, Princeton 1949. Pp. 121–188.

[307] WHEELER, J. A. *Information, physics, quantum: The search for links* / In: *Complexity, Entropy, and the Physics of Information*. ZUREK, W. H., ED. Addison-Wesley, New York, 1990. Pp. 3–28.

[308] White, T. D., Asfaw, B., DeGusta, D., ET AL. *Pleistocene Homo sapiens from Middle*

Awash, Ethiopia // Nature 423 (2003): 742–747.

[309] White, T. D., Suwa, G. & B. Asfaw *Australopithecus ramidus, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia* // Nature 371 (1994): 306–312.

[310] Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C., et al. *Cultures in chimpanzees* // Nature 399 (1999): 682–685.

[311] WILLIAMS, G. C. *Sex and Evolution*. Princeton University Press, Princeton, 1975.

[312] WILLIAMS, G. C. *Natural Selection: Domains, Levels and Challenges* Oxford University Press, Oxford, 1992.

[313] WILSON, E. O. *The Diversity of Life*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 1992.

[314] WILSON, H. V. *On some phenomena of coalescence and regeneration in sponges* // Journal of Experimental Zoology 5 (1907): 245–258.

[315] Winchell, C. J., Sullivan, J., Cameron, C. B., et al.

Evaluating hypotheses of deuterostome phylogeny and chordate evolution with new LSU and SSU ribosomal DNA data // Molecular Biology and Evolution 19 (2002): 762–776.

[316] Woese, c. R., Kandler, o. & M. L. Wheelis *Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya* // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 87 (1990): 4576–4579.

[317] WOLPERT, L. *The Triumph of the Embryo*. Oxford University Press, Oxford, 1991.

[318] WOLPERT, L., BEDDINGTON, R., BROCKES, J., ET AL. *Principles of Development*. Current Biology – Oxford University Press, London – Oxford, 1998.

[319] Wray, C. A., Levinton, J. S. & L. H. Shapiro *Molecular evidence for deep Precambrian divergences among metazoan phyla* // Science 274 (1996): 568–573.

[320] Xiao, S. H., Yuan, X. L. & A. H. Knoll *Eumetazoan fossils in terminal Proterozoic phosphorites?* // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 97 (2000): 13684–13689.

[321] Yeats, W. B. *The Poems*. FINNERAN, R. J., ED. Macmillan, London, 1984.

[322] YODER, A. D. & Z. Yang *Divergence dates for Malagasy lemurs estimated from multiple gene loci: Geological and evolutionary context* // Molecular Ecology 13 (2004): 757–773.

[323] Zahavi, A. & A. Zahavi *The Handicap Principle*. Oxford University Press, Oxford, 1997.

[324] ZARDOYA, R. & A. MEYER *Mitochondrial evidence on the phylogenetic position of caecilians (Amphibia: Gymnophiona)* // Genetics 155 (2000): 765–775.

[325] ZARDOYA, R. & A. MEYER *On the origin of and phylogenetic relationships among living amphibians* // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 98 (2001): 7380–7383.

[326] Zhu, M. & Yu, X. *A primitive fish close to the common ancestor of tetrapods and lungfish* // Nature 418 (2002): 767–770.

[327] ZUCKERKANDL, E. & L. PAULING *Evolutionary divergence and convergence in proteins* / In: *Evolving genes and proteins*. BRYSON, V. & H.J. Vogels, eds. Academic Press, New York, 1965. Pp. 97–166.

На вкладках:

- 1 Публикуется с разрешения Международной комиссии по стратиграфии.
- 2 Следы из Лаэтоли (*John Reader /Science Photo Library*).
- 3 Рисунок из пещеры Ласко (© *Archivo Iconografico, S. A. /Corbis*); ископаемое из Чэнцзяна. Публикуется с разрешения Дерека Дж. Сиветера (Музей естественной истории Оксфордского университета). См.: [136].
- 4 Реконструкция сопредка № 3 (© *Moonrunner Design*).
- 5 Баобабы (© *Thomas Pakenham*).
- 6 Бобр (© *John Shaw /NHPA*); гиппопотам (© *Kevin Schafer / NHPA*); южные морские слоны (© *B. & C. Alexander /NHPA*).
- 7 Фрагмент филогенетического дерева. См.: НАЕСКЕЛ, Е. [119].
- 8 Прыгунчик (© *Anthony Bannister /NHPA*); реконструкция амебе-лодона (© *Michael Long /NHMPL*).
- 9 Гомункул У. Пенфилда (© *The Natural History Museum, London*); “утконункул”. См.: PETTIGREW, J. D., MANGER, P R., & S. L. V. Fine [225], рис. 7а; веслонос (© *Norbert Wu / Minden Pictures*).
- 10 Филогенетическое дерево звероящеров. См.: Kemp, T. [151].
- 11 Отбор кукурузы. См.: Ridley, M. *Evolution*, 3rd ed. Blackwell, 2003, рис. 9.7 (по рис. из кн.: Dudley, J. W., & R. L. Lambert [85]); Вильсонова райская птица (*Richard Kirby /naturepl.com*).
- 12 Палеографическая карта. Составил Кристофер Р. Скотезе (© 2003 *PALEOMAP Project, www.scotese.com*).
- 13 Палеографические карты. Составил К. Р. Скотезе.
- 14 Снимки саламандр *Ensatina* (© *Chuck Brown*); карта из кн.: Stebbins, ROBERT C. *Field Guide to Western Reptiles and Amphibians*, 3rd ed. (© 2003 Robert C. Stebbins). Публикуется с разрешения *Houghton Mifflin Co*. Все права защищены.
- 15 Реконструкция сопредка № 18 (© *Moonrunner Design*).
- 16 Целагант (*Peter Scoones /Science Photo Library*); морской конек-тряпичник (*Paul Zahl /Science Photo Library*).
- 17 Костистые рыбы: клюворотка (*Peter Parks /imagequestmarine.com*); большерот (© *Norbert Wu / Minden Pictures*); черный живоглот (*Peter Herring /imagequestmarine.com*); камбала (© *Linda Pitkin / NHPA*); рыба-луна (*Masa Ushioda /imagequestmarine.com*).
- 18 Неукорененное дерево гаплотипов мтДНК цихлид. См.: Verheyen et al. [295], рис. 3с (© 2003 AAAS); скат и камбала. См.: Dawkins, R. [71] рис. 4.7.
- 19 Гигантская акула-молот (*James D. Watt /imagequestmarine.com*); мелкозубый пилорыл (© *Yves Lanceau /NHPA*); австралийский калло-ринх (© *ANT Photo Library /NHPA*).
- 20 Реконструкция сопредка №² 23 (© *Moonrunner Design*).
- 21 Асцидии (© *B. Jones & M. Shimlock /NHPA*); муравьи-листорезы (© *Michael & Patricia Fogden /Minden Pictures*).
- 22 Кондолиза Райс, Колин Пауэлл, Джордж У. Буш и Дональд Г. Рамсфелд (*Associated*

Press).

23 Дрозофила. См.: LAWRENCE, P A *The Making of a Fly*. Blackwell Science, 1992, рис. 5.1 (вкладка); бделлоидная коловратка (*John Walsh / Science Photo Library*).

24 Онихофора (*Dr. Morley Read / Science Photo Library*); халкиерия.

См.: Conway-Morris, S., & J. S. PEE *Articulated Halkieriids from the Lower Cambrian of North Greenland and Their Role in Early Protostome Evolution* // Phil. Trans. Roy. Soc. London (1995), В 347: 305–358, рис. 49a, 49b, 49c.

25 Дикинсония (© J. G. Gehling, *South Australian Museum*); медуза *Porpitaporpita* (*Peter Parks / imagequestmarine.com*); скопление медуз *Mastigias* (*Michael Pitts / naturepl.com*).

26-27 О-в Херон (© Gerry Ellis / *Minden Pictures*); венерин пояс (*Sinclair Stammers / Science Photo Library*); губаны-чистильщики и розовая зубатая барабуля (*Georgette Douwma / naturepl.com*).

28 Корзинка Венеры (© *The Natural History Museum, London*); веселка (*Vaughan Fleming / Science Photo Library*).

29 Реконструкция сопредка № 36 (© *Moonrunner Design*).

30 Гигантская секвойя (*Tony Craddock / Science Photo Library*).

31 Модель транспортной РНК (*Alfred Pasiaka / Science Photo Library*); карикатура (© *Department of Geology, National Museum of Wales*).

32 Жемчужный кораблик (© *The Natural History Museum, London*); сканирующая электронная микрография глаза ископаемого трилобита (*VVG / Science Photo Library*); глаз виргинского филина (*Simon Fraser / Science Photo Library*); глаз зеленой рыбы-попугая (© B. Jones & M. Shimlock / *NHPA*); изображение глаза мошки, полученное с помощью сканирующего электронного микроскопа (© *The Natural History Museum, London*).

В тексте:

52 Изображение сверху страницы публикуется с разрешения проф. Р. Уинстона.

65 Генеалогическое древо Янь Вона.

76 Новая модель эволюции человека. См.: Templeton, A. R. [284], рис. 1. Публикуется с разрешения *Nature Publishing Group*.

98 График логарифмической функции. См.: MARTEN, R. D., ET AL. [185], рис 1. Публикуется с разрешения *Nature Publishing Group*.

103 График Янь Вона.

119 Череп сахелянтропа (© *MPFT – Mission Paleontologique Franco-Tchadienne*).

142 Филогенетическое древо из кн.: STEWART, C. B., & T. R. DISO-TELL [273], рис. (© 1998). Публикуется с разрешения *Elsevier*.

152, 153 Схемы Янь Вона.

159, 160, 162 Схемы построил Янь Вон по данным: [46].

164 Кладограмма из кн.: GEISSMANN, T. [100], рис. 1.6. Публикуется с разрешения *Wiley-Liss, Inc.*, филиала *John Wiley & Sons, Inc.*

165 Кладограмма из кн.: Roos, C., & T. GEISSMANN [246], рис. 2c (©2001). Публикуется с разрешения *Elsevier*.

192 Рис. Стивена Д. Нэша. См.: Fleagle, John G. *Primate Adaptation and Evolution*, 2nd ed. Academic Press, San Diego, 1999, рис. 4.25.

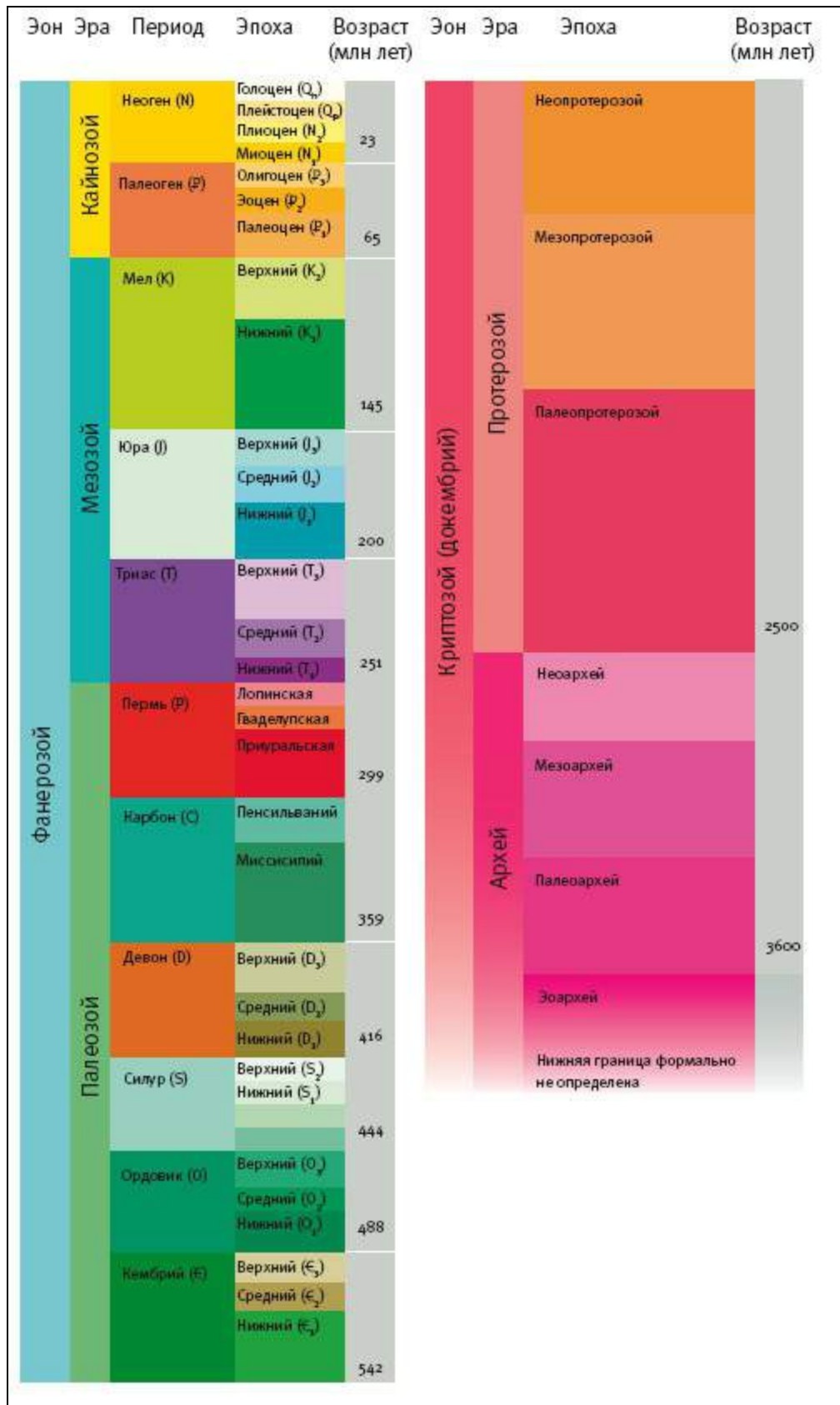
- 245 График построен по материалам кн.: Alexander, R. D., et al. [5].
- 250 График из кн.: Harvey, P. H., & M. D. Pagel [132], рис. 1.3.
- 276 Генкелотерий. Рис. Э. Гренинг. См.: Krebs, B. *Das Skelt von Henkelo-therium guimarotae gen. et. sp. nov* (Eupantotheria, Mammalia) *aus dem Oberen Jura von Portugal // Berliner Geowiss (1991), Abh. A 133: 1-110.*
- 279 Карта человеческого мозга. См.: [222].
- 281 Электросенсорный мир утконоса. См.: MANGER, P. R., & J. D. Pettigrew [181], рис. цс.
- 287 Звездонос (*Rod Planck / Science Photo Library*).
- 288 “Звездонункул”. См.: CATANIA, K. C., & J. H. Kaas [41]. Публикуется с разрешения *Wiley-Liss, Inc.,* филиала *John Wiley & Sons, Inc.*
- 293 График из кн.: Sepkoski, J. J. [260].
- 327 Ричард Оуэн со скелетом моа (*George Bernard /Science Photo Library*).
- 340 Диаграмма К. Уилсона.
- 357 Диаграммы Р. Докинза.
- 375 Эволюционное древо. См.: Zardoya, R. & A. Meyer [324], рис. 4с.
- 441 Ископаемое плеченое (*© Natural History Museum, London*).
- 449 Синодонтис-перевертыш (*© Slip Nicklin / Minden Pictures*).
- 450 Изображение лунной поверхности, полученное с корабля “Аполлон-11” (*NASA/DvR /Science Photo Library*).
- 457 Колин Пауэлл и Даниэль арап Мои (*Associated Press*).
- 495 Горбатка *Thaumatoxena andreinii silvestri*. См.: DISNEY, R. H. L., & D. H. KISTNE *Revision of the termitophilous Thaumatoxeninae (Diptera: Phoridae) // Journal of Natural History (1992) 26: 953–991*; Горбатка *Megaselia scalaris* (LOEW). Рис. А. Смита (*©Natural History Museum, London*).
- 499 Реконструкция галлюцигении. Публикуется с разрешения Дерека Дж. Сиветера (Музей естественной истории Оксфордского университета). См.: [136].
- 500 Реконструкция аномалокариса. Публикуется с разрешения Д. Дж. Сиветера. См.: [136].
- 502 Изображение и схема. См.: Shu, D.-G., ET AL. [264], рис. 2а и 3. Публикуется с разрешения *Nature Publishing Group*.
- 529 Стрекательная клетка (BIODIDAC, *biodidac.bio.uottawa.ca*).
- 554 Участок стенки губки. Рис. Тима Брауна по оригиналу из кн.: BRUSCA, R. C., & G.J. Brusca *Invertebrates*, 2nd ed. Sinauer Associates, Inc., 2003.
- 558 Колония хоанофлагеллатов. См.: Farmer, J. N. *The Protozoa*, C. V Mosby Co., St Louis 1980. University of Birmingham.
- 579 Диаграмма (*Brent Mishler, Department of Integrative Biology, University of California, Berkeley*).
- 580 График из: WEST, BROWN & ENQUIST [304], рис. 2. Рис. Т. Брауна по оригиналу из: HEMMINGSEN *Energy meta as related to body size // Rep. Steno. Mem. Hosp., Copenhagen 1-110 (i960)*.
- 583 Цветную капусту препарировал Янь Вон.
- 599 Филограмма (*© S. L. Baldauf*). По оригиналу из: [13], рис. 1.
- 607 Диаграмма. См.: CLEVELAND, L. R., & A. V. GRIMSTONE [49].
- 622 Рис. Т. Брауна по оригиналу из кн.: VOET, D., & J. G. VOET *Biochemistry*, John Wiley

& Sons, Inc. (1994), p. 1259.

631 Филогенетическая схема по рисунку из кн.: Gribaldo, S., & H. Philippe [113], рис. 5 (© 2002). Публикуется с разрешения *Elsevier*.

668 “Зрительный ландшафт”. Рис. Л. Уорд по оригиналу М. Ф. Ленда. См.: Dawkins, R [71].

Иллюстрации



Упрощенная международная геохронологическая шкала.



В 1978 году в Лаэтоли (Танзания) Мэри Лики нашла следы гоминид (скорее всего, австралопитеков), оставленные в вулканическом пепле 3,6 млн лет назад.

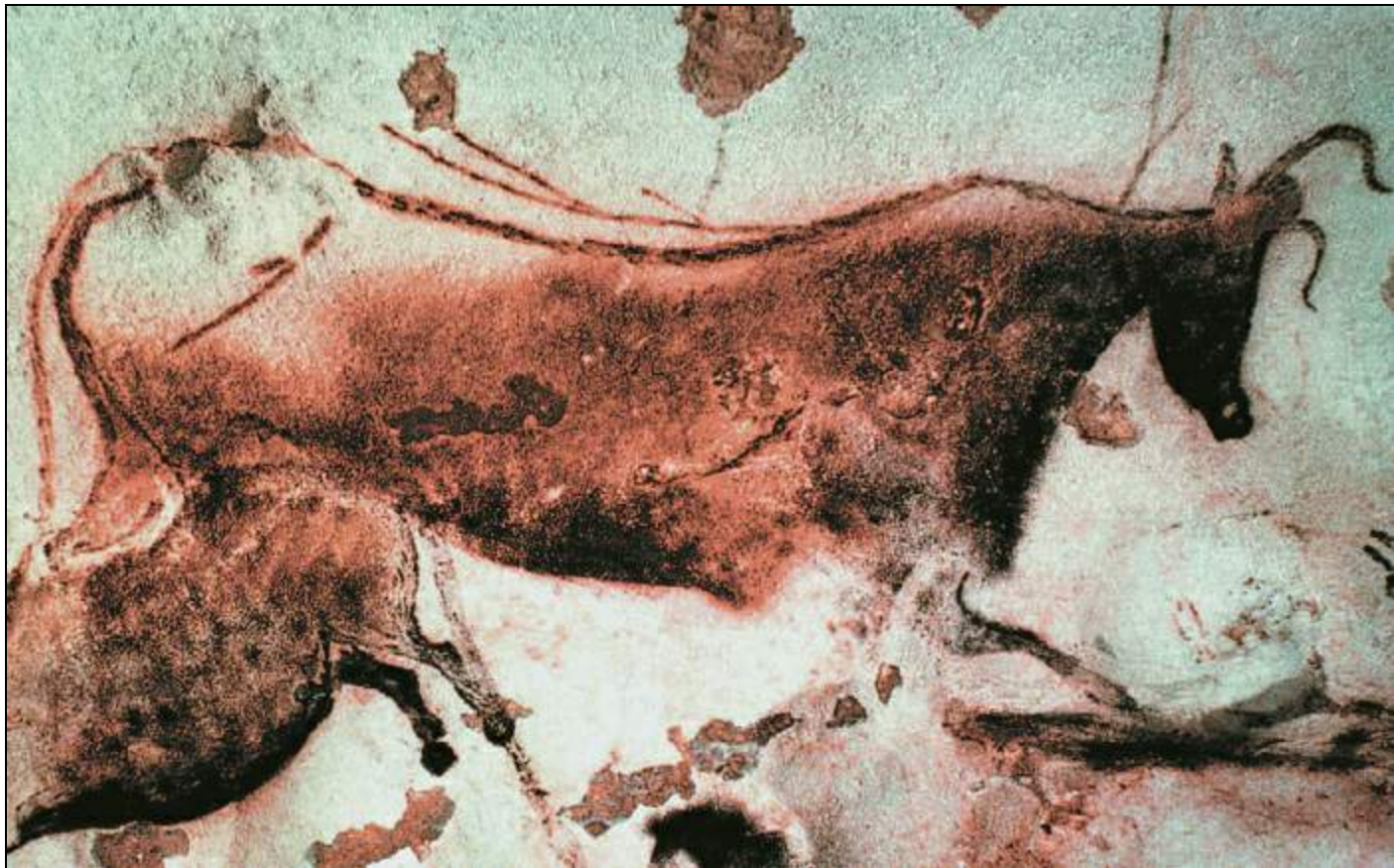
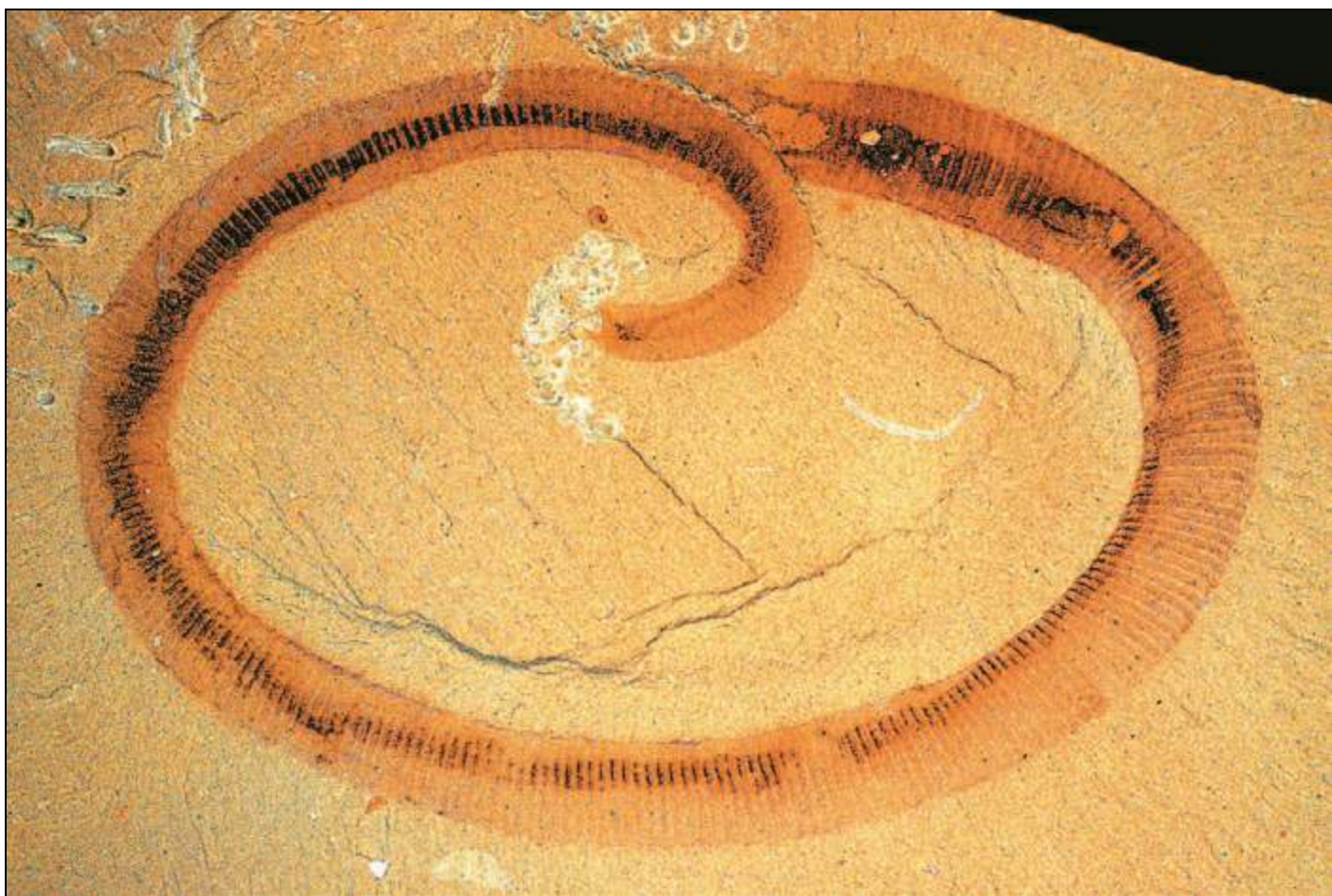
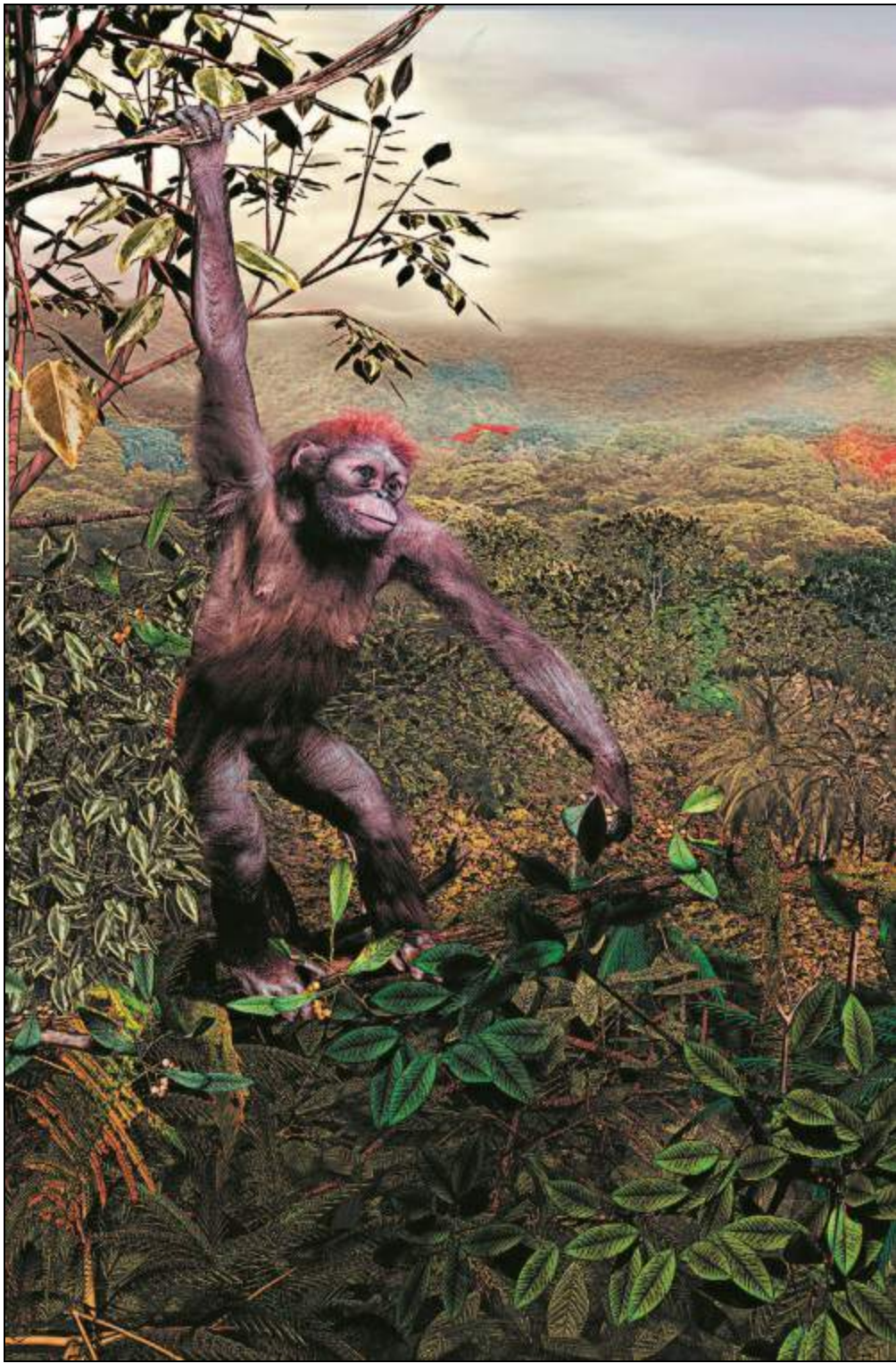


Рисунок быка из пещеры Ласко (г. Монтиньяк, Франция). Эти росписи, открытые в 1940 году, старше 16 тысяч лет.



Ископаемый червь *Palaeoscolex sinensis* из Чэнцзяна. Отчетливо видно строение мягких частей тела. Окаменелости из Чэнцзяна относятся к нижнему кембрию (ок. 525 млн лет назад).



Сопредок № 3 на двух ногах ходить не умел, но был, как и большинство человекообразных обезьян, вполне сообразителен.



Баобабовая аллея (г. Мурундава, Мадагаскар). Вид *Adansonia grandidieri* является одним из шести эндемичных видов баобабов.



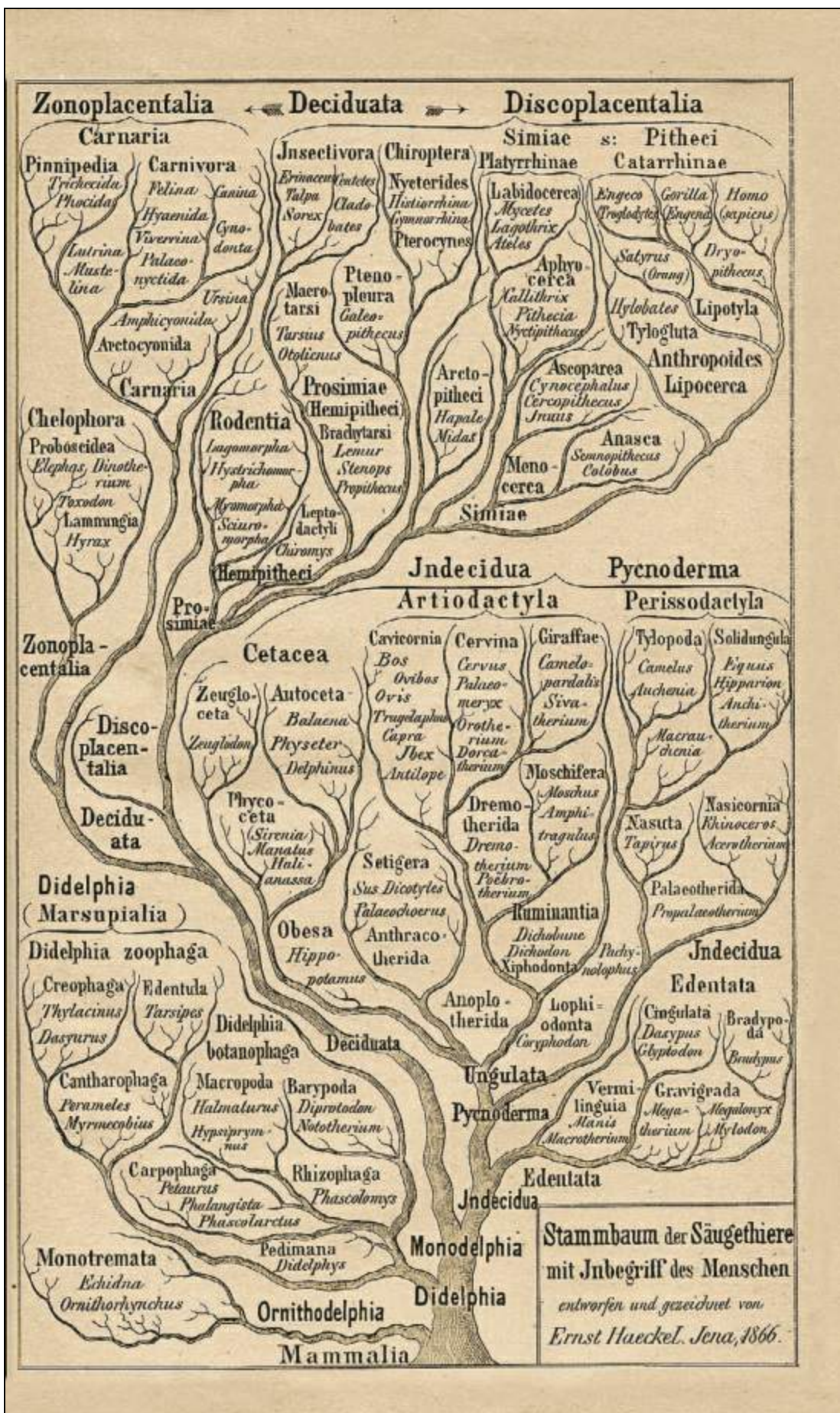
Бобр обыкновенный (*Castor fiber*).



Hippopotamus amphibius в родной стихии. В наши дни в Африке обитают два вида бегемотов (второй – карликовый бегемот *Hexaprotodon liberiensis*). Вплоть до голоцена на Мадагаскаре, возможно, обитало еще три вида.



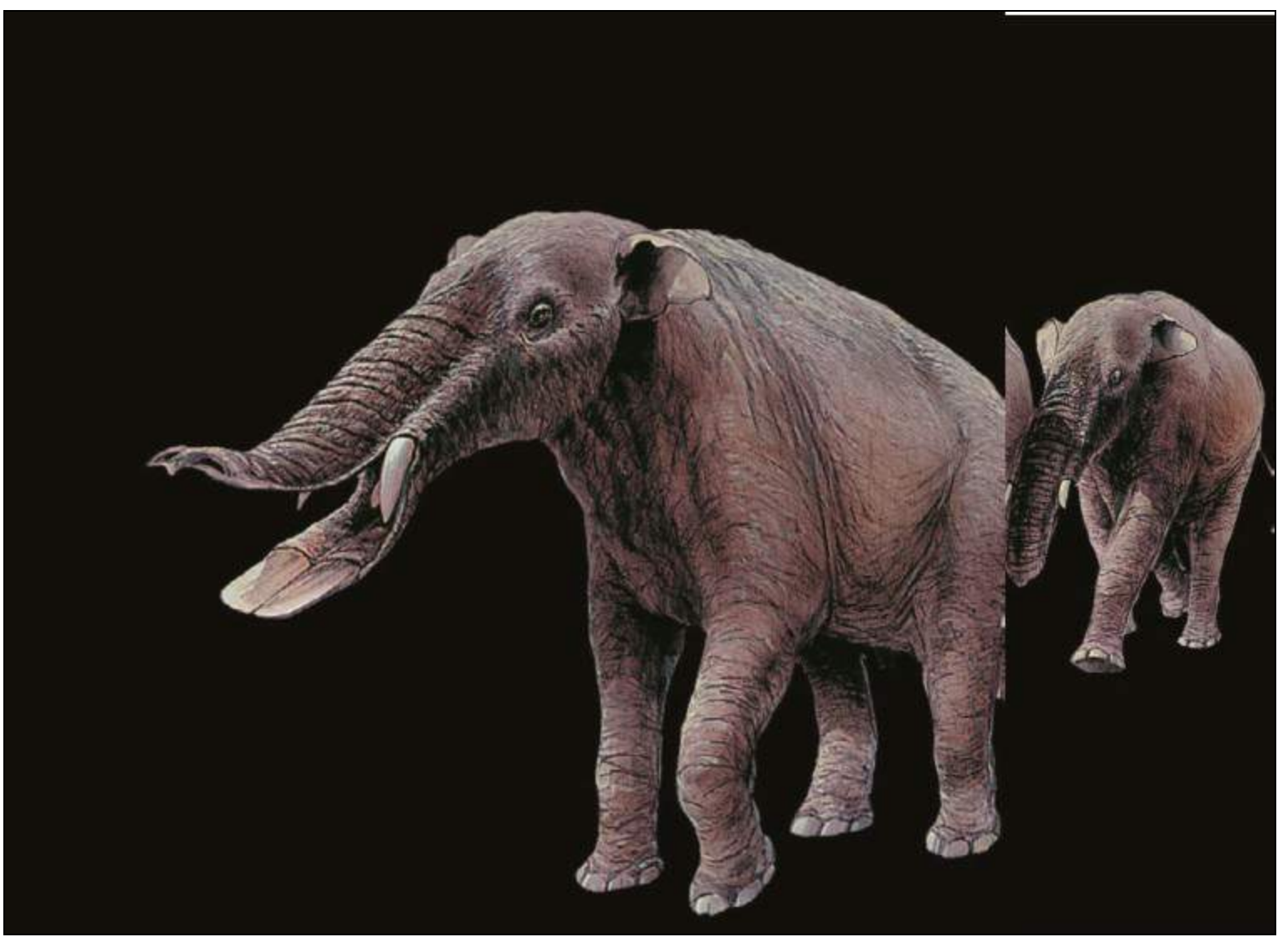
Самец и самка южного морского слона (*Mirounga leonina*).



Фрагмент филогенетического дерева млекопитающих, опубликованного Э. Геккелем в 1866 году [119]. Гиппопотамы обозначены как родственная китам группа.



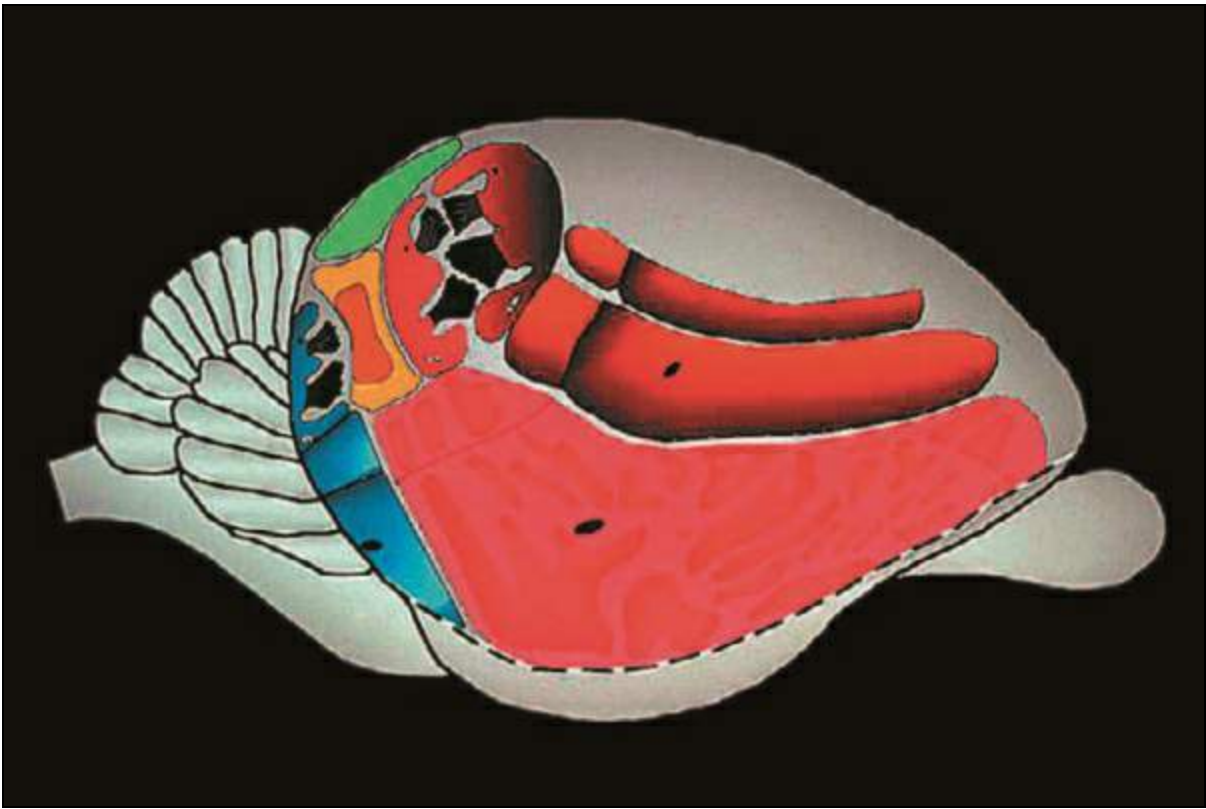
Прыгунчик Эдварда (*Elephantulus edwardii*).



Реконструкция амелодона (*Amebelodon*).



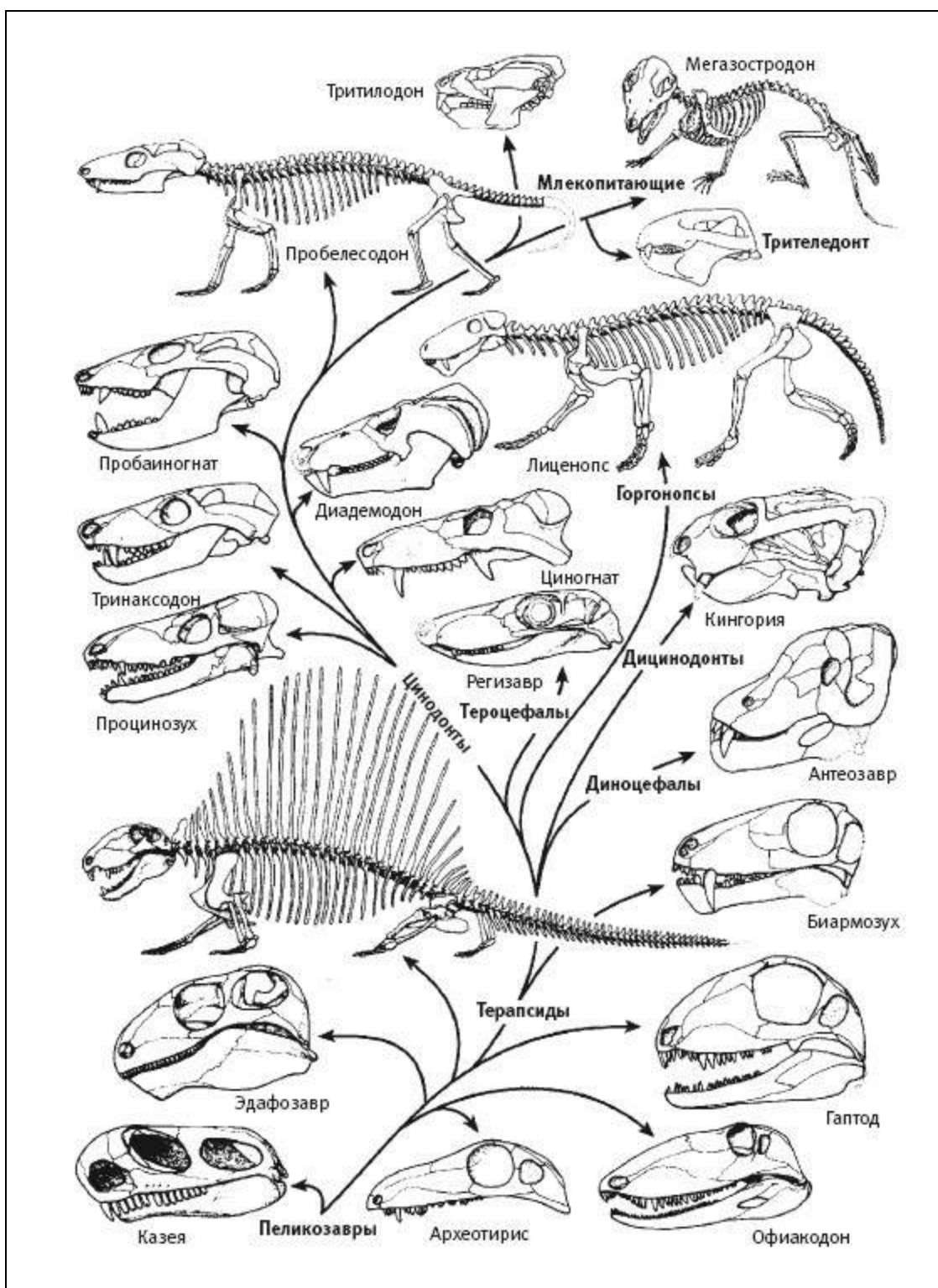
Гомункул У. Пенфилда. Размер частей тела пропорционален их представительству в коре головного мозга.



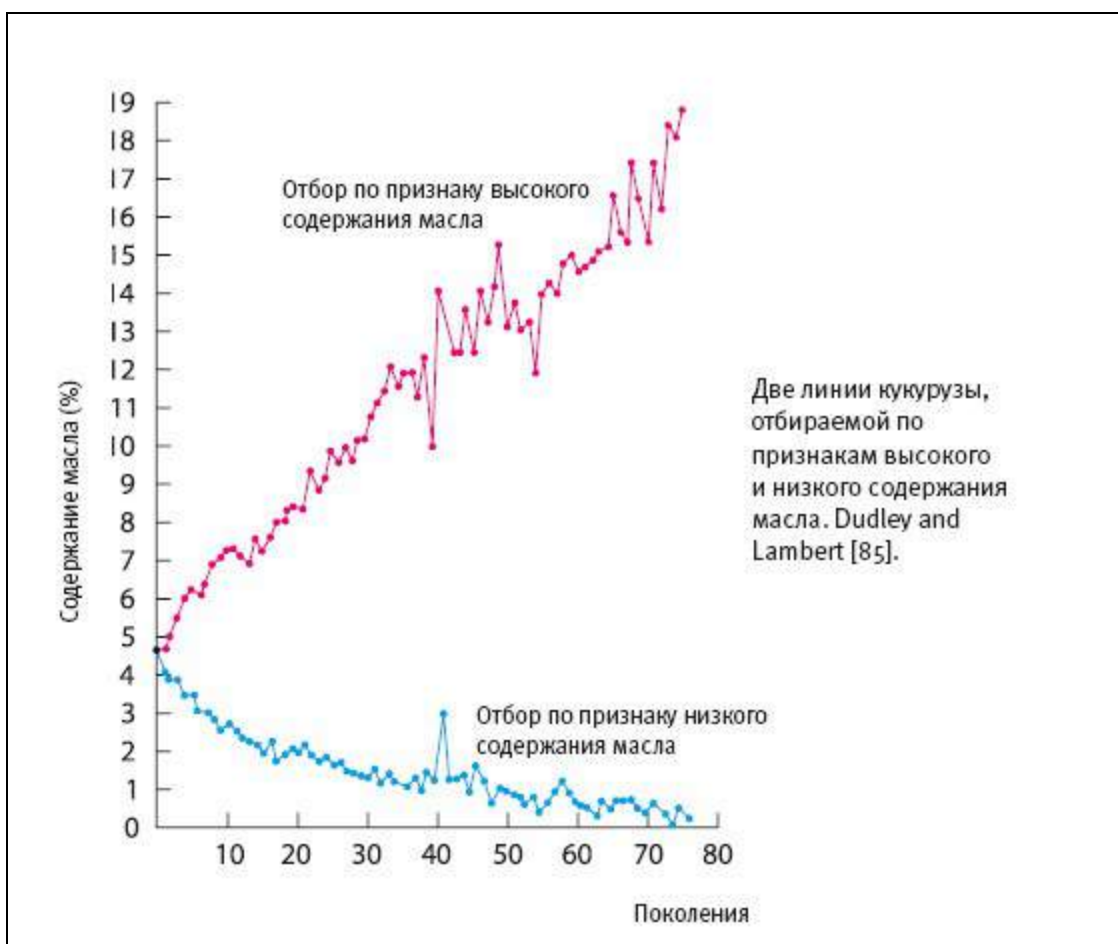
“Утконункул”. Pettigrew at al. [225].



Веслонос (*Polyodon spathula*).



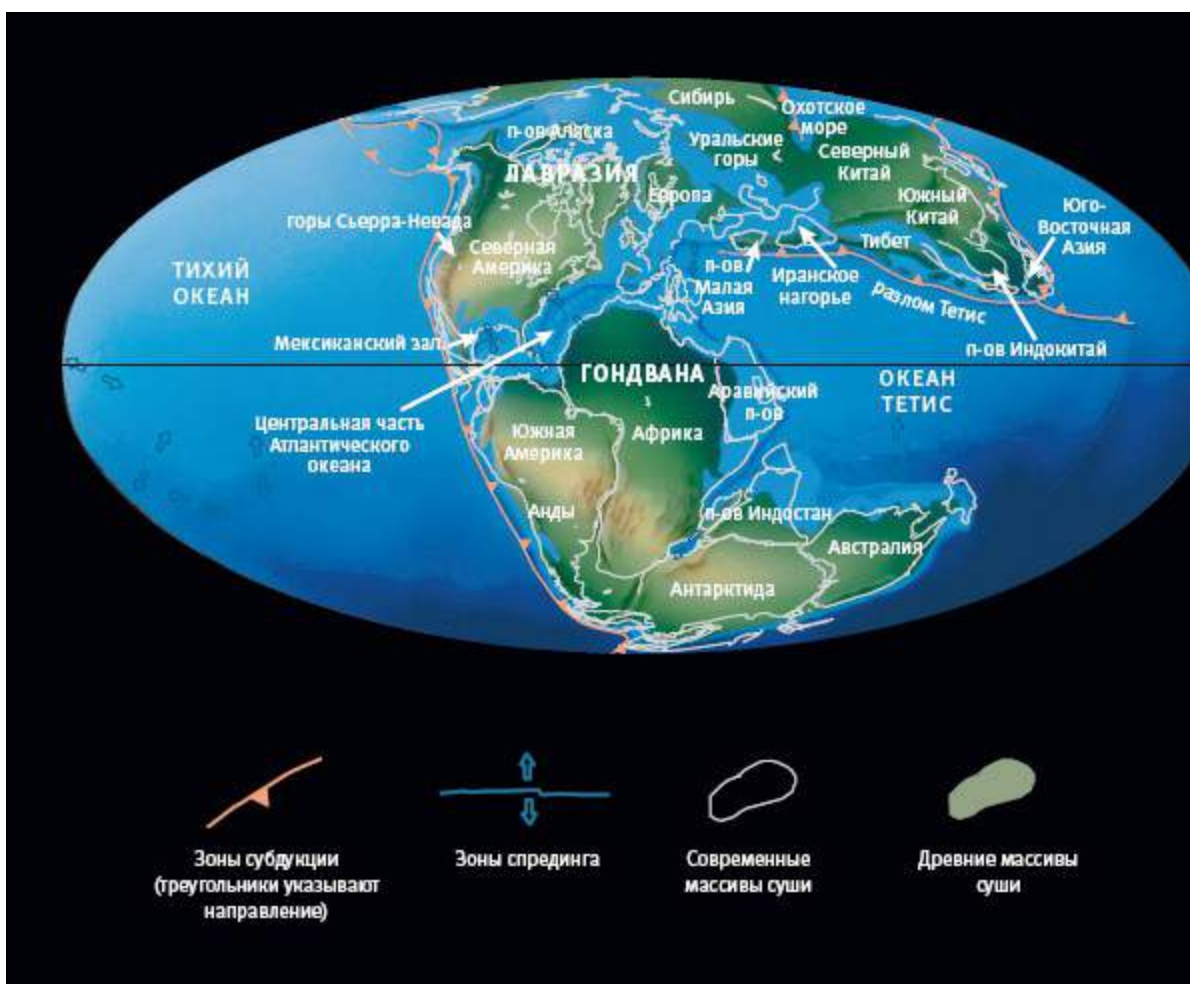
Филогенетическое древо звероящеров. Том Кемп [1515].



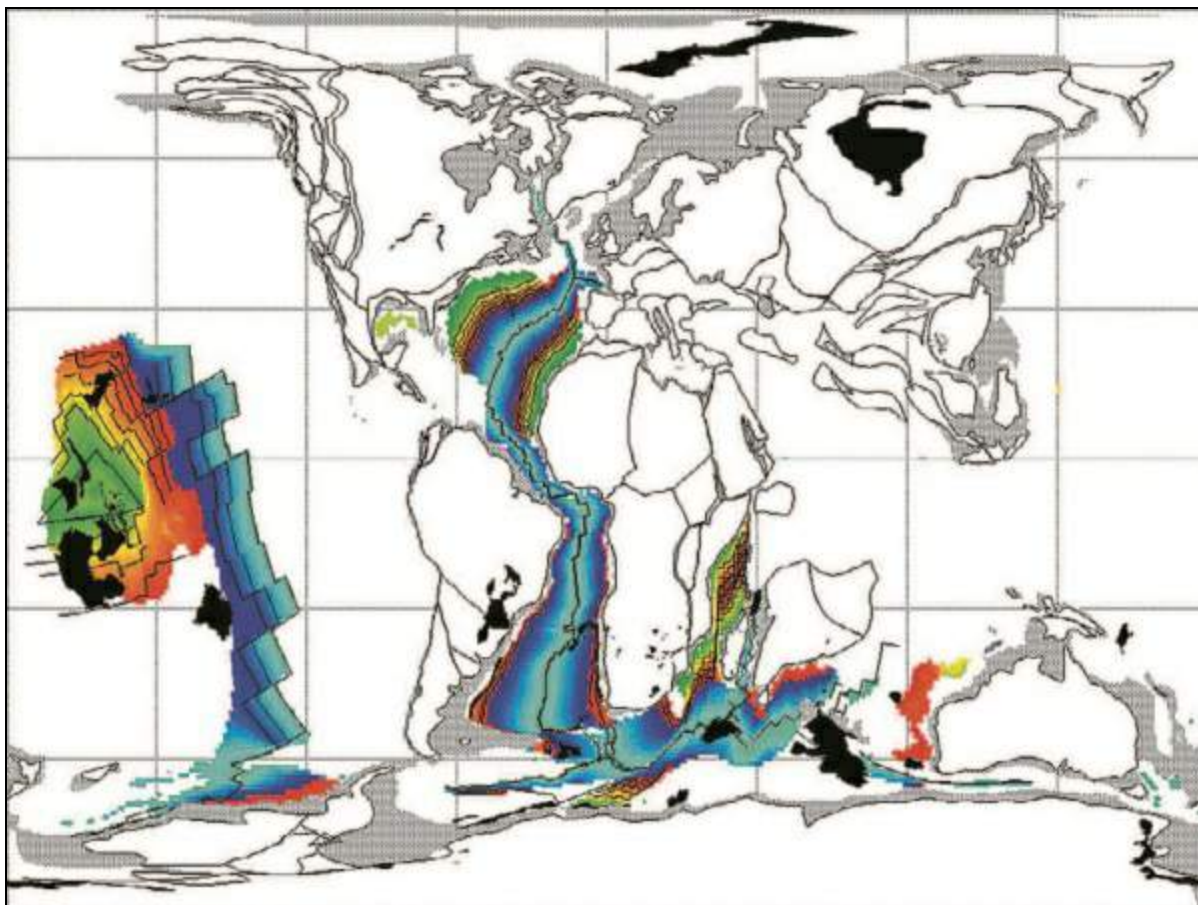
Две линии кукурузы, отбираемой по признакам высокого и низкого содержания масла. Dudley and Lambert [85].

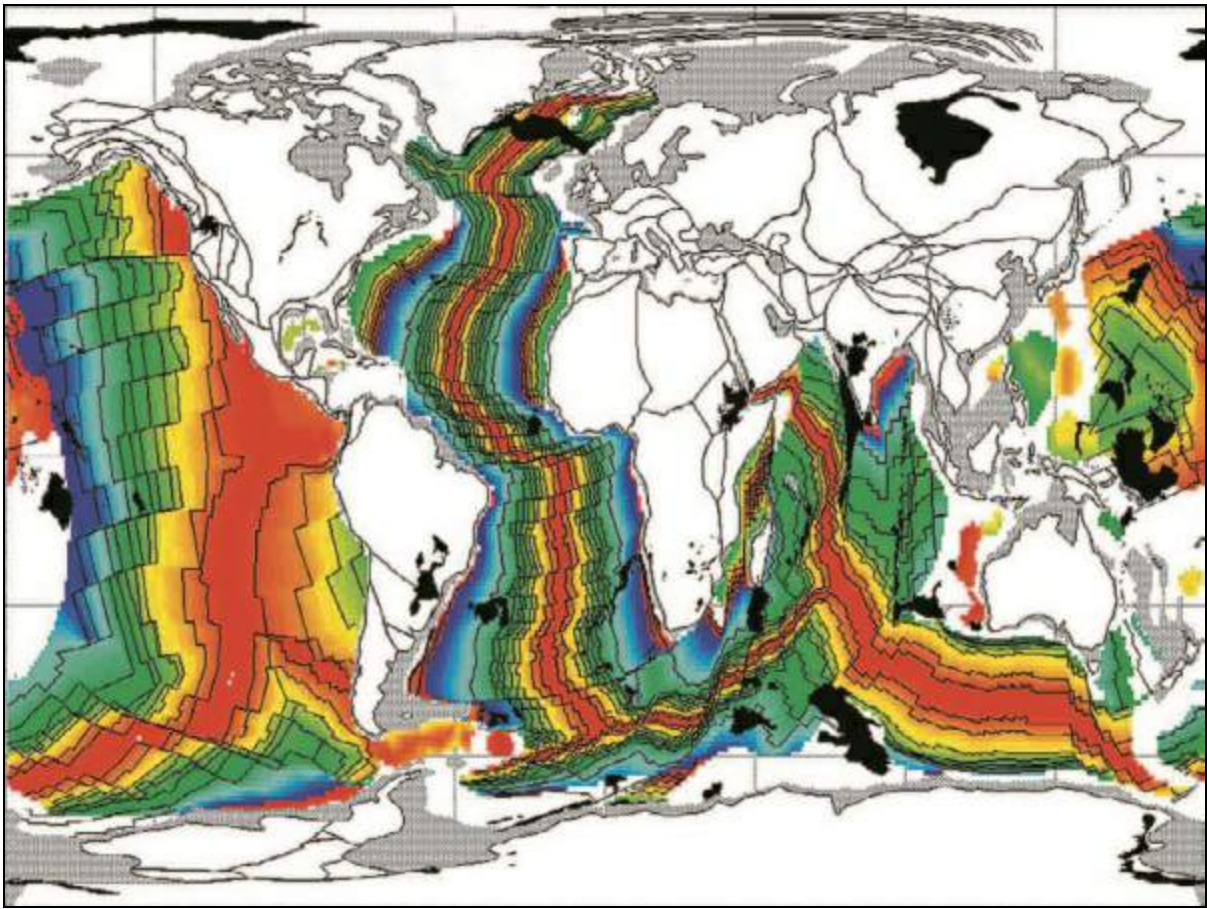


Вильсонова райская птица (*Diphylodes respublica*).

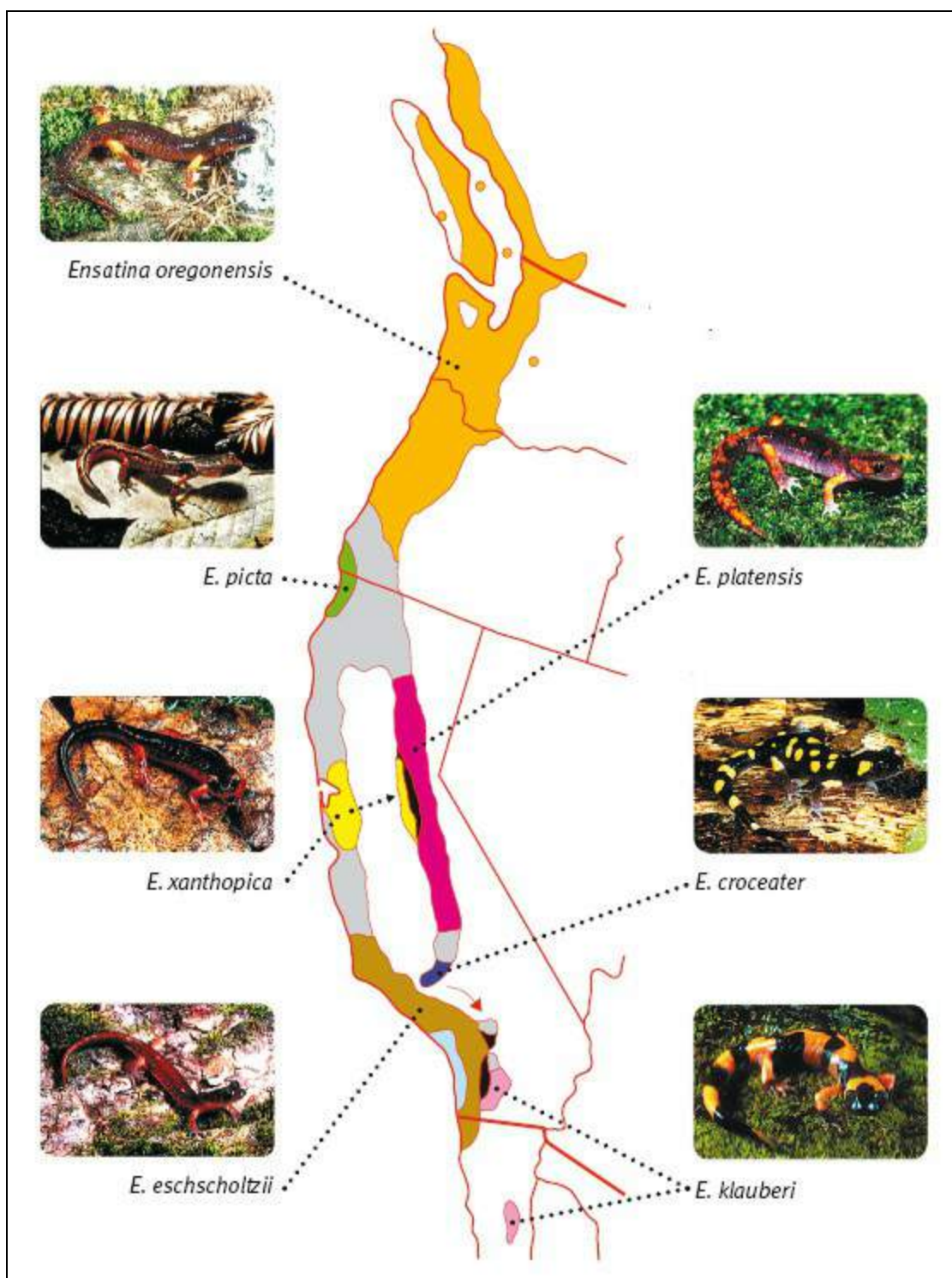


Такой была Земля в конце юрского периода, около 152 млн лет назад [257]. Суперконтинент Пангея раскололся на Лавразию (север) и Гондвану (юг). Начал формироваться Атлантический океан. Гондвана также вот-вот распадется.

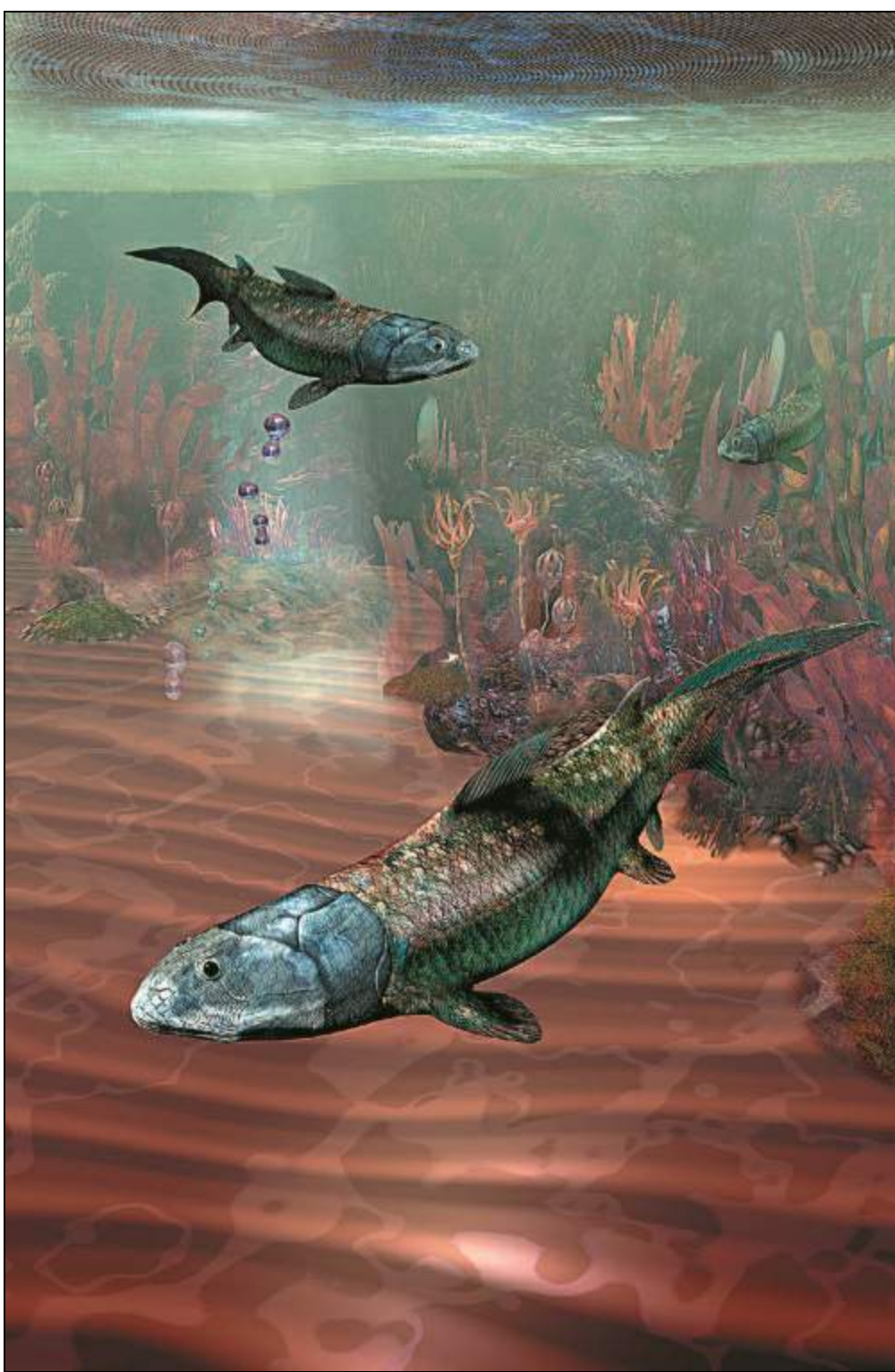




Возраст пород, определенный благодаря остаточной намагниченности. На верхней карте – Земля 68 млн лет назад, на нижней изображена современная Земля. Полоски “неправильного” цвета соответствуют донным породам мелового периода, которые расталкивались по мере формирования дна, расширяя Атлантический океан.



Ареалы различных популяций саламандры *Ensatina*, обитающих вокруг Калифорнийской долины. Пунктиром указаны переходные области. Stebbins (2003).

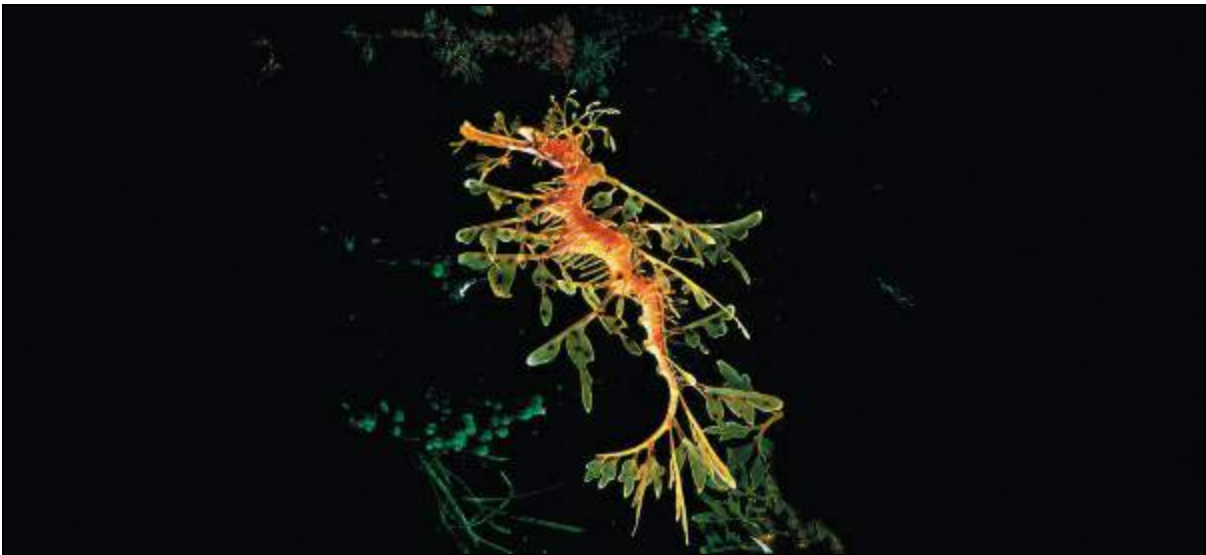


Сопредок № 18. Наземные позвоночные произошли от лопастеперых рыб наподобие изображенной здесь. Плавники, кроме спинного и хвостового (гетероцеркального), имеют широкое мясистое основание.

Реконструкция М. Годвина.

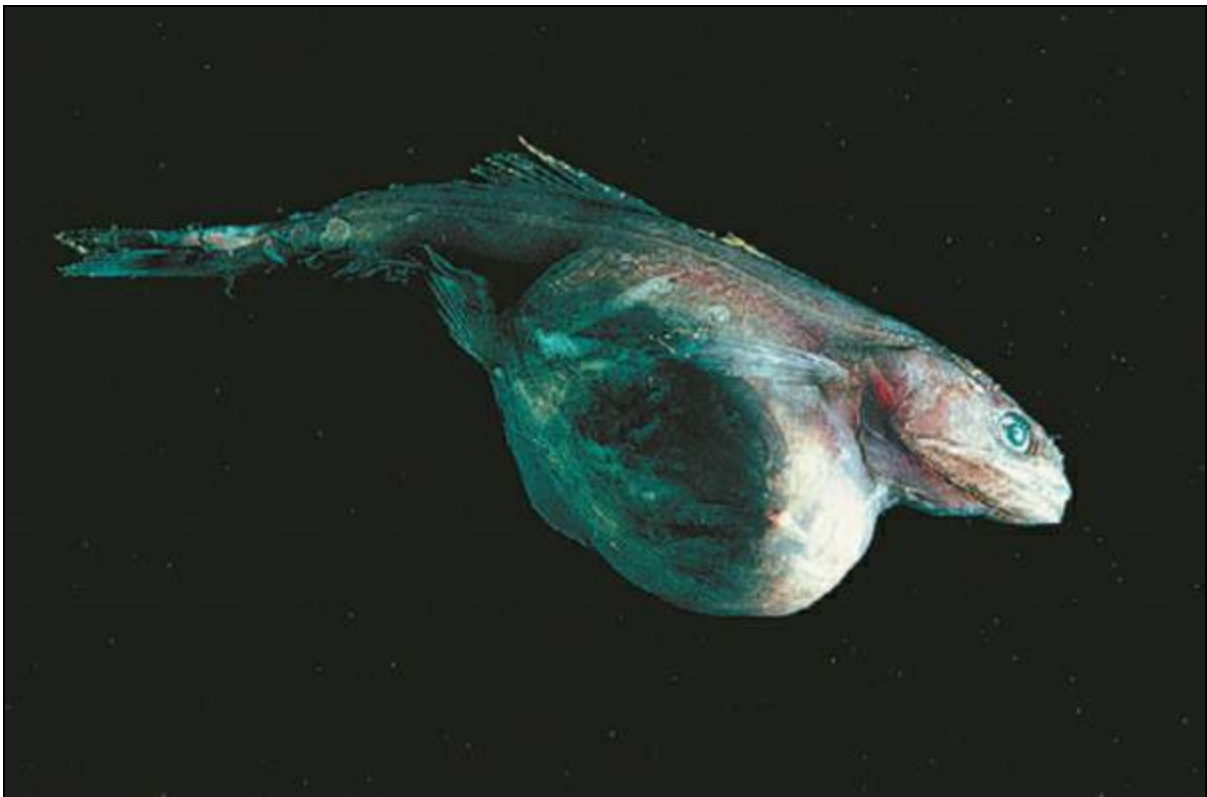
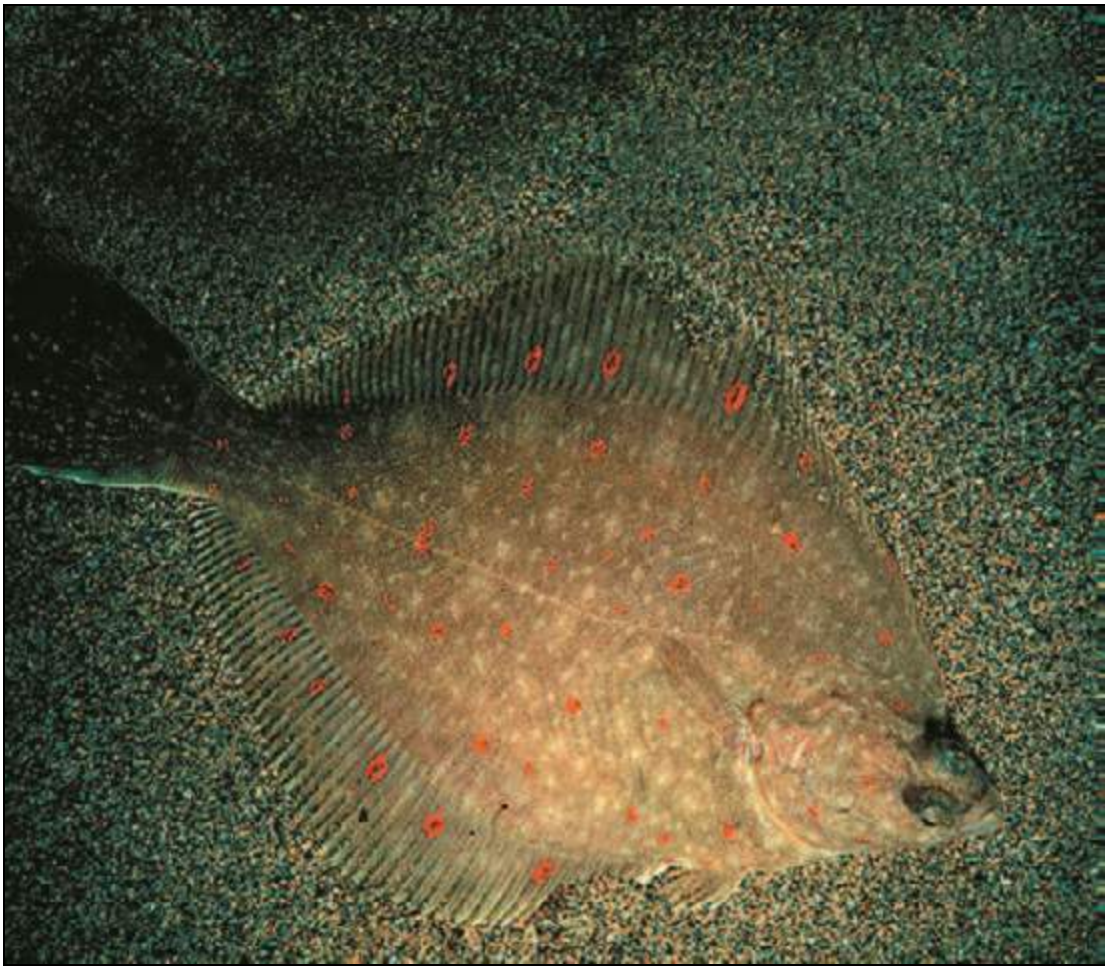


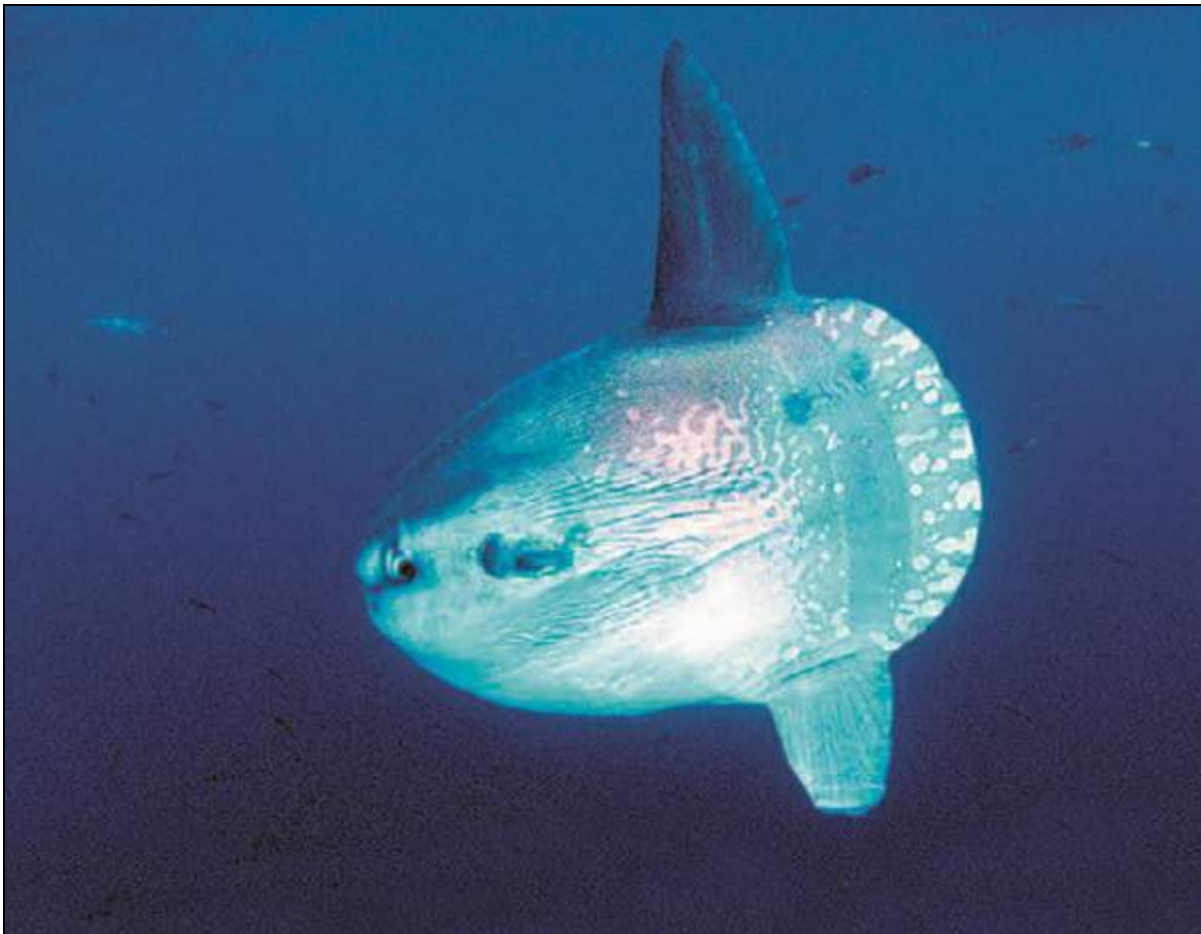
Целакант (*Latimeria chalumnae*). Коморские о-ва.



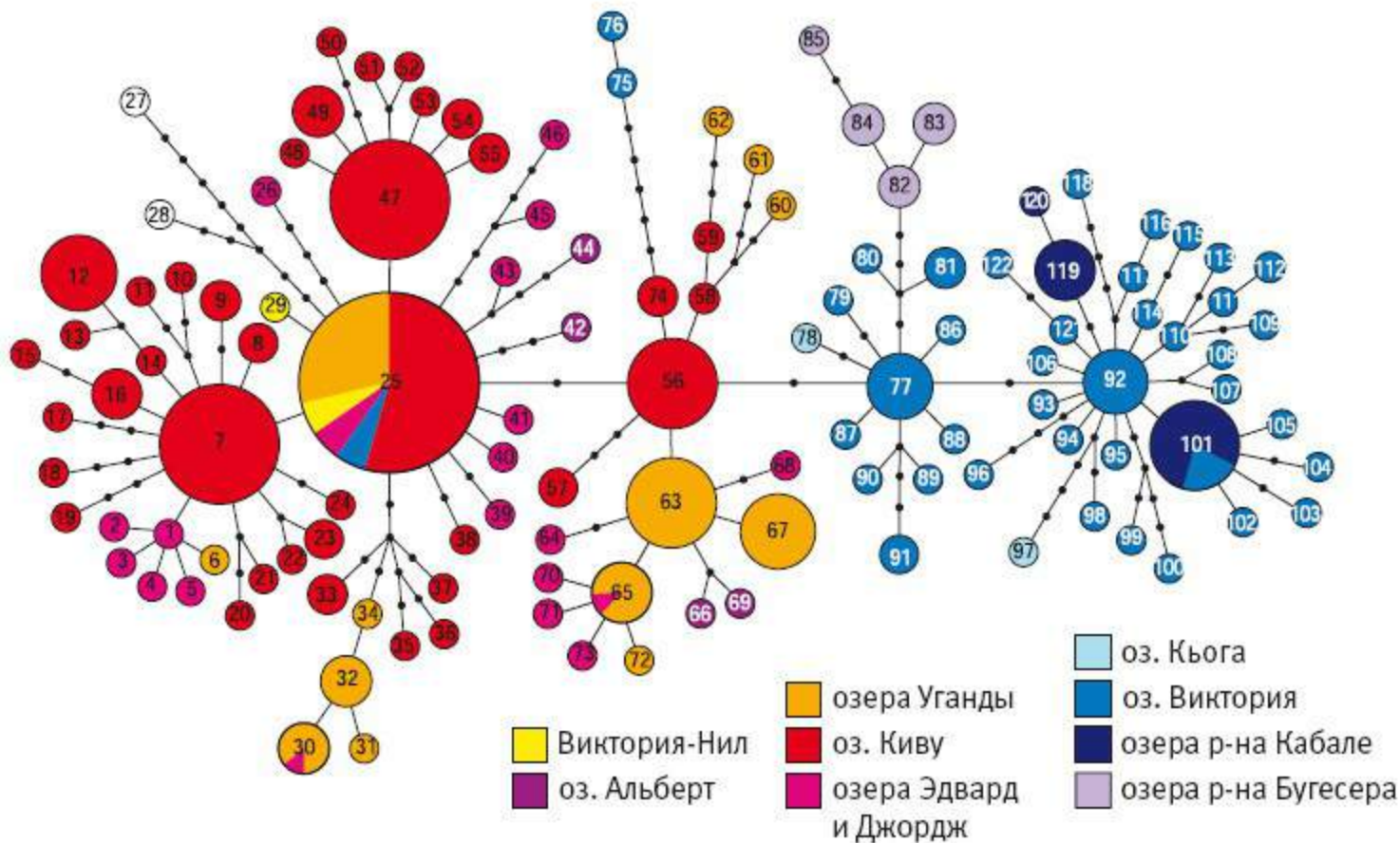
Морской конек-тряпичник (*Phycodurus equus*).







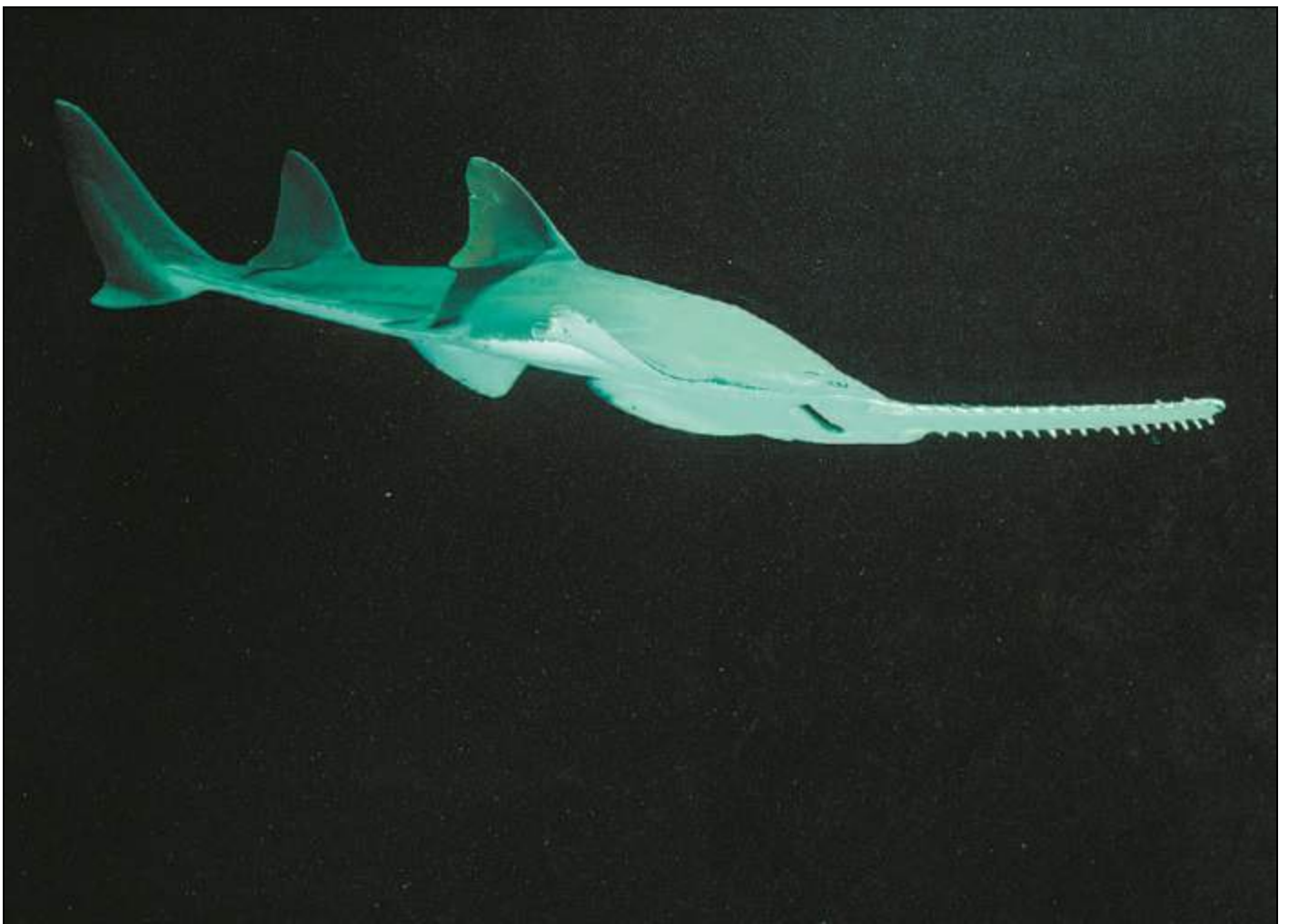
Костистые рыбы: а) клюворотка (*Avocettina infans*); б) большерот (*Eurypharynxpelecanoides*); в) черный живоглот (*Chiasmodon niger*) после трапезы; г) морская камбала (*Pleuronectes platessa*); д) рыба-луна (*Mola mola*).



Неукорененное дерево гаплотипов митохондриальной ДНК цихлид. Verheyen et al. [295].

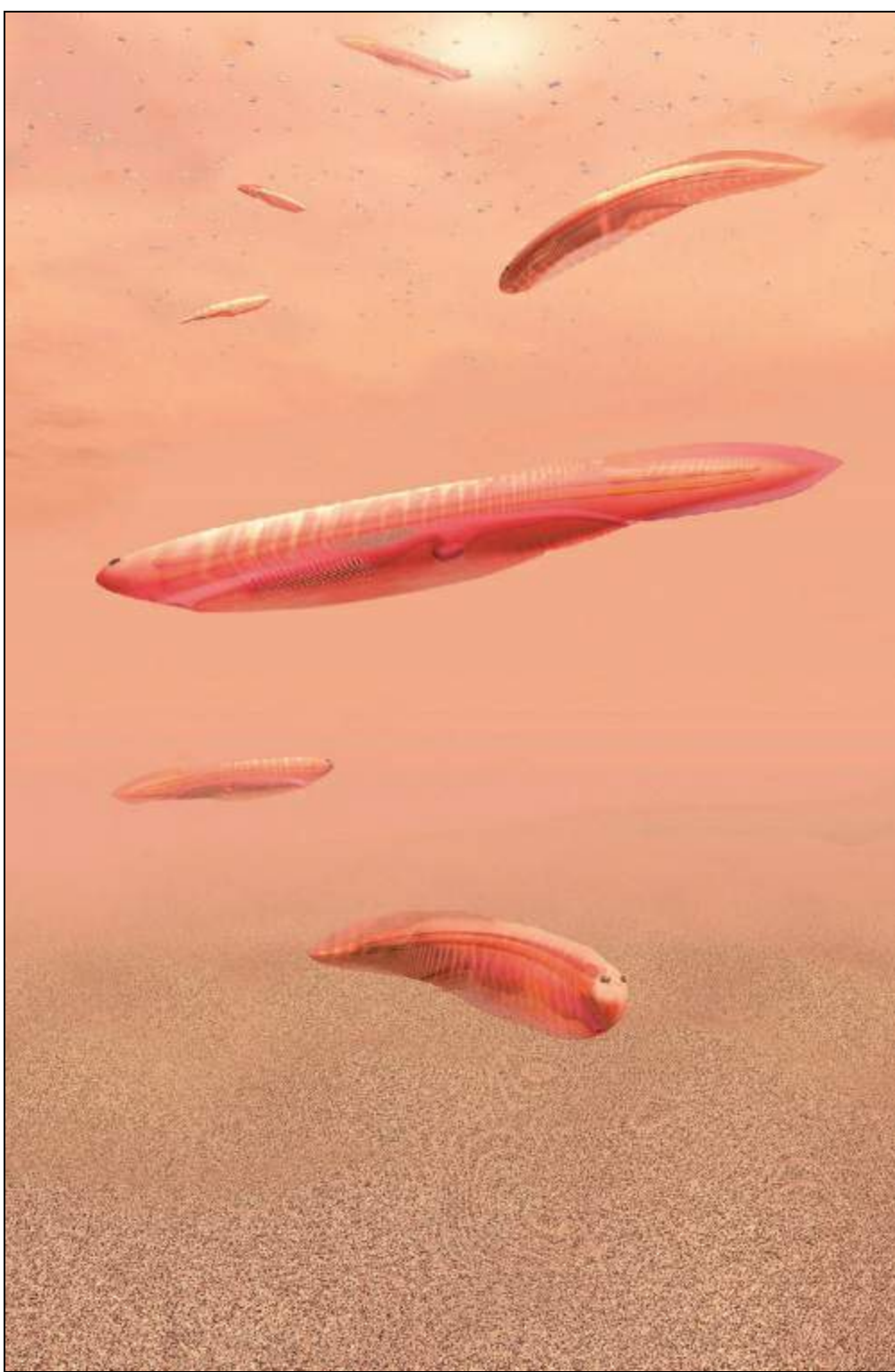


Они понравились бы Пикассо. Скат (*Raja batis*) лежит на брюхе, камбала лунный ботус (*Bothus lunatus*) – на правом боку. Со временем глаз с правой стороны тела переместился на левую (верхнюю). Рис. Л. Уорд.





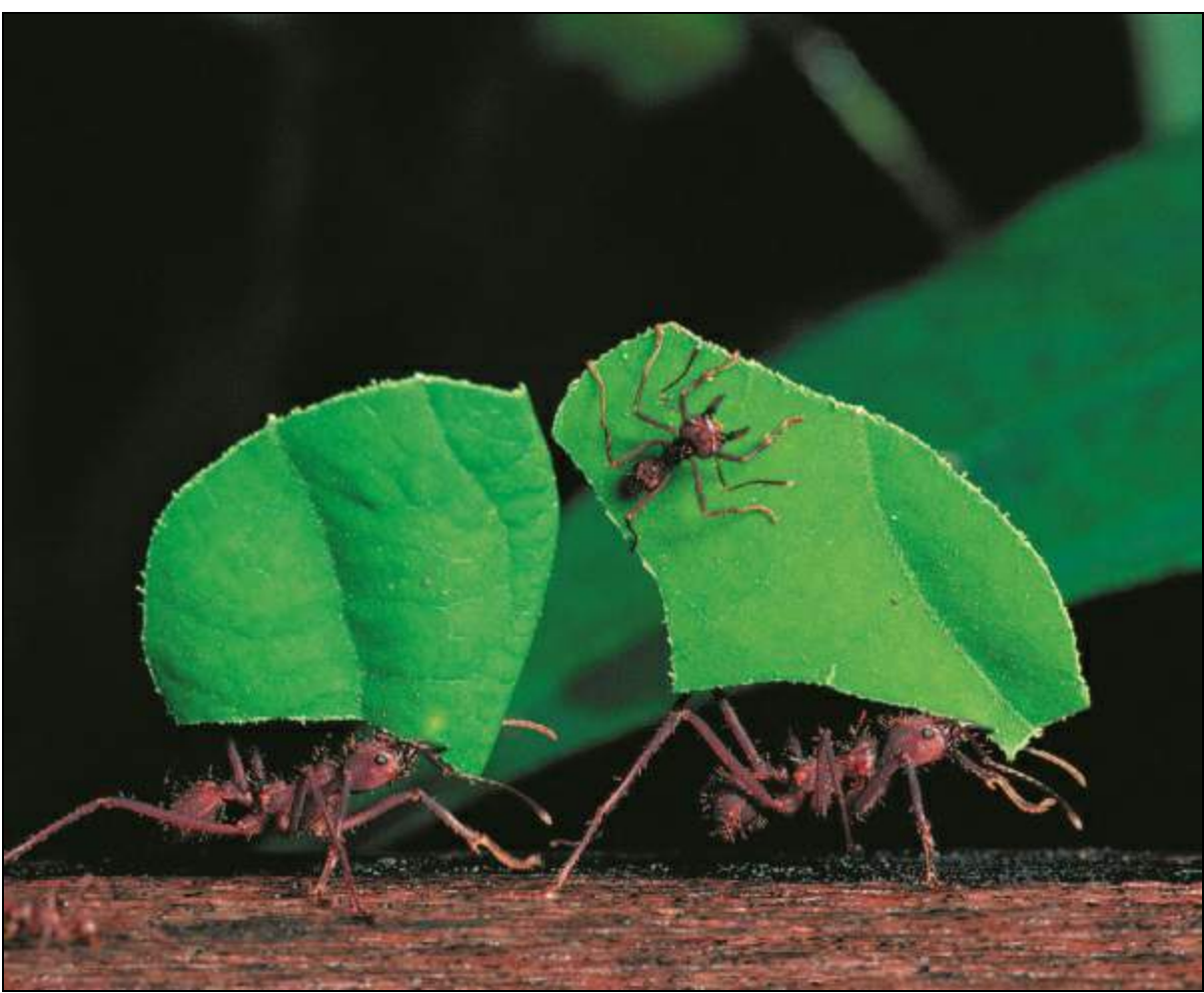
Плоды галлюцинаций? а) гигантская акула-молот (*Sphyrna mokarran*); б) мелкозубый пилорыл (*Pristis microdon*); в) австралийский каллоринх (*Callorhynchus milii*) с характерной для химер крупной головой и машущими грудными плавниками.



У сопредка № 23, по всей видимости, имелся нотохорд (жесткий хрящевой стержень), идущий из-под зачаточного мозга вдоль всего тела. Как и у современного ланцетника, мышцы этого животного, возможно, образовывали миомеры (мышечные блоки *V*-образной формы); оно фильтровало пищу через жабры. Реконструкция М. Годвина.



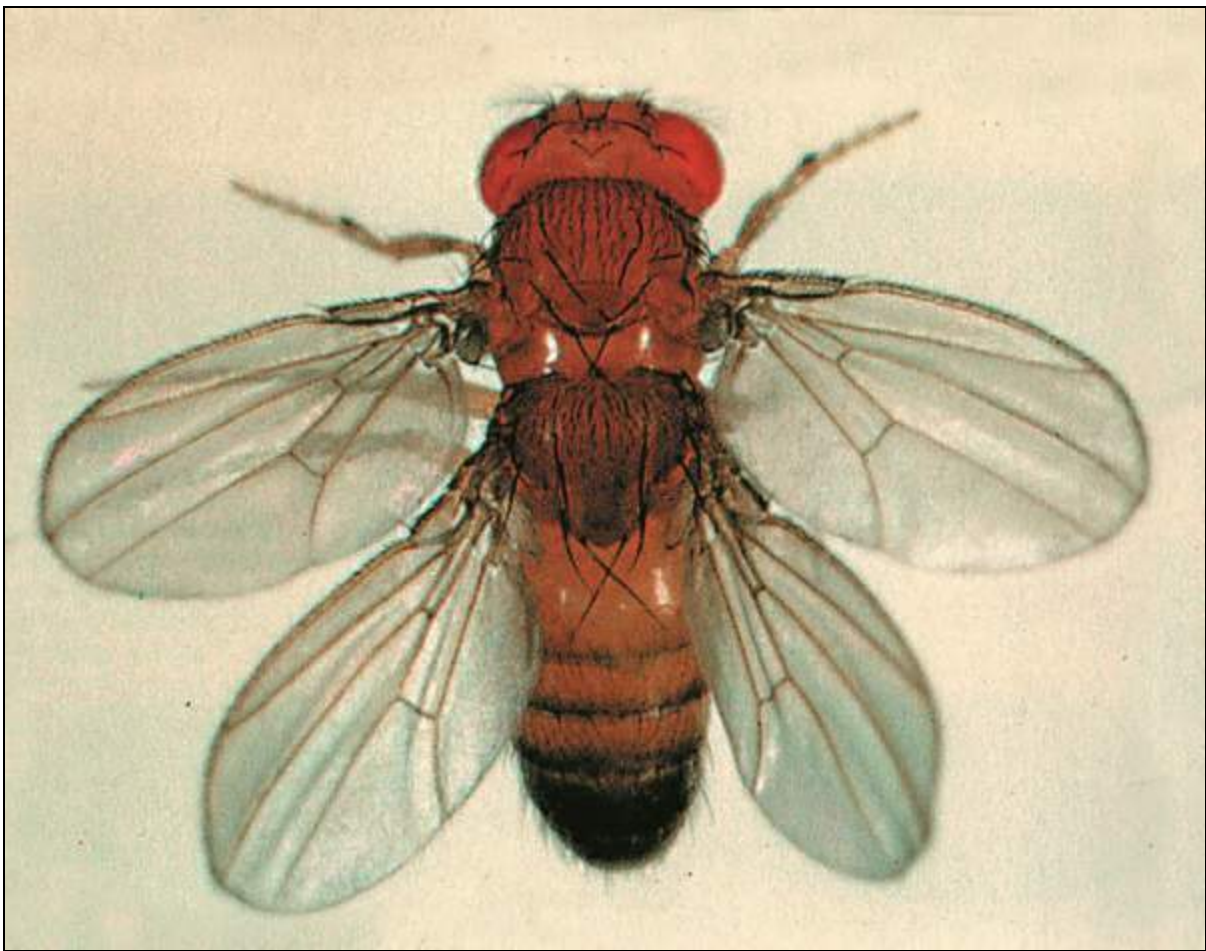
Взрослая голубая асцидия (*Rhopalaea crassa*).



Муравьи-листорезы (*Atta*) несут листья в гнездо.



Марсианин, вероятно, сгруппировал бы этих людей так: трое против одного.

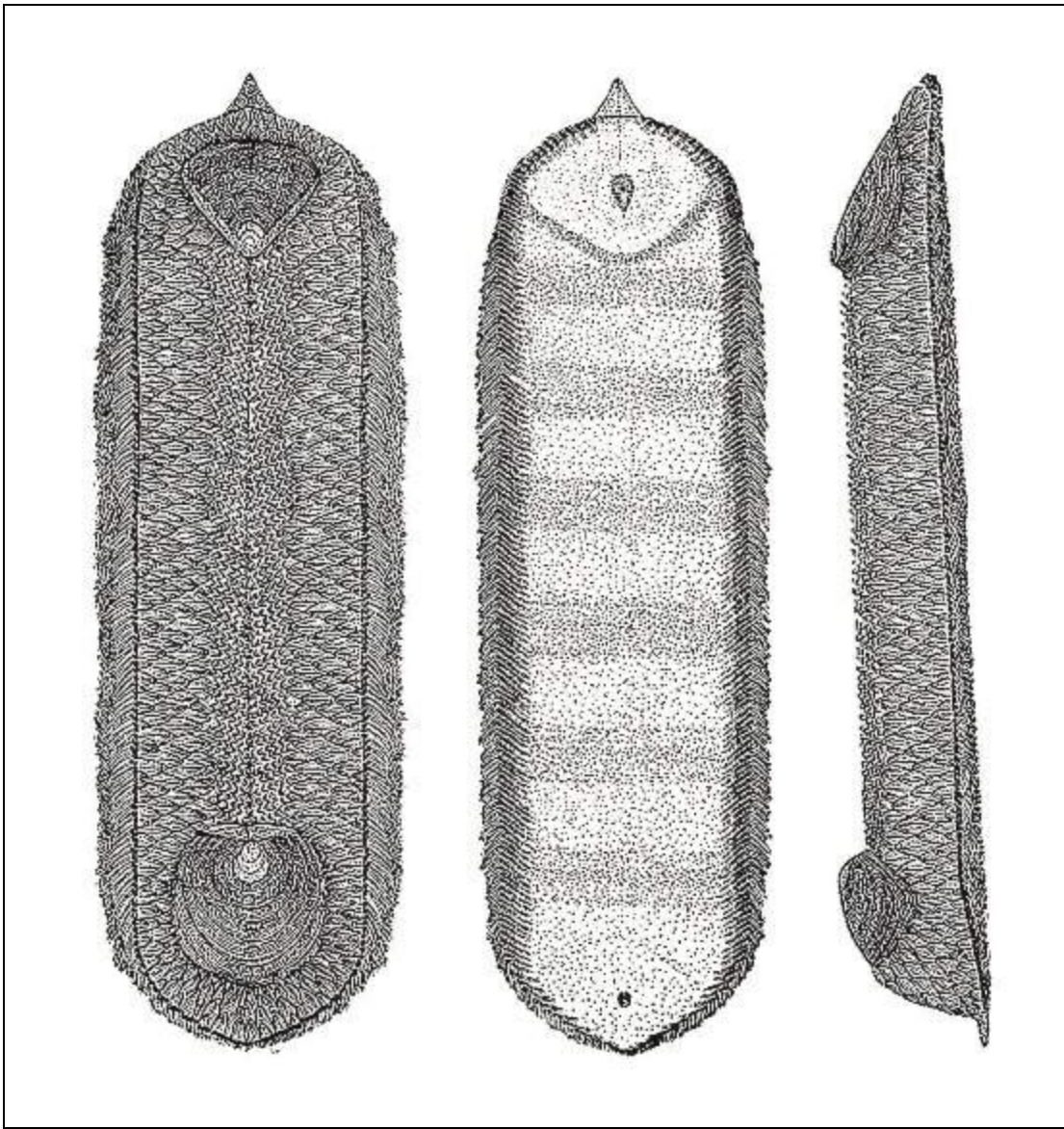


Дрозофила с мутацией гена гомеобокса.



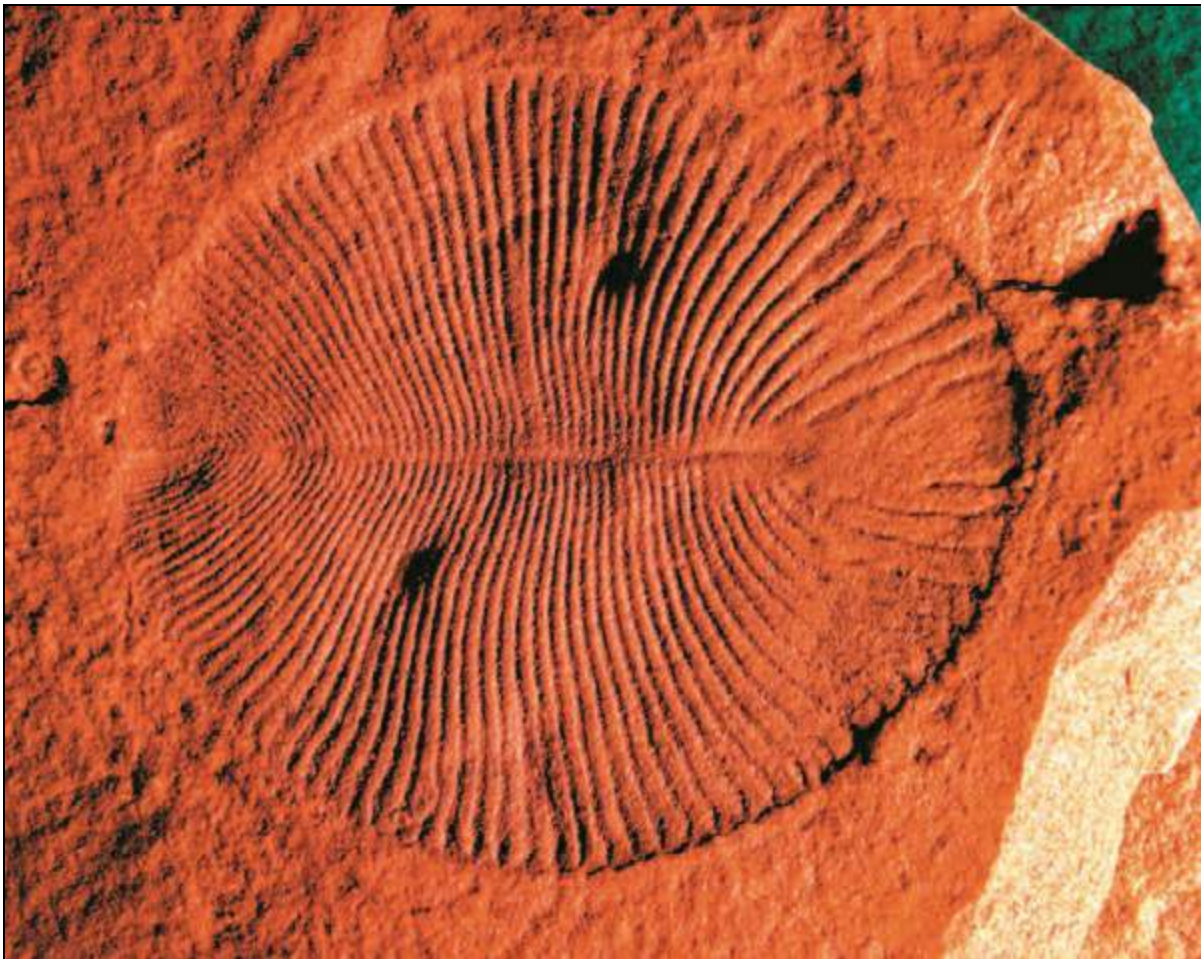
Микрофотография бделлоидной коловратки (*Philodina gregaria*), обнаруженной в Антарктиде.



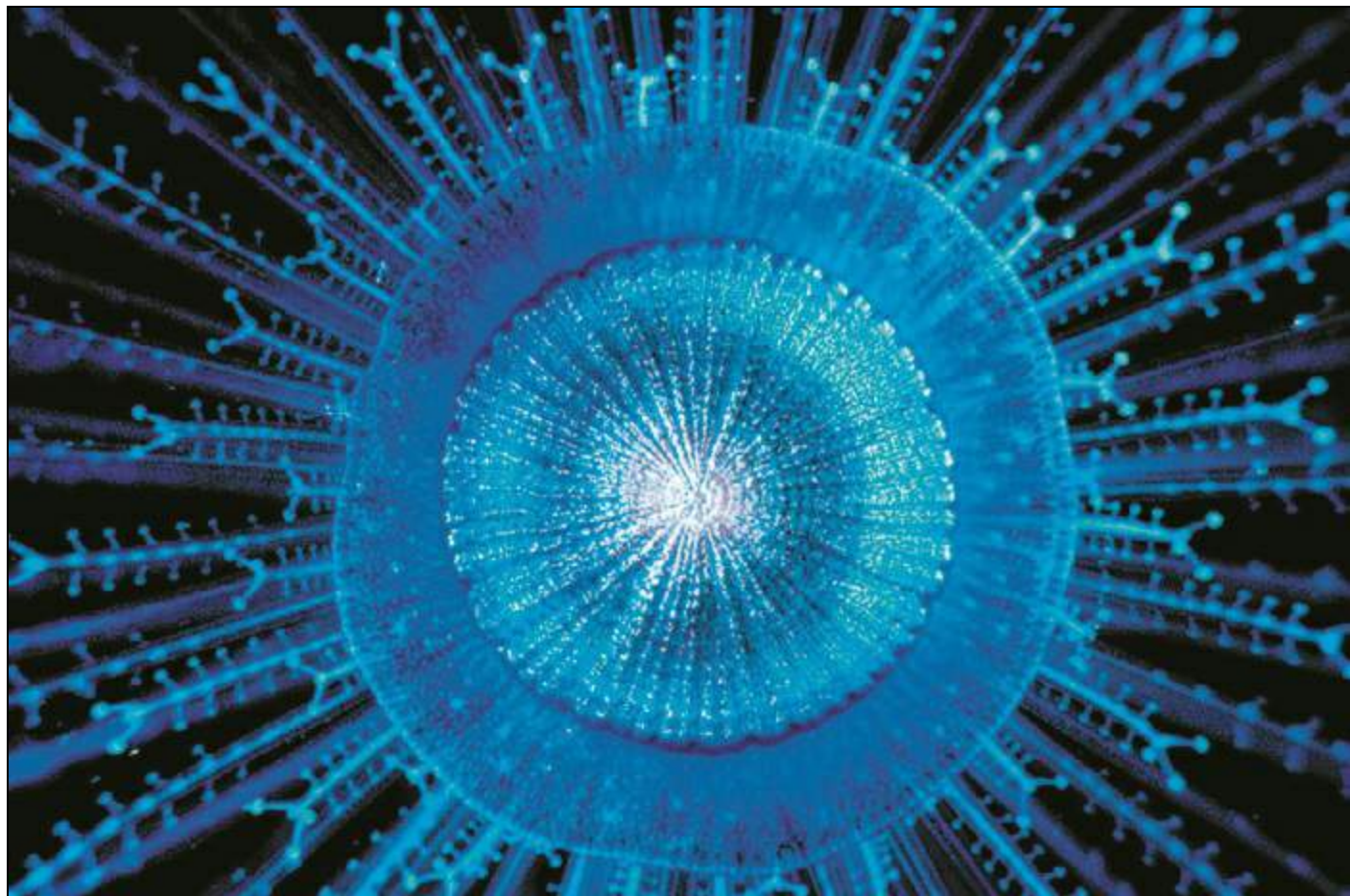


Вверху: современная онихофора (*Peripatopsis moseleyi*).

Внизу: *Halkieria evangelista* из Сириус-Пассет (Гренландия). Нижний кембрий. Рис. С. Конвея-Морриса.



Дикинсония (*Dickinsonia costata*), типичный представитель эдиакарской фауны.

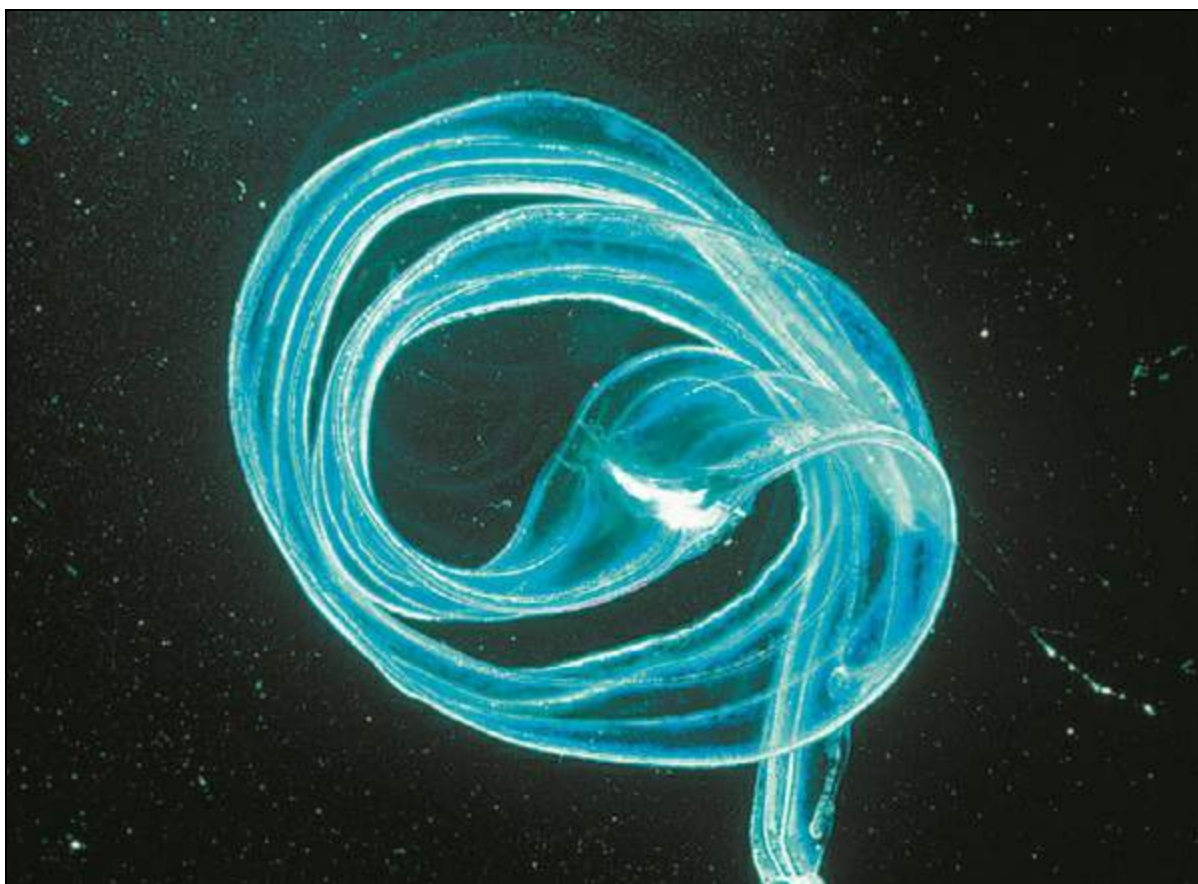


У медузы *Porpita* имеется наполненный газом поплавок, окруженный щупальцами. Считается, что *Porpita*, как и близкая к ней *Velella*, – это видоизмененный полип, а не

КОЛОНИЯ.



Скопление медуз *Mastigias* у поверхности воды. Палау, запад Тихого океана.



Венерин пояс (*Cestum veneris*).

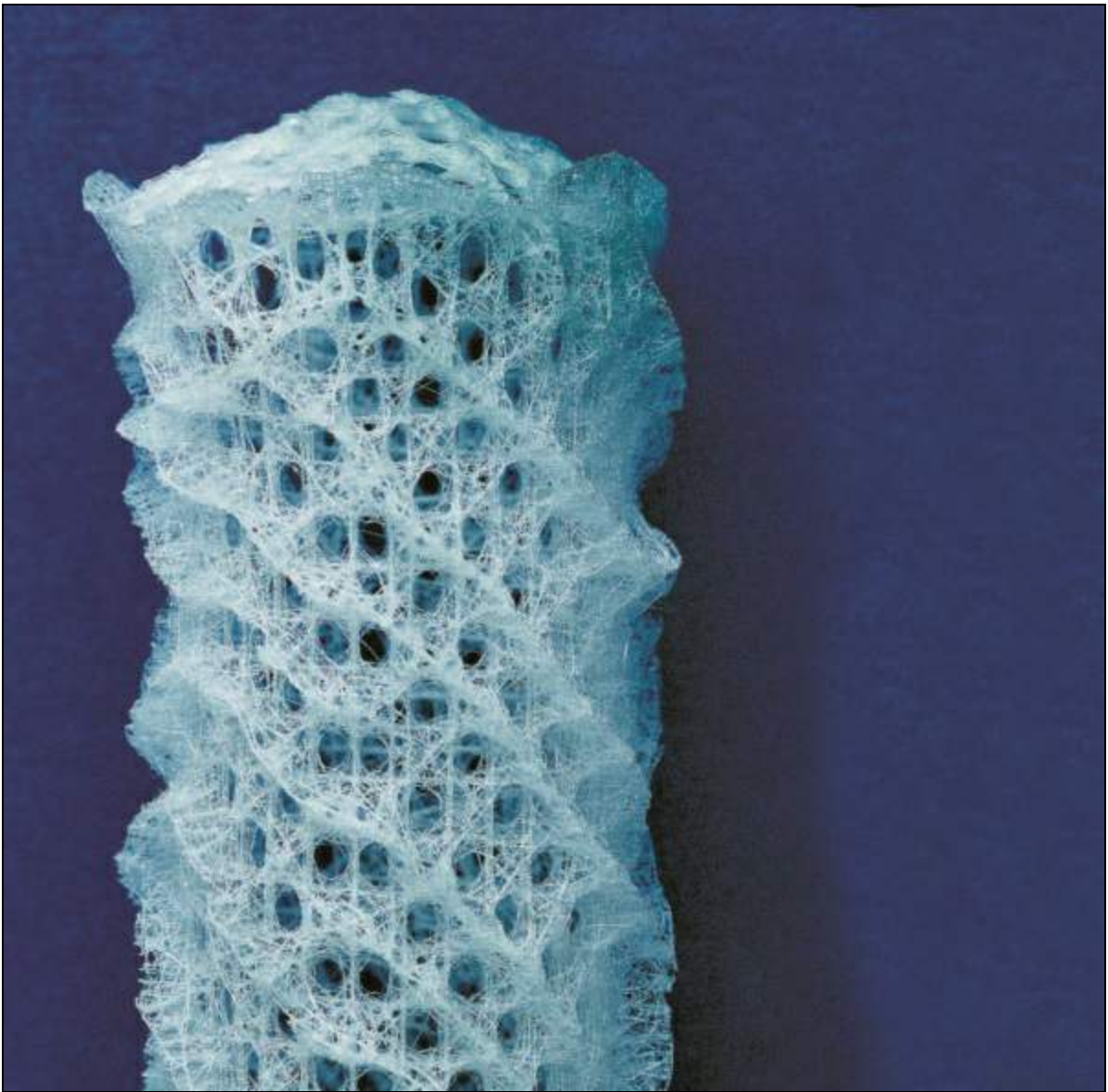




О-в Херон, Большой Барьерный риф.



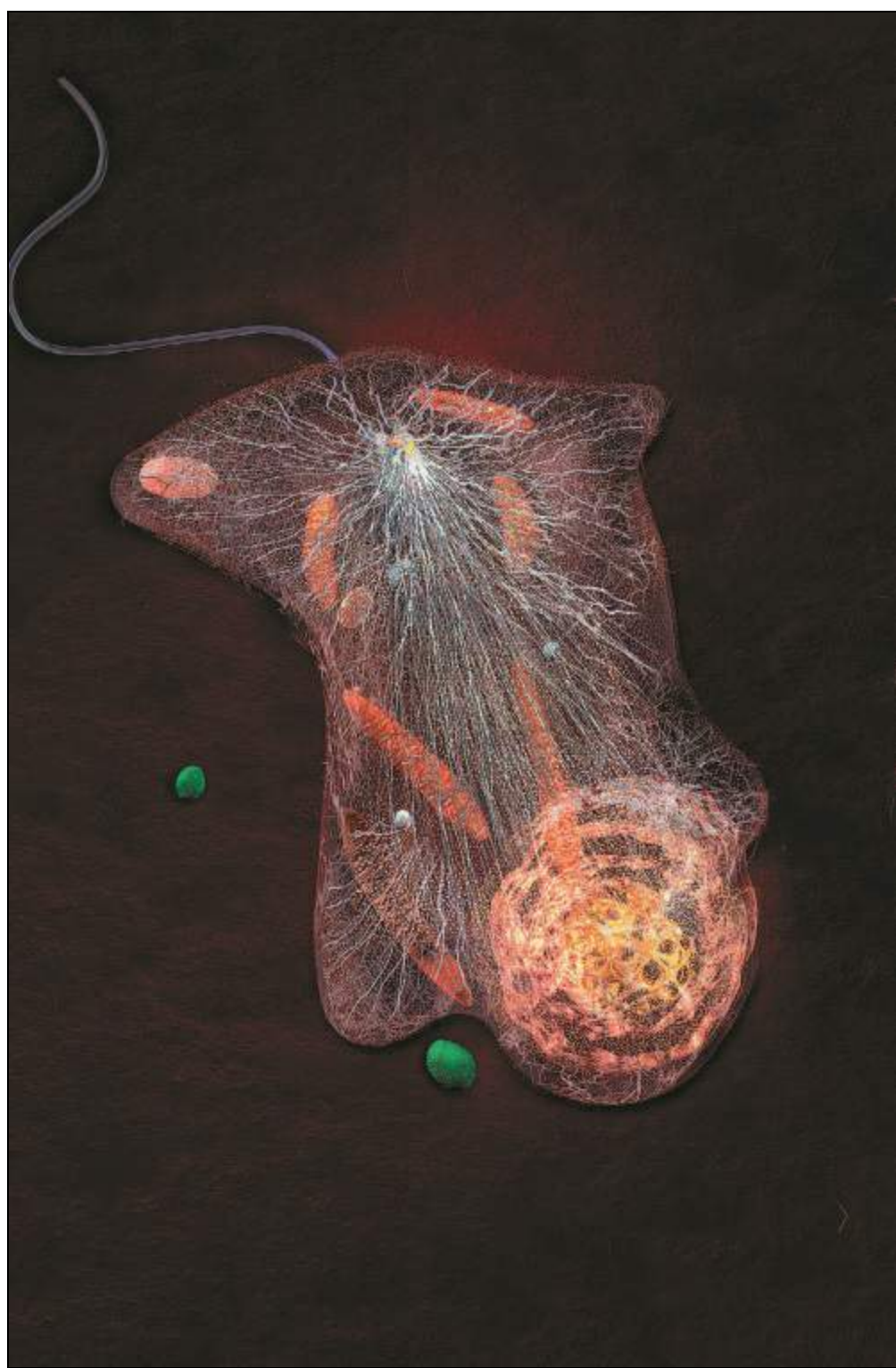
Губаны-чистильщики (*Labroides dimidiatus*) обслуживают розовую зубатую барабулю (*Parupeneus rubescens*). Красное море.



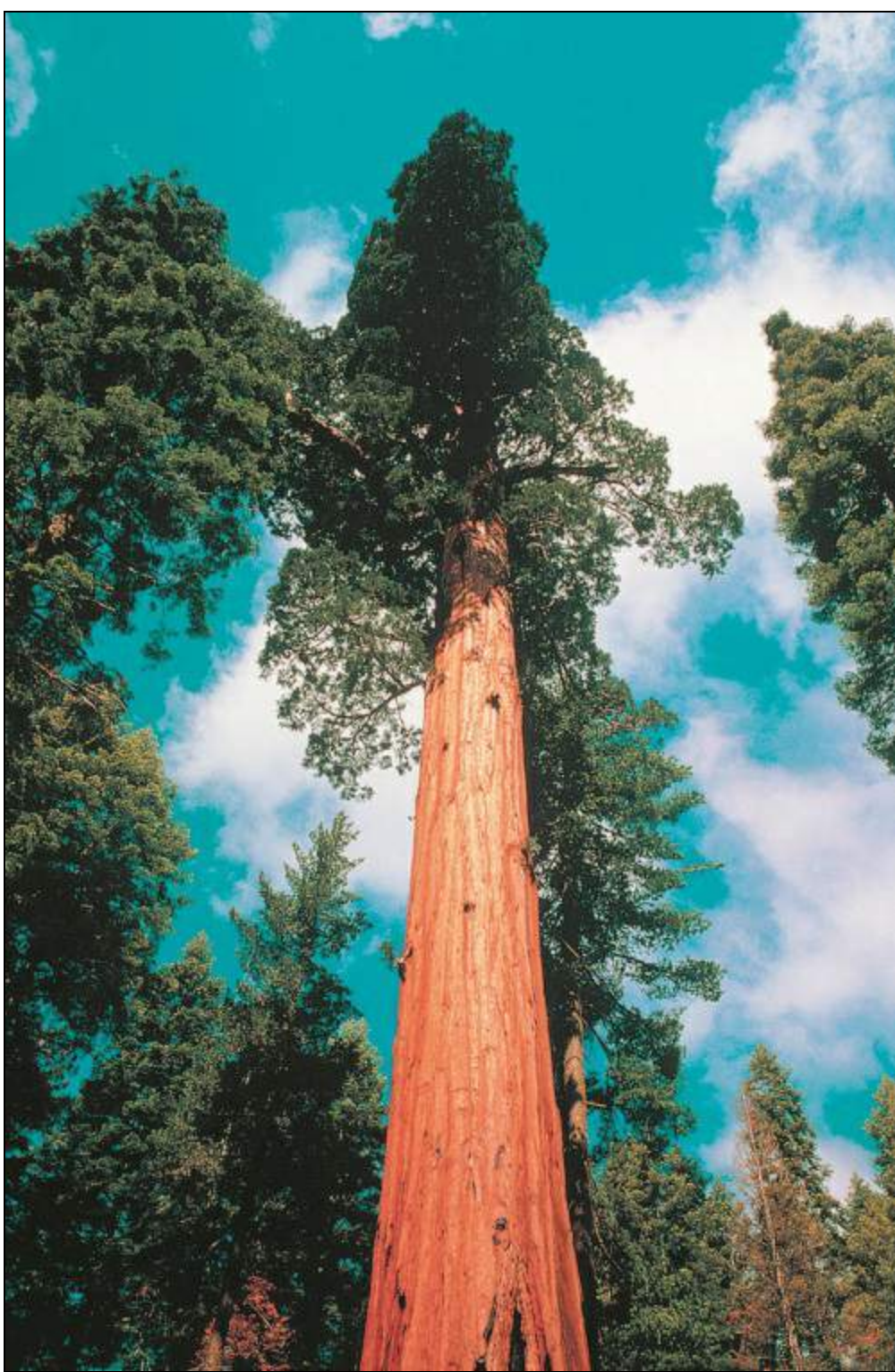
Корзинка Венеры. Фрагмент скелета стеклянной губки *Euplectella aspergillum*.



Гриб веселка (*Phallus impudicus*).



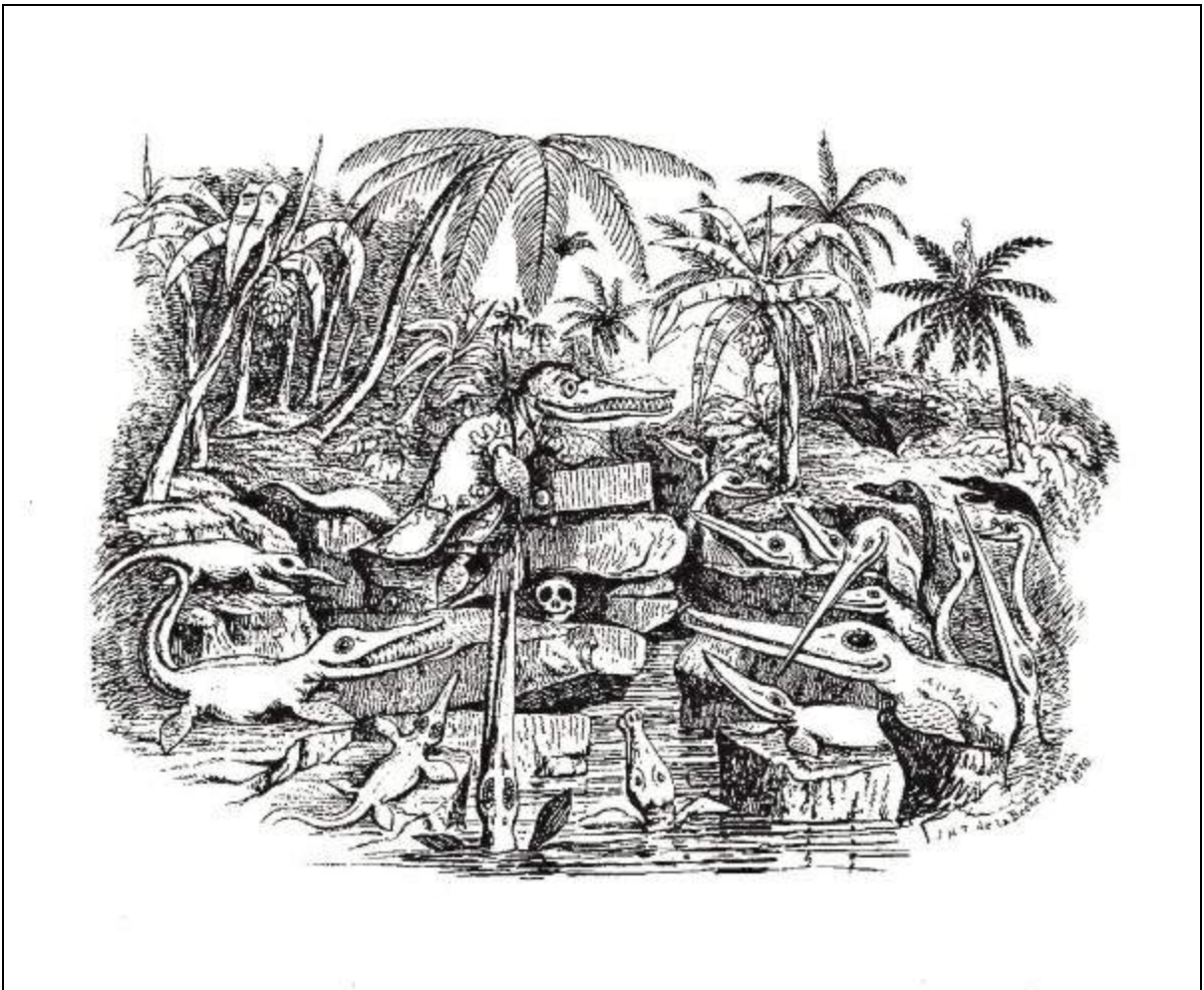
Сопредок № 36. Заметно ядро (справа внизу) этого одноклеточного эукариота, окруженное эндоплазматической сетью. Структура клетки поддерживается цитоскелетом (сеть белых тяжей). Сопредок предположительно передвигался за счет движений жгутика и выпячиваний частей тела. Реконструкция М. Годвина.



Гигантская секвойя (*Sequoiadendron giganteum*). Национальный парк “Секвойя”, Калифорния.

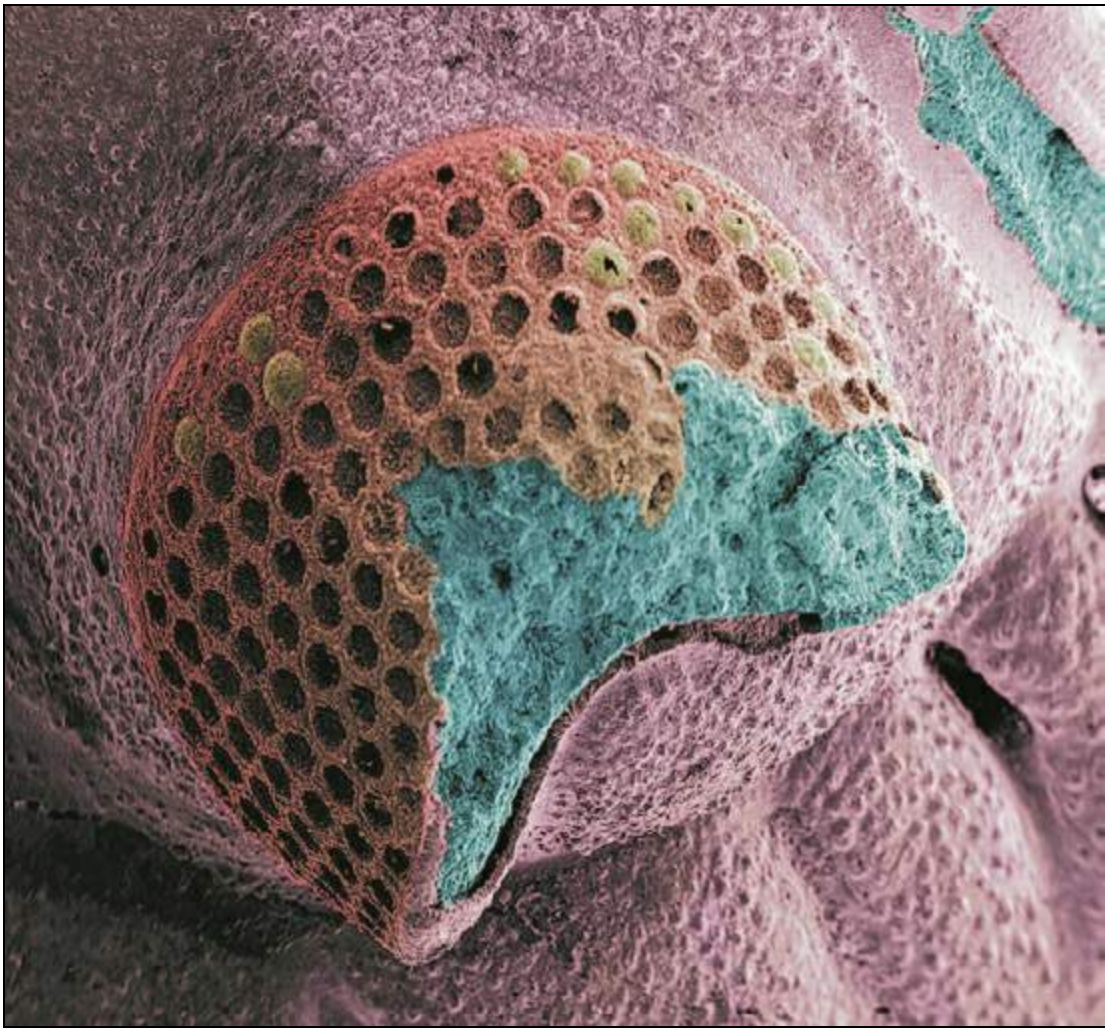


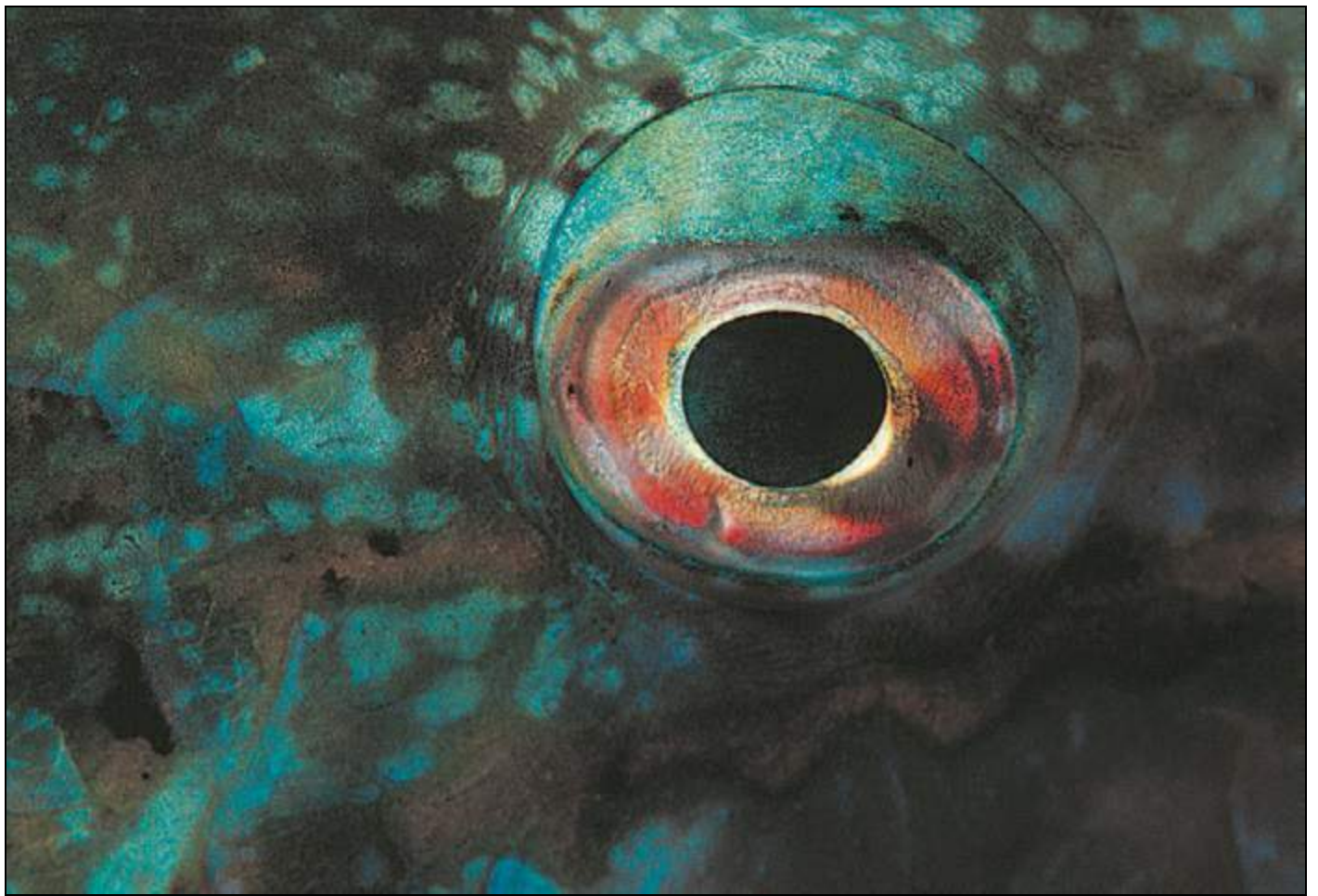
Компьютерная модель транспортной РНК.

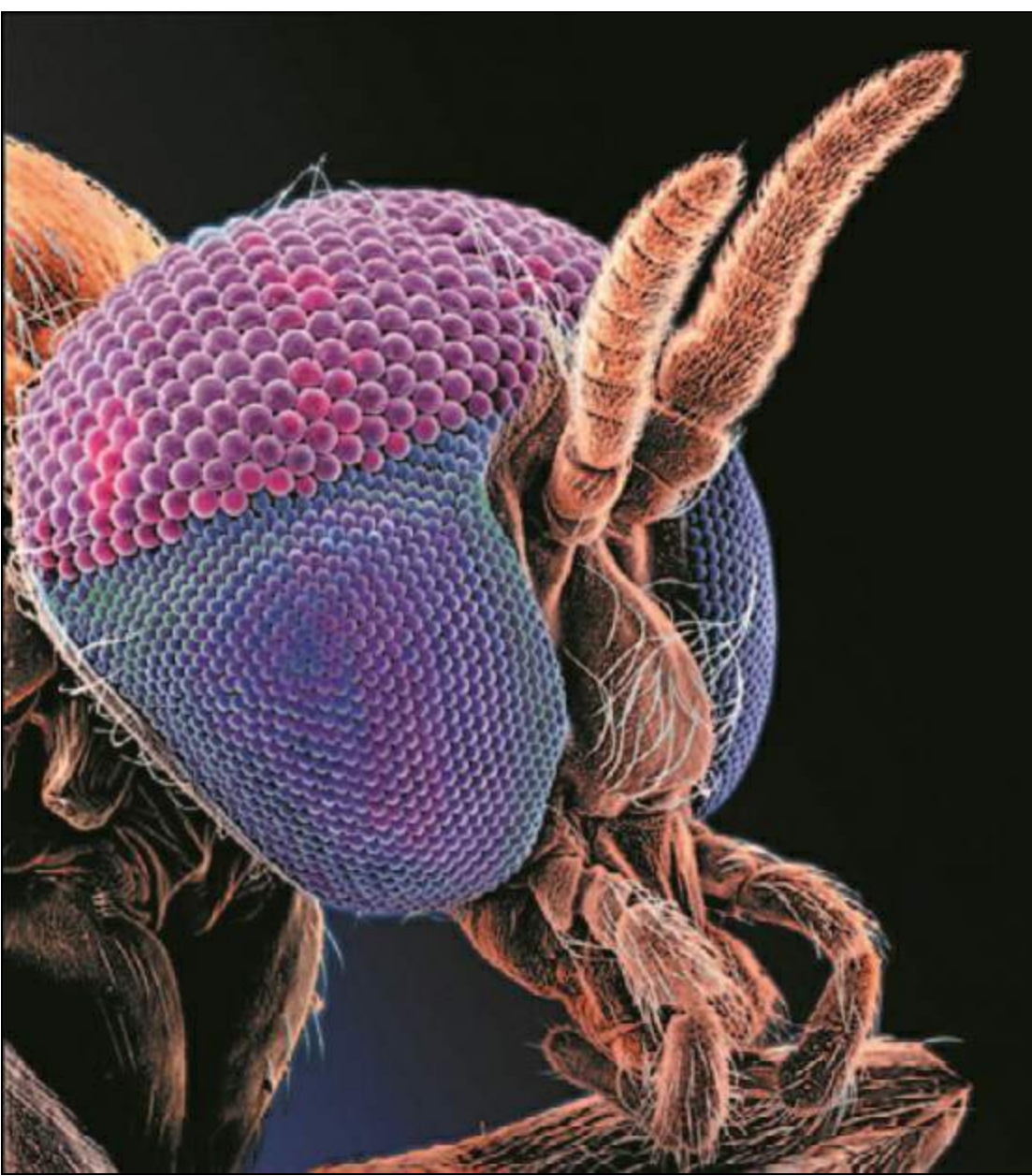


Чарльз Лайель предположил: ввиду периодических изменений климата и, соответственно, фауны игуанодоны, возможно, снова смогут бродить в лесах, а ихтиозавры – бороздить моря. Рис. Г. Т. де ла Бича.









Неудержимое стремление увидеть мир: а) безлинзовый глаз жемчужного кораблика (*Nautilus pompilius*); б) глаз трилобита (*Phacops*) с кальцитовыми линзами (несколько сохранилось в верхней части); в) глаз с роговицей виргинского филина (*Bubo virginianus*); г) глаз рыбы-попугая (*Sparisoma viride*); д) фасеточный глаз мошки (*Simulium damnosum*).

notes

А когда дело дошло до секвенирования генома собаки, то донором оказался не кто иной, как пес Шедоу – пудель Крейга Вентера. – *Здесь и далее, если не указано иное – примечания автора.*

Написан в соавторстве с Янь Воном.

Написан в соавторстве с Янь Воном.

Здесь и далее в кв. скобках – источники в списке литературы.

Написан в соавторстве с Янь Воном.

В настоящее время ядерный геном неандертальца прочтен. Сапиенсы и неандертальцы скрещивались, оставив в геноме современного человека “неандертальские” гены. – *Прим. науч. ред.*

Однажды со мной целый час беседовал журналист, который после отметил, что мы сидели за “белым столом, выкованным из железа”. Это мой любимый пример ненадежности показаний очевидцев.

Пер. И. Сеченова. – *Прим. пер.*

Использование орудий, кстати, широко распространено среди млекопитающих и птиц, на что указывали Джейн Гудолл и многие другие исследователи.

Проект “Гоминиды” (*Great Ape Project*), придуманный философом Питером Сингером, основной целью ставит решение этого вопроса. Предлагается наделить шимпанзе, горилл и орангутанов, насколько это возможно, такими же правами, как и людей. Я тоже внес свой вклад – это статья, переизданная в сборнике “Капеллан дьявола” (См.: Докинз, Ричард *Капеллан дьявола: размышления о надежде, лжи, науке и любви*. Москва: АСТ: CORPUS 2013. – Прим. пер.)

Возможно, “моральному большинству” стоит обратить внимание на старомодные семейные ценности гиббонов и слабую вероятность того, что их разделяли наши эволюционные предки. Эти моралисты своим невежеством и упрямым сопротивлением учению об эволюции представляют собой серьезную угрозу стандартам образования в нескольких наиболее отсталых штатах США. Разумеется, извлекать из рассказа о гиббонах мораль неверно. Но заблуждаться этим людям удастся лучше всего.

Написан в соавторстве с Янь Воном.

Их количество равно: $(3 \times 2-5) \times (4 \times 2-5) \times (5 \times 2-5) \times \dots \times (n \times 2-5)$, где n — число групп.

Манускрипт “Британская библиотека” принадлежал Генри Дину, который в 1501 году был архиепископом Кентерберийским. Как и некоторые другие списки, сегодня он хранится в Британской библиотеке в Лондоне. Список “Крайст-Черч” хранится близко к месту, в котором я пишу эту книгу – в библиотеке колледжа Крайст-Черч в Оксфорде. Самое раннее из найденных свидетельств о списке “Хенгурт” показывает, что в 1537 году он принадлежал Фулку Даттону. Эта рукопись сейчас хранится в Национальной библиотеке Уэльса.

Пер. И. Кашкина. – *Прим. пер.*

Чем больший промежуток времени разделяет два вида (или чем меньше размер популяции), тем больше предковых линий оказываются утрачены в результате дрейфа генов. Поэтому специалистам по систематике, желающим, чтобы деревья, построенные для видов, совпадали с деревьями, построенными для генов, лучше иметь дело с давно разошедшимися видами. Но всегда существуют гены типа *SRY*, для которых существование линий естественный отбор поддерживает долгое время.

Хватающие хвосты есть также у некоторых других групп южноамериканских животных, например у кинкажу (хищные), дикобразов (грызуны), муравьедов (неполнозубые), опоссумов (сумчатые) и даже саламандры *Bohtoglossa*. Впрочем, за пределами Южной Америки хватающие хвосты есть также у панголинов, некоторых древесных крыс, некоторых сцинков и хамелеонов.

Написан в соавторстве с Янь Воном.

Замечательные перспективы! Представьте, что нейробиолог вставляет крошечный зонд, скажем, в зеленую колбочку и стимулирует ее электричеством. Колбочка будет посылать импульс “свет”, в то время как все остальные колбочки на сетчатке будут “молчать”. Увидит ли мозг “суперзеленый” цвет, который нельзя увидеть в обычных условиях? Потому что настоящий свет, каким бы чистым он ни был, стимулирует все три типа колбочек – просто в разной степени.

В моркови много бета-каротина, который является предшественником витамина А. Отсюда и поверье – а поверья иногда оказываются правдой, – что употребление в пищу моркови улучшает зрение.

На самом деле красный или зеленый аллели – это два из множества аллелей, которые могут находиться в этом локусе. Однако не будем усложнять. Допустим, аллелей всего два: красный и зеленый.

В каждой колбочке работает один аллель – красный либо зеленый, – но не два сразу. Для самок в этом нет ничего необычного. Ведь у них есть механизм, благодаря которому они могут в любой клетке выключить целую X-хромосому. В половине клеток выключается одна X-хромосома, во второй – другая, причем выбор происходит случайно. Это важно, потому что все гены на X-хромосоме могут работать лишь в том случае, если активна одна хромосома – а у самцов X-хромосома вообще одна.

Многие афроамериканцы не живут в малярийных странах, но сохраняют унаследованные от предков гены. Другой пример – тяжелое заболевание муковисцидоз. В гетерозиготном состоянии ген этого заболевания обеспечивает устойчивость к холере.

Марк Ридли в книге “Демон Менделя” указывает на то, что значение в 8 % (или выше) относится к европейцам и другим народам с хорошей медициной. Охотники-собиратели и другие “традиционные” общества, на которых естественный отбор оказывает большее давление, демонстрируют более низкие значения. Ридли предполагает, что ослабление естественного отбора способствовало распространению дальтонизма. Тему дальтонизма обсуждает Оливер Сакс в книге “Остров дальтоников”.

Думаю, некие сходные механизмы используют птицы и рептилии, у которых диапазон светочувствительности увеличен благодаря содержащимся в колбочках масляным каплям.

Или ультрафиолетовый, или какой-либо еще, каким он был в то время. Возможно, диапазоны чувствительности колбочек типов опсина с тех пор изменились.

У большинства ночных птиц тоже имеется отражающий слой. Его нет в глазах лишь австралазийского совиного лягушкорота (*Aegothelidae*) и галапагосской чайки (*Creagrus furcatus*) – единственной ночной чайки в мире.

Согласно этой теории, если бы долгопяты заново приобрели зеркальца, им не понадобились бы такие большие глаза. Самые большие глаза в животном мире у гигантского кальмара: диаметр их около 0,3 метра. Кальмарам также приходится жить в условиях очень низкой освещенности: в глубины, где они обитают, проникает очень мало света.

Такая же особенность поведения с использованием такого же длинного пальца (не третьего, а четвертого) конвергентно развилась у группы сумчатых Новой Гвинеи: полосатых кускусов (*Dactylopsila*). Эти сумчатые, кстати, являются чемпионами по конвергенции. Расположение полосок у них такое же, как у скунсов. И, как и скунсы, они выпускают пахучую струю для самозащиты.

Третичный период – устаревший термин, который, согласно современной номенклатуре, охватывает первые пять эпох кайнозоя. Сегодня мел-третичную границу называют мел-палеогеновой (см. геохронологическую шкалу в “Общем прологе”). Однако обозначение остается общеупотребительным, и я тоже буду им пользоваться.

Возникает впечатление, что катастрофа по каким-то причинам была избирательной. Например, почти все глубоководные фораминиферы (простейшие, живущие в крошечных раковинках, которые в огромных количествах подвергаются fossilization и используются геологами в качестве видов-индикаторов) в этой катастрофе выжили.

По-английски тупайи – *tree shrews*, древесные землеройки. – Прим. пер.

Предупреждение для креационистов: пожалуйста, не нужно цитировать эту фразу как доказательство того, что “эволюционисты не могут ни о чем договориться”, намекая на то, что теория, на которую они опираются, – чепуха.

У меня почти нет сомнений, что в конечном счете это древо будет представлять собой компромиссное решение, полученное на основе всех генных деревьев. Об этом см. финал “Рассказа Гиббона”.

Все 15 видов, кроме одного, грызут землю. Голые землекопы – настоящие троглодиты среди грызунов. Они образуют живые конвейеры для рытья туннелей: ведущая рабочая особь вгрызается в почву, а следующие за ней животные отгребают эту почву назад. Я специально употребил слово “рабочая”, поскольку у голых землекопов есть еще одна замечательная особенность: их социальная организация сильнее, чем в какой-либо другой группе млекопитающих, напоминает социальных насекомых. Они даже внешне немного напоминают термитов-переростков. На наш взгляд, они удивительно уродливы, но, думаю, из-за этого не переживают: землекопы слепые.

Дугал Диксон давно это предвидел и изложил данный сценарий в книге “После человека: зоология будущего”.

См.: Докинз, Ричард *Расширенный фенотип: длинная рука гена*. М.: АСТ: Corpus, 2010. – *Прим. пер.*

Между прочим, ошибка кроется уже в том, что гиппопотамов в группе парнокопытных поместили ближе всего к свиньям. Согласно молекулярным данным, сестринская группа по отношению к кладе гиппопотамов и китов – это жвачные: коровы, овцы и антилопы. Свиньи находятся вне этой группы.

От англ. *whale* – “кит” и *hippo* – “гиппопотам”. – Прим. пер.

Молекулярными доказательствами этой точки зрения служат редкие геномные изменения (см. “Рассказ Гиббона”). Мобильные генетические элементы, которые легко идентифицировать, содержатся в определенных участках генома и предположительно унаследованы от предка гиппопотамов и китов. Нелишне изучить и ископаемые.

Знаменитый анатом викторианской эпохи Ричард Оуэн попытался поменять название на *Zeuglodon*. Его примеру последовал Эрнст Геккель (см. его филогению во вкладке). Но в итоге мы остались с *Basilosaurus*.

На самом деле кровь – не лучший источник ДНК млекопитающих, потому что в их эритроцитах, в отличие от эритроцитов других позвоночных, нет ядер.

Геккель оказался прав не во всем. Так, он сгруппировал сирен (дюгоны и ламантины) с китами.

Пусть вас не удивляет то, что самец давит детенышей из собственной популяции: детеныш с равной вероятностью может оказаться своим или чужим. Естественный отбор не запрещает давить детенышей.

При построении графиков этого типа важно учитывать лишь те переменные, которые не коррелируют друг с другом, иначе результат будет искажен. Харви и его коллеги попытались избежать этого, взяв вместо видов роды. Это был шаг в верном направлении, но идеальное решение проблемы предложил Марк Ридли. Идея, которую позднее целиком поддержал Харви, заключается в том, чтобы оценить генеалогическую схему и учитывать не виды и роды, а независимые эволюционные изменения интересующих нас признаков.

“Большая пятерка” – пять видов африканских млекопитающих, которые являются наиболее почетными охотничьими трофеями: лев, слон, носорог, буйвол и леопард. – *Прим. пер.*

Пер. Г. Кружкова. – *Прим. пер.*

Игра с парадигмой спряжения глагола *go*, которое здесь означает “исчезать”. – *Прим. пер.*

Австралийская фауна выходит за пределы Новой Гвинеи, охватывая и небольшую часть Азии. Линия Уоллеса, названная так в честь великого ученого, одновременно с Дарвином предложившего идею естественного отбора, отделяет преимущественно австралийскую фауну от преимущественно азиатской. Удивительно, но эта линия проходит между двумя индонезийскими островками Ломбок и Бали, разделенных узким (но глубоким) проливом. Севернее линия Уоллеса проходит между островами Сулавеси и Калимантан.

Найдена пара зубов, предположительно принадлежавших кондилартрам (группе вымерших плацентарных млекопитающих). Но все находки не моложе 55 млн лет.

Сторонники объединения видов предпочитают объединять животных (или растения) в крупные группы. Их оппоненты, наоборот, любят создавать множество мелких групп. Сторонники разделения видов придумывают массу новых названий: в крайних случаях они придают видовой статус каждому найденному ископаемому образцу.

Миоценовое сумчатое *Necrolesces* (“грабитель могил”) из Южной Америки также, судя по всему, было “кротом”.

Выделяют три вида *Zaglossus*. Один из них, к моему восторгу, называется проехидна Аттенборо (*Z. attenboroughi*).

Разумеется, “батарея” в исходном смысле должна означать несколько соединенных электрических элементов. Если транзисторный радиоприемник работает на шести “батареях”, то, строго говоря, он работает на одной батарее из шести элементов.

Центральная ямка – небольшая область в центральной части сетчатки с самой высокой концентрацией колбочек. Здесь достигается максимальная острота и яркость цветового зрения. С помощью центральной ямки мы читаем, распознаем лица и делаем вещи, требующие максимальной различительной способности зрения.

Обратите внимание: некоторые части тела “звездонункула” скрываются за видимыми нам частями.

Некоторые вымершие ящерицы тоже были живородящими.

Абсолютные значения здесь меньше 75 %, потому что они относятся к родам, а не видам. Значения для видов выше, чем для родов, поскольку каждый род включает много видов, и, соответственно, для рода вымирание менее вероятно.

Представительный мужчина с кустистыми бровями, всегда говоривший без обиняков, м-р Картрайт задумывался о вопросах охраны окружающей среды задолго до того, как они стали популярны. На лекциях он уделял много внимания экологии – в ущерб нашему немецкому, но на пользу кругозору.

Этот замечательный ресурс постоянно обновляется: <http://tolweb.org/tree>. На сайте вывешено предупреждение: “Древо жизни находится в стадии разработки. Пожалуйста, запаситесь терпением: настоящему потребовалось 3000000000 лет”.

Пер. В. Микушевича. – *Прим. пер.*

Об этом пишет Гулд в статье, опубликованной в сб. “Улыбка фламинго”.

См. книгу Лэка “Дарвиновы выюрки” (1947). В 1994 году исследование Грантов легло в основу другой прекрасной книги, “Клюв выюрка” Джонатана Вайнера. Монография Питера Гранта “Экология и эволюция дарвиновских выюрков” (1968), ставшая классикой, переиздана в 1999 году.

Гавайские острова – еще сильнее изолированный архипелаг вулканического происхождения. Возраст его примерно равен возрасту Галапагосских островов. Птицей-Робинзоном здесь стала танаграмедосос, чьи потомки быстро эволюционировали и заселили архипелаг (среди них появился даже аналог дятла). Точно так же ок. 400 исходных видов насекомых, некогда эмигрировавших сюда, привели к появлению 10 тыс. эндемичных видов (в том числе уникальных хищных гусениц и полуводного сверчка). За исключением летучих мышей и тюленей, на Гавайях нет местных млекопитающих. Но, к несчастью (цитирую прекрасную книгу Эдварда Уилсона “Разнообразие жизни”), “танаграмедососов уже почти не осталось. Они... исчезли под влиянием чрезмерного промысла, сведения лесов, крыс, хищных муравьев, а также малярии и водянки, занесенных экзотическими птицами, интродуцированными с целью ‘обогащения’ гавайской фауны”.

См.: Докинз, Ричард *Слепой часовщик: как эволюция доказывает отсутствие замысла во Вселенной*. М.: АСТ: Corpus, 2015. – Прим. пер.

См.: Докинз, Ричард *Эгоистичный ген*. М.: АСТ: Corpus, 2013. – *Прим. пер.*

Как мы видели в “Рассказе Бобра”, “фенотип” чаще всего означает облик, в котором проявляются гены (например цвет глаз). Здесь я, конечно, использую это слово в том же смысле: видимый фенотип мема, скрытого в мозге, как противопоставление фенотипу гена, скрытого в хромосоме. Это также хорошая аналогия “самоупорядочивания”. Также см. мое предисловие к книге Блэкмор.

Деннет применяет теорию мемов в нескольких своих книгах, в том числе в “Объясненном сознании” (эту книгу я здесь цитирую) и “Опасной идее Дарвина”.

Пер. Г. Кружкова. – *Прим. пер.*

Мой всезнающий ассистент Сэм Терви возражает, что белых дронтов почти наверняка не существовало: “Белые дронты фигурируют на нескольких рисунках XVII века, и путешественники того времени упоминали о крупных белых птицах на острове Реюньон, но эти свидетельства довольно туманны и, вероятно, ошибочны. На острове кости дронтов не найдены. Хотя виду дали название *Raphus solitarius*, а чудаковатый японский натуралист Масаудзи Хатисука настаивал на существовании на Реюньоне двух видов дронта (он назвал их *Victoriornis imperialis* и *Ornithaptera solitaria*), вероятнее, что ранние свидетельства относятся либо к вымершему реюньонскому священному ибису (*Threskiornis solitarius*), кости которого находили на острове и который внешне походил на современных белых священных ибисов, либо к молодым особям маврикийского дронта. В противном случае это мог быть плод фантазии художника”.

Вымерший гигантский нелетающий голубь *Natunaornis* по размеру приближался к дронту. Его окаменелости недавно найдены на Фиджи.

Имелось несколько родственных видов, которые относились к двум родам, *Aeryornis* и *Mullerornis*. Но именно *A. maximus*, как видно из его названия, более всех заслуживает звания «слоновой птицы».

Киви меньше индейки, но сейчас их уже не считают карликовыми моа. Как мы увидим, они являются близкими родственниками эму и казуаров и прибыли в Новую Зеландию позднее, из Австралии.

Возможное исключение составляют киви.

Сэм Терви рассказал мне, что два вида лягушек, живущие на островах – фиджийские лягушки *Platymantis vitiensis* и *P. vitianus* (близкородственные и предположительно эволюционировавшие от одного предка-колонизатора), – полностью развиваются в яйце и не имеют стадии свободно плавающего головастика. Они лучше переносят соленую воду, чем большинство лягушек: *P. vitianus* иногда встречается на побережье. Необычные признаки, которые скорее всего присутствовали у их предка-колонизатора, были преадаптацией для перемещения с острова на остров.

Это сделала д-р Дженнифер Клэк из Кембриджа и ее коллеги.

Название “лопастеперые” признают не все ученые. Некоторые не считают целакантов единственными ныне живущими представителями лопастеперых. Я следую терминологии, предложенной проф. Робертом Кэрроллом (“Палеонтология и эволюция позвоночных”). Он включил двоякодышащих в группу лопастеперых.

Не утверждаю, что это так. Это следствие того, что мы решили считать *Homo ergaster* самостоятельным видом.

См. книгу Стивена Джея Гулда “Онтогенез и филогения”.

Написан в соавторстве с Янь Воном.

Прежде был получен другой результат, однако Бромэм и его коллеги убедительно показали, что причиной неудачи стало отсутствие независимости данных – проблема повторного подсчета, с которой мы столкнулись в “Рассказе Тюленя”.

Пер. Л. Жданова. – *Прим. пер.*

Для змеи, которой приходится во время еды раздвигать кости черепа, прием пищи – суровое испытание, которое можно сравнить с родами у женщины.

Озеро Виктория пало жертвой экологической катастрофы, спровоцированной человеческим вмешательством. В 1954 году британские колониальные власти с целью улучшения рыбного промысла интродуцировали в озеро нильского окуня (*bates niloticus*). Против этого решения протестовали биологи, которые предсказывали, что окунь нарушит уникальную экосистему. Их страхи оправдались. Цихлиды так и не научились избегать крупного хищника. Ок. 50 видов цихлид исчезло, еще ок. 130 видов оказались под угрозой вымирания. Всего за полвека безграмотные действия властей уничтожили традиционный образ жизни местных жителей и привели к исчезновению ценнейших научных ресурсов.

Этот вопрос подробно обсуждается в книге Дольфа Шлютера “Экология адаптивной радиации”.

Глаза могут стать особенно дорогим удовольствием в том случае, если в них попадет инфекция. Возможно, поэтому кроты, живущие в земле, сократили их размер до минимального.

Пер. И. Кашкина. – *Прим. пер.*

Пер. Ю. Мениса. – *Прим. пер.*

Кембрийское ископаемое, которое сначала классифицировали как кольчатого червя, было определено как протохордовое. Именно в этом качестве *Pikaia* фигурирует в книге “Чудесная жизнь” С. Дж. Гулда.

В стихотворении Гарстанга это слово относится не к самому ланцетнику, а к его личинке – пескоройке

Пер. И. Сеченова. – *Прим. пер.*

Я следую теоретической модели, известной как эффект Болдуина. На первый взгляд кажется, что это ламаркистское наследование приобретенных признаков. Но нет – обучение не отражается на генах. Отбор благоприятствует тем генам, которые помогают быстро осваивать определенные трюки. Поколение за поколением животные обучаются быстрее и легче, так что в некоторый момент выгодное поведение становится “инстинктивным”.

Эволюционные аспекты появления такого “доверия” очень любопытны, но этот вопрос я рассмотрел в “Эгоистичном гене” и не буду повторяться.

Почему “почти”, станет понятно из главы “Кентербери”.

Исключение составляют ок. 13 видов глаукофитовых одноклеточных водорослей, которые не представляют особого интереса и, судя по всему, образуют внешнюю группу.

Написан в соавторстве с Янь Воном.

Эти почки карикатурно модифицированы путем искусственного отбора, но принцип остается тем же.

Истинное значение может слабо варьировать, например, в зависимости от того, к теплокровным относится животное или к холоднокровным.

На самом деле не обязательно его рубить. Можно взять высверленный керн.