

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ**
**Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования**
«СЕВЕРО-КАВКАЗСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Методические указания

по выполнению практических работ
по дисциплине «Эволюционная Биология»
для студентов направления подготовки
44.03.05 Педагогическое образование (с двумя профилями подготовки)
Направленность (профиль)
География и биология

Ставрополь, 2026 г.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Тема 1 Введение в эволюционную биологию	4
Тема 2. История эволюционных учений	9
Тема 3. Основные свойства и организация жизни	17
Тема 4. Происхождение и прогрессивная эволюция генетических систем	24
Тема 5. Мегаэволюция, макроэволюция и микроэволюция (соотношение понятий)	37
Тема 6. Мегаэволюция. Таксономические группы: домены – царства – типы (отделы)	39
Тема 7. Макроэволюция	44

Введение

Основной целью освоения дисциплины «Эволюционная биология» является получение студентами направления подготовки 44.03.05 Педагогическое образование (с двумя профилями подготовки) знаний в области эволюционной биологии и в особенности новых направлений исследований процессов эволюционного развития жизни на Земле, а также знакомство с современной методологией изучения процессов мегаэволюции, макроэволюции и микроэволюции.

Требования к удовлетворительному освоению курса

По окончании изучения курса «Эволюционная биология» студент должен:

- *знать* основные направления и проблемные вопросы, фактический материал;
- *иметь* представление о последних достижениях научных исследований в области эволюционной биологии;
- *уметь* разбираться в особенностях методологии и методических подходов при изучении процессов микро-, макро- и мегаэволюции.

Тема 1. Введение в эволюционную биологию

Предмет

Цель курса «Эволюционная биология» – изучить основы развития современных научных взглядов в области биогенеза.

Изучение данного предмета, исторически известного как «Дарвинизм» и затем «Теории эволюции», в учебных заведениях России (в XX в. – СССР) неоднократно трансформировалось в связи с запретом в СССР генетики как науки в 1940–1950-х гг. Понятие «биологическая эволюция» включает в себя все аспекты развития жизни на Земле.

Познание общих закономерностей, причин и механизмов саморазвития живого на всех уровнях его организации – основа эволюционной биологии как науки.

Основными признаками и закономерностями биологической эволюции являются: **непрерывность, прогрессивность, дивергентность, необратимость, неравномерность темпов, адаптивность.**

Эволюционизм как научное обоснование саморазвития живой природы находится в состоянии идеологического противостояния с креационизмом. Креационизм основан на вере в «божественное» творение живой природы и человека. Аристотель, Ж.-Б. Ламарк, Ч. Дарвин были первыми, кто дал естественное объяснение эволюционному процессу. Их величие именно в этом – «никакого творца, кроме самой природы».

Эволюционный принцип – основа любого направления биологии.

Эволюционная биология – центральная область биологических дисциплин, связывающая все науки о жизни (морфология, физиология, генетика, экология и др.) и все жизненные формы (животные, растения, микроорганизмы). Эволюционная биология формирует у человека материалистическое воззрение на развитие природы.

Методология

Общий методологический подход в эволюционной биологии – диалектический материализм. **Эволюционная биология – наука об общих закономерностях исторического развития живой природы.** Что есть закономерности? Это устойчивые тенденции, обнаруживаемые при изучении эволюционных преобразований вообще и филогенетических в частности.

Эволюционная биология, как и многие биологические дисциплины, «не отвечает требованиям физики и химии» к понятиям «теория» и «закон». В строгом смысле термин «теория» связан с **доказательностью**, основанной на двух условиях: наблюдаемости и воспроизводимости. Эти два условия не могут быть соблюдены в эволюционной биологии. Термин «закон» связан с условием неограниченной всеобщности и отсутствием связи с определенным местом и вещью. Однако и в физике существует деление законов на фундаментальные (законы Ньютона) и производные. Эволюция жизни на Земле – уникальное явление и не подлежит наблюдаемости. Воспроизводимость возможна лишь в ограниченных случаях, например, видообразование на основе полиплоидии. Вместе с тем в эволюционной биологии условно принимают понятия «теория» и «закон», хотя более

научно применение терминов «учение», «гипотеза» и «закономерность». Биологические процессы (особенно на уровне молекулярной биологии) могут быть интерпретированы в терминах физики и химии. Но никогда биология не может сводиться к физико-химическим явлениям. Биологическая целесообразность как фундаментальная сущность всего живого не выводится из законов физики и химии.

Целесообразность живой природы основана на свойствах (явлениях) саморазвития (прогресса) и приспособляемости организмов к среде обитания посредством естественного отбора. Целесообразность иногда трактуется телеологически как имманентное свойство всего живого.

Развившиеся из абиотических компонентов живые системы качественно принципиально отличаются от неживых. Появление в живых системах *процессов управления* на основе возникшего явления *кибернетической информации*, которое

отсутствует у неживых, фундаментально их различает. Развитие жизни как явления включает необратимые исторические изменения: а) биосистем различных уровней организации и экосистем (элементами которых являются эти биосистемы и абиотические компоненты); б) систем социальных, биотехнических и автоматических, порожденных общественными биологическими видами (человек, общественные насекомые и др.). Совокупность этих исторических изменений названа интегративной теорией развития жизни.

Гигантское разнообразие жизненных форм на Земле во все времена существования биосферы ставит перед биологами важнейшую проблему происхождения и развития живой природы. Дискретность жизненных форм – главная особенность биосистем на Земле; это свойство признается всеми биологами и проявляется в наличии обособленных биообъектов: отдельных особей (организмов) и видов (группировок сходных организмов). Проблема возникновения новых видов (видообразования) – «краеугольный камень» философии жизни.

Существует два противоположных воззрения:

1. Вид – неизменная сущность (от момента возникновения и на весь период его жизни). Вид возникает скачкообразно – сальтационное видообразование. Это типологический подход.

2. Вид – изменяющаяся субстанция, находящаяся в непрерывном преобразовании (один вид постепенно превращается в другой). Это релятивистский подход.

Обе точки зрения предполагают трансформизм, но пути его реализации кардинально различаются в этих постулатах. Сальтационизм в своей основе связан с философским определением дуализма «эволюция–революция». Градуализм связан только с понятием «эволюция». Диалектический материализм однозначно признает развитие как чередование фаз эволюции и революции (скачкообразный трансформизм).

Относительно внешних факторов развития видов также существуют разные взгляды: 1) резкое изменение факторов внешней среды (приводит к сальтационному возникновению разных таксонов); 2) постепенное изменение факторов внешней среды (эволюция по Ч. Дарвину), связанное с градуальным видообразованием. Понятие естественного отбора принимается всеми биологами, хотя его последствия трактуются по-разному. Сальтационисты признают видовой отбор, изменяющий мономорфную (инвариантную) часть генома на уровне одной особи. Градуалисты признают отбор внутривидовых генетических (полиморфных) вариантов, действующий на уровне видовой популяции. Современные данные поддерживают идеологию сальтационного видообразования.

Эволюционная идея в биологии базируется на осмыслении фундаментальных философских принципов, а именно значения и соотношения «внутреннего» и «внешнего» в развитии или, по биологической терминологии, – автогенеза и эктогенеза. Основатель эволюционного учения гениальный Ж.-Б. Ламарк впервые ввел эти два принципа в биологическое мировоззрение и воплотил их в двух законах: 1) градации (автогенез) и 2) приспособительной эволюции (эктогенез). Ч. Дарвин и его последователи, включая современных «неодарвинистов», проповедуют лишь второй принцип (эктогенез), оценивая естественный отбор как главную причину эволюционного развития. Другой крайностью является абсолютизация «внутреннего» в эволюции, или автогенеза. Наиболее яркий приверженец этого подхода – Л.С. Берг.

С позиций современной биологии становится очевидным, что эволюционный процесс на всех этапах развития жизни на Земле осуществляется при непрерывном взаимодействии «внутреннего» и «внешнего». Именно это взаимодействие отвечает принципам системного подхода, когда система («внутреннее») функционирует или развивается только под контролем среды («внешнее»). **Методологически важнейшими для эволюционной биологии являются редуccionный и системный подходы. Редуccionный подход основан на разложении целого на части и изучении частей,**

которое используется для выяснения сути целого. Редукционный подход оценивает причинно-следственные отношения. По сути, вся генетика основана на редукционном подходе, в том числе и популяционная генетика, на основе которой вскрыты микроэволюционные процессы (роль отдельных мутаций, рекомбинаций, дрейфа генов, миграций, отбора генов и их сочетаний и др.). В этом плане редукционный подход очень продуктивен; по выражению Дриша, «идея целого в его частях». Вместе с тем редукционизм не даст ответы на важнейшие вопросы эволюционной биологии: «Как функционируют и эволюционируют геномы живых организмов как системы в целом?»; «Как осуществляются онтогенезы и как они эволюционируют?»; «Как реализуется процесс видообразования?».

Решать эти вопросы можно только с помощью **системного подхода, который предполагает структурно-функциональные отношения.** «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии», – этот стародавний тезис особенно справедлив сегодня, когда системный анализ при изучении эволюционной биологии становится чрезвычайно актуальным. Главное свойство любой системы иерархичность – была известна со времен К. Линнея при разработке систематики в виде соподчиненности систематических категорий (тип, класс, отряд, семейство, род, вид, вариация).

Проблема функционирования и развития – основа системного подхода. Чтобы развиваться, система (вид) должна непрерывно функционировать. Основой функционирования системы являются гомеостатические (равновесные) отношения. Основой развития являются противоречивые (неравновесные) отношения. Для успешного развития нового (видообразования) необходимы и разрушение, и сохранение функционирования различных элементов старого. **Соотношение функционирования и развития – главная проблема системного подхода при решении эволюционных проблем** (к примеру, видообразования). **Сохранение гомеостаза и его нарушение – условие развития (видообразования).** Гармоничное соотношение между гомеостатичными и противоречивыми структурами – главная проблема, определяющая развитие (видообразование). Абсолютное преобладание гомеостатических структур приводит к застою. Гомеостаз не несет в себе источника развития. Абсолютное преобладание противоречивых структур приводит к разрушению системы. Эволюционная судьба вида как генетической системы может быть разной в зависимости от структурно-функциональной организации видового генома. Системный подход предполагает наличие в видовой системе инвариантной (мономорфной) структуры – **видового генома** – и вариантной (полиморфной) компоненты – **видового генофонда**. Реорганизация видового генома может привести к развитию системы или видообразованию, тогда как трансформация видового генофонда является основой поддержания функциональной стабильности вида (видового гомеостаза). Несмотря на эффективность системного подхода в решении принципиальных вопросов эволюционной биологии, он, так же как и редукционный, имеет свои ограничения и недостатки. Познание любого объекта (особь, вид и др.) в целостном виде методически осуществить очень трудно: взаимодействия между элементами и подсистемами сложны и многообразны. Вместе с тем системный и редукционный подходы при их комплексном осуществлении позволяют более эффективно продвигаться в научном поиске.

Существуют частные методологические подходы, применяемые в эволюционной биологии: **принцип актуализма** (современность – ключ к познанию прошлого) и **принцип историзма** (познание прошлого – ключ к изучению настоящего). Имеются также и общие методологические подходы, отвечающие на вопросы:

1. Как проходила эволюция? **Описательный подход** – его цель восстановить картину и определить последовательности этапов эволюции.

2. Каковы причины эволюции? **Каузальный подход** – его цель вскрыть причины эволюции и выявить систему закономерностей, управляющих процессом исторического развития жизни на Земле.

Методы эволюционной биологии

Методы эволюционной биологии основаны на двух принципах изучения: структурном и функциональном.

Структурный принцип изучения включает в себя многие традиционные и современные методы:

- традиционные: палеонтология, сравнительная анатомия и морфология, сравнительная эмбриология;

- современные: популяционная генетика, молекулярная биология (генетика), цитология (цитогенетика), биофизика, экология (в плане структуры сообществ).

Функциональный принцип включает следующие методы: эволюционная физиология, эволюционная биохимия, экология (в плане функционирования сообществ).

Все перечисленные методы имеют свои ограничения и недостатки, поэтому важнейшим принципом эффективного изучения эволюции является **комплексный методический подход**.

Уровни изучения эволюционного процесса фактически соответствуют основным уровням организации жизни на Земле: **молекулярно-генетический; онтогенетический (организменный); популяционно-видовой; биоценотический – биосферный**.

В биологии вообще и в эволюционной биологии в частности существуют проблемы с терминологией: некоторые термины не отвечают сущности явлений, другие – синонимичны.

Сам термин «**эволюция**» (от лат. *evolutio* – развёртывание) был впервые применен Ш. Бонне в 1762 г. и имел «реформистское» значение. Он закрепился в биологии, хотя и противоречит диалектической антитезе «эволюция–революция».

Другие термины эволюционной биологии – «факторы», «причины», «движущие силы» – являются синонимами. Термин «мутация», впервые примененный ботаником А.Н. Дюшеном, затем палеонтологом В. Ваагеном и генетиком Х. Де Фризом, и сейчас имеет множество трактовок. Термин «геном» также имеет несколько операциональных толкований. Следует отметить, что терминологическая неопределенность ряда биологических категорий не дает оснований сомневаться в главном – объективном эволюционном развитии жизни на Земле на основе уже выявленных закономерностей и тех, которые предстоит выявить.

Детерминистские концепции эволюции

Эволюционный детерминизм – представление о том, что каждое эволюционное событие имеет одну причину и одно следствие. Философскую основу детерминизма создал французский астроном и математик П. Лаплас (1749–1827).

Телеология – это учение о конечной цели развития. Философские основы телеологии заложил Аристотель (384–322 до н.э.). В основе телеологии лежит принцип конечных причин (*causa finalis*) – все изменения происходят благодаря существованию конечной цели, т.е. причина изменений находится в будущем. Конечное состояние системы называется энтелехия. Все множество телеологических взглядов в биологии выражается в виде учения о направленном развитии органического мира – **финализма** (от лат. *finalis* – конечный, являющийся целью), составной части многих эволюционных концепций, постулирующих строго запрограммированный характер органической эволюции, идущей к определённой цели. Целенаправленность, выходящая за рамки адаптации к существующим условиям жизни и направляющая эволюцию к некой абстрактной, нематериальной цели, которая провозглашается главной причиной эволюции, является отличительным признаком любой финалистической теории. Если этот идеальный результат может быть достижим различными путями, то такую гибкость процесса развития, эволюции называют эквифинальностью (Г. Дриш). Еще одним отличительным признаком финалистической

теории можно считать наличие в ней некоего духовного начала, подчиняющего себе обычные причинноследственные связи и ведущего эволюцию к предначертанной цели.

Происхождение и механизм действия этого духовного начала обычно никак не объясняется. К. Бэра почти единодушно считают основателем телеологического направления в финализме. Финалистические идеи занимают центральное место во многих концепциях эволюции. Сторонники финалистической трактовки биологической эволюции есть в разных течениях: неоламаркизме, номогенезе, сальтационизме.

Преформизм – это также учение о предопределенности. Любое развитие рассматривается как пространственно-временное развертывание уже существующих зачатков. Развитие – это развертывание предобразований. Философскую основу современного преформизма создал Г. Лейбниц (1714). Концепцию преформизма обосновать экспериментально пытался швейцарский биолог Ш. Боннэ (1783) и создал теорию вложенных зародышей. Преформизм существовал в виде двух направлений: овизма и анималькулизма.

Ортогенез. Сущность концепции ортогенеза (прямолинейного развития) заключается в том, что развитие живой природы по определенному пути обусловлено внутренними факторами, присущими самим организмам. Основоположник концепции – немецкий зоолог

Т. Эймер (1843–1898) – считал, что направленность исторического развития определяется взаимодействием внутренних особенностей организма и внешней среды. В настоящее время решающее значение придается внутренним факторам организма, причем эти факторы могут быть как идеальными, так и материальными (заложенными изначально в генетическом коде или физико-химических особенностях). Концепцию ортогенеза следует отличать от концепции ортоселекции, согласно которой направленность исторического развития обусловлена направленностью естественного отбора, причем эта направленность связана с изменением условий среды в одном направлении.

Номогенез. Учение об изначальной закономерности (*nomos* – закон), целесообразности изменений, отвергающее роль случайностей. Основатель этого учения – отечественный биолог Л. Берг.

Креационизм и эволюционизм

Креационизм – это учение о творении (от лат. *creatio* – создание). Стихийный креационизм обнаруживается уже в самых примитивных мировоззренческих системах – сказках и мифах. С момента возникновения на Земле разума люди пытались ответить на вопрос: как возник окружающий их мир. Интуитивно подразумевалось, что когда-то нашего мира не было, кто-то каким-то образом создал его из ничего (*creatio ex nihilo*). Однако, как известно, «из ничего не происходит ничего» (*ex nihilo nihil fit*). Поэтому даже в креационистских построениях акт творения начинается не с нуля. Античный философ Платон, создатель объективного идеализма, был, по сути, креационистом: «Совершенны и вечны лишь идеи, а их материальные воплощения несовершенны и преходящи». В биологию креационизм проник в XVII–XVIII вв. Ирландский архиепископ Ашер в 1650 г. с помощью арифметического расчета, используя сведения из Ветхого Завета, определил точные даты сотворения мира, растений, животных и человека (дата сотворения человека – 23.10.4004 г. до н.э.). Современный креационизм претерпел существенные изменения по сравнению

с креационизмом Нового времени. В частности, в роли Творца рассматривается не обязательно Бог (или богоравные существа) в библейском смысле. Функции Творца может выполнять любая сверхъестественная Сила, недоступная нашему пониманию: идеальный Всемирный Разум, различные фантастические структуры, например, волновые или фторуглеродные формы жизни, инопланетные цивилизации. Креационизм в биологии

представлен множеством вариантов: **теизм** – учение об однократном акте творения, после которого однажды созданные виды не изменяются, «виды являются совершенно постоянными», «не возникает новых видов» (Карл Линней); **деизм** – учение об однократном акте творения, после которого мир развивается по естественным законам, независимо от воли Творца. Таким образом, Творец рассматривается лишь как Создатель, Ремесленник,

Дemiург, который в дальнейшем утратил контроль над миром. Философской основой деизма являются **толизм** и **агностицизм**, провозглашающие примат веры над наукой. Деизм – наиболее распространенная форма современного креационизма; Концепция **духовного креационизма** рассматривает Бога как изначальную причину и конечную цель эволюции. В частности, признается *естественное происхождение человека* как биологического существа, но *сознание и духовная деятельность* рассматриваются как результат божественного творения.

Эволюционное учение активно противостоит креационизму.

В 1982 г. около 5% населения США считали, что эволюция происходит на основе естественных процессов, 40% поддерживали креационизм и 40% верили, что на протяжении миллионов лет эволюции «помогал» Бог. В середине 80-х гг. XX в. большинство американских студентов признавали эволюцию, но многие из них считали, что принцип эволюции вполне совместим с креационизмом (деизм, неотомизм). Хотя антиэволюционные законы, принятые в 1950–1960-х гг. в некоторых штатах США, были отменены Верховным судом этой страны как антиконституционные, преподавание в школах и колледжах божественной теории творения наравне с дарвинизмом узаконено в некоторых штатах США. Креационизм и в настоящее время широко распространен во многих странах в том числе в России, где активно внедряется в основном Русской православной церковью.

Тема 2. История эволюционных учений

2.1. Древний мир – XVII век

Идея единства природы. Древний Восток (Индия, Китай), I тыс. лет до н.э. – «Веды», «Упанишады». Первоосновы материального мира: вода, земля, огонь, воздух, эфир (Индия); металл, дерево, вода, огонь, земля (Китай). Древняя Греция (VII–VI вв. до н.э.). Фалес (вода), Анаксимандр, Гераклит (огонь), Эмпедокл (огонь, воздух, воды, земля). ***Идея развития природы.*** В тексте Аюрвед: человек произошел от обезьян ~ 1 млн лет назад, обезьяны ~ 18 млн лет назад. В Древнем Китае существовало учение о возможности превращения живых существ (практическая селекция это подтвердила). Идея самозарождения организмов: Анаксагор, Эмпедокл (из воздуха, земли). Демокрит – основы системы (кровеносные (позвоночные) и бескровные).

Аристотель (384–322 гг. до н.э.). Описал ~ 500 форм животных. Сравнительная морфология и физиология. ***Принцип аналогии*** (чешуя рыбы – перо птицы (гомология)). ***Корреляции*** Аристотеля – определенные зависимости в частях тела. Структурно-функциональное единство в выполнении определенной цели. Является основателем телеологического принципа с представлением о конечных целях, «осуществляемых» природой. Форма – причина вещи (цель). Форма плюс косная материя – природная вещь. Дал первую научную классификацию животных, основу современной естественной системы: 1) кровеносные (позвоночные) включают млекопитающих

(в том числе человека), птиц, рептилий, рыб; 2) бескровные (беспозвоночные) включают моллюсков, ракообразных, насекомых, раковинных, губок, медуз, актиний,

морских звезд – зоофитов. Аристотель разработал *идею прогресса и лестницы существ*: ступенеобразное

расположение живых тел – минералы, растения, зоофиты – низшие животные, высшие животные, человек соответствуют степени сложности организации, ступени совершенства. Основная закономерность – многообразие живых форм в восходящей ступенчатости.

Общие положения натурфилософов древности: идея единства живой и неживой материи и представления о естественном возникновении живых существ; идея единства и многообразия живых форм и ее прогресса на основе «лестницы существ»; идея изменчивости и превращения живых форм; представления о борьбе живых существ за жизнь и выживании наиболее приспособленных форм (идея отбора Лукреция Кара).

В Средневековье (XII–XIV вв.) господство религии (мракобесие, инквизиция), развитие учений о развитии природы ничтожно. Мифология. Схоластика – формально-логические спекуляции, отказ от опыта и наблюдения, «божий промысел». Монах Томас Аквинат (Фома Аквинский, 1225–1274): «Бог есть чистая форма». Модифицировал «лестницу существ» Аристотеля: верхние ступени были «заселены» ангелами, а над ними Бог.

В **эпоху Возрождения** (XV–XVIII вв.) произошло быстрое развитие биологии. Философ Ф. Бэкон (1561–1626). Математик Р. Декарт (1596–1650). Дедукция: от осмысления системы законов к их подтверждению. Материалист Р. Гук (1635–1703): микроскоп, клетки растений. У. Гарвей (1578–1657): все живое из яйца. Преформизм – овисты и анималькулисты (М. Мальпиги, А. Левенгук, А. Галлер).

Д. Рей (1628–1705): *систематика растений* (двудольные и однодольные), *понятие о виде* (постоянство вида). *Бинарная номенклатура вида* – **К. Баугин** (1560–1624). *Эпигенез* – **К. Вольф** (1733–1794). Первую эволюционную концепцию предложили **П.-Л. Монпертюи** (1698–1759) («предтеча» Ч. Дарвина), который оценивал корпускулярную наследственность, изменчивость (наследственную), действие естественного отбора и изоляцию как основу появления нового вида, и **Ж. Бюффон** (1707–1788), который считал, что развитие живой природы, сотворенной Богом, осуществлялось на основе: 1) влияния внешних (климатических) факторов; 2) вырождения (дегенерации); 3) скрещивания (гибридизации). **Ш. Бонне** (1707–1788) развил «лестницу существ» Аристотеля.

2.2. XVIII век – XIX век

Карл Линней (1707–1778). Развил понятие о виде Д. Рея. Основатель научной систематики. Утвердил бинарную номенклатуру. Установил иерархии: класс–отряд–род–вид–вариация. Описание видов растений свел к диагнозам. Виды получили определенные названия (латынь). Систему строил по принципу сходства и различия.

Эразм Дарвин (1731–1802). В своей поэме «Храм природы» развивал идею эволюции: «Все растения и животные, существующие на сегодняшний день, изначально произошли от микроскопических организмов, сформировавшихся в процессе спонтанной жизнедеятельности в первобытных океанах», – писал о сходстве строения всех теплокровных животных, включая человека, о внутриутробных метаморфозах плода, изменениях в организмах, производимых климатом, упражнениями и образом жизни. Половая конкуренция, голод, стремление к безопасности – основные причины, по Э. Дарвину, эволюционных изменений.

Жан-Батист Ламарк (1744–1829) – *основатель современного эволюционного учения*. Биологические виды, по Ж.-Б. Ламарку, изменяются: все живые формы – подлинные произведения природы, т.е. не существовали вечно, а возникли в определенное время. Ламарк был, в сущности, первым ученым, который начал последовательную борьбу с креационизмом. Первые организмы произошли (и происходят постоянно) путем самозарождения из тел неорганической природы. Косные тела становятся живыми за счет

флюидов, переносящих энергию жизнедеятельности (оргазм). Природа создает живые тела от простейших к более сложным. **Процесс градации** – ступенеобразное повышение уровня организации, представлен в виде «лестницы существ» (Аристотель, Ш. Бонне). Процесс градаций осуществляется от класса к классу (более низкие таксоны – роды и виды – не участвуют в градациях). По Ж.-Б. Ламарку – 6 ступеней градации: 1) инфузории, полипы; 2) лучистые, черви; 3) насекомые, паукообразные; 4) ракообразные, кольчецы; 5) рыбы, рептилии; 6) птицы, млекопитающие. Одна линия – от инфузорий к полипам и иглокожим, другая – от червей ко всем остальным (особенности «лестницы» Ж.-Б. Ламарка). Причина градаций в осуществлении природой плана творения, «намеченного творцом», а именно формирование классов (**автогенез**). **Неправильная градация (деградация)** – **приспособительная эволюция**, основанная на изменении условий среды и способности организмов изменяться в соответствии с ними. Роль внешней среды – во внутриклассовой изменчивости, имеющей приспособительный характер (**эктогенез**). По Ж.-Б. Ламарку, **приспособительная изменяемость высших животных идет по следующим этапам**: изменяется внешняя среда; изменяются потребности организмов; вырабатываются новые привычки; упражняются и изменяются органы; закрепляются наследственные изменения органов; приобретается новая организация, соответствующая (приспособленная) новой среде обитания (лютик, жираф). Ламарк отрицал вымирание организмов. Критиковал катастрофизм: организмы не вымирали, а изменялись до неузнаваемости или же просто еще не обнаружены наукой. Только истребление животных людьми – пример вымирания. Человек, по Ж.-Б. Ламарку, тоже включен в систему. Рассуждает о возможности превращения обезьян в человека.

Жорж Кювье (1769–1832). **Основатель сравнительной анатомии и палеонтологии**. Организм – целостная морфофизиологическая система. Разработал **принцип корреляций** – явление закономерного постоянного сосуществования взаимозависимых признаков.

Организмы с одинаковой корреляционной системой (на уровне высших таксонов) входят в состав одной естественной группы. По сходству и различию планов строения **выделил 4 плана (круга, типа)**: позвоночные; мягкотелые; членистые; лучистые. **Огюстен Пирам**

Де Кандоль (1778–1841) распространял этот принцип на растения (корреляция между вегетативными и генеративными органами) при выделении порядков (аналоги «типов»). Ж. Кювье констатировал смену форм позвоночных от одного геологического горизонта к другому, повышение уровня организации, нарастание сходства с современными позвоночными. Обнаружил прерывистость в распределении позвоночных по слоям Земли и отсутствие переходных форм, которые по эволюционной теории должны были существовать. Для объяснения разрывов в палеонтологической летописи Ж. Кювье обосновал **теорию катастроф**. Ему ошибочно приписывают креационистское толкование этого феномена. Акты «творения» проповедовали его ученики: Л. Агассиц и А. д'Орбиньи. Ж. Кювье объяснял массовые вымирания форм катастрофическими явлениями в определенных местах и последующее заселение этих мест животными, мигрирующими из других мест, причем они уже сильно отличались по уровню организации (более высокие) от предыдущих форм.

Карл Эрнст фон Бэр (Карл Максимович, 1792–1876). **Основатель сравнительной эмбриологии**. Ввел понятие **план (тип) развития**. В соответствии с планом строения (Ж. Кювье) различал 4 плана (типа) развития: лучеобразный (медузы, морские звезды); завитой (брюхоногие моллюски); симметричный (черви, членистоногие); двусимметричный (позвоночные). Изучая зародышевую организацию позвоночных (яйцо курицы), **разработал ряд принципов развития**: признаки общие для таксономической группы образуются у зародыша раньше, чем частные признаки; из более общих формируются более частные и, наконец, специализированные признаки (тип–класс–отряд–род–вид–индивидуум); зародыш высших форм не проходит все стадии развития низших форм, а все

более отдаляется от них; зародыш высшей формы никогда не похож на взрослую низшую форму, а лишь на ее зародыш. К. Бэр считал, что возможность филогенеза (родственных отношений) прослеживается в пределах низших таксономических единиц – видов, родов до семейства, а более высокие таксоны независимы (как и Линней и Кювье).

Чарльз Дарвин (1809–1882) создал первое материалистическое учение об эволюции живых организмов. Виды эволюционируют в процессе приспособления к среде. Приспособительная изменчивость видов – главная причина эволюции жизненных форм. Основной труд – «О происхождении видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (*On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, 1859). Принципы искусственного отбора человеком культурных форм животных и растений, по Ч. Дарвину, соответствуют естественному отбору видов. Большое влияние на Ч. Дарвина в его обосновании естественного отбора оказал Т. Мальтус (1766–1834), автор книги «Опыт о законе народонаселения», в которой на основании расчетов был сделан вывод: в человеческом обществе рост населения происходит в геометрической прогрессии, а объем освоенных ресурсов увеличивается в арифметической прогрессии.

Краткое изложение учения Ч. Дарвина

1. Эволюция культурных форм: изменчивость (определенная, неопределенная, соотносительная или коррелятивная); многообразие пород и сортов; искусственный отбор (принципы – высокая изменчивость, многочисленность особей и выбраковка, устранение нежелательных скрещиваний, накапливающее действие отбора, возникновение коррелятивных изменений, творческая роль отбора); **неизбежное следствие отбора – дивергенция.**

2. Эволюция видов в природе: изменчивость неопределенная (наследственная) – источник эволюции (географические подвиды, «сомнительные» виды, ясно выраженная разновидность – зарождающийся вид, а вид – резко обозначившаяся разновидность).

3. Причины эволюции:

- **перенаселение** (геометрическая прогрессия размножения, по Т. Мальтусу);

- **борьба за существование** (количество пищи, климатические условия, паразиты, хищники, взаимные противоречия организмов одного вида, конкуренция, истребление или элиминация, биологическое неравенство на основе наследственной изменчивости);

- **естественный отбор** – переживание наиболее приспособленных и гибель наименее приспособленных (определение Г. Спенсера), **отбор приводит к изменению старых форм и образованию новых**, отбор мелких полезных изменений приводит к их усилению,

накоплению и комбинаторике.

4. Половой отбор: частный случай естественного отбора, связанный с периодом размножения; борьба между особями одного пола за обладание особями другого пола. Ч. Дарвин выделяет две формы полового отбора: 1) прямая борьба между соперниками и как результат – появление более сильного и здорового потомства; 2) конкуренция без борьбы с целью возбудить особей другого пола и как результат совершенствование и усиление вторичных половых признаков. Основное последствие полового отбора – **половой диморфизм.**

5. Обстоятельства, благоприятствующие естественному отбору: 1) высокая частота возникновения неопределенной наследственной изменчивости; 2) многочисленность особей вида; 3) неродственное скрещивание; 4) изоляция (при ограниченном видовом ареале условия обитания более однородны и естественный отбор однонаправленно изменяет особей вида); 5) обширность ареала вида (широкое расселение способствует дифференцировке новых форм); 6) накапливающее действие отбора (творческая роль).

Естественный отбор непрерывен в поколениях, отбор наследственных изменений приводит к полиморфизму и дивергенции.

6. Дивергенция: внутривидовая приспособительная дивергенция (разновидность) становится биологической необходимостью: повышение числа особей, расширение ареала, снижение конкуренции, появление разновидностей и как результат – новых молодых видов.

С течением времени видовая дифференцировка превращается в родовую, а в более длительные временные промежутки образуются новые семейства, отряды, классы, типы. Таким образом, Ч. Дарвин обосновывает **монофилию** – происхождение любой таксономической группы от одного корня – одной родоначальной формы.

7. Возникновение органической целесообразности: многообразие видов – результат дивергенции, которая есть результат естественного отбора; естественный отбор неизбежно приводит к совершенствованию организации. **Целесообразность организации** – **результат естественного отбора** и связана с отношениями организмов с внешней средой. Это не воля «творца» и не имманентное (внутреннее) свойство организма. Ч. Дарвин отмечает, что целесообразность – не абсолютно присуща всем организмам. Есть случаи дистелеологического (нецелесообразного) состояния организации или поведения. Также организмы (формы) подвергаются естественной элиминации. Примеры: уродства, которые в природе элиминируются, а человек при искусственном отборе их сохраняет. Любые приспособления относительны в пространстве и во времени. Причина вымирания таксонов – утрата приспособительности к новым условиям среды. Вымирание – необходимая и прогрессивная сторона процесса эволюции. Через вымирание менее удовлетворительных возникает совершенствование органических форм.

8. Прогресс – процесс повышения организации – одна из форм приспособлений к более сложным условиям среды. Повышение организации не предполагает обязательного вытеснения форм более низкой организации. Эволюция без повышения организации есть другая форма приспособлений, равноправная по своему жизненному значению первой.

Ч. Дарвин в учении об эволюции путем естественного отбора дал причинное объяснение саморазвитию живой природы, появлению видового многообразия, в том числе человека, что до сих пор является сильнейшим аргументом против любого религиозного мировоззрения.

Альфред Уоллес (1823–1913). Сооснователь учения Ч. Дарвина об эволюции путем естественного отбора. В 1858 г. Одновременно с Ч. Дарвином опубликовал статью «О тенденции вариететов (разновидностей) неограниченного отклоняться от исходного типа».

В основных чертах эта работа полностью совпадает с дарвиновской. Отличия трактовки Уоллеса: аналогию Ч. Дарвина между естественным отбором и искусственным отбором считал неубедительной; в отличие от Ч. Дарвина, был противником наследования приобретенных признаков; решительно выступал против идеи Ч. Дарвина о половом отборе; был противником объяснения появления человека (точнее, его «духа») с помощью естественного отбора. **А. Уоллес – основатель неодарвинизма** – направления последователей Ч. Дарвина, абсолютизировавших естественный отбор не как главный (по Ч. Дарвину), а как **единственный** фактор эволюции.

Герберт Спенсер (1820–1904) – основатель неоламаркизма. Процесс эволюции объяснял изменениями организмов в ответ на изменение внешних сил. При взаимодействии организмов со средой наступают уравнивание прямое, когда возникают различные приспособления (по Ж.-Б. Ламарку), и косвенное (по Ч. Дарвину). Естественный отбор, по Спенсеру, может вырабатывать только те изменения в организмах, которые связаны с размножением, другие изменения организмов возникают в результате прямого уравнивания.

Томас Гексли (1825–1895) – ярый сторонник Ч. Дарвина, известен дискуссией с епископом Вильберфорсом, где отстаивал происхождение человека от обезьяны.

Эрнст Геккель (1834–1918) считал Ч. Дарвина основателем учения об отборе как причине эволюции, а Ж.-Б. Ламарка – основателем всего эволюционного учения. Сущность отбора, по Геккелю, – это взаимодействие наследственности (внутренняя образовательная

сила) и изменчивости, приспособляемости (внешняя образовательная сила). В результате этого взаимодействия и происходит расхождение признаков. Благодаря отбору осуществляется прогресс в организации, т.е. эволюции, живых существ. Выделяет два типа приспособления – непрямого, т.е. изменения происходят только у потомства, и прямого – изменения касаются самого родительского организма. Это и дарвинизм, и ламаркизм.

Э. Геккель – основатель метода тройного параллелизма для решения филогенетических проблем. Сторонник строго монофилетического происхождения всех животных и растительных организмов от одной формы (монеры). Как и Ч. Дарвин, считал вид, род, семейство, отряд, класс искусственными, относительными понятиями. Реальной категорией считал лишь отдел (следующая за классом таксономическая единица), в пределах которого сохраняются филогенетическое единство и монофилетическое происхождение. Биогенетический закон «онтогенеза – краткое повторение филогенеза» стал популярным именно благодаря Э. Геккелю (хотя раньше Ч. Дарвин, К. Мюллер, К. Бэр глубоко рассматривали эту проблему).

Альберт Кёлликер (1817–1905) провел критический анализ учения Ч. Дарвина и высказал ряд существенных возражений: в природе нет (и не было) большого числа переходных форм; борьба за существование и естественный отбор не доказаны, а выведены на основании логических рассуждения; принцип полезности не объясняет прогрессивного развития организмов – новые формы возникают безотносительно к целесообразному, их особенности могут быть и бесполезными, и вредными. Разработал принцип **гетерогенного размножения**: 1) отсутствует отбор полезных разновидностей, и в основе прогрессивной эволюции лежит «план развития»; 2) эволюция происходит за счет скачкообразных переходов от одной формы к другой. Основная идея гетерогенного размножения в том, что «под влиянием общего закона развития живые существа производят из своих зачатков других, отличающихся от них». При этом внезапно появляются новые формы, которые являются более высокоорганизованными по сравнению с родительскими.

Сергей Иванович Коржинский (1861–1900) – профессор Томского университета – считал, что А. Кёлликер предвосхитил его идею об изменении организмов путем внезапных скачков, названную **гетерогенезисом** (полная аналогия в названии). В свою очередь С. Коржинский, опубликовав работу «Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов» в 1899 г., на два года опередил выход мутационной теории Г. Де Фриза. **Сущность гетерогенезиса**: не зависящая от внешних условий изменчивость «остается обыкновенно в скрытом состоянии, но время от времени проявляется в виде внезапных отклонений»; эти внезапные отклонения могут давать начало постоянным расам, их признаки иногда могут быть **полезными или нейтральными**; возникшие виды остаются неизменными, но могут продуцировать новые формы за счет новых отклонений; чем слабее борьба за существование, тем больше шансов на выживание уклонившихся форм; отбор отсекает вариации и не способствует возникновению новых форм.

Эдвард Коп (1840–1897). Основная идея Э. Копы – о различном происхождении видов и родов. Если происхождение видов связано с естественным отбором, то родов – не связано и определяется в процессе зародышевого развития ускорением или замедлением эмбриогенеза. Появление родовых признаков в онтогенезе происходит раньше видовых. Видовые особенности вырабатываются медленно при действии отбора. Неоламаркизм Э. Копы (автогенез) – внутреннее стремление организмов. Различал прогрессивную и ре-

грессивную эволюцию. Сформулировал **учение о неспециализированности: высоко развитые, или специализированные, типы одного геологического периода не являются предками типов следующих периодов, а последние происходят всегда от малоспециализированных типов предшествующих времен.** В любой филогенетической ветви с возрастом специализация прогрессивно возрастает, и, согласно учению о неспециализированности, к дальнейшему развитию способны только организмы, не обладающие специализацией. Это учение Э. Копы, как показывает современная наука, справедливо.

2.3. XX век

Хуго Де Фриз (1848–1935) выделил две формы изменчивости: флуктуирующую и мутационную. **Сформулировал положения, названные мутационной теорией:** новые элементарные виды возникают внезапно, без переходов; виды вполне постоянны с момента возникновения; новые формы появляются в большом числе особей, некоторые из форм становятся видами, другие – ретрогрессивными разновидностями; мутационная изменчивость не связана с флуктуационной и независима от нее; мутации происходят во многих направлениях, и способность к мутациям наступает периодически. **Отбор не приводит к возникновению видовых признаков.** Виды благодаря естественному отбору могут только исчезать. **Единственным источником видообразования является мутационная изменчивость.**

Лев Семенович Берг (1876–1950). Резко критиковал дарвиновское положение об эволюции посредством отбора. Создал направление **номогенез** – эволюция на основе закономерностей (по Ч. Дарвину – эволюция на основе случайностей). Понятие **целесообразность** по Ч. Дарвину определяется как результат отбора случайно полезных уклонений. Л. Берг определил целесообразность как основное далее не разложимое свойство живого (как раздражимость, сократимость, размножаемость, трофика (питание)). Целесообразным он называет все, что ведет к продолжению жизни особи или вида, нецелесообразным – все, что укорачивает жизнь. Для осуществления целесообразности организм обладает приспособлениями. Реагирование живых существ не всегда целесообразно. Извращение инстинктов (лет бабочек на огонь, истребление самкой своего потомства, половое влечение к своему полу). Имманентную целесообразность Берг понимал как способность клеток и организмов к саморегуляции, гармоничному росту и взаимодействию частей. Основные

закономерности эволюционного развития живых форм, по Л. Бергу: 1) автономные, свойственные организму, не зависящие от внешней среды, направленные изменения онтогенеза; 2) внешние воздействия среды (географического ландшафта). Взаимодействие этих «аспектов» развития (гармоничное сочетание «внутреннего» и «внешнего») и определяет сущность эволюционного процесса. Первая закономерность демонстрирует параллелумы, конвергенцию, полифилетизм. Л. Берг выявил **принцип «филогенетического ускорения», или «предварение» признаков** (у личинок асцидий имеются признаки, характерные для позвоночных: хорда, спинальный ганглий, жаберные щели и др.).

Люсьен Кено (1866–1951) – **основатель теории преадаптации:** приспособленность вида – не результат постепенного отбора по Ч. Дарвину, а реализация предсуществующих особенностей организации вида при случайном попадании его в среду, отвечающую этим

особенностям. Ранее безразличные или даже вредные мутационно возникшие признаки могут в новых условиях среды дать их обладателям реальное преимущество. К важнейшим факторам эволюции, осуществляющейся путем преадаптации, Л. Кено относил специализацию, смену функций и особенно местообитаний. Естественному отбору он отводил лишь роль «сита», пропускающего в новую среду только преадаптированные формы.

Алексей Николаевич Северцов (1866–1936). Основные труды посвящены установлению закономерностей эволюции и проблемам онтогенеза. Применил сравнительно-эмбриологический метод исследования. Из обобщений наиболее известна его **теория филэмбриогенезов**, согласно которой изменения органов, происходящие в эмбриональном развитии, являются причиной изменения этих органов у взрослых животных в процессе их эволюции. Собрал ценный фактический материал по историческому развитию позвоночных животных и обосновал гипотезу происхождения низших позвоночных. Разработал теорию о четырех типах эволюционного процесса:

ароморфоз, идиоадаптация, ценогенез, общая дегенерация. Считал, что единственной причиной филогенетических изменений является изменение среды.

Иван Иванович Шмальгаузен (1884–1963). Развивал учение А.Н. Северцова о прогрессивном эволюционном развитии и роли естественного отбора в эволюции, существенно расширил число типов эволюционного процесса (ароморфоз, алломорфоз, теломорфоз, гиперморфоз, катаморфоз, гипоморфоз). Пытался разработать единый механизм микро- и макроэволюции и показал историческую обусловленность адаптивных модификаций, которые при постоянстве внешних условий постепенно заменяются сходными по фенотипическому выражению мутациями. В книге «Теория стабилизирующего отбора» (1946) объяснил механизм автономизации онтогенеза от случайных колебаний среды и сформулировал ряд генетико-эволюционных концепций: о мобилизационном резерве наследственной изменчивости и условиях его вскрытия, об адаптивной норме популяции, о целостности фенотипа как единице действия отбора.

Рихард Гольдшмидт (1878–1958). Будучи убежденным дарвинистом в итоге своих исследований пришел к антидарвинизму: внутривидовая изменчивость не ведет к образованию новых таксонов, а естественный отбор способен лишь устранять неудачных мутантов. Его широко известная книга «Материальные основы эволюции» (1940) в основном посвящена генетическим причинам макроэволюции. По определению Гольдшмидта, микроэволюция через накопление микромутаций – это процесс, который ведет к диверсификации строго в пределах вида и обычно осуществляется для адаптации вида к особым условиям, существующим на видовой территории. Внутривидовые различия носят обычно клинальный характер, а подвиды и расы на самом деле не являются ни зарождающимися видами, ни моделью для возникновения видов. Р. Гольдшмидт ввел понятие о системных мутациях и макромутациях как особенного рода наследственных конфигурациях, затрагивающих всю систему генотипа (reaction system) и не сводимых к изменениям отдельных локусов. Он постулировал, что для видообразования важны не отдельные мутации, а реорганизация целостной системы генов, управляющих развитием. Целостная онтогенетическая система, по Р. Гольдшмидту, может изменяться за счет особенного типа наследственных конфигураций, системных мутаций либо макромутаций, затрагивающих ранние этапы развития и характер эндокринно-гормонального статуса. Р. Гольдшмидт разграничил понятия микро- и макроэволюции и выдвинул гипотезу о том, что макроэволюция связана с особым типом наследственных изменений, регулирующих ранние этапы эмбриогенеза.

Отто Шиндевольф (1896–1971) предложил теорию типострофизма. По Шиндевольфу, в развитии группы организмов высокого таксономического уровня наблюдаются три фазы: типогенез, типостаз, типоплиз. Первая – это фаза взрывного формообразования. Например, скачкообразно, без переходов, возник «тип лошади». На это событие естественный отбор не оказывал никакого влияния. Об этом можно судить по тому, что действенность естественного отбора требует больших промежутков времени, а также по тому, что признаки типов нейтральны. После появления типа происходит его постепенное развитие – типостаз. Типостаз является скорее выявлением заложенных в типе возможностей, а не созданием нового. На стадии типостаза наблюдается ортогенез, т.е. самопроизвольное развитие без участия естественного отбора. В конце концов типостаз переходит в типоплиз – старение и смерть таксона.

Джордж Симпсон (1902–1984) – палеонтолог, ввел в 1949 г. термин «синтетическая теория эволюции», обозначающий теорию, объединившую принципы наследования, выраженные в законах Г. Менделя и эволюционном учении Ч. Дарвина. Им были предложены вошедшие в науку термины «квантовая эволюция», «адаптивная зона»,

«филетическая эволюция», «мегаэволюция». Квантовая эволюция впервые выделена Дж. Симпсоном (первое упоминание в *Science*, 1941). Сам термин «квантовая эволюция» связан со скоростью эволюционных превращений при переходе популяции к новому состоянию

(квантовый эффект). Принципиальные особенности этой формы эволюции связаны со сменой адаптивной зоны, переходом группы в новую зону, наличием преадаптивной фазы и прерывистостью. Дж. Симпсон считал квантовую эволюцию преобладающим способом возникновения высших таксонов – семейств, отрядов, классов.

Сергей Сергеевич Четвериков (1880–1959). Его работы и особенно основной труд «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики», опубликованный в 1926 г., легли в основу синтетической теории эволюции.

Сьюэлл Райт (1889–1988) – американский генетик, эволюционист и статистик. Совместно с Р. Фишером и Дж. Холдейном создал математический аппарат популяционной генетики. Открыл коэффициент инбридинга и разработал методы его расчета. Распространив эту работу на популяции, пришел к модели дрейфа генов, которая стала важной частью синтетической теории эволюции. В конце своей долгой жизни отошел от постулатов синтетической теории эволюции, и его последние работы показали приверженность к сальтационизму.

Феодосий Григорьевич Добржанский (1900–1975). В 1937 г. выходит его работа «Генетика и происхождение видов» (*Genetics and the Origin of Species*), ставшая одной из главных по синтетической теории эволюции. Он показал роль мутаций как источника наследственной изменчивости, роль хромосомных перестроек, размах и виды изменчивости в природных популяциях, естественный отбор, происхождение видов в итоге постепенного развития изолирующих механизмов при видообразовании.

Эрнст Майр (1904–2005) разрабатывал концепцию биологического вида. Его работа «Систематика и происхождение видов» (1942) оказала существенное влияние на развитие синтетической теории эволюции, явившейся синтезом генетики и дарвинизма.

Тема 3. Основные свойства и организация жизни

3.1. Жизнь как форма существования материи

Роль углерода и других химических элементов и появление воды в предбиологической эволюции. Условия возникновения сложных молекул, синтез аминокислот, нуклеотидов, сахаров; условия самозарождения жизни: возникновение «хиральной» чистоты макромолекул, возникновение полинуклеотидов и полипептидов, появление катализаторов и мембранных структур; роль коацерватов и глинистых минералов. Системные свойства живого – дискретность и целостность. Элементарный молекулярно-генетический уровень организации жизни: конвариантная редупликация (матричный принцип). Мутации – основа эволюции жизни, нуклеиновые кислоты и белки – основа всех жизненных форм. Биохимическая универсальность жизни на Земле – доказательство единства происхождения

жизни: 1) сходство процессов биосинтеза белков, окисления, гликолиза, распада жирных кислот, направленный перенос специфических веществ через клеточные мембраны; 2) сходство клеточных структур и процессов (ядро и цитоплазма, органеллы – митохондрии, хлоропласты, митоз и мейоз); 3) сходство строения хлорофилла (растения), гемоглобина (позвоночные), гемоцианина (беспозвоночные), серологическое сходство крови разных таксономических групп животных; явление гомологии генов, органов и систем.

3.2. Гипотезы возникновения жизни на Земле

Самозарождение – традиционное (Аристотель, Ж.-Б. Ламарк) и его опровергатели (Ф. Реди, Л. Пастер).

Химическая эволюция – гипотеза А. Опарина (1924). Основана на постулатах: восстановительная атмосфера первичной Земли; водород доминирует в звездах; углерод обнаружен в спектрах комет (восстановленные – CH); углеводороды – в метеоритах; в

атмосферах Юпитера, Сатурна и вулканических газах Земли – аммиак; кислород Земли – продукт Земли (фотосинтез растений и (или) продукт минерала майорита). Д. Бернал (1951) – *жизнь зародилась в глинистых структурах*, которые адсорбируют необходимые для жизни молекулы и распределяют (изолируют) их в слоистой структуре за счет статических электрических зарядов и копируют мутации кристаллических систем в прилегающих слоях (своеобразная «генетическая» память). Существует гипотеза океанического происхождения жизни на Земле. В условиях огромного давления химизм среды совершенно иной (бескислородные, сернистые процессы).

Гипотеза панспермии (С. Аррениус) – «зародыши жизни» блуждают в Космосе и, попадая в благоприятные условия, дают начало жизни. Все живые существа во Вселенной – химически родственны.

Направленная панспермия (Ф. Крик, Л. Оргел) – разумные существа с другой звезды «доставили» на Землю жизнь в простейшей форме (микроорганизмы).

3.3. Методы изучения истории жизни на Земле

Прямыми доказательствами эволюции жизни на Земле являются данные палеонтологии. Ископаемые остатки организмов, населявших Землю, дали огромную информацию о характере и этапах прогрессивной эволюции растений и животных.

Возраст верхних слоев Земли определяется *изотопным методом* по содержанию продуктов радиоактивного распада в минералах: уран-свинцовый (период полураспада ^{235}U – 713 млн лет); калий-аргоновый (период полураспада ^{40}K – 1,3 млрд лет). Возраст молодых (горных) пород (до 60 тыс. лет) определяют по содержанию радиоактивного углерода ^{14}C с периодом полураспада 5 730 лет.

В палеонтологии также используется *метод руководящих ископаемых*. Останки живых организмов могут сохраниться при быстром попадании в бескислородную среду, недоступную для разложения (например, в ил, глину и др.), после чего происходит постепенное замещение кальция в теле организма минеральными веществами из среды. Этот процесс завершается образованием отпечатка организма (или его части) в камне – *окаменелости*. Возраст самых древних ископаемых – *прокариот* – составляет около 3,8 млрд лет (найлены в отложениях комплекса Итсек Гнейс в Гренландии). Древнейшие *эукариоты* найдены в Западной Австралии в отложениях в возрасте около 2 млрд лет.

Около 550 млн лет назад появились твердые покровы и скелеты, годные для детального анализа. Для ряда осадочных слоев земной коры характерны ископаемые, которые отсутствуют в других слоях. Такие ископаемые растения или животные, жившие в определенную эру и исчезнувшие (вымершие), называют *руководящими ископаемыми*.

Древние *кордаитовые* найдены в слоях от 200 до 300 млн лет назад, *трилобиты* – от 220 до 600 млн лет назад, *аммониты* – от 70 до 220 млн лет назад. Первые *млекопитающие* – около 100 млн лет назад.

Датировка слоев с помощью руководящих ископаемых и метода радиоактивного анализа позволила выяснить возраст многих ископаемых. Эти методы имеют свои ограничения (рыба целакант, вымывание пород), но при комплексном применении дают достаточно

надежные результаты.

Геохимическое значение жизни, согласно учению о биосфере В.И. Вернадского, определяется ее сильным воздействием на все сферы Земли (изменялся состав атмосферы, литосферы, гидросферы). Глобальным результатом деятельности организмов явилось *образование почвенного покрова Земли*. Таким образом, живое вещество – активный фактор формирования биосферы и геохимической эволюции Земли.

3.4. Развитие жизни на Земле

Земля появилась около 4,5 млрд лет назад, но первые 700 млн лет ее существования не оставили нам никаких палеонтологических свидетельств, потому что примерно 3,8 млрд лет назад первичная кора была разрушена и переплавлена в мантии. Поскольку нет никаких объективных свидетельств самых первых этапов жизни на Земле (палеонтология пока не обнаружила «молекулярных» первоорганизмов), можно лишь опосредованно и экспериментально воссоздать события, происходившие около 4 млрд лет назад. Самые древние сохранившиеся осадочные породы имеют возраст 3,8 млрд лет. И в

этих породах уже присутствуют несомненные следы жизни. Начиная с возраста 3,5 млрд лет известны ископаемые остатки бактерий. Кольская сверхглубокая скважина (12 км 262 м) позволила выявить 14 видов окаменевших микроорганизмов возраста 2,8 млрд лет.

Первые этапы жизни на Земле: протобионты (> 3,5 млрд лет назад) – **первичные гетеротрофы** – питались органикой первичного «бульона» и перешли к хемосинтезу (анаэробная хемоавтортофия). Затем при истощении органики (около 3 млрд лет назад) возникла **автотрофия** (появление фотосинтеза). Изначально жизнь распределилась или возникла в двух формах: **архебактерии** (бескислородная среда, горячие вулканические источники); **эубактерии** (кислородная среда). Эукариоты (организмы с ядром и цитоплазмой) возникли около 2 млрд лет назад, гипотетически, на базе симбиоза эубактерий (предки цианобактерий, митохондрий, хлоропластов и др.) Они разделились на 4 царства: простейшие, грибы, растения и животные.

Основные черты эволюции растений: 1) постепенный переход от гаплоидной стадии (водоросли, мхи) к диплоидной (папоротники, голосеменные, покрытосеменные); 2) переход от наружного оплодотворения к внутреннему, редукция гаметофита и развитие спорофита, возникновение двойного оплодотворения; 3) дифференциация морфологии в связи с переходом к наземным условиям (образование корней, стеблей и листьев, сосудистой системы); 4) дифференциация системы опыления (насекомыми) и распространение семян и плодов (животными), усиление защиты зародыша.

Основные черты эволюции животных: 1) возникновение многоклеточности и усиление дифференцировки систем органов; 2) возникновение твердого скелета (наружного – у членистоногих и внутреннего – у позвоночных); 3) развитие центральной нервной системы (у позвоночных – формирование головного мозга и условных рефлексов, у насекомых – усложнение нервной системы и наследственное закрепление инстинктов); 4) развитие социального поведения у ряда ветвей животного царства.

3.5. Этапность эволюции и ее причины

Эволюция жизни на Земле имеет две основных особенности: во-первых, она проходила крайне неравномерно; во-вторых, по мере усложнения жизненных форм нарастала скорость эволюционного процесса. Неравномерность темпов эволюции организмов связана с существенными геохимическими преобразованиями, происходившими на Земле. Земля претерпела гигантские преобразования материков и климата. При этом жизненные формы непрерывно развивались во всех средах обитания: литосфере, гидросфере, атмосфере (табл. 2.1).

Таблица 2.1

Геохронология жизни на Земле

Эон	Эра	Период (система)	Время (млн лет назад)		Появление жизненных форм
			изотоп. датировки	«руково-дательные» ископаемые	
Фанерозой	Кайнозой	Четвертичный	~1,8	Млекопитающие (до 100)	Развитие рода Homo
		Неоген			Возникновение современных млекопитающих, формирование современных растений
		Палеоген			Расцвет млекопитающих и птиц
	Мезозой	Мел	~65	Аммониты (70 – 200)	Появление млекопитающих, развитие цветковых растений, насекомых. Вымирание многих рептилий
		Юра	~140		Возникновение покрытосеменных растений и птиц. Обилие рептилий на суше, в воде и воздухе
		Триас	~200		Расцвет голосеменных растений. Распространение рептилий
	Палеозой	Пермь	~250	Кораллитовые (200 – 300)	Появление голосеменных растений. Распространение рептилий
		Карбон	~290		Появление летающих насекомых, возник. рептилий. Расцвет амфибий
		Девон	~350	Трилобиты (220 – 600)	Возникновение насекомых и амфибий. Расцвет рыб, появление наземных растений
		Силур	~400		Выход беспозвоночных и растений на сушу
		Ордовик	~440		Появление позвоночных животных. Морские водоросли
		Кембрий	~500		Появление высших растений. Развитие беспозвоночных
		Венд	~570		Появление беспозвоночных: кишечнополостных, иглокожих и членистоногих
Протерозой	Рифей		~650		Появление многоклеточных растений и животных.
		Карелий	~1650		Развитие низших растений (сине-зеленые, зеленые водоросли).
Архей			~2500		Появление эукариот.
			Более 3500 (до 4500)		Протобионты (архебактерии, эубактерии, цианобактерии). Первое появление жизненных форм

Формирование континентов началось в раннем Архее, когда было около 5% континентальной коры, а к среднему Протерозою – уже 95%. В результате создавались новые условия жизни (появление крупномасштабного апвеллинга, усиление циркуляции биогенных элементов и др.). Это привело к росту продуктивности фитопланктона, фотосинтетики изымали из атмосферы углекислоту, а углерод откладывался в виде органики и карбонатов; снижался парниковый эффект, и начались периодические крупные оледенения. Распространение гетеротрофов в Архее неизбежно истощало среду с абиогенно синтезированными питательными веществами, **шло накопление в атмосфере свободного водорода**, с которым была связана активность фотосинтетиков Протерозоя. В течение почти миллиарда лет происходило осаждение в океане кремния и железа. Многие автотрофы ли-

шились свободного водорода, что повлекло их массовую гибель.

Окислительные функции биосферы в Протерозое стали определяющими. Наступило время окисленного водорода. Появился замкнутый цикл воды на Земле. Возникновение эукариот (~ 2 млрд лет назад) совпадает с формированием железного ядра

Земли и комплексом катастрофических перемен в литосфере, гидросфере и атмосфере. Произошло резкое повышение рН морской воды (от 3–5 в конце Архея до 7–8 в начале Протерозоя). Содержание кислорода в это время было достаточным для развития эукариот, которые увеличивали сложность своей организации в ответ на усиление оксигенации среды.

Создание мембранной системы защиты метаболических путей, и, соответственно, контролируемой внутренней среды, привело к возникновению многоклеточности. Появился наиболее древний и низкоорганизованный тип многоклеточных – губки. Эти первичные многоклеточные еще не образуют тканей, их клетки слабо дифференцированы и способны к взаимной трансформации. В течение сотен миллионов лет почти никаких изменений не происходило. Эукариоты до конца Протерозоя (0,6 млрд лет назад) не становились доминирующими формами, что, возможно, было следствием их подавления разнообразными токсинами высокоразвитых прокариот.

Линия развития настоящих многоклеточных начинается с типа кишечнополостных примерно 600 млн лет назад. При этом в кембрийских слоях (слои, датированные примерно 570–520 млн лет назад) различные типы многоклеточных организмов во множестве «вдруг» появляются сразу, причем в необыкновенном изобилии и разнообразии (так называемый «кембрийский взрыв»).

Около 540 млн лет назад, в начале кембрийской эпохи, на Земле произошло уникальное событие – внезапно и почти одновременно возникло множество новых биологических форм, ставших предшественниками важнейших типов современных организмов вплоть до

человека. Найденные в этом слое живые организмы имеют такие развитые и сложные физиологические системы, как глаза, жабры и система кровообращения. Наиболее удивительно то, что во время кембрийского взрыва одновременно появляются все существующие сегодня типы многоклеточных животных с громадным разнообразием тканей, органов и систем органов. Появление новых форм жизни произошло почти одновременно, в течение трех-пяти миллионов лет. В геологических масштабах времени это совершенно ничтожный срок — он составляет всего одну тысячную от общей длительности эволюции, что и заставило назвать этот эволюционный скачок «кембрийским взрывом».

В начале кембрия впервые возникли многоклеточные организмы современного типа, сложились все основные характеристики тех «планов строения Ж. Кювье», по которым данные организмы развиваются до сих пор, были заложены предпосылки будущего выхода

этих организмов из морей на сушу и завоевания ими всей поверхности Земли. С тех пор, за более чем 500 млн лет, на Земле не появилось ни одного нового типа (принципиально иного строения тела) животных. Различные типы беспозвоночных – кишечнополостные, членистоногие, моллюски, иглокожие – весьма существенно отличаются друг от друга планами строения тела; при этом связующие «звенья» между ними напрочь отсутствуют, и ни один класс ископаемых беспозвоночных не связан с другим какими бы то ни было промежуточными формами.

Среди гипотез, предложенных для объяснения кембрийской загадки, наиболее серьезными являются две.

1. «Кислородная» гипотеза основана на предположении, что появление многоклеточных организмов было связано с резким увеличением содержания кислорода в атмосфере и гидросфере. Преодоление «кислородного рубежа», т.е. скачкообразное повышение уровня

кислорода в атмосфере до нынешнего 21%, могло стать основной причиной кембрийского взрыва.

2. Гипотеза резкого поворота Земной оси (почти на 90°), в результате чего основные материки Земли сменили свое прежнее местоположение у полюсов на нынешнее, что и было причиной быстрого накопления кислорода в атмосфере Земли. Материковые плиты

Австралии и Америки, находившиеся прежде в районе полюсов, совершили этот поворот и перемещение к экватору за какие-нибудь 15 млн лет – срок в геологических масштабах ничтожный (три десятитысячных общего возраста Земли). Быстрое перемещение материков могло привести к закрытию одних и образованию других водных бассейнов – единственных тогда ареалов жизни, к изменению океанских течений, резким переменам климата и другим катастрофическим явлениям. Все эти катастрофы должны были дать толчок к появлению новых форм жизни, приспособленных к изменившимся условиям. Именно такое быстрое возникновение новых форм и было характерно для «кембрийского взрыва».

Резкие тектонические сдвиги и перемещения материков произошли в самом начале кембрийской эпохи. Видимо, они были причиной убыли углекислоты. Такие сдвиги привели к раздроблению океанов на менее крупные и к тому же замкнутые водоемы – моря и озера, а это должно было уменьшить интенсивность циркуляции воды. Органические останки водорослей вместе с их углеродом оставались на морском дне и не поднимались к поверхности, где их могли бы разлагать бактерии. Тем самым углерод выходил из кругооборота, позволяя синтезированному водорослями кислороду быстро накапливаться в атмосфере. Эукариотам помогло похолодание, при котором продуктивность прокариот резко падала.

В период между 850 и 550 млн лет назад Земля претерпела серию 4–5 оледенений. Самое суровое из них – Варангерское (650– 620 млн лет) – предшествовало первому массовому появлению многоклеточных животных. Холодные, богатые кислородом воды

создавали благоприятные условия для многоклеточных гетеротрофов, которые достигали больших размеров. Первые многоклеточные животные были активными хищниками (полипы, медузы). В раннем Палеозое (~ 550 млн лет назад) морские беспозвоночные, защитные покровы которых состояли из фосфора, кальция и кремния, способствовали накоплению карбонатов и силикатов. В позднем Палеозое расцвет наземной флоры привел к формированию в земной коре огромных масс органического углерода. Периоды мощного биогенного осадкообразования, характерные для Палеозоя, постепенно стихали к Кайнозою. Известно, что ледниковым эпохам предшествует накопление отложений каменного угля или горючих сланцев. Во время бурного расцвета водорослей (венд), наземной растительности (карбон) и покрытосемянных растений (палеоген) накапливалось колоссальное количество органики, и, соответственно, углерод из атмосферы переходил в осадочные породы. Теплоотдача Земли резко увеличивалась, что приводило к оледенениям. Такие глобальные катастрофы (биогенного происхождения) имели важные последствия. После Вендского оледенения «расцвели» беспозвоночные (все главные группы); после Пермо-Карбонового оледенения – рептилии, а после Неогенового – род Ното.

3.6. Преобразования материков и климата

В конце триасового периода Пангея начала раскалываться на два суперконтинента: северный – Лавразию, южный – Гондвану. Гондвана, в свою очередь, разделилась на Южноамерикано-африканский континент, Австралию вместе с Антарктидой и огромный остров, который много лет спустя «причалит» к Азии, образуя Индостан (рис. 2.1.).

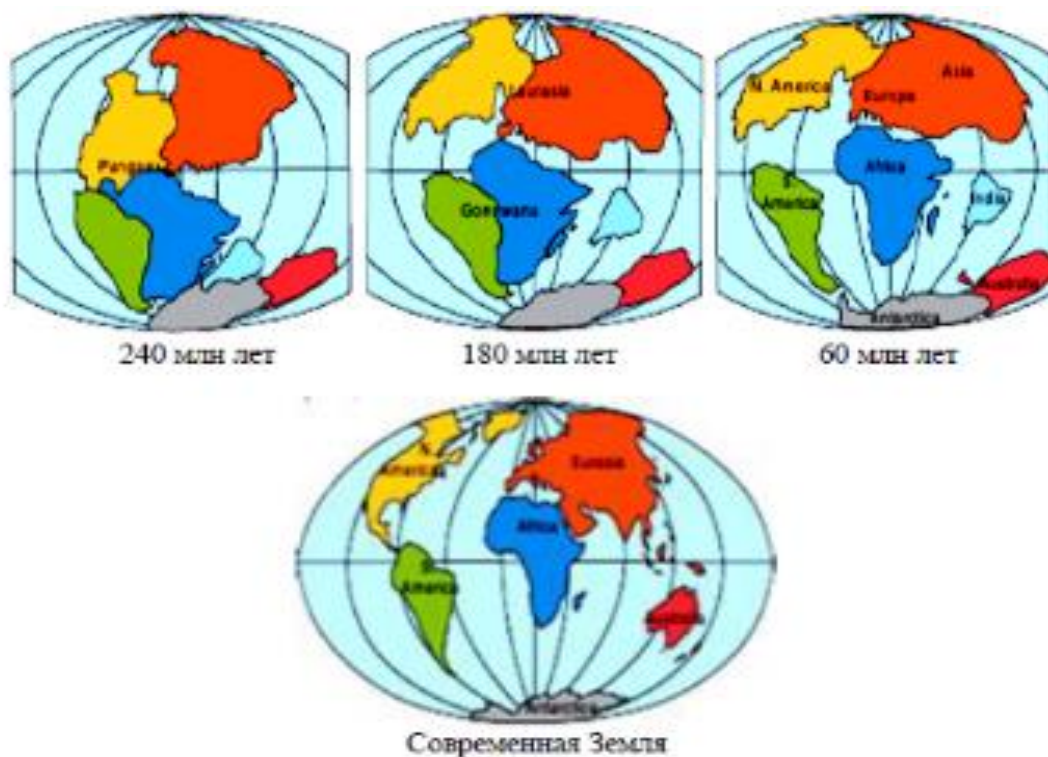


Рис. 2.1. Преобразования материков

В конце юрского периода Лавразия начинает раскалываться на Северную Америку и Евразию. Но Южная Америка и Африка (вместе с Мадагаскаром) еще образуют монолит. Следы этого былого единства сохраняются в современной фауне. Таковы ящерицы-игуаны Мадагаскара и Южной Америки, многочисленные сомовые и хараценовидные рыбы Южной Америки и Африки. Ближайший родственник африканской шпорцевой лягушки (*Xenopus*) (строго говоря, это не настоящая лягушка) – суринамская жаба (*Pipa*), вынашивающая на спине развивающиеся икринки.

В конце мела расположение материков начинает приближаться к современному: возникает Атлантический океан и начинает намечаться разрыв между Австралией и Антарктидой. Мадагаскар отрывается от Африки и становится заповедником древних форм. Индостан движется на север, чтобы в конце концов, столкнувшись с Азией, закрыть древнее море Тетис и породить Гималаи. Но Лавразия еще не разделилась окончательно, и обмен видами между Старым и Новым Светом продолжается.

3.7. Биogeография

Сравнение флор и фаун позволяет проанализировать общий ход эволюционного процесса в глобальном масштабе. Рассмотрим несколько примеров сходства и различия фауны отдельных территорий с эволюционной точки зрения. Так, наблюдается большое сходство фаун Северной Евразии, Северной Африки и Северной Америки. Фауна млекопитающих, характерная для Восточной Европы, сохраняется в основном такой же и за Уралом – в Северной Азии. Это объясняется тем, что на всей огромной территории Северной Евразии нет особых преград для расселения крупных и средних по величине млекопитающих. Фауна млекопитающих Северной Африки очень близка к таковой Северной Азии, и различие не превышает, как правило, родового ранга. Для фауны Северной Америки, так же как и для фауны Северной Евразии, характерны такие млекопитающие, как лоси, куницы, норки, россомахи, белые медведи, пищухи, летяги, бурундуки, сурки, суслики и многие другие близкие формы. Сходство фауны рассматриваемых территорий определяется

тем обстоятельством, что в то время существовал широкий Берингов «мост» между разделенными ныне континентами Евразия и Северная Америка. Всего лишь миллион лет назад, как показывают палеогеографические данные, эти континенты были связаны друг с другом.

Принципиально иная картина наблюдается при сравнении млекопитающих Северной и Южной Америки. Несмотря на большую территориальную близость этих континентов, различия между фаунами оказываются огромными. Если при сравнении фауны млекопитающих Северной Америки и Северной Евразии мы обнаруживаем в Северной Америке только три эндемичных семейства, то в Южной Америке – более 10, а число эндемичных родов достигает 80%. Только здесь живут ленивцы (*Bradypodidae*), муравьеды (*Myrmecophagidae*), броненосцы (*Dasypodidae*) – представители отряда неполнозубых млекопитающих. Не меньшие отличия и орнитофауны Южной Америки.

Такое своеобразие животного населения этой части планеты объясняется тем, что на протяжении десятков миллионов лет Южная Америка была полностью изолирована от остальных континентов. Несколько раз возникавший узкий Панамский перешеек не мог обеспечить широкого обмена фауной. В сходном положении оказалась и Австралия: на протяжении более 120 млн лет она не соединялась с другими материками. За это время на австралийском материке развились сумчатые и клоачные млекопитающие. В современной фауне Австралии можно выделить как бы четыре этапа вселения: на первом этапе туда проникли (или сохранились?) сумчатые и однопроходные (*Monotremata*), давшие к настоящему времени множество разнообразных видов, родов, семейств. На втором этапе, во время одного из сильных понижений уровня Мирового океана (несколько миллионов лет тому назад), по возникшему тогда сухопутному мосту из Южной Азии туда проникли некоторые грызуны. К настоящему времени эти грызуны представлены 26 видами мышей, а также шестью эндемичными родами (бобровые мыши, цепкохвостые крысы, тушканчикообразные крысы и др.). Третий этап вселения млекопитающих в Австралию – дикая собака динго (*Canis dingo*), попавшая на континент, видимо, вместе с человеком несколько десятков тысяч лет назад. Наконец, уже в наше время в Австралию с помощью человека попали и хорошо прижились кролики, олени и некоторые другие млекопитающие.

Тема 4. Происхождение и прогрессивная эволюция генетических систем

4.1. Молекулярный уровень жизни

При возникновении жизни на Земле согласно монофилетической схеме изначально возникли организменный и популяционно-видовой уровни жизни, и после образования двух и более первичных видов – экосистемный.

Под организмами понимаются все формы жизни (по возрастающей сложности: молекулы (прогеноты), прокариоты, эукариоты (одноклеточные и многоклеточные)). Появление **онтогенеза** (индивидуального развития) связано с появлением клеточных организмов (и, дискуссионно, прокариот). Основное свойство всякой жизни (и, возможно, единственное – первожизни) – **конвариантная редупликация**.

С 1980-х гг., когда были открыты каталитические (ферментативные) функции РНК, именно **РНК считается главным кандидатом на роль «первой молекулы жизни»**. Однако до сих пор химикам не удалось синтезировать рибонуклеотиды в среде абиогенно полученных предшественников РНК. Проблема появления у РНК способности к самовоспроизведению успешно решается: удалось подобрать несколько пар **молекул РНК с каталитической активностью (рибозимов)**, которые успешно реплицируются. Гипотеза РНК-мира продолжает получать подтверждения. Удалось доказать, что молекулы РНК выступают катализаторами не только трансляции (синтеза белка по готовой матричной РНК), но и

сплайсинга. На стадии транскрипции в клеточном ядре на основе ДНК происходит синтез молекулы РНК, кодирующей определенный ген. У эукариот гены состоят из **экзонов** – кодирующих последовательностей, и **интронов** – некодирующих последовательностей.

При созревании РНК интроны вырезаются, а экзоны могут сшиваться обратно в разных сочетаниях. Этот процесс называется альтернативным сплайсингом. Его роль заключается в том, что один ген может кодировать несколько вариантов белков. Это повышает многообразие белков и компактность хранения генетической информации. Обычно разные варианты белков встречаются на разных стадиях развития организма или в разных тканях. Кроме самой матричной РНК (мРНК) в сплайсинге участвуют белки и малые ядерные РНК (микро-РНК), они формируют так называемую сплайсосому (от слова «сплайсинг» и греческого «сома» – тело). Еще один аргумент в пользу того, что микро-РНК катализируют сплайсинг, заключается в ранее доказанном сходстве между определенным типом микро-РНК и так называемыми интронами второй группы. Интроны второй группы – это молекулы РНК, рибозимы, обнаруживаемые в организмах представителей всех трех доменов живой природы (архей, бактерий и эукариот). Они способны к самостоятельному сплайсингу. Их ключевая роль обнаруживается во многих процессах, в особенности тех, что появились на ранних стадиях развития жизни. Близкие родственники таких каталитических РНК обнаруживаются во всех живых организмах, даже примитивных. Эти два факта укрепляют позиции теории РНК-мира, согласно которой в самом начале не было ни белков, ни ДНК, только РНК – и как хранилище генетической информации, и как катализаторы процессов жизнедеятельности.

Дарвиновская эволюция: конкуренция за субстрат привела к отбору среди разных паррибозимов тех, которые за счет спонтанных мутаций показали повышенную скорость размножения. При этом процесс идет без участия белковых ферментов.

Относительно недавно (2008) созданы искусственные протоклетки – пузырьки с липидной оболочкой, способные поглощать «пищу» (нуклеотиды) из окружающей среды и осуществлять репликацию РНК или ДНК. Протоклетки используют в качестве субстрата не олигонуклеотиды, а простые нуклеотиды, и обходятся без помощи белковых ферментов, но пока не способны осуществить весь цикл репликации РНК (только отдельные его этапы). И здесь, в эксперименте «начала жизни», не обошлось без «дарвиновской эволюции»: поведение протоклеток зависит от температуры – в тепле они активно «питаются», поглощая нуклеотиды из окружающей среды, а на холоде более активно используют эти нуклеотиды для матричного синтеза РНК. Подобные **простейшие генетические самовоспроизводящиеся системы (сайзеры)** после возникновения претерпевали прогрессивные эволюционные изменения. Возникновение триплетного генетического кода было **глобальным ароморфозом** – основой матричного биосинтеза белков, образуемых из 20 типов аминокислот.

4.2. Прокариоты

Первые клеткоподобные организмы – **прогеномы** – появились предположительно около 3,8 млрд лет назад на основе заключения сайзеров в липидные или протеиноидные микросферы. Сайзеры усложнялись, наращивая кодирующие единицы путем комбинаторного объединения матриц, что привело к возникновению **геномов**. На порядки возросла надежность хранения информации, а появление рекомбинации позволило геномам наращивать сложность не только за счет фиксации мутаций, но и посредством комбинаторики геномных блоков. Возникли и совершенствовались высокоточные системы репликации и репарации ДНК. Появились **прокариоты**, имевшие характерные черты организации: гаплоидность; пассивный механизм сегрегации хромосом, ассоциированный с мембраной; отсутствие хроматина; малый размер клеток; пиноцитоз – тип питания, связанный с наличием жесткого экзоскелета; отсутствие компартиментов и как следствие

диффузионный внутриклеточный транспорт без пространственного разделения метаболических процессов.

Элементарной единицей регуляции в бактериальных геномах является *оперон*. Преимущество оперонной транскрипции генов – взаимодействие белковых продуктов, оптимизирующих метаболизм. Возник *горизонтальный перенос генов*. Эти особенности прокариот определили вектор эволюции бактерий как *усложнение* не морфологии, а *метаболизма* (в том числе и путем формирования бактериальных сообществ).

В итоге, благодаря разнообразию их метаболитов, бактерии замкнули биогеохимические циклы, что стало основой формирования биосферы. Сформировались *метагеномы* – общие пулы метаболитов и генов, взаимодействующих друг с другом бактериями разных видов (или штаммов одного вида). Информационная емкость метагеномов может возрастать без увеличения размеров отдельного генома. В таких сообществах роль компартментов играют бактерии с разным метаболизмом. Это своеобразный «многоклеточный» организм. Однако, это условная «многоклеточность», так как в метагеноме отсутствовал централизованный (иерархически высший) уровень регуляции. Образование истинной многоклеточности на основе бактерий не произошло по следующим причинам: жесткая (оперонная) организация функционирования генома; малое количество генов для кодировки онтогенеза; экзоскелет, препятствующий межклеточным взаимодействиям.

Бактерии и археи значительно отличаются по белкам, причем археи ближе к эукариотам. Другие молекулярные параметры (механизмы репликации, инициация транскрипции) проявляли аналогичные качества.

4.3. Эукариоты

Эукариоты возникли около 2 млрд лет назад, а прокариоты до этого уже существовали около 2 млрд лет. Такая длительная эволюция первичных организмов определяется тем, что у них шла эволюционная «отработка» основных метаболических путей на основе мутационного процесса в структурных генах. Огромное значение для развития биосферы в целом имело возникновение и распространение одной из групп эубактерий – цианобактерий. Они способны осуществлять кислородный фотосинтез, и в результате их

жизнедеятельности в атмосфере Земли должен был появиться кислород в достаточно больших количествах. Появление кислорода в атмосфере определило возможность последующего развития растений и животных.

Домен эукариот очень рано, более чем миллиард лет назад, разделился на царства животных, растений и грибов. Грибы более близки к животным, чем к растениям. Наконец, небольшая группа слизевиков настолько своеобразна, что ее выделяют в отдельное

царство в надцарстве эукариот. По-видимому, многоклеточность возникла независимо у грибов, растений, кишечнополостных и других животных. У эукариот (особенно высших) эволюция осуществлялась значительно быстрее с огромными морфологическими эффектами, так как трансформации подвергались в основном регуляторные генетические системы на основе их «блочной» реорганизации за счет перестроек хромосомного аппарата и гетерохроматиновых модификаций.

Характерными особенностями эукариот, в отличие от всех прокариот, были: 1) исключительно низкая плотность белок-кодирующих последовательностей ДНК (у прокариот – около 95% геномной ДНК, у эукариот – около 5%); 2) появление хроматина (ДНК +белок), обеспечивающего несколько уровней укладки и упаковки ДНК и упорядоченную сегрегацию хромосом при клеточных делениях; 3) появление диплоидности и кроссинговера; 4) наличие хроматина обеспечило нуклеосомную организацию ДНК в хромосомах.

У эукариот возникла *экзон-интронная структура генов* (это – важнейший ароморфоз на молекулярном уровне), позволяющая увеличивать сложность генетических

программ регуляции экспрессии генов без существенного увеличения размеров геномов. Интроны не

являются инертной ДНК, они содержат регуляторные элементы: энхансеры, промоторы и т.д. Таким образом, у эукариот (особенно у многоклеточных) структурно-функциональная организация генома приобрела качественно более высокий уровень сложности, что обеспечило формирование *генных сетей* – групп координировано функционирующих генов, контролирующих развитие фенотипических признаков организма (молекулярно-генетических, биохимических, физиологических, морфологических, поведенческих и др.).

В отличие от прокариот, которые обладают широчайшим спектром метаболических путей, носящих биохимическую адаптивность, эукариоты имеют адаптации, связанные в основном

с морфологией и физиологией.

Прогрессивная эволюция эукариот, сформировавшихся симбиотическим путем, по-видимому, была предопределена тем, что их геном (в отличие от прокариот) был оформлен в виде настоящего клеточного ядра. При этом особенное значение имеет появление хроматина или гетерохроматина (комплекс ДНК–белок). Это было (наряду с появлением триплетного кода) глобальным ароморфозом – образованием принципиально новой регуляторной наследственной системы, лежащей в основе биологического прогресса. Такое впечатление складывается если оценить уже известные функции гетерохроматина, а их условно можно принять как не более 5% от реальных.

Появление хромосомного аппарата у эукариот привело к появлению принципиально новых типов мутаций, которые были связаны с изменениями в линейной структуре, количестве и пространственной организации хромосом (хромосомные, геномные и системные мутации). Все эти перестройки, помимо морфогенетического эффекта, обладают еще одним уникальным качеством – они, как правило, необратимы.

Именно это качество, по-видимому, предопределяет основной закон биологической эволюции – ее необратимость. В отличие от хромосомных перестроек, молекулярные мутации типа замещений нуклеотидов, как правило, обратимы, и поэтому у эукариот они не имеют большого макроэволюционного значения. По крайней мере, процессы видообразования у эукариот всегда сопряжены с перестройками хромосомного аппарата и модификациями гетерохроматина.

4.4. Мутационный процесс

Мутационный процесс является основой наследственной изменчивости и представляет элементарный эволюционный материал. *Под мутацией в общеприродном смысле понимается дискретное изменение наследственной информации особи.* Существуют разные типы мутаций: генные, хромосомные, геномные и системные. С эволюционной точки зрения важно различать мутации в соматических тканях и мутации в генеративных системах, именно последние – эволюционно значимы.

Генные мутации – изменения молекулярной структуры ДНК (реже РНК), возникающие в результате замен, вставок или выпадения (делеций) нуклеотидов. Эволюционно это самый первый тип мутаций, возникший у живых организмов как главное свойство жизни – *конвариантная редупликация*. Молекулярная эволюция связана с мутациями различных типов: делециями, дупликациями, заменой нуклеотидов. Генетический код – вырожденный, поэтому замена третьего нуклеотида не приводит к замене аминокислоты. Замена нуклеотидов в структурных генах мало связана с морфологической эволюцией, тогда как изменения в числе хромосом коррелируют с ней.

Концепция молекулярной нейтральной эволюции (М. Кимура, 1968) основывается на утверждении, что подавляющее число мутаций на молекулярном уровне носит

нейтральный по отношению к естественному отбору характер. Как следствие, значительная часть внутривидовой изменчивости (особенно в малых популяциях) объясняется не действием отбора, а случайным дрейфом мутантных аллелей, которые нейтральны или почти нейтральны. Согласно этой теории, значительное большинство всех фиксируемых в процессе эволюции мутаций являются относительно нейтральными; таким образом, фиксация возникает на основе случайного дрейфа. Из этой теории вытекает, что геномная последовательность эволюционирует равномерно, как по часам (в подтверждение исходной гипотезы молекулярных часов Э. Цукеркандля и Л. Полинга), при этом полезные мутации, подверженные естественному отбору, настолько редки, что ими можно с успехом пренебречь в целях количественного описания эволюционного процесса. «Нейтральная» концепция отнюдь не подразумевает, что естественный отбор не важен для эволюции. На самом деле теория подчеркивает, что доминирующим способом отбора является не дарвиновский позитивный отбор на основе адаптивных мутаций, а отсекающий (очищающий) отбор, который удаляет вредные мутации, в то же время допуская фиксацию нейтральных мутаций путем генетического дрейфа.

Главной эмпирической проверкой теории нейтральных мутаций является измерение постоянства скорости эволюционного процесса в семействах генов. Несмотря на то что зачастую можно наблюдать значительную дисперсию молекулярных часов, такие измерения с уверенностью показывают, что доля нейтральных мутаций среди зафиксированных и в самом деле весьма существенна. Теория молекулярной нейтральной эволюции противоречит *синтетической теории эволюции (СТЭ)*, поскольку однозначно утверждает, что большинство мутаций, зафиксированных в ходе эволюции, не подвержены дарвиновскому (позитивному) отбору. Важно отметить, что в ходе последующего развития «нейтральной» теории М. Кимура и другие показали, что те мутации, которые были почти нейтральными во время их фиксации, не были в то же время неважными для эволюции. Напротив, такие мутации составили резервуар вариаций (почти нейтральную сеть аллелей), который может использоваться естественным отбором в свете меняющихся условий среды, – феномен, важный как для микро-, так и для макроэволюции.

У гаплоидных организмов любая вновь возникшая мутация, имеющая фенотипический эффект, сразу проверяется естественным отбором и либо сохраняется, либо элиминируется. У диплоидных организмов с половым процессом судьба вновь возникшей мутации определяется ее свойствами: доминантность–рецессивность; пенетрантность–экспрессивность; адаптивность–нейтральность.

Генные мутации, и в частности наиболее распространенные среди них – замены нуклеотидов, принципиально отличаются от всех других типов мутаций тем, что они могут **повторно возникать** в одних и тех же генах. Второй важный аспект генных мутаций типа

замены нуклеотидов заключается в том, что *мутирование* может осуществляться в прямом и обратном направлении (аллель А мутирует в аллель а, и аллель а мутирует в аллель А). Обычно прямое мутирование встречается значительно чаще, чем обратное.

Частота возникновения генной мутации выражается числом гамет с определенной мутацией за одно поколение по отношению к общему числу гамет. У разных организмов частоты колеблются от 10^{-4} до 10^{-9} , а средняя частота составляет около 1×10^{-6} , т.е. 1 мутация на 1 млн генов. Этот уровень естественного мутационного процесса очень относителен. В природных популяциях дрозофил были отмечены всплески мутабельности отдельных генных локусов в сотни раз выше нормы. Выяснилось, что подобные всплески были спровоцированы встраиванием мобильного генетического элемента (МГЭ) вблизи конкретного генного локуса. Это резко повышало мутабельность локуса и появление большого числа аллелей.

Мобильные генетические элементы (МГЭ) были открыты в 1980-х гг. Е. Ананьевым, Г. Георгиевым, В. Гвоздевым в СССР и Д. Хогнессом в США. Сейчас они известны у многих организмов от прокариот до человека. МГЭ эукариот делятся на два класса: 1) ретротранспозоны – элементы, которые перемещаются, используя обратную транскрипцию,

причем на концах имеют длинные повторы (ретровирусные) или не имеют, но кодируют ген ревертазы (невирусные); 2) транспозоны, имеющие на концах короткие обращенные повторы и в середине – ген, кодирующий транспозазу.

МГЭ в случаях их активации внедряются в различные участки хромосом, вызывая не только высокую мутабельность локусов (Р-элемент), но и многочисленные разрывы хромосом и их перестройки (гибридный дисгенез). Но наиболее важным обстоятельством является то, что МГЭ затрагивают в основном генеративную систему клеток, создавая там нестабильность генома и провоцируя эволюционно значимые реорганизации.

Бытующее до сих пор представление о случайности мутаций требует серьезного пересмотра. На молекулярном уровне имеются жесткие ограничения по характеру спектра мутационных изменений в ДНК. Есть данные о конкуренции нуклеозидтрифосфатов (предшественников нуклеотидов) за место посадки на фермент. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. Вавилова подчеркивает параллелизм в возникновении однотипных мутаций в пределах семейства. Существуют данные о неслучайном распределении хромосомных разрывов по длине хромосом. Все эти и другие факты говорят о том, что мутации не случайны, а канализированы, но не жестко направлены. Случайность мутаций заключается только в том, что нарушение структуры ДНК может возникнуть в любом сайте (генном локусе).

Хромосомные мутации – изменения в структуре хромосом, возникающие вследствие перегруппировки, выпадения или добавления участков хромосом. Различают инверсии, транслокации, делеции и дупликации. Как уже отмечалось, в отличие от молекулярных мутаций (замены нуклеотидов), **хромосомные мутации уникальны по происхождению**. Повторное возникновение одной и той же хромосомной мутации практически исключено.

Геномные мутации – изменения в числе хромосом. Существуют кратные изменения в числе хромосом (полиплоидия, гаплоидия), уменьшение или увеличение числа отдельных хромосом (гетероплоидия, анеуплоидия, робертсовские слияния и др.). Возникновение полиплоидного организма происходит в течение считанных минут. Возникшая полиплоидная особь генетически изолирована от всех остальных особей вида. Часто полиплоидные особи оказываются более устойчивыми по отношению к действию экстремальных факторов внешней среды и получают широкое распространение в условиях, где родительская форма не выживает. Таким образом, новые особи, репродуктивно изолированные от остальных особей в популяции, могут возникнуть за одно поколение. Такой процесс мог лежать в основе возникновения полиплоидных видов в разных группах. Полиплоидные ряды видов известны для картофеля, белого клевера, люцерны, тимopheевки и других растений. Другой тип полиплоидии связан с гибридизацией (**аллополиплоидия**), объединением геномов сравнительно близких видов. Г. Карпеченко путем гибридизации капусты и редьки была синтезирована новая форма – редько-капуста (*Raphanobrassica*). Б. Астаурову удалось получить аллодиплоид двух видов шелкопряда: *Bombux mori* и *B. mandarina*.

Системные мутации – изменения в пространственной организации хромосом в интерфазном ядре – открыл В. Стегний в 1979 г. Системные мутации обнаружены в герминативных клетках двукрылых насекомых, обладают строгой видоспецифичностью. В своем происхождении они связаны с перестройкой хромоцентрального аппарата: изменяется структура хромоцентра (от локального до диффузного) вплоть до визуального исчезновения последнего; появляется (или исчезает) прикрепление центромерных, теломерных и латеральных хромосомных локусов к ядерной оболочке.

Типологию мутаций можно представить в виде двух схем (табл. 3.1, 3.2.).

Схема мутационных изменений

Типология изменений в геномах	Гены (генные мутации)	Хромосомы (хромосомные мутации)	Геномы (геномные и системные мутации)
Изменения в количестве наследственного материала	Делеции, дупликации	Делеции, дупликации	Дупликации (автополиплодия). Гетероплоидия (анеуплоидия)
Изменения в качестве наследственного материала	Замена нуклеотидов, трансдукция, инверсия, конверсия	Инверсии, транслокации	Объединение геномов (аллополиплодия), робертсоновские слияния. Архитектоника геномов. Реорганизация хромосомного центра

Таблица 3.2

Классификация мутаций



4.5. Величина генома и сложность организмов

Геномы различных многоклеточных организмов, от плоских червей до человека, находящиеся на гигантском эволюционном расстоянии, содержат весьма сходное количество функциональных генов (примерно 17 тыс. у червей, 14 тыс. у мухи дрозофилы и 22 тыс. у человека). Как видно из этих цифр, не существует корреляции между количеством функциональных генов и сложностью организма. Многие системы генов, найденные у примитивных медуз, также существуют и функционируют у человека, однако при этом полностью отсутствуют у насекомых (эти гены, вероятно, в процессе эволюции были утрачены). Кроме того, в то время как переход от одноклеточных к многоклеточным несет в себе существенные изменения в генах (появляется множество принципиально новых генов), разница между геномами различных многоклеточных, хотя эволюционное расстояние между ними огромно, существенно менее велика. В процессе эволюции многоклеточных гены дуплицировались, изменялись, но принципиально новые гены почти не появились.

В 60-х гг. XX в. цитогенетиками было обращено внимание на ту часть генетического материала эукариот, которая не кодирует белки. Ее стали называть по-разному – сателлитная, «эгоистическая», «сорная» или «бросовая» ДНК и т.п. Эта инертная и более простая по строению часть ДНК, состоящая преимущественно из совокупности

высокоповторяющихся последовательностей, объединена в блоки, называемые гетерохроматином. Не участвуя в биосинтезе непосредственно, гетерохроматин способен инактивировать соседние структурные гены и тем самым контролировать время появления в клетке тех или иных генных продуктов.

Как было показано выше, у прокариот преобладают структурные гены (~ 95% от геномной ДНК), тогда как у эукариот их часть составляет только ~ 5% от геномной ДНК. Величина геномной ДНК у прокариот ~ $0,5 \times 10^7$ пар нуклеотидов (около 4 500 генов), у эукариот от $1,3 \times 10^7$ до $1,3 \times 10^{11}$ пар нуклеотидов. Величина гаплоидного генома (С) у эукариот парадоксально не соответствует уровню сложности организмов: у амебы ~ 290 млрд пар нуклеотидов (максимум 670 млрд), у человека – максимум 250 млрд пар нуклеотидов.

4.6. С-парадокс

У эукариот была вскрыта феноменология, когда *величина гаплоидного генома С* была значительно выше у примитивных эукариот по сравнению с высокоорганизованными и ее назвали **С-парадоксом**. Наличие огромной «избыточной» ДНК, не связанной со структурными генами у эукариот, показало, что она состоит из многократно (тысячи и миллионы раз) повторенных коротких последовательностей ДНК, ничего не кодирующих. С-парадокс связан именно с этой «избыточной» ДНК, количество которой сильно варьировало у разных таксономических групп (рис. 3.1.). У двоякодышащих рыб, возникших около 400 млн лет назад, геном был в 10–15 раз больше, чем у млекопитающих, возникших около 100 млн лет назад. От амфибий к рептилиям геном уменьшился в 6 раз. Это одна сторона С-парадокса, касающаяся прогрессивной эволюции. Вторая: в пределах близких таксонов (родов, семейств) также отмечаются существенные вариации в величине геномов. В роде *Vicia* – 6-кратные изменения. В роде дрозофил – 2,5-кратные. У тритона геном в 7 раз больше, чем у шпорцевой лягушки (при этом число структурных генов у них примерно одинаково). Величина генома С коррелирует со степенью неблагоприятности климата. Повышение содержания ДНК – признак климатического (экологического, почвенного) неблагополучия.

Климатические параметры (температура, влажность, концентрация CO₂), важные для сосудистых растений, менялись в Кайнозой в неблагоприятную сторону. От теплого «оранжерейного» климата к холодному «ледниковому» происходила смена питания гетеротрофной сферы. Четырехкратное увеличение генома С – цена филогенетического адаптогенеза сосудистых растений к резкому похолоданию. Чем ниже температура, тем выше содержание ядерной ДНК в диплоидном наборе (Bennett, 1976). Виды флор умеренных и высоких широт имеют более высокие показатели величины генома С, чем виды тропиков.

Широтный ряд биоморф, как и ряд базирующихся на них биомов, адекватен широтному градиенту температуры. Это результат эволюции. Температура могла быть первым иницирующим фактором увеличения генома.

В-хромосомы. При обнаруженном С-парадоксе ДНК основного набора (А) хромосом и наличии широкого спектра полиморфизма в А-хромосомах по генетически инертным гетерохроматическим участкам еще более загадочным является выявление у многих организмов (около 1 800 видов животных и растений) дополнительных В-хромосом. Эти хромосомы представляют собой нормальные хромосомные образования с центромерой, теломерой и достаточно протяженными гетерохроматическими участками, состоящими в основном из плотно упакованной высокоповторяющейся ДНК. Известно, что большую роль избыточная ДНК играет в разнообразных процессах регуляции работы кодирующих генов. В-хромосомы возникают из хромосом нормального основного набора (А-хромосом). В-хромосомы – это частный случай вариабельности гетерохроматических участков, но только протекающей вне основного А-генома. С. Дарлингтон (1956) высказал предположение, что

В-хромосомы играют значительную роль в процессах видовой адаптации, тем самым обеспечивая вариации. Генетическая основа – изменение частоты рекомбинаций, так как В-хромосомы изменяют частоту и распределение хиазм в мейозе. Высокий полиморфизм по В-хромосомам характерен для широко распространенных видов мышей (*Apodemus*).

4.7. Диминуция хроматина

У эукариот отмечено еще одно феноменальное явление – **диминуция хроматина** (от лат. *diminutio* – уменьшение), в ходе которой при эмбриональном развитии некоторых многоклеточных животных (в основном беспозвоночных) **соматические клетки запрограммировано теряют часть генетического материала, присутствовавшего в зиготе и остающегося нетронутым в клетках зародышевой линии**. Явление диминуции хроматина было открыто у аскарид в 80-х гг. XIX в. выдающимся немецким биологом Т. Бовери. Диминуция хроматина наблюдается у некоторых представителей двукрылых насекомых, паразитических круглых червей (нематод), веслоногих ракообразных, а также миксиновых. Механизмы диминуции у различных организмов отличаются, но объединяет их то, что теряется в основном повторяющаяся и некодирующая ДНК и происходит это только в зачатках соматических тканей. Аналогичный процесс существует также у простейших, а именно у инфузорий, у некоторых из которых в ходе реорганизации вегетативного ядра (макронуклеуса) теряется значительная часть генетического материала, имеющегося в генеративном ядре (микронуклеусе) – аналоге клеток зародышевой линии многоклеточных животных.

В настоящее время диминуция хроматина обнаружена у многих видов копепоид *Cyclopoida* (*Copepoda*, *Crustacea*). Диминуцию хроматина у веслоногих рачков изучала в 1960-е гг. немецкая исследовательница З. Беерман, а также, начиная с 1980-х гг. – российские ученые А. Акифьев и А. Гришанин. Этот хроматин, как они показали, состоит из сателлитов (т.е. простых повторов и при С-парадоксе). Интересно, что у одного из близких видов циклопов диминуция хроматина составляет до 99% ДНК, а у другого (близкого по экологии) ее не наблюдается. Как и С-парадокс, диминуция хроматина – загадочное явление, не имеющее пока убедительного объяснения с точки зрения эволюционной значимости.

4.8. Принципы взаимодействия геном–среда

В терминах классической генетики не укладываются новые элементы генома эукариот, выявленные в последние 30–40 лет. М. Голубовский (1985) подразделил геном на две подсистемы – облигатных и факультативных компонентов (ОК и ФК), каждая из которых имеет свои особенности изменчивости. При этом, помимо мутационной изменчивости, он выделяет вариационную и эпигенетическую (эпигенную) формы наследственных изменений. **Облигатный компонент (ОК)** включает в себя структурные гены, локализованные в хромосомах, и органеллы цитоплазмы (прежде всего митохондрии).

Факультативный компонент (ФК) включает в себя последовательности ДНК и РНК, количество и топография которых могут свободно варьировать в разных клетках и у разных организмов. Сюда входят: 1) фракции повторенной ДНК (высокие повторы 105–107 раз, умеренные повторы 10–105 раз); 2) мобильные гены; 3) плазмиды; 4) псевдогены; 5) встроенные вирусы; 6) амплифицированные сегменты; 7) кольцевые ДНК и РНК; 8) В-хромосомы; 9) ДНК и РНК-цитобионты.

Между ОК и ФК осуществляется взаимодействие:

1) **переход ОК → ФК** в процессе амплификации;

2) *переход ФК → ОК*: инсерционные вставки мобильных генов и вирусные внедрения.

Важное методологическое значение для эволюционной биологии имеет концепция М. Голубовского (2000) *о взаимодействии среды, факультативного и облигатного компонентов генома* (рис. 3.2.).



Рис. 3.2. Пути возникновения наследственных изменений в природе в системе среда – факультативные элементы – облигатные элементы (см.: Голубовский М.Д. *Век генетики: эволюция идей и понятий*. СПб.: Борей Арт, 2000)

Различные факторы среды (прежде всего абиотические) оказывают влияние и на ОК, и на ФК. Но среда действует значительно эффективнее на ФК, где возможны массовые упорядоченные наследственные изменения. Воздействие среды на ОК значительно меньше (классические мутации возникают с частотой 1×10^{-6} на ген за поколение). Компоненты ФК после воздействия среды оказывают сильное воздействие на ОК, вызывая там мутации разных типов в высоких концентрациях.

Таким образом, вышеприведенная концепция *взаимодействия среды – ФК – ОК* объясняет быстрые (и в определенной степени направленные) изменения в *наследственной системе эукариот*, имеющие важное эволюционное значение.

4.9. Эпигенетические аспекты эволюции эукариот

Термин «эпигенетика» был определен для обозначения наследуемых изменений функции гена, которые не могут быть объяснены изменениями в последовательности генов. Анализ современных достижений генетики и биологии развития эукариот показывает, что прогрессивное эволюционное преобразование онто- и филогенеза осуществляется не за счет изменений генного состава организма, а связано с наследуемой дифференциальной экспрессией генов. Регуляция работы генетического аппарата может осуществляться по крайней мере на нескольких уровнях.

Первый уровень регуляции – это изменение нуклеотидной последовательности ДНК.

Эпигенетические модификации – модификации хроматина и ДНК, которые влияют на функцию генома, но не изменяют основную последовательность ДНК.

Эпигенетические модификации основаны главным образом на метилировании ДНК, модификации гистонов и регуляции микро-РНК. Метилирование ДНК, которое обычно включает добавление метильной группы к цитозину внутри CpG-динуклеотидов у животных, является известным эпигенетическим механизмом у эукариот. Метилирование ДНК широко представлено у позвоночных, причем метилируется 70–80% цитозинов.

Напротив, растения более похожи на большинство беспозвоночных, поскольку они обычно имеют мозаичные ДНК, характеризующиеся доменами сильно метилированной ДНК, чередующимися с доменами, которые являются свободными от метилирования. Наследуемость метилирования ДНК между животными и растениями различна. У млекопитающих деметилирование ДНК происходит как в зародышевой линии, так и в зиготе сразу после оплодотворения. У растений большая часть метилирования ДНК в CG и CHG последовательностях является стабильной во время мейоза и эмбриогенеза.

Модификация гистонов: ковалентное посттрансляционное изменение на остаток гистонов, включая ацетилирование лизина, метилирование и убиквитилирование, фосфорилирование серина, метилирование аргинина. Эпигенетические уровни регуляции в большей или меньшей степени функционируют опосредованно – через последовательности ДНК, связанные с гетерохроматином.

Гетерохроматином обогащены центромеры и теломеры хромосом, а также микрохромосомы, половые хромосомы и В-хромосомы. Гетерохроматин образует области, репрессирующие транскрипцию, и состоит, как правило, из повторенных последовательностей ДНК и специфического набора посттрансляционных модификаций гистонов и характерных белков.

Регуляция работы генетического аппарата может осуществляться посредством изменения структуры хроматина в трехмерном пространстве интерфазного ядра. Генетический материал, пространственно перемещенный к гетерохроматину, становится неактивным, что свидетельствует о важной роли гетерохроматиновых районов в формировании архитектуры ядра. Посттрансляционные модификации гистонов и ремоделинг хроматина, а также хромосомные и геномные мутации, регуляторно изменяющие функционирование генома, следует отнести ко второму эпигенетическому уровню. Еще одним уровнем регуляции генетической экспрессии является трехмерная организация хромосом в пространстве интерфазного ядра, который также можно отнести к эпигенетическому. Механизмы регуляции функционирования генома за счет пространственной реорганизации ядра представляют собой одну из главных проблем современной клеточной биологии.

Имеются сведения, что биоэлектрическая активность клеток в онтогенезе существенно модифицируется и, по-видимому, играет определяющую роль в регуляции процессов морфогенеза. Биоэлектрогенез клеток определяется электрическими взаимодействиями между высокоупорядоченными молекулярными и надмолекулярными структурами и прежде всего – ядрышком и доменами хроматина. Пространственная организация этих систем во взаимодействии с ядерной мембраной представляет морфофункциональные особенности того или иного клеточного типа. Вместе с тем эта упорядоченность имеет динамическую основу. Показано, что ядрышки и домены хроматина испытывают криволинейные флуктуации и определяют ядерное вращение, которое происходит скачкообразно с периодами стационарности и изменением направления. Структурные модификации хроматина (конденсация–деконденсация) хорошо описываются в терминах электрических взаимодействий. Внешние воздействия (гормональные, температурные) оказывают влияние на электрокинетические характеристики хроматина, ядрышек и целых ядер. Показано также, что внешние электромагнитные сигналы могут существенно стимулировать синтез РНК, как и повторное прохождение определенных стадий морфогенеза при регенерации.

В эволюционном плане гетерохроматин является наиболее изменчивой частью генома и связан как с микроэволюцией, так и с видообразованием. Понятие эволюционного потенциала, учитывающего данные молекулярной генетики и феномен С-парадокса, получило разработку в работах В. Бердникова (1981, 1990). Кривые распределения числа видов в зависимости от величины генома для любых крупных монофилетических групп имеют резко асимметричный характер. При различии в величине генома в 10–50 и более

раз преобладают виды с относительно небольшим геномом, а виды примитивные неспециализированные имеют, как правило, большие геномы.

Специализация, радиация видов сопровождаются сбросом ДНК. В. Бердников представляет следующий сценарий связи автогенетических событий с регулярными зафиксированными в палеобиологии и палеогеологии катастрофами. Принимается за постулат, что видообразование связано не с изменением в структурных генах или их числе, а с изменением системы их онтогенетической регуляции.

Характер регуляции генов может определяться изменением генного окружения при разного рода взаимодействиях облигатных и факультативных элементов. Сюда относится и давно установленный эффект положения генов. Процесс наращивания величины генома, появления избыточных неинформативных блоков повторов, образующих гетерохроматин, – имманентное свойство молекулярной генетической системы. Он ведет к увеличению размеров ядер и клеток, замедлению клеточных процессов, и в более общем плане – к понижению скорости переработки энергии окружающей среды. Это инадаптивные свойства. Однако после очередной геологической (экологической) катастрофы и периода массового вымирания высвобождаются экологические ниши и выжившие виды с большим геномом оказываются эволюционно перспективными. Отбор в «сторону более эффективного использования свободной энергии экологического пространства» сопровождается сбросом избыточной факультативной ДНК или изменением ее топографии в геноме. Например, прицентромерные блоки повторов могут быть разнесены по геному при транспозициях мобильных элементов. Подобные процессы ведут к эффекту положения и изменению в системах генной регуляции. Меняются характер протекания процессов морфогенеза, параметры аллометрического роста, что в конечном счете ведет к видообразовательным событиям. Разные варианты подобного сценария с учетом закономерностей онтогенеза рассмотрены Л. Корочкиным (1983, 1999). Им показано, что эффект положения, связанный с перераспределением гетерохроматина, приводит у близких видов к изменению систем пространственно-временной регуляции генов типа гетерохронии.

По Э. Бауэру (1935), генераторы новых таксонов имеют показатели «не победителей, а побежденных в борьбе за существование». Анализ показал (Стегний, 1984), что на уровне генома в радирующих видовых комплексах виды-генераторы (стволовые) отличаются минимальными изменениями линейной структуры хромосом (гомосеквентные виды), но при этом гетерохроматин при видообразовании может модифицироваться как по количеству, так и по локализации (анизогомосеквентные виды). Виды дочерние, в отличие от стволовых, имеют диспергированный гетерохроматин.

4.10. Прионная наследственность

Прионы (англ. prion от protein – «белок» и infection – «инфекция», термин предложен в 1982 г. С. Прузинером) – тип белков с аномальной третичной структурой. Прионы представляют собой класс инфекционных агентов, принципиально отличающихся от мира простейших, бактерий, грибов и вирусов. Термин «прион» аналогичен термину «прионовый белок», который может существовать в двух формах – нормальной и патогенной. Ген, кодирующий прионовый белок – PRPN – имеется у многих млекопитающих, птиц и у низших эукариот. У человека он расположен в коротком плече хромосомы 20. Эволюционно это был вполне нормальный белок, присутствующий в нервных клетках у млекопитающих, который изменил пространственную конфигурацию и приобрел два новых свойства: 1) устойчивость к протеазам, т.е. организм не может этот белок уничтожить; 2) способность стимулировать такое же неправильное сворачивание других прионов. Такой «модифицированный» прион не переваривается в желудке, попадает в периферические нервы и по цепочке заставляет «неправильно» сворачиваться все прионы в нервных

клетках. В результате у человека развивается болезнь Крейтцфельда–Якоба с летальным исходом.

«Прионные болезни» – особый класс смертельных нейродегенеративных заболеваний человека и животных, возбудителем которых является прион – низкомолекулярный белок, устойчивый к инактивирующим воздействиям: высоким температурам, ионизирующей радиации, ультрафиолету и др. Прионные болезни – это часть группы болезней, обозначенной как «конформационные болезни» или «болезни нарушенного фолдинга», при которых аномалии в формировании пространственной структуры белка приводят к образованию амилоидов – агрегатов фибриллярной структуры, состоящих из растворимых в норме клеточных белков. Особую «популярность» эти заболевания приобрели в связи с данными об инфекционности коровьего бешенства для человека. Это не только имеет эпидемиологический аспект, но также акцентирует возможность межвидового переноса прионной инфекции.

Способность прионов передаваться между особями разных видов была использована для доказательства трансмиссивности прионных болезней и создания эффективных экспериментальных моделей прионных заболеваний, основанных на лабораторных животных, таких как мыши и хомяки. При этом выяснилось, что наиболее эффективно губчатые энцефалопатии передаются особям того же вида или близкородственных видов. Например, болезнь Крейтцфельда–Якоба передается от человека человеку и от человека шимпанзе, скрейпи же передается между овцами и козами, но не передается шимпанзе и человеку. Прионные заболевания крупного рогатого скота могут передаваться человеку с пищей, хотя и маловероятно. Таким образом, несмотря на то, что межвидовая передача прионов возможна, она часто ограничена межвидовыми барьерами.

По данным современных исследований, основной путь приобретения прионных заболеваний – поедание зараженной пищи. Считается, что прионы могут оставаться в окружающей среде в останках мертвых животных, а также присутствуют в моче, слюне и других жидкостях и тканях тела. Они также могут долго сохраняться в почве за счет связывания с глиной и другими почвенными минералами. Прионная инфекция может развиваться из прионов, содержащихся в навозе, который присутствует вокруг многих водоемов и на пастбищах, это дает возможность для широкого распространения прионных болезней. В 2011 г. в ходе эксперимента на зараженных скрейпи мышах стало известно о прионах, передающихся по воздуху в частицах аэрозоля (т.е. воздушно-капельным путем).

Предполагается (Инге-Вечтомов, 2000), что в клетке наряду с классическими матрицами последовательности ДНК и РНК, кодирующими чередование аминокислотных остатков в белках, могут существовать и конформационные, или пространственные, матрицы, определяющие пространственную укладку полипептидов и тем самым ответственные за явления эпигенетического наследования и эпигенетической изменчивости. Белковая наследственность внешне противоречит центральной догме молекулярной биологии, согласно которой нуклеиновые кислоты служат единственным способом передачи наследственной информации (рис. 3.3.), однако в настоящее время считается, что, хотя прионы и способны к переносу информации без участия нуклеиновых кислот, они не могут передавать информацию на нуклеиновые кислоты.

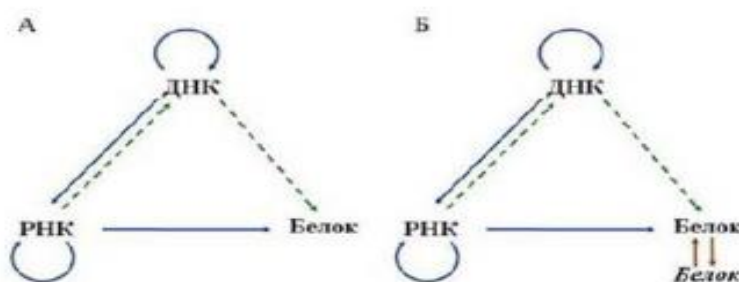


Рис. 3.3. Пути переноса генетической информации: центральная догма молекулярной биологии (А); белковая наследственность (Б) (см.: Инге-Вечтомов, 2005).

5. МЕГАЭВОЛЮЦИЯ, МАКРОЭВОЛЮЦИЯ И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ (СООТНОШЕНИЕ ПОНЯТИЙ)

5.1. Типологический и популяционный подходы к эволюции

Замена типологического подхода к эволюции популяционным в синтетической теории эволюции (СТЭ) означала замену эволюции целостного организма популяцией. Популяционный анализ, проводящийся на уровне отдельных признаков организма, имеющих строгую генетическую детерминацию, в СТЭ позволил выявить ряд фундаментальных принципов генетики популяций (отбор, дрейф генов, рекомбинации, поток генов) и стал рассматриваться как эволюционное явление в рамках не только микроэволюции – преобразования организмов в рамках вида, но и как основа видообразования и макроэволюции – образования родов, семейств и более высоких таксонов вплоть до типов (отделов). Этот редуцированный подход действительно является продуктивным для выяснения пространственно-временных отношений видовых популяций в плане динамики адаптивного генетического полиморфизма, что представляет суть микроэволюции. При этом микроэволюция была объявлена фундаментом всей надвидовой эволюции. Вместе с тем сторонники СТЭ ни разу не обнаружили (и не воспроизвели) образование нового вида посредством градуального видообразования, постулируемого в этой теории. И напротив, сторонники типологического подхода и сальтационного видообразования (противники СТЭ) имели примеры неоспоримых случаев скачкообразного видообразования посредством полиплоидии и даже экспериментального возникновения родов при аллополиплоидии (возникновение рафанобрассики – редько-капусты, осуществленное Г. Карпеченко в 1927 г.).

В середине XX в. началось «крушение» СТЭ, вначале малозаметное для большинства биологов. Это связано с открытиями молекулярной нейтральной эволюции (М. Кимура, 1968), роли дупликаций генов в эволюции (С. Оно, 1970), роли генетического мономорфизма в видообразовании (Ю. Алтухов, Ю. Рычков, 1972), роли гетерохроматиновых модификаций в видообразовании (В. Баймай, Дж. Ахирн, 1978), системных мутаций (В. Стегний, 1979), значения эпигенетических факторов эволюции (М. Голубовский, 1985).

Согласно СТЭ, микроэволюционные процессы направлены от случайных мутаций, изменяющих генетический состав популяции и далее якобы постепенно ведущих к видообразованию и возникновению групп более высокого систематического ранга. Такую направленность эволюционной причинности можно назвать восходящей, а совершающуюся при этом эволюцию – эволюцией снизу. Между тем палеонтология и геологическая летопись убедительно доказывают, что все происходит в обратном направлении, вначале появлялись крупные таксоны, а затем происходило развитие более мелких (подчиненных) таксонов: классы → отряды → семейства → роды. Именно в таком направлении шла эволюция. Сальтационно возникали виды-классы, виды-отряды и так далее вплоть до близкородственных видовых комплексов, входящих в роды. Именно видовые комплексы и представлены в исследованиях микроэволюционного плана. Многочисленность видовых комплексов отражает внутривидовую дивергенцию и адаптивную радиацию, и это, по сути, конечная стадия эволюционного развития любого крупного таксона.

Иерархическая система таксонов отражает взаимоотношения видов в процессе эволюции. При этом род, семейство, отряд, класс, тип и царство представляют реальности совершенно другого качества, нежели вид. Целостность таксонов высших рангов определяется

не генетической интеграцией отдельных составляющих их единиц (популяций), как это наблюдается внутри вида (микроэволюционные события), а единством «плана строения», основанным на общности происхождения (макро- и мегаэволюционные события). *Tun* –

наиболее крупный таксон, объединяющий виды, которые имеют сходный общий план строения благодаря отдаленному родству.

Возникновение и начальные этапы развития крупного таксона (арогенные этапы), вероятно, проходили в условиях безотборных ситуаций в дарвиновском понимании отбора. Сальтационно возникающие виды-классы, виды-отряды (порядки), виды-семейства, безусловно, контролировались как внешней средой, так и внутренней системой организма, и несбалансированные варианты элиминировались, но это был отбор видовых форм на уровне отдельных особей – новых видов, т.е. видовой отбор. Дарвиновский популяционный отбор отражает этапы специализированной эволюции (аллогенез) и связан с процессом адаптивной радиации видовых и родовых комплексов в пределах семейства в ходе экспансии в более напряженные экоклиматические условия (например, из тропической области в арктическую). Палеонтолог Дж. Симпсон определил макроэволюцию как «возникновение таксономических групп, стоящих у нижнего порога или на пороге генетической прерывистости (виды и роды), а эволюцию более крупного масштаба можно назвать “мегаэволюцией”». Термин «мегаэволюция» был предложен Дж. Симпсоном для обозначения наиболее крупномасштабных преобразований, связанных с возникновением высших таксонов, начиная с семейства или отряда. Генетик Р. Гольдшмидт считал, что макроэволюция и микроэволюция во всех отношениях тождественны, но микроэволюция принципиально отлична от них.

Дарвиновское представление об эволюции и все достижения эволюционной биологии XX в. базировались исключительно на исследованиях животных и растений, и, хотя анализ бактериофагов и бактерий показал, что эти формы жизни обладают эволюционирующими геномами, СТЭ игнорировала «микрофлору» в связи с ее разительными биологическими отличиями от многоклеточных организмов, в особенности из-за отсутствия типичного полового размножения и репродуктивной изоляции, ключевых для видообразования среди животных и растений. В связи с этим преобладающим в XX в. было выделение двух уровней эволюции: микроэволюции и макроэволюции.

Понятие «древо жизни» (Геккель, 1866) основано на эволюционном развитии от одного ствола, что предполагает **монофилетическое происхождение всех организмов**. Но при этом не надо забывать, что у «древа жизни» есть «корни», которые могут предопределять первичную полифилию, развитую при мегаэволюции. Дивергенция (расхождение) «ветвей древа жизни» – основной принцип учения о естественном отборе Ч. Дарвина, но даже он рассматривал дивергентный принцип эволюции только до уровня класса. Другие

биологи еще ниже: Ж.-Б. Ламарк – до уровня семейства; К. Бэр – до уровня рода. Ж. Кювье в учении о планах строения сгруппировал все классы животного царства в четыре типа, для каждого из которых характерен свой план строения, не связанный с другими. К. Бэр подтвердил эту типологию в своем учении о планах развития. Если углубиться в происхождение более высоких таксонов (царств) (мегаэволюция), то здесь теряются все морфологические взаимосвязи и сопоставления на уровне индивидуумов и сохраняются только молекулярно-генетические, клеточные (единство ДНК, РНК, митоза и мейоза) и биохимические (цикл Кребса, механизмы гликолиза, фотосинтез и др.). Единство этих процессов у эукариот, архей и бактерий позволяет говорить о монофилетическом начале развития жизни на Земле, которое перешло в полифилетическую стадию в мегаэво-

люции, и затем в макроэволюции снова стала преобладать фаза монофилетического развития (начиная от классов к отрядам, семействам, родам и видовым комплексам). **Полифилетическое происхождение организмов** на разных уровнях эволюции также имеет подтверждение: происхождение эукариот путем симбиогенеза (аналогичное – лишайников).

Сейчас становится очевидным, что необходимо выделять три уровня эволюции: макроэволюцию, микроэволюцию и микроэволюцию. Эти уровни связаны, во-первых, с

категориями входящих таксономических групп и, во-вторых, со спецификой факторов эволюции на каждом уровне.

5.2. Особенности мегаэволюции, макроэволюции и микроэволюции

Мегаэволюция. Таксономические группы: *домены – царства – типы (отделы)*. **Особенности:** 1) преобладание горизонтального переноса генов; 2) преобладание генных дупликаций (особенно у прокариот); 3) преобладание полифилетического возникновения таксонов (у одноклеточных эукариот); 4) преобладание автономных, колониальных, симбиогенных систем образования таксонов; 5) освоение нового экологического пространства (формирование биосферной системы).

Макроэволюция. Таксономические группы: *классы – отряды (порядки) – семейства – роды – виды*. **Особенности:** 1) преобладание крупных морфологических преобразований таксонов; 2) преобладание монофилетического возникновения таксонов; 3) преобладание

крупноблочной «гомеобоксной» системы формирования онтогенеза; 4) освоение нового экологического пространства (формирование биоценозов); 5) распространение таксономических групп в экстремальные абиотические среды обитания (от тропических условий к арктическим условиям) по принципу адаптивной радиации.

Микроэволюция. Таксономические группы – *подвиды*, включающие разновидности, популяционные системы, биотипы, демы. По сути, микроэволюция – это внутривидовые пространственно-временные преобразования генетической структуры видовых популяций адаптивного и инадаптивного характера под действием мутаций, рекомбинаций, миграций, дрейфа генов и естественного отбора. **Особенности:** 1) развитие адаптивных и преадаптивных генетических систем внутривидового уровня (адаптивный и нейтральный генетический полиморфизм), рекомбинационный процесс (у видов с половым воспроизведением), эпигенетические реорганизации (метилирование ДНК, гетерохроматиновые модификации); 2) развитие видовой экологической специализации (стенобионтности и эврибионтности).

6. МЕГАЭВОЛЮЦИЯ. ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ГРУППЫ: ДОМЕНЫ – ЦАРСТВА – ТИПЫ (ОТДЕЛЫ)

6.1. Трехдоменное древо жизни

Одноклеточные формы жизни практически не фигурируют в эволюционных представлениях Ч. Дарвина. Вместе с тем он рассматривал происхождение всех существующих ныне видов от одной или нескольких предковых форм. Э. Геккель, (последователь Ч. Дарвина) поместил протист (одноклеточных эукариотов, часто называемых этим термином) и монер (ныне известных как прокариоты – бактерии и археи) в основание своего древа жизни, где доминировали животные. Важность бактерий в биосфере постепенно становилась очевидной параллельно с развитием эволюционной биологии. Уже давно микробиологи показали, что бактерии являются основным действующим началом в биосфере. Подавляющее большинство живых клеток на нашей планете – это именно бактерии, они демонстрируют наибольшее биохимическое разнообразие среди всех организмов и являются главной геохимической силой.

Эволюционно прокариоты стали «видны» эволюционным биологам в 1977 г., после выхода революционной работы К. Вёзе по филогенезу рРНК. Он установил, что в последовательности нуклеотидов рРНК имеется очевидная консервативность во всем диапазоне клеточных форм жизни. Филогенетический анализ рРНК показал, что она

эволюционирует с постоянной скоростью, т.е. подчиняется модели молекулярных часов. Это привело к еще одному важному открытию, ставшему одним из символов эволюционной биологии конца XX в., – **трехдоменному древу жизни** (рис. 5.1.). Три доменами являются бактерии, археи и эукариоты.

Возможности новой методологии были продемонстрированы открытием архей. Домен архей был открыт Дж. Фоксом и К. Вёзе сравнительным анализом рРНК, когда в новой группе ничем внешне не примечательных «бактерий» обнаружались существенные отличия как от остальных бактерий, так и от более сложных эукариотических организмов. В дополнение к разграничению трех доменов был проведен филогенетический анализ рРНК для идентификации нескольких основных ветвей архей и бактерий. Для многих биологов трехдоменное эволюционное дерево рРНК, полученное К. Вёзе, стало синонимом гипотетического «древа жизни», исходно постулированного Э. Геккелем и Ч. Дарвином, а теперь реально полученного и готового для использования в качестве основы для картирования эволюционного развития жизни на Земле.

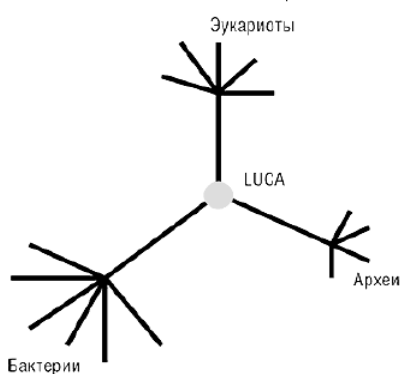


Рис. 5.1. Трехдоменное древо жизни К. Вёзе. (см.: Кунин Е.В. Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции. М., 2014)

Определить положение корня в эволюционном дереве, которое до этого было «бескорневым», с использованием древних паралогов, которые представлены во всех организмах, позволило заключить, что ветви возникли в результате дупликации, предшествующей последнему общему предку всех живых организмов (*LUCA*). Сравнительный анализ сотен секвенированных бактериальных геномов и десятков геномов архей привел к важнейшему выводу: **микробы определенно эволюционируют, но их эволюция сильно отличается от той, что описана синтетической теорией эволюции.**

Геномы микробов существуют в динамическом равновесии между различными формами жизни, которые отличаются по принципам геномной организации. **В «мире прокариот» эти взаимосвязанные и постоянно взаимодействующие формы жизни включают не только бактерии и археи, но также различные плазмиды, вирусы и другие мобильные элементы.** Несмотря на огромные различия в образе жизни, а также метаболической и геномной организации, бактериальные и архейные геномы демонстрируют легко различимые общие архитектурные принципы. Секвенированные бактериальные и архейные геномы охватывают два порядка величины по размерам от около 144 Кб для внутриклеточного симбионта *Hodgkinia cicadicola* до примерно 13 Мб для обитающей в почве бактерии *Sorangium cellulosum*.

Бактерии демонстрируют бимодальное распределение размеров генома с пиком в районе примерно 5 Мб и дополнительным плато в районе примерно 2 Мб. Наибольшая редукция генома среди свободно живущих клеток (около 1,3 Мб) характерна для фотосинтезирующей морской альфа-протеобактерии *Pelagibacter ubique* (SAR11), которая также является наиболее распространенной из известных клеточных форм жизни на Земле. Археи демонстрируют более узкое распределение размеров генома: от примерно 0,5 Мб у паразита / симбионта *Nanoarchaeum equitans* до примерно 5,5 Мб у *Methanosarcina barkeri*.

Все очень маленькие (менее 1 Мб) геномы бактерий и архей принадлежат бактериям-паразитам и внутриклеточным симбионтам эукариот и единственной известной архее-паразиту (или симбионту) *Nanoarchaeum equitans*, которая живет за счет другой археи, *Ignicoccus hospitalis*.

6.2. Горизонтальный перенос генов

Важность *горизонтального переноса генов* (ГПГ) в эволюции архей и бактерий давно стала очевидной (Шестаков, 1970; Кордюм, 1975). Существование *ГПГ-переноса генов между неродственными организмами иным путем, нежели посредством вертикальной передачи реплицированной хромосомы в процессе деления клетки*, было впервые рассмотрено В. Кордюмом еще в 1975 г. и подверглось жесткой критике со стороны неодарвинистов. Теперь стало понятно, что ГПГ может происходить исключительно быстро и эффективно – во всяком случае, под давлением отбора, как в случае распространения устойчивости к антибиотикам в популяции патогенных бактерий. Важность вопроса о роли ГПГ в эволюции была осознана в связи с открытием К. Вёзе того, что филогенетический анализ рРНК прокариот реально возможен и может быть потенциально использован для описания эволюции бактерий и архей. Сравнение геномов бактериальных систем предоставляет четкие свидетельства большого количества актов ГПГ. Характерным примером является открытие так называемых *островов патогенности* – генных кластеров, которые несут информацию, типичную для патогенов, подобную той, что содержится в генах, кодирующих различные токсины, компоненты секреторной системы третьего типа и другие подобные системы у бактерий-паразитов, а также похожие *«симбиотические острова»* у бактерий-симбионтов. Показано, что около 30% генов у патогенных штаммов, по-видимому, были приобретены посредством недавнего ГПГ.

Многочисленные исследования выявили фундаментальный вклад ГПГ в эволюцию конкретных функциональных систем прокариот. *Кислородный фотосинтез, который сформировал нынешнюю атмосферу Земли, вероятно, появился благодаря ГПГ.* Большинство цианофагов несут один или более генов фотосинтеза, предположительно, используя их для усиления фотосинтетической активности инфицированных клеток, и таким образом фактически являются переносчиками генов фотосинтеза при ГПГ. Особенно важным представляется открытие *агентов переноса генов* (АПГ) в нескольких группах бактерий и архей. АПГ являются дефектными производными от хвостатых бактериофагов, которые упаковывают и переносят случайные фрагменты хромосомы (не являющиеся генами профагов, кодирующими капсид и аппарат упаковки) между прокариотами. В экспериментах с сообществами морских микроорганизмов было показано, что АПГ переносят гены необычайно эффективно и малоизбирательно по отношению к реципиенту. Таким образом, можно рассматривать АПГ как специализированные средства перемещения генов путем ГПГ, которые, вероятно, вносят важный вклад в потоки генов в мире прокариот. *Молекулярные механизмы ГПГ между близкородственными организмами включают конъюгацию, перенос бактериофагами (трансдукцию) и трансформацию.*

Сравнительная геномика предоставила достаточно свидетельств вероятного ГПГ, включая перенос между очень отдаленными организмами, в частности археями и бактериями. Первым свидетельством массивного ГПГ между археями и бактериями было обнаружение того, что гипертермофильные бактерии (*Aquifex aeolicus* и *Thermotoga maritima*) содержат намного больше гомологов белков, характерных для архей, чем мезофильные бактерии, а также белки, имеющие гомологи как среди архей, так и среди бактерий, но с аминокислотными последовательностями, существенно больше похожими на архейные гомологи, чем на бактериальные. Было показано, что мезофильные археи с относительно большим геномом, *Methanosarcina* и галобактерии, обладают намного большим количеством «бактериальных» генов, чем термофильные археи с небольшими геномами. Это обстоятельство позволяет оценить примерно в 20% долю генов, которые

могли быть приобретены археями и бактериями в местах их совместного обитания за счет ГПГ между ними.

Таксономический анализ последовательностей большого числа геномов дает серьезные аргументы в пользу предполагаемого ГПГ удаленных организмов, которые живут в похожих условиях среды обитания (например, гипертермофильные археи и бактерии). Анализ филогенетических деревьев для генов прокариот, которые являются в достаточной степени консервативными, выявил обширный перенос генов между хорошо известными группами архей и бактерий, включающий даже перенос генов между царствами. Переносимые вирусами и другими микроорганизмами гены часто вызывают взрывной мутагенез. Скорость распространения мутации горизонтальным путем чрезвычайно велика. Практически все особи популяции становятся мутантами в считанные годы или даже месяцы. Таким образом, отпадает главное возражение против сальтационной теории – невозможность закрепления единичной макромутации при ее распространении половым путем.

Горизонтальный перенос генов позволяет лучше понять взаимоотношения между видами биотических сообществ: они не только конкурируют друг с другом, но и служат друг для друга потенциальными донорами генетического материала. Одна из областей приложения этой концепции – происхождение цветковых растений, которые, по палеонтологическим данным В. Красилова (1989), возникли в результате параллельного развития и практически одновременного выхода на эволюционный уровень покрытосемянности существовавших уже в начале мезозойской эры предцветковых (протоангиоспермов), относящихся к различным эволюционным линиям. Разнообразные предцветковые произрастали рядом в сообществах, которые можно назвать арогенными, поскольку происхождение новых классов было результатом их сингенетического развития. Решающую роль здесь сыграло ускорение развития в нестабильных условиях, а также взаимодействие с находящимися в тех же ископаемых сообществах насекомыми (в их кишечнике сохранилась пыльца предцветковых). Насекомые-фитофаги нередко способствуют распространению среди растений микроорганизмов, переносящих гены.

6.3. Эволюционное значение вирусов

Вирусы являются облигатными внутриклеточными паразитами, и вирусные геномы намного меньше и качественно отличаются от геномов клеточных форм жизни. Несмотря на быструю эволюцию последовательности генома, характерную для вирусов (в особенности вирусов с РНК-геномом), сравнительные геномные исследования успешно выявили множества генов, консервативных в больших группах вирусов. Было сделано важное обобщение: в то время как некоторые гены консервативны для обширного разнообразия вирусов, архитектура генома, структура вириона и биологические свойства вирусов демонстрируют гораздо большую пластичность. Вирусоподобные элементы обладают подвижностью в пределах генома и могут переноситься от организма к организму, иногда захватывая участки структурных генов. Это явление горизонтального (в отличие от «вертикального» полового) переноса генов. У бактерий перенос генов плазмидами, переходящими от одной бактериальной клетки к другой, служит механизмом рекомбинации генов, как бы заменяя половой процесс в его традиционных формах. Благодаря этому механизму полезные для бактериальной популяции свойства, например устойчивость к антибиотикам, очень быстро становятся всеобщим достоянием. Иногда плазмиды переносят гены от одного вида бактерий к другому. Высшие организмы более или менее защищены от внедрения чуждого генетического материала, однако в последнее время получено немало примеров внедрения генов, переносимых паразитическими микроорганизмами, в геном высших растений и животных.

6.4. Симбиогенез

Ботаник С. Швенденер в 1869 г. открыл, что лишайники, считавшиеся одним из типов царства растений, представляют собой не самостоятельные организмы, а продукты симбиоза грибов и водорослей. Каждый вид лишайников состоит из специфического вида грибов и специфического для данного гриба симбиотического вида водорослей (хотя одни и те же виды водорослей могут встречаться у разных видов лишайников). Таким образом, было показано, что лишайники имеют симбиогенетическое происхождение с последующей дивергенцией симбиогенетических форм. То есть целый тип у животных (отдел у растений) мог возникнуть не на основе дивергенции, а в результате симбиоза, причем не одного, а двух филумов.

Гипотеза К. Мережковского о том, что некоторые органеллы эукариотических клеток, в частности хлоропласты растений, произошли от бактерий, возникла в начале XX в. на основе микроскопического исследования клеток растений, показавшего заметное структурное сходство между хлоропластами и цианобактериями (известными тогда как сине-зеленые водоросли). Он предположил, что клетки сине-зеленых могли быть вероятными предшественниками хлоропластов и, таким образом, фотосинтезирующая клетка зеленых растений имеет симбиогенетическое происхождение. А. Фаминцын в 1907 и 1912 гг. опубликовал две части своего труда «О роли симбиогенеза в эволюции организмов». В 1909 г. К. Мережковский предложил широко используемый ныне термин «симбиогенез».

Прямым следствием концепции симбиогенеза является признание существования полифилии в эволюционном развитии наряду с монофилией Э. Геккеля и других эволюционистов конца XIX в. Концепция А. Фаминцына и К. Мережковского была затем развита российским ботаником Б. Козо-Полянским. Теория симбиогенеза была позже забыта и получила развитие только в 1967 г. после статьи Линн Саган (Маргулис), в которой она обобщила данные о сходстве органелл и бактерий, и в особенности о совершенно неожиданно открытых незадолго до того геномах и системах трансляции органелл.

Согласно теории эндосимбиоза (Margulis, 1970), митохондрии эукариот и хлоропласты растений и зеленых жгутиковых произошли от свободноживущих прокариот, заселивших примитивные эукариотические клетки и оставшихся в цитоплазме в качестве постоянных самовоспроизводящихся симбионтов. Считается, что митохондрии происходят от аэробных бактерий, а хлоропласты – от цианобактерий. Основанием для этой теории служит структурное и биохимическое сходство между этими органеллами и соответствующими формами современных прокариот. Митохондрии содержат кольцевые молекулы двухцепочечной ДНК, сходной с ДНК бактерий. Хлоропласты, так же как и клетки цианобактерий, окружены мембраной, содержат фотосинтетический аппарат и, помимо ДНК, тельца, похожие на рибосомы. Кроме того, цианобактерии часто вступают в сим-

биоз с различными эукариотическими организмами. Маргулис сделала вывод, что не только хлоропласты, но и митохондрии произошли от эндосимбиотических бактерий.

Последующие исследования, и в особенности филогенетический анализ как генов, содержащихся в митохондриальном геноме, так и генов, кодирующих белки, которые функционируют в митохондриях и, видимо, были перенесены из митохондриального ядерного генома, превратили гипотезу эндосимбиоза в устоявшуюся концепцию, основанную на многочисленных доказательствах. Филогенетические исследования убедительно продемонстрировали происхождение митохондрий от определенной группы бактерий, α -протеобактерий.

Симбиотическая теория происхождения клеточных органелл наиболее разработана в отношении хлоропластов. Они имеют различное строение и, по-видимому, произошли от нескольких групп эндосимбиотических фотосинтетиков. При этом хлоропласты с трех- и

четырёхслойными оболочками, как у эвгленовых и динофлагеллят, могли быть приобретены в результате двух или нескольких раундов эндосимбиотической интеграции и редукции. У криптофитовых водорослей встречаются хлоропласты в перипластидных камерах, содержащих также нуклеоморфу (остаток ядра) и рибосомы эукариотического типа. Это все, что осталось от эукариотического симбионта – красной водоросли, которая унаследовала хлоропласт от своего прокариотического симбионта. По-видимому, геномы высших организмов – результат объединения геномов различных простейших. Фундаментальная роль в эволюции, которая отводится событиям уровня эндосимбиоза, несовместима ни с эволюционным градуализмом, ни с униформизмом.

Рассматривая симбиогенную и колониальную теории происхождения эукариот, переход от факультативности к облигатности в симбиозе гриба и водоросли (лишайники), колониальный путь перехода от одноклеточности к многоклеточности у животных и растений, гипотезу автономизации клеточных и генных структур в эволюции вирусов и другие аналогичные примеры, можно резюмировать, что мегаэволюционные изменения связаны с изменением степени самостоятельности биологических объектов и, как следствие, с возникновением новых форм и уровней организации живого. При этом очевидно, что в большинстве процессов, являющихся мегаэволюционными механизмами (автономизация, симбиогенез, колониализация), происходит постепенная облигатизация взаимоотношений, сложившихся между исходными бионтами в результате единственного и мгновенного события (например, клеточного каннибализма в случае формирования полового процесса, пожирания предэукариотической клеткой прокариотических эндосимбионтов, отделения участков ДНК при возникновении вирусов и т.п.). Эта сальтация представляет собой элементарный процесс мегаэволюции. В ряде случаев мегаэволюционных преобразований (утрата самостоятельности пластидами или симбионтами-компонентами лишайников) можно проследить постадийность этого процесса, в других же (переход к многоклеточности) это сделать трудно. Все эти процессы объединены тем, что в них происходит либо разделение одного бионта на несколько (автономизация вирусов), либо, напротив, слияние далеких друг от друга (симбиогенез и межвидовая гибридизация) или однородных (становление полового процесса, колониализация) бионтов. В процессе мегаэволюции бионт приобретает новый уровень (таким образом возникали, по-видимому, разные подцарства растений и животных, многие царства и систематические группы более высоких рангов). Мегаэволюцию, таким образом, можно охарактеризовать как процесс изменения уровня организации бионтов.

В заключение напомним основные особенности мегаэволюции:

- 1) преобладание горизонтального переноса генов (ГПГ);
- 2) преобладание генных дупликаций (особенно у прокариот);
- 3) преобладание полифилетического возникновения таксонов (у одноклеточных эукариот);
- 4) преобладание автономных, колониальных, симбиогенных систем образования таксонов;
- 5) освоение нового экологического пространства (формирование биосферной системы).

7. МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

7.1. Проблемы монофилии и полифилии в макроэволюции

Монофилетическое происхождение таксонов вместе с дивергентным принципом адаптивной эволюции являются доминирующими (но не единственными) тенденциями макроэволюционного процесса. При этом особое значение имеют проблемы гомологии и аналогии в макроэволюции. Таксономические группы макроэволюционного уровня: классы – отряды (порядки) – семейства – роды – виды. Близкородственные виды входят в состав

одного рода, родственные роды объединяются в семейства, далее следуют отряды, классы и типы. Тип (отдел) – наиболее крупный таксон, объединяющий виды, которые имеют сходный общий план строения благодаря отдаленному родству (т.е. происхождению от одного или немногих общих отдаленных предков). Отсутствие переходных форм между таксонами высокого ранга (от классов и выше) не позволяет корректно сопоставлять монофилетическую и полифилетическую гипотезы макроэволюции. Найденные в разное время «переходные» формы: археоптерикс (между рептилиями и птицами) оказался длиннохвостой птицей; ихтиостега (между кистеперыми рыбами и амфибиями) оказался тетраподом, как и тулерпеток («промежуточное звено» между амфибиями и рептилиями).

Проблема «разрывов» в палеонтологической летописи при ее разгадке может «найти след» в поиске обоснования монофилии (Стегний, 2000). Палеонтология опровергает дарвиновскую трактовку постепенного (градуального) преобразования видов при формировании таксонов более высокого уровня в связи с наличием крупных разрывов в стратиграфическом распределении ископаемых флор и фаун и отсутствием эволюционной преемственности между таксонами разного уровня вплоть до классов и типов.

7.2. Правила макроэволюционного процесса

На основании исследований закономерностей эволюционного процесса были сформулированы основные правила (принципы) эволюции.

Правило необратимости эволюции, или принцип Долло: организм (таксон) не может вернуться к состоянию предков, даже если он и окажется в аналогичных условиях. Наземные позвоночные происходят от рыб, и пятипалая конечность есть результат преобразования парного плавника рыбы. Наземное позвоночное может вновь вернуться к жизни в воде, и пятипалая конечность при этом вновь приобретает общую форму плавника. Внутреннее строение плавникообразной конечности – лапа – сохраняет, однако, основные признаки пятипалой конечности, а не возвращается к исходному строению рыбьего плавника.

Правило происхождения от неспециализированных предков, или принцип Коп (Коп, 1896): *новая группа организмов возникает от неспециализированных предковых форм*. Причина происхождения новых групп от неспециализированных предков в том, что отсутствие специализации определяет возможность возникновения новых приспособлений принципиально иного характера. Например, неспециализированные Насекомоядные (типа современных тенреков) дали начало всем современным плацентарным млекопитающим.

Правило прогрессирующей специализации, или принцип Депене (Депене, 1876): *группа, вступившая на путь специализации, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации*. Современные специализированные млекопитающие (рукокрылые, ластоногие, китообразные), скорее всего, будут эволюционировать по пути дальнейшей специализации.

Правило адаптивной радиации (Осборн, 1902): *филогенез любой группы сопровождается разделением группы на ряд отдельных филогенетических стволов, которые расходятся в разных адаптивных направлениях от исходного среднего состояния*. Группа, у которой появляется прогрессивный признак или совокупность таких признаков, дает начало множеству новых групп, формирующих множество новых экологических ниш и даже выходящих в иные среды обитания. В. Ковалевский еще в 1875 г. разработал аналогичное правило иррадиации. По существу, правило адаптивной радиации не что иное, как принцип дивергенции, подробно описанный Ч. Дарвином (1859) при обосновании гипотезы естественного отбора.

Эволюционное развитие жизни на Земле осуществлялось на основе выявленных Ж.-Б. Ламарком двух главных принципов:

1) повышения уровня организации (градация); 2) возникновения разнообразия типов организации на каждом уровне. Впоследствии Б. Ренш вертикальную эволюцию

(градации) назвал анагенезом, а горизонтальную – кладогенезом, который связан с адаптивной радиацией. Дж. Хаксли добавил третье направление – стасигенез – явление эволюционной стабилизации, т.е. сохранения неизменяющихся, персистирующих ветвей.

Повышение уровня организации (вертикальная эволюция) и возникновение адаптивного разнообразия таксонов на каждом уровне (горизонтальная эволюция) имеют принципиальные различия по способу своего осуществления. Для вертикальной эволюции Э. Коп (1896) разработал замечательное правило неспециализированности предков. Так, млекопитающие и птицы возникли не от высокоспециализированных форм рептилий, а от примитивных малоспециализированных мелких рептилий, амфибии – от примитивных рыб (двоякодышащих), голосеменные растения – от неспециализированных папоротников, покрытосеменные – от неспециализированных голосеменных (беннетитовых). Отсутствие специализации определяет возможность возникновения принципиально новых приспособлений. Понятие специализированности имеет двойкий смысл это и строение органов, и степень общей приспособленности таксона. Существует разделение на узко специализированные экологические ниши (стенобионтные виды) и на широко специализированные экологические ниши (эврибионтные виды). Величина ареалов и степень экологической пластичности видов являются параметрами узко специализированных и широко специализированных видов.

Интуитивно и Э. Коп, и его последователи оценивают неспециализированность таксона как минимальную адаптированность к существующим условиям обитания и наличие преадаптивных потенций к принципиально новым средовым факторам, при этом разные органы и системы организма у таких форм не имели жестко коррелированных и координированных отношений.

Структурная организация видового хромосомного аппарата как показатель эволюционных потенций видов была тщательно изучена (Стегний, 1982) на малярийных комарах и дрозофиле. На уровне видового генома выделены такие **«малоспециализированные»** параметры, как наличие акроцентрических хромосом, локализованный в центромерах и микрохромосомах гетерохроматин, отсутствие адаптивного хромосомного полиморфизма (не путать с переходным полиморфизмом при видообразовании), интенсивный рекомбинационный процесс, динамика хромосомно-мембранных отношений. На основании вышеприведенных геномных характеристик малоспециализированных видов были выделены виды-генераторы видообразования (эволюционно лабильные). Виды, инертные в видообразовательном смысле (эволюционно консервативные), обладают характеристиками геномной специализации: уменьшение числа хромосом (робертсоновские слияния акроцентриков), наличие «диспергированного» по геному гетерохроматина, адаптивного хромосомного полиморфизма и резкое ограничение рекомбинации (Стегний, 1985; 2017а). Эти принципы хорошо согласуются с правилом Э. Коп, но проявляются и при анализе видообразования, и в близкородственных видовых комплексах, т.е. в развитии адаптивной радиации (горизонтальная эволюция). Очевидно, правило Коп имеет более универсальное значение, чем только для объяснения эволюции, как это считалось до сих пор.

Непосредственно с правилом Коп связано правило прогрессирующей специализации Депере. Классический пример специализации к бегу представляет эволюция конечностей лошадей от стопоходящей ноги первокопытных через полустопоходящую, затем пальцеходящую к копытоходящей конечности (Э. Коп, В.О. Ковалевский). Принцип прогрессивного увеличения размеров тела у хищных, копытных, первые представители которых были мелкими, также отражает усиление специализации. Однако у других млекопитающих (грызунов) переход к подземному образу жизни привел к измельчению. В плане приспособления специализация отдельных органов и систем является единственным способом наиболее эффективного использования данной адаптивной зоны. При этом видообразование может осуществляться как по пути узкой

специализации (стенобионтность), так и по пути широкой специализации (эврибионтность).

Формы, вставшие на путь специализации, уже не возвращаются в исходное (малоспециализированное) состояние, но могут порождать новые виды с еще более увеличивающейся специализацией. Последние обычно формируют адаптивный генетический полиморфизм на генном и хромосомном уровне, который является средством сохранения их высочайшей экоклиматической эврибионтности на основе популяционно-генетического (видового) гомеостаза. Эти виды уже не способны к видообразованию (эволюционно консервативные) и представляют тупиковые (терминальные) формы как на пути горизонтальной эволюции, так и тем более – на вертикальной.

Вышеприведенные макроэволюционные правила (неспециализированности предков и прогрессирующей специализации) логически приводят к правилу необратимости эволюции Долло. Это одно из важнейших обобщений в макроэволюции, и ему можно было присвоить ранг закономерности или даже закона. Отдельные признаки (но не организмы) могут возвращаться к предковым (обычно это количественные признаки). Но утраченные в ходе эволюции органы никогда не восстанавливаются. Классический пример необратимости эволюции: рептилии, возникшие от примитивных (малоспециализированных) амфибий, как бы не шла далее эволюция, уже никогда не могут дать начало амфибиям. Вернувшись в среду обитания рыб (Мировой океан) ни рептилии (ихтиозавры), ни млекопитающие (киты) никогда не станут рыбами.

Причины необратимости эволюции связаны с особенностями организации генетического аппарата: молекулярные мутации – микроделеции, дубликации генов – необратимы, только замены нуклеотидов в кодонах являются обратимыми. Хромосомные мутации (инверсии, транслокации и др.) и системные мутации облигатно необратимы. Геномные мутации почти всегда необратимы. Именно последние три типа мутаций связаны с макроэволюцией у эукариот.

Принципы макроэволюции, изложенные в правилах Э. Копа, Ш. Депере, Л. Долло, нашли свое развитие в разработанных А.Н. Северцовым (1927) и затем развитых И. Шмальгаузенем главных направлениях эволюционного процесса.

Правило адаптивной радиации предполагает кладогенез, создающий возможность для возникновения разнообразия в данной группе, благодаря чему ее члены становятся способными осваивать различные местообитания и ниши на занимаемой ею территории.

Г. Осборн (1910) описал этот способ эволюции на примере млекопитающих и дал ему название. Он различал у млекопитающих пять главных линий специализации в строении конечностей, делающих их обладателей приспособленными к различным местообитаниям и способам передвижения: 1) быстрый бег для наземных видов; 2) роющий образ жизни для видов, обитающих под землей; 3) плавание для видов, обитающих и в воде, и на суше, и для полностью водных видов; 4) лазание для древесных видов; 5) планирование и полет для видов, осваивающих воздух. Осборн различал также линии специализации в строении зубов, зависящие от характера питания (всеядность, плотоядность, растительность и т.п.). Отряды млекопитающих, согласно Г. Осборну, обладают этими группами признаков в различных сочетаниях и, следовательно, относятся к разным адаптивным типам. Адаптивная радиация характерна для таксонов любого уровня, но наибольшее распространение она имеет на уровне семейств, родов и особенно видовых комплексов внутри одного рода. При этом у низших таксонов существенно снижается доля морфологической специализации и увеличивается роль экологической специализации. Видовые комплексы часто становятся морфологическими «видами-двойниками», но при этом экологически сильно специализируются (стенобионтность, эврибионтность). Примерами такой адаптивной радиации являются мыши-полевки, малярийные комары, дрозофилы.

Монофилетическое происхождение таксонов наряду с дивергентным принципом адаптивной радиации являются доминирующими (но не единственными) тенденциями макроэволюционного процесса. При этом особое значение имеют проблемы гомологии и аналогии в макроэволюции. Р. Оуэн (1848) впервые определил понятия «гомология» – сходство строения, и «аналогия» – сходство функций. Э. Геккель за основу гомологии принял принцип общности происхождения или родства, что стало для Ч. Дарвина ключом к обоснованию принципа дивергенции – расхождения (дихотомии) признаков и видообразования по типу адаптивной радиации (рис. 6.1.).

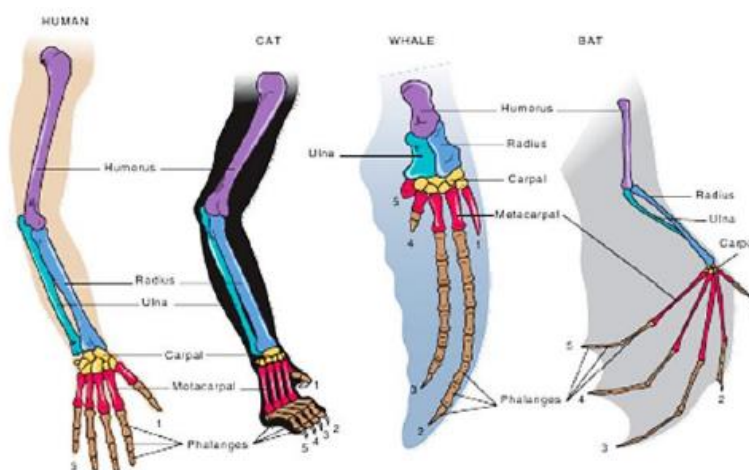


Рис. 6.1. Гомология морфологических признаков у млекопитающих

Гомологические ряды Н.И. Вавилова соответствуют дивергентному принципу, т.е. при расхождении близкородственных групп генетически идентичные признаки сохраняются при сравнительном анализе уже разошедшихся таксонов. **Закон гомологических рядов проявляется только на уровне близких таксонов: видов, родов, семейств**, т.е. групп, где принцип родства-сходства довольно легко проверяется. Проблема «гомология–аналогия» разрабатывалась в эволюционной морфологии по отношению к структурной организации тканей, органов и целых организмов. Современные подходы связаны с анализом структуры хромосом (политенных) и молекулярных структур: генов, белков, гормонов. Существуют парадоксальные ситуации, когда глаза насекомого и позвоночного – классический пример аналогии – в морфологическом плане в своем развитии исходно основаны на экспрессии гена *Rax-6*, и вполне вероятно, что глаза позвоночных и насекомых (а также головоногих моллюсков) являются модифицированными потомками родоначальной фоторецепторной клетки *Metazoa*, которая регулировалась этим геном.

6.3. Конвергенция и параллельное развитие

Конвергенция – это процесс, противоположный дивергенции (адаптивной радиации). Конвергенция (от лат. *convergere* – сближаться, сходиться) в биологии – **схождение признаков в процессе эволюции неблизкородственных групп организмов, приобретение ими сходного строения в результате существования в сходных условиях и одинаково направленного естественного отбора**. В результате конвергенции органы, выполняющие у разных организмов одну и ту же функцию, приобретают сходное строение. Следствием конвергентной эволюции является конвергентное сходство. То есть сходство организмов, основанное не на их родстве, а на близком наборе признаков, сформировавшемся независимо в разных группах. Основной причиной конвергентной эволюции считается близость адаптивных зон рассматриваемых таксономических групп.

Классическим примером конвергентной эволюции является формирование сходных форм тела у хищных акул, ихтиозавров (данные – по ископаемым остаткам) и дельфинов. Адаптивная зона (консорциум) крупного подвижного водного хищника одинакова для всех трех групп и выдвигает сходные требования к форме тела животного. Следует отметить, что многие основные характеристики классов, к которым относятся три перечисленные группы, сохраняются у рассматриваемых групп. Тем не менее у ихтиозавров и дельфинов пояс задних конечностей редуцирован. Конвергенция состоит в независимом развитии одинаковых признаков у двух или более отдаленно родственных линий в результате адаптации к сходным экологическим условиям. Примером конвергенции также являются различные адаптивные типы сумчатых в Австралии и их плацентарных аналогов на других континентах, а также стеблевые суккуленты молочайных и кактусов из сухих жарких областей Африки и Америки соответственно.

Параллельное развитие сходно с конвергенцией по конечным результатам, но оно идет иным филогенетическим путем. **Параллельное развитие определяется как независимое развитие сходных признаков в двух или нескольких родственных линиях, сходство которых канализировано признаками общего предка этих линий.** Новая адаптивная зона часто колонизируется двумя или более неродственными или отдаленно родственными группами, конкурирующими между собой. Если прежде остававшаяся незанятой адаптивная зона оказывается доступной, т.е. если существуют преадаптированные к ней организмы, то нередко две или несколько таких преадаптированных групп хватаются за эту возможность примерно в одно и то же время. Это приводит к конвергенции или параллельному развитию в широких масштабах.

Так, в мезозое адаптивную зону летающих млекопитающих занимали птицы и птерозавры. В эту же эру адаптивная зона растений, опыляемых насекомыми, была занята голосеменными, саговниками и, возможно, другими группами. Жизненная форма млекопитающих в этой эре развивалась сумчатыми и плацентарными, а также отдаленно родственными им однопроходными. Подобным же образом жизненную форму покрытосеменных развивали параллельно двудольные и однодольные. В более раннюю эру адаптивная зона для морских растений средних или крупных размеров была колонизирована независимо зелеными, бурыми и красными водорослями. Параллельное развитие на высших уровнях вносит известную асимметрию в таксономическую систему. Параллельное развитие широко распространено. Классический пример – развитие высшей нервной деятельности в различных отрядах млекопитающих. Явление параллелизма на тканевом уровне открыл А. Заварзин (1923): «Ткани, выполняющие у животных различных типов одинаковые функции, обнаруживают сходные черты строения и параллельное направление эволюции». Согласно теории параллелизма, филогенетически наиболее древние типы тканей – поверхностная (пограничная) и ткань внутренней среды – возникли одновременно, знаменуя появление у многоклеточных организмов дифференцированных тканей. Коррелятивные функциональные отношения, связывавшие первичные ткани, определили дальнейшую эволюцию эпителиальной и соединительной тканей.

7.4. Главные направления макроэволюционного процесса

Как свидетельствует палеонтологическая летопись, **возникновение нового уровня морфогенетической организации (крупных таксонов) осуществляется на основе быстрой трансформации небольшой группы**, причем серия промежуточных вариантов исчезает и сохраняется лишь та, которая преадаптирована к новой адаптивной зоне.

Такой путь эволюции называется **арогенезом** (от греч. *аро* – поднимать) и характеризуется развитием приспособлений широкого значения и освоением новой адаптивной зоны («плато» или «уровня») (рис. 6.2). **Арогенезы** осуществляются на основе **ароморфозов – повышения уровня организации.**

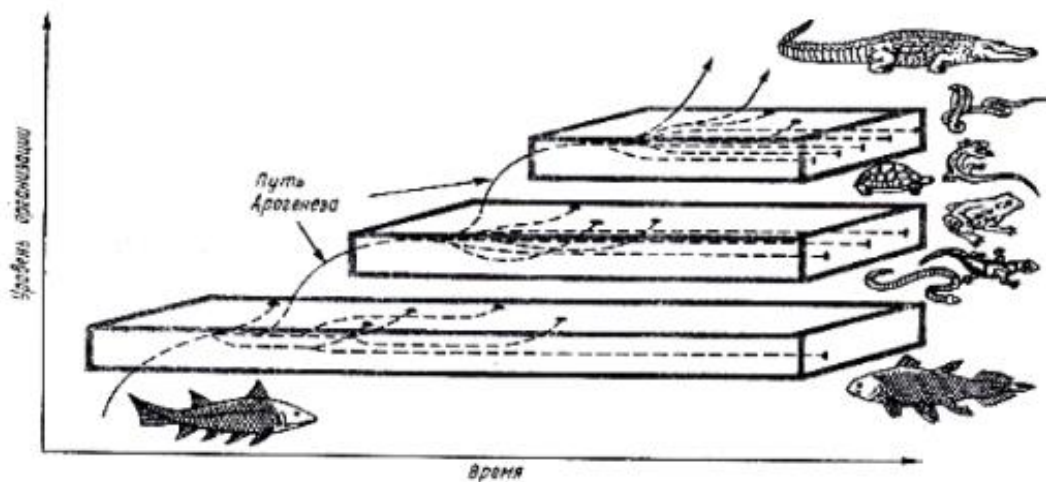


Рис. 6.2. Схема макроэволюции по типу арогенеза (см.: Северцов, 1937)

Ароморфозы (по А.Н. Северцову) характеризуются следующими чертами: 1) повышением энергетической эффективности жизнедеятельности организмов; 2) структурно-функциональным усложнением организмов посредством большей дифференциации и общей интегрированности органов и систем; 3) развитием нервной системы и органов чувств (у животных); 4) усилением постоянства внутренней среды организмов и независимости от внешней среды (уменьшением эффективности отбора).

Арогенез имеет **характер универсального приспособления**, существенно расширяющего среду обитания (например, приобретение теплокровности, способности к обучению и заботы о потомстве, способности к быстрой миграции благодаря бегу и полету). **Предпосылка к арогенезу – примитивность организации, способность к мультифункциональности органов.** По сути, арогенез – это вертикальное направление эволюции и осуществляется на основе правила неспециализированности предков Э. Копа.

Возникший в результате арогенеза новый таксон (род, семейство, отряд, класс (порядок)) в форме вида-родоначальника имеет преадаптацию к новой адаптивной зоне (плато, уровню) и осуществляет адаптивную радиацию, благодаря возникновению пучка (кластера) подчиненных таксонов, которые в результате появления частных приспособлений эффективно осваивают новую среду обитания. Этот путь эволюции называется **аллогенезом** (от греч. *алло* – разный). Аллогенная эволюция является дивергентной по сути и приводит к многообразию видового состава, повышению численности видов и высокому жизненному потенциалу, обусловленному многочисленными частными приспособлениями к среде обитания. Образование этих приспособлений к частным условиям среды при аллогенезе называется **идеоадаптациями** (А.Н. Северцов). При идеоадаптациях (в отличие от ароморфозов) не повышаются уровень организации и общая энергия жизнедеятельности. Примерами идеоадаптаций являются редукция боковых пальцев и формирование копыта в филогенезе лошадей, дифференциация зубов у хищных и травоядных млекопитающих, развитие мимикрии и других типов покровительственной окраски.

Аллогенезы посредством идеоадаптаций отражают горизонтальное направление эволюции и основаны на правиле прогрессирующей специализации Ш. Депере. При этом специализация может быть широкой (эврибионтные виды) и узкой (стенобионтные виды).

Степень специализации различных органов и систем может быть различной у одних и тех же таксонов. Переход к сидячему или паразитическому образу жизни приводит к редукции двигательной, нервной, пищеварительной, кровеносной систем и к гиперфункции половой системы. Этот путь эволюции, связанный с понижением уровня организации (упрощением строения и образа жизни) и общей энергии жизнедеятельности, называется

дегенерацией (А.Н. Северцов). Дегенерация может быть: 1) **факультативной**, как у асцидий, личинки которых ведут свободный образ жизни и сохраняют и хорду, и нервную трубку, а взрослые особи ведут сидячий (прикрепленный) образ жизни и утрачивают эти органы; 2) **облигатной** у большинства паразитических организмов.

Относительно вероятности взаимных переходов разных путей эволюции: арогенезов, аллогенезов, дегенераций существуют разные мнения, но переход с дегенерации к аллогенезу и арогенезу всеми специалистами исключается. Правило смены фаз, или принцип А.Н. Северцова, гласит, что различные механизмы эволюции закономерно сменяют друг друга. Например, алломорфозы рано или поздно становятся ароморфозами, а на основе ароморфозов возникают новые алломорфозы. Некоторые биологи считают, что

между арогенезом и аллогенезом могут быть переходы. По моему мнению, в эволюции существует лишь одно направление: от арогенезов к аллогенезам и от них к дегенерации. Это направление определяется спецификой выполнения правил вертикальной эволюции (арогенеза) и горизонтальной (аллогенеза, дегенерация), а именно от малоспециализированных – к специализированным и к формам со все более усиливающейся специализацией. Специализация как процесс адаптации в узкой зоне приводит к снижению мультифункциональности органов, обеспечивающих эту адаптацию, и тем самым к снижению эволюционной пластичности специализированных форм. Именно поэтому обычно соблюдается правило, согласно которому «группа, вставшая на путь специализации, может эволюционировать только по пути дальнейшей специализации».

Принцип мультифункциональности органов сформулирован в 1875 г. А. Дорном и гласит: любая подсистема (орган) организма выполняет более чем одну функцию. Пример: многообразие функций передней конечности наземных млекопитающих (бег, плавание, удерживание и др.). Функции неравнозначны. Выделяют главные функции (бег) и побочные (остальные). В эволюции выделяют: **усиление (интенсификацию) главной функции** – повышение ее эффективности в ходе филогенеза (легкие у хвостатых амфибий – тонкостенный гладкий мешок, у млекопитающих, птиц имеют альвеолярную структуру); **расширение числа функций** – чем больше функций выполняет данная система (орган), тем шире экологическая валентность (приспособленность) организма и соответствующего таксона (у дафний антенны, кроме прямой своей функции как органа чувств, в связи с их переходом к постоянному существованию в верхних слоях воды приобрели еще плавательную функцию); **уменьшение числа функций** часто, но не всегда связано с интенсификацией функций, приводит к снижению адаптивной пластичности, иногда – к вымиранию таксона, происходит при специализации среды (ленивцы утратили способность конечностей к хождению по земле); **смена функций** – ослабление главной функции и усиление побочной (у летучих мышей передняя конечность претерпела смену функции от ходьбы к полету); **замещение (субституция) функций и органов**, когда сходные функции выполняются другим органом или системой взамен исчезнувших (замещение хорды позвоночником в филогенезе рыб, у китообразных и настоящих тюленей теплоизолирующая функция меха заменена той же функцией подкожного жира).

Выделяют **полимеризацию органов** (увеличение числа органов и структур) и **олигомеризацию органов** (уменьшение). В оценке неспециализированности предков – подход с точки зрения мультифункциональности признаков предковых форм очень важен. Действительно, чем выше мультифункциональность, тем выше эволюционная пластичность, причем примитивные структуры, т.е. структуры, которые еще не подверглись уменьшению числа функций в результате интенсификации, более мультифункциональны и, следовательно, эволюционно более пластичны. Однако интерпретация неспециализированности как эволюционной пластичности (Соре, 1904) в определенной степени противоречит явлению гетеробатмии, требующему от переходных форм мозаичного сочетания примитивных и прогрессивных черт организации. Только благодаря наличию прогрессивных, продвинутых признаков переходные формы могут выжить и стать родоначальниками больших таксонов.

7.5. Биологический прогресс и адаптивность

Как уже было отмечено, Ж.-Б. Ламарк выделил два кардинальных эволюционных процесса: повышение уровня организации (градации) в результате внутренних стремлений к прогрессу; возникновение разнообразия типов организации на каждом уровне под действием среды. Ч. Дарвин, обозначив причины эволюции, заложив основы для изучения биологического прогресса, сам эту проблему четко не выделял.

В 1925 г. оформилось направление в исследовании прогрессивной эволюции благодаря работам отечественного ученого Алексея Николаевича Северцова. Он под биологическим прогрессом понимал усовершенствование морфофизиологической организации, которая позволяет организмам проникать в новые условия среды. Прогрессивную эволюцию живой природы в целом называют арогенезом. Большая заслуга А.Н. Северцова состояла в том, что он разделил понятия морфофизиологического прогресса и биологического прогресса. Биологический прогресс характеризуется процветанием вида или группы в целом. Морфофизиологический прогресс заключается в усложнении и усовершенствовании организации. А.Н. Северцов выделил три критерия, на основе которых достигается биологический прогресс: 1) увеличение численности особей; 2) расширение ареала (расселение особей в новые места обитания); 3) дифференциация видов на новые формы (видообразование).

Главным (магистральным) путем биологического прогресса является ароморфоз. Ароморфозы – это адаптации широкого значения, т.е. полезные в самых разнообразных условиях среды, повышающие уровень организации живых организмов. Ароморфозы открывают большие возможности для освоения видами новых, прежде недоступных сред обитания. Например, приобретение млекопитающими и птицами теплокровности позволило им заселить холодные зоны Арктики и Антарктиды. Следует отметить, что ароморфозы при их появлении практически не отличаются от обычных адаптаций. И лишь при дальнейшей «шлифовке» естественным отбором, согласовании с многочисленными другими признаками организма и широком распространении у многих видов они становятся ароморфозами. Например, появление легочного дыхания у древних обитателей пресных водоемов не изменило кардинально их образа жизни и уровня организации, но дало возможность для освоения суши – обширной среды обитания – многим тысячам видов амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Все ароморфозы носят комплексный характер, т.е. все признаки форм взаимосвязаны друг с другом. Так, появление постоянной температуры тела привело к прогрессивным преобразованиям нервной, кровеносной и дыхательной систем. На основе крупных преобразований, адаптаций широкого значения или ароморфозов в ходе эволюции отдельных групп возникает большое количество мелких приспособлений к определенным условиям среды.

Идиоадаптация – это преобразование, не изменяющее исходную ароморфную организацию, но создающее более мелкие морфогенетические изменения соответственно частным условиям среды, т.е. после ароморфного усовершенствования организации развитие может продолжаться на основе специализации ее в частных условиях среды. Благодаря ароморфным преобразованиям (теплокровность, живорождение и др.) произошло широкое расселение животных в самых разнообразных условиях среды (на суше, в воде, в воздухе), тем самым возникло множество экологических форм, приспособленных к различным географическим зонам. При идиоадаптации ароморфные признаки сохраняют свое значение. Например, для всех видов млекопитающих характерны теплокровность, живорождение, вскармливание потомства молоком. На основе идиоадаптации сформировалось большое число отрядов и семейств млекопитающих, в частности хищные, ластоногие, копытные, кошачьи, лошадиные, медвежьи. Вывод: алломорфная организация характеризуется признаками, адаптивными к частным условиям среды, является одним из наиболее распространенных способов биологического прогресса. ***Биологический прогресс осуществляется как на основе морфофизиологических***

усовершенствований, так и благодаря упрощению морфофизиологической организации. В ряде эволюционных ситуаций, когда окружающая среда стабильна, наблюдается явление общей дегенерации – катаморфоз (от греч. «движение вниз»).

Общая дегенерация, или катаморфоз – эволюционное направление, сопровождающееся упрощением организации. В результате этого происходит переход в более простые условия жизни, что влечет утрату части имеющихся или бесполезных признаков. Согласно этому прогрессивная эволюция заключается в выживании наиболее приспособленных, а не более высокоорганизованных существ. Общая дегенерация наблюдается у многих форм организмов и связана в основном с переходом к паразитическому или сидячему образу жизни. Однако важно то, что общая дегенерация не затрагивает кардинальных черт организации данной систематической группы. Например, ленточные черви-паразиты не перестают быть плоскими червями, сакуллина – корнеголовый, паразитирующий на крабе рак – сохраняет все черты половой системы представителей класса ракообразных. Вывод: несмотря на то, что общая дегенерация приводит к значительному упрощению морфофизиологической организации, виды, идущие по пути катаморфоза, могут увеличивать численность и ареал, т.е. двигаться по пути биологического прогресса. Таким образом, биологический прогресс может осуществляться благодаря как частным, так и общим приспособлениям организма.

Биологический регресс – явление, противоположное прогрессу, поэтому характеризуется обратными по содержанию критериями: снижением численности особей, сужением ареала, постепенным или быстрым уменьшением видового разнообразия группы. Причина – отставание в темпах эволюции группы от скорости изменяющихся условий внешней среды. Если группа встала на путь биологического регресса, то это определяется уровнем ее адаптивной специализации, чрезмерным развитием одних органов и отставанием других. И. Шмальгаузен выделил направления регрессивной эволюции. *Теломорфоз* – специализация организмов, связанная с переходом к узким условиям обитания (колибри, хамелеон). *Гиперморфоз* – переразвитие органов, нарушение коррелятивных связей (каменно- угольный период стрекозы, торфяной олень). Как при теломорфозе, так и при гиперморфозе быстрая смена условий среды снижает эволюционные возможности группы и приводит к вымиранию.

Причины вымирания (по И. Шмальгаузену): 1) сужение эволюционной пластичности (неспособность перестроиться к быстро меняющимся условиям среды); 2) снижение жизнеспособности; 3) появление мощного хищника, высокопатогенных микробов, наличие конкурентов, изменение абиотической среды.

Разные исследователи вносят разное содержание в определение биологического прогресса в зависимости от их восприятия и уровня исследований (от молекулярно-генетического до биосферного).

Общими тенденциями биологического прогресса являются:

1. Переход с молекулярно-генетического уровня на клеточный.
2. Возникновение многоклеточности.
3. Возникновение разума.
4. Развитие нервной системы у животных.
5. Развитие полового процесса у растений.

Дж. Хаксли (1959) выделяет следующие критерии эволюционного прогресса: повышение скорости метаболизма; увеличение скорости реакции на сигналы внешней среды; усиление заботы о потомстве (после возникновения полового процесса); уменьшение зависимости от среды и возрастание способности управлять средой.

Определение биологического прогресса А.Н. Северцова соответствует только горизонтальной эволюции (аллогенезу и дегенерации): 1) увеличение числа особей вида; 2) расширение ареала вида; 3) увеличение количества подчиненных таксонов.

Из трех главных направлений эволюции – арогенез (ароморфоз), аллогенез (идиоадаптация) и дегенерация – два последних хорошо вписываются в вышеприведенное определение биологического прогресса.

В то же время определение биологического прогресса, данное А.Н. Северцовым, совершенно не подходит к арогенезу (ароморфозу), отражающему вертикальную эволюцию. Дело в том, что ***арогенез путем ароморфоза приводит к появлению формы, более высокоразвитой. Эта новая форма (по Э. Копу – неспециализированная или малоспециализированная) не имеет большого числа особей и большого ареала.*** В то же время она имеет принципиальное прогрессивное значение или способность к генерации как таксонов подчиненных (класс → отряд → семейство → род → видовой комплекс), так и таксонов равнозначных (класс → класс, отряд → отряд, семейство → семейство, род → род, вид → вид). ***Арогенез (ароморфоз)*** имеет два последствия: переход к аллогенезу (идиоадаптации) и дегенерации; переход к следующему ароморфозу.

Генераторы таксонов (стволовые виды) на любом уровне (от классов, отрядов, семейств, родов вплоть до видовых комплексов) имеют свойства малоспециализированных форм (малые ареалы, узкие экоклиматические зоны, малое число особей, приуроченность к более стабильным экоклиматическим условиям (типа тропиков).

7.6. Принципы возникновения новых таксономических групп

В заключение раздела по макроэволюции можно гипотетически представить сценарий эволюции. Известно, что максимальное скопление таксонов сосредоточено в тропической области Земли, причем родов и более высоких таксонов здесь больше, чем видов одного рода. По мере изменения климата к арктическим направлениям внутриродовое разнообразие видов нарастает, а количество крупных таксонов, в том числе и родов, уменьшается. Температура как важнейший абиотический фактор среды постепенно снижается, и усиливаются ее перепады (сезонные, суточные). В этом плане *тропические условия можно назвать безотборными*. Таким образом, *основатели вертикальной эволюции* (малоспециализированные предки) почти всегда находились в «безотборной» ситуации. Также анцестральные формы (виды) за счет возникновения геномных и системных мутаций могли «безнаказанно экспериментировать» в плане возникновения перспективных морфофизиологических систем ароморфной организации. *Каскад скачков* через серию промежуточных вариантов, «бесследно» исчезавших, приводил к появлению новых форм, потенциально устойчивых и преадаптированных к новой среде обитания. Реальное освоение этой среды осуществлялось по типу горизонтальной аллогенной эволюции, адаптивной радиации, причем подчиненные таксоны продвигались во все более жесткие климатические области, и все более усиливающаяся специализация позволяла эффективно использовать новую адаптивную зону. Появлялись *эврибионтные виды с большими ареалами* и высокой численностью особей.

Возникновение нового таксона (рода, семейства, отряда, класса) в вертикальном направлении посредством геномных и системных мутаций происходит *каскадным способом*, когда серия следующих друг за другом скачков существенно трансформирует видовой геном (и, разумеется, видовой морфотип), причем промежуточные варианты могут исчезать, будучи элиминированными как несбалансированные. Таким образом, *между исходным (материнским) видом и видом производным (потомком) появляется большой разрыв (hiatus)* как по *морфологическим особенностям*, так и по *стратиграфической локализации*, поскольку со временем этот процесс (каскад скачков) может быть растянут, хотя происходящие при этом катастрофические реорганизации внешней среды относительно геологического времени происходят быстро. Появившаяся новая форма (род, семейство, отряд (порядок) или даже класс), преадаптированная к новой адаптивной зоне, дает адаптивно радирующую в этой зоне группировку подчиненных таксонов

(горизонтальная эволюция). Таким образом я объясняю «вечную» проблему разрывов в палеонтологической летописи не нахождение в отдельных пластах жизненных форм.

Эта проблема волновала и Ж. Кювье, и Ч. Дарвина, и они давали ей принципиально разное объяснение. Палеонтологи выявляют отсутствие переходных форм у многих отрядов всех классов как позвоночных, так и беспозвоночных, а также у растений. Ни один из крупных «разрывов» палеонтологической летописи не был заполнен реальным непрерывным рядом последовательных ископаемых форм. Характерная особенность – недостающие формы были более мелкими (у млекопитающих первые представители отрядов были мельче последних представителей этих же отрядов). Новые группы (молодые) отличались усилением экологической специализации по приспособленности. Крупные «разрывы» в палеонтологической летописи не абсолютны. Переходные формы иногда просматривались, но фрагментарно (т.е. не заполняли «разрывы» полностью). Археоптерикс и археорнис имели промежуточные формы, которые экологически были уже птицами, но морфологически оставались рептилиями. Все четвероногие произошли от кистеперых рыб. Ныне живущие рыбы рода *Latimeria* не являются истинно исходной формой четвероногих (рептилий), а истинные предки были современниками первых амфибий в позднем Девоне. Теория катастроф Ж. Кювье логически объясняет происхождение разрывов, но интерпретация появления новых форм путем миграции из других областей Земли слишком «натянута».

Еще в XIX в. Г. Бронн (1850) указывал, что резкого разрыва между слоями на самом деле нет, и фауны двух смежных горизонтов всегда бывают связаны некоторым количеством общих жизненных форм. Нить жизни никогда не прерывалась, но процесс возникновения новых форм носит скачкообразный характер. Это предполагали и Ч. Дарвин, и палеонтологи М. Неймайр и Дж. Симпсон. Последний в обосновании теории квантовой эволюции (1948) подчеркивал, что палеонтологические исследования постепенно выявляют переходные формы между таксонами среднего ранга: семействами, отрядами, тогда как пробелы между классами не заполняются.

По моему мнению, «разрывы» в палеонтологической летописи определялись тем, что виды-родоначальники (арогенные формы) имели малую численность и малые ареалы и находились в тропической «безотборной» области, а виды-потомки, образованные путем аллогенеза, имевшие высокую численность и большие ареалы, распространялись из тропических в субарктические области.

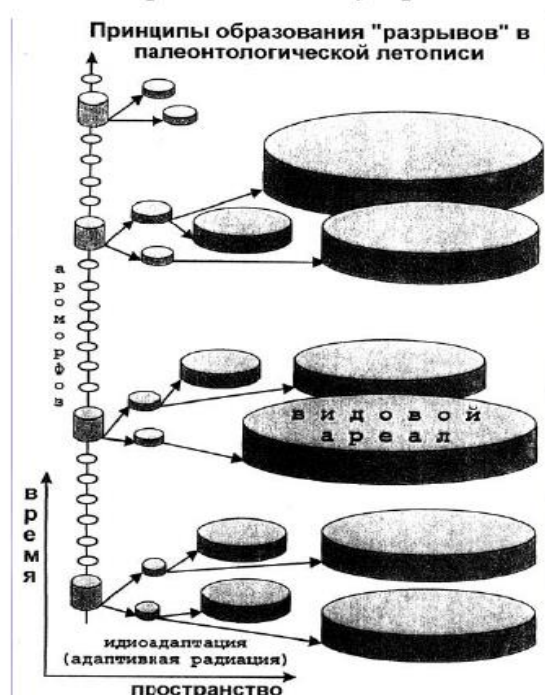


Рис. 6.3. Принципы образования «разрывов» в палеонтологической летописи. (см.: Стегний, 2000)

Главным обстоятельством обнаружения «разрывов» является то, что палеонтологи находят обычно остатки широко распространенных (массовых) видов, появляющихся именно при горизонтальной эволюции, тогда как истинные генераторы видообразования – мало-специализированные, малочисленные виды с локальными ареалами – «ускользают» от наблюдения. А именно эти (последние) виды являются связующими звеньями, обеспечивающими непрерывную связь таксономических группировок между смежными стратиграфическими слоями (рис. 6.3). Их малочисленность и малые ареалы распространения и были причинами того, что они не «попадались» в «ловушки» палеонтологов!

Таким образом, преемственность между выше- и нижестоящими в стратиграфическом плане таксонами сохраняется, и не существует реальных разрывов в палеонтологической летописи. Однако «вертикальные ручейки», связывающие таксоны разного уровня, как отмечалось, представляют каскад сальтационных вариантов («эфемерных» таксонов), причем эти переходные формы при «катастрофическом» отборе исчезают «бесследно», но успевают породить преадаптированные к новым адаптивным зонам обитания формы, которые при стабилизации эоклиматических условий осваивают эти зоны формированием адаптивно радирующих таксонов по принципу горизонтальной эволюции.

7.7. Темпы эволюции

Темпы эволюции можно определять либо по скорости изменения отдельных органов или структур у представителей данного таксона в ряду поколений, либо по частоте возникновения новых видов, родов, семейств и других систематических групп. В первом случае темпы эволюции измеряются изменением средних характеристик признаков за единицу времени (один дарвин – изменение среднего значения признака на 1% за 1 тыс. лет); во втором – числом поколений, необходимых для возникновения новой формы, или числом лет (обычно в миллионах), или числом новых систематических групп, возникших за единицу времени. Большее значение в эволюции имеет не абсолютное астрономическое время, а число поколений.

Неодинаковый темп эволюции органов называется гетеробатмией (А. Тахтаджян). На ранних этапах филогенеза таксона по типу аллогенеза гетеробатмия самая высокая, на поздних – низкая. Разный эволюционный уровень развития различных частей организма связан с органами и их системами, сравнительно слабо связанными между собой функционально (органы движения и пищеварения у животных, проводящие системы стебля и цветка, тычинок и плодов у растений). Эти системы органов относятся к разным координационным цепям и меняются относительно самостоятельно. Как следствие – разные темпы специализации органов (мозаичность эволюции). При регрессивном развитии (паразитизм у растений) гетеробатмия усиливается.

Поскольку на палеонтологическом материале надежнее выделяются не виды, а роды и более крупные таксономические единицы, возникает возможность определения скоростей эволюции по числу образованных в единицу времени родов и семейств. На рис. 6.4 приведены такие данные для шестилучевых кораллов на протяжении 550 млн лет – с триаса до неогена. Видно, что в разные геологические периоды скорость эволюции менялась в 3–4 раза: в триасе и юре одно семейство кораллов возникало за 5–5,5 млн лет, и за это же время возникало 5–12 родов, то в палеогене–неогене для возникновения семейства требовалось 17–20 млн лет, и на каждое семейство приходилось 40–67 родов. Это позволяет предположить об уменьшении темпов арогенной эволюции при увеличении темпов аллогенной эволюции (адаптивной радиации). Конечно, в других группах скорости эволюции могут быть иными.

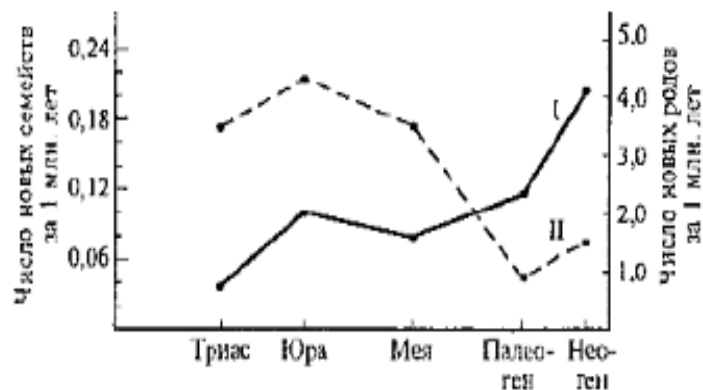


Рис. 6.4. Определение скорости эволюции по числу возникающих новых родов (I) и семейств (II) шестилучевых кораллов *Scleractinia* (см.: Раупа, Стенли, 1974)

Сравнение большого материала по темпам возникновения и длительности развития новых родов позволило Дж. Симпсону выделить три группы родов. К первой группе принадлежат брадителические роды, филогенетические реликты; время их развития превышает 250 млн лет. Ко второй группе принадлежат горотелические роды, время развития которых составляет от нескольких единиц до нескольких десятков миллионов лет, наконец, к третьей группе – тахителических родов – принадлежат роды, время развития которых невелико, много меньше 1 млн лет. Дж. Симпсон ввел правило чередования темпов эволюции.

В середине XX в. для изучения темпов эволюции начали использовать биохимические и молекулярные методы, основанные, например, на сравнении наборов аминокислотных остатков в молекулах важнейших белков (цитохромов, гемоглобинов и др.) у современных форм организмов и позволяющие оценить их биохимическую дивергенцию.

7.8. Параметры прогрессивности эволюционного процесса

Развитие жизни на Земле характеризуется двумя основными направлениями: усложнение организации живых организмов (вертикальная эволюция); расширение приспособленности существующих форм без усложнения их организации (горизонтальная эволюция). Многочисленность видовых комплексов отражает внутриродовую дивергенцию и адаптивную радиацию, и это, по сути, конечная стадия эволюционного развития любого крупного таксона. Возникновение и начальные этапы развития крупного таксона (арогенные этапы), вероятно, проходили в условиях безотборных ситуаций в дарвиновском понимании отбора. Сальтационно возникающие виды-классы, виды-отряды (порядки), виды-семейства, безусловно, контролировались как внешней средой, так и внутренней системой организмов, и несбалансированные варианты элиминировались, но это был отбор видовых форм на уровне отдельных особей – новых видов, т.е. видовой отбор. Дарвиновский популяционный отбор отражает этапы специализированной эволюции (аллогенез) и связан с процессом адаптивной радиации видовых и родовых комплексов в пределах семейства в ходе экспансии в более напряженные экоклиматические условия (например, из тропической области в арктическую).

Параметры, по которым оценивается усложнение организации (прогрессивная эволюция): количество типов клеток; уровень цефализации; изменение (уменьшение) влияния абиотических факторов естественного отбора; изменение сложности молекулярно-цитогенетических систем.

Рассмотрим кратко параметр «количество типов клеток». По С. Кауфману, «число дифференцированных клеточных типов в организме зависит от числа стабильных состояний, создаваемых в пределах того или иного генома». У бактерий – 2 типа клеток (вегетативные и споры); у дрожжей – 3–4 типа; у водорослей и грибов – 5 типов; у губок –

11 типов; у кишечнополостных – 14–20 типов; у растений – 20–40 типов; у кольчатых червей – 55 типов; у человека – 100 типов (по другим оценкам, до 1 000 типов).

Параметр «цефализация» включает в себя эволюционное усложнение нервной системы. Первые многоклеточные существа – водоросли, медузы, губки, – по-видимому, не имели дифференциации клеток. У губок передача сигнала раздражения идет со скоростью 0,2 см/с. Появление специализированных нервных клеток (~ 500 млн лет назад) и простых нервных сетей на порядок ускорило передачу возбуждения (4–15 см/с – у кишечнополостных). Возникновение нервных ганглиев ускорило еще на порядок: 40 см/с (пиявка), 120 см/с (ракообразные). Следующая ступень цефализации – появление головного мозга (головноногие моллюски) и его специализация – привела к скорости передачи возбуждения выше 25 м/с. Амфибии и рептилии имели спинной и головной мозг, при этом скорость нервного возбуждения сильно зависела от температуры: у лягушки при 1–2°C – 5–8 м/с, а при 30°C – 60 м/с. Головной мозг у рептилий был очень малым относительно их размеров. Самую высокую степень цефализации имели теплокровные млекопитающие. От примитивных к современным заметно растут абсолютный и относительный объем головного мозга, количество нейронов и площадь всех отделов мозга (особенно – коры).

Уменьшение влияния абиотических факторов естественного отбора. Жизнь (по Л. Бергаланфи) – это процесс сохранения неравновесного состояния органической системы извлечением энергии из среды. На первых этапах развития жизни абиотические факторы среды были главными регуляторами сохранения и эволюционного развития РНК-подобных организмов. На них обнаруживались ультрафиолетовое излучение, контрастные температуры, смеси вулканических газов (абсолютное большинство современных протобионтов не выжило бы в таких условиях). Появление защитных белковых оболочек для нуклеиновых кислот было первым этапом ослабления действия абиотических факторов естественного отбора. Эукариоты, обладая клеточной мембраной, продвинулись еще дальше, а многоклеточность и скелетообразование ускорили прогрессивную эволюцию и адаптивную радиацию. Прогресс закономерно приводил к уменьшению эффективности отбора. Повышение приспособленности форм можно измерять отношением роста численности к уровню смертности. Уровень физиологического и генетического гомеостаза организмов определяет их эволюционный потенциал. Неустойчивые и непредвиденные изменения абиотических факторов среды, особенно характерные для биосферных кризисов, способствовали появлению защитных приспособлений, благодаря чему в ходе прогрессивной эволюции шло их накопление. Чем выше организация, тем меньше вероятность гибели живых существ от непредвиденных причин.

К общим прогрессивным изменениям относятся также рост объема запасаемой информации, степень автономизации онтогенеза.

7.9. Проблема вымирания

Палеонтологи считают, что виды, существующие в настоящее время, составляют лишь ничтожную часть (около 5%) из общего числа видов, образовавшихся на Земле в ходе эволюции: подавляющая часть существовавших видов вымерла. Вымирание – такой же обычный эволюционный процесс, как и возникновение новых видов. Известно, что массовые вымирания происходили в истории Земли неоднократно. Существуют различные гипотезы, обычно «космического» происхождения, для объяснения этих грандиозных исторических событий. Однако в геологическом прошлом даже самые массовые и катастрофические вымирания были, во-первых, не одновременными во всей биосфере, а во-вторых, были растянуты на миллионы лет.

Данные истории развития органического мира на Земле показывают, что, как правило, быстрее вымирают более специализированные формы (О. Марш). Узкоспециализированные (стенобионтные) виды скорее погибают при резком изменении

среды обитания, чем широкоспециализированные (эврибионтные) виды. Малоспециализированные формы имеют тенденцию существовать (часто и обычно в незначительных количествах) на протяжении более длительных периодов в неизменных (или мало изменяющихся) условиях среды. Можно сказать, что к вымиранию ведет расхождение между темпами эволюции группы и темпами изменения среды. При освоении достаточно широкой среды темпы эволюции группы могут быть низкими, но не приведут к вымиранию. Напротив, при «узкой среде» даже высокие темпы эволюции оказываются обычно недостаточными, чтобы успевать за резкими изменениями среды. Оценивая значение вымирания в эволюции, нельзя упускать из виду то обстоятельство, что вымирание одних групп часто служит условием возникновения и распространения новых групп организмов, увеличения многообразия жизни на Земле. В то же время вымирание как эволюционный процесс — не обязательный момент в развитии группы, об этом свидетельствуют существующие филогенетические реликты.

К изучению скоростей эволюции групп прямое отношение имеет проблема так называемых филогенетических реликтов (персистентных форм, или «живых ископаемых») — форм, сохраняющих неизменными основные особенности строения на протяжении огромных промежутков времени.

Морское плеченогое лингула (*Lingula*) встречается в неизменном виде начиная с ордовика, т.е. существует на Земле как вид более 500 млн лет! Моллюск *Neopilina*, обитающий ныне в Тихом океане, очень похож на виды того же рода, обитавшие в нижнем девоне, т.е. не менее 400 млн лет назад. Мечехвост (*Limulus*) — обычный обитатель тропических прибрежных вод Юго-Восточной Азии — в почти неизменной форме существует с силура (около 400 млн лет). Знаменитая кистеперая рыба латимерия (*Latimeria*) в почти неизменном виде сохранила строение и форму представителей группы, вымершей 200–300 млн лет назад. Число примеров можно увеличить. Все они показывают, что отдельные виды могут сохраняться на протяжении сотен миллионов лет эволюции внешне мало измененными. В чем причина такого удивительного постоянства?

Во всех случаях оказывается, что сохранение таких персистентных (неизменных) видов возможно при стабильности основных компонентов среды. Так, особенно много филогенетических реликтов в некоторых участках Мирового океана и в тропиках, где условия существования остаются стабильными на протяжении десятков миллионов лет (рис. 6.5).

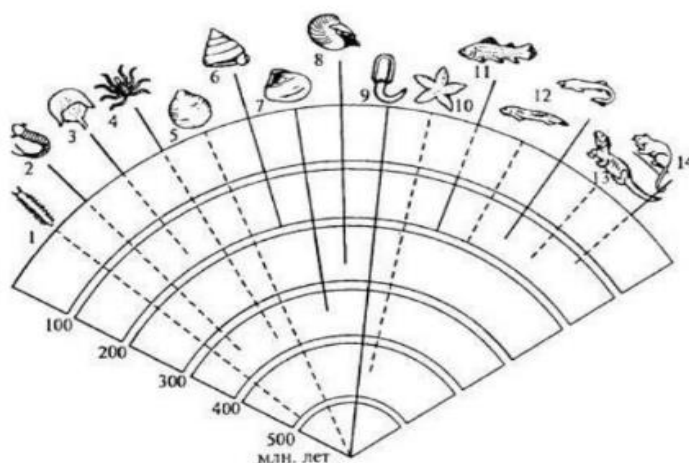


Рис. 6.5. Примеры персистентных форм и длительность их существования (по Гилярову и др., 1983): 1 — *Peripatus*; 2 — *Lepidocarus*; 3 — мечехвост (*Limulus*); 4 — неопилина (*Neopilina*) — один из самых примитивных моллюсков тропических морей; 5 — пауки-пикногоны; 6–8 — моллюски *Pleurotomaria*, *Nucula* и *Nautilus*; 9 — плеченогие *Lingula*; 10 — морская звезда; 11 — кистеперая рыба латимерия (*Latimeria*); 12 — двоякодышащая рыба цератод (*Neoceratodus*); 13 — рептилия гаттерия (*Sphenodon*); 14 — сумчатое, опоссум (*Didelphis*)

Иногда процесс вымирания рассматривается как исторически неизбежный процесс «старения вида». Согласно этой точке зрения, каждая филогенетическая ветвь проходит стадии юности, зрелости, старости. Дойдя в силу внутренней необходимости до крайней степени специализации в фазу старости, таксон якобы должен неизбежно погибнуть, не оставив потомства. В подобных рассуждениях филогенетические события оцениваются с позиции изменений, характерных для онтогенетического уровня организации жизни, а также убеждения, что вымирание оказывается результатом не исторического развития, а «старения» вида. Против такой финалистской концепции свидетельствуют факты существования достаточно многочисленных персистентных форм, а также факты крайне быстрого вымирания некоторых видов.

В заключении напомним особенности макроэволюции.

1. Преобладание крупных морфологических преобразований таксонов.
2. Преобладание монофилетического возникновения таксонов.
3. Преобладание крупноблочной «гомеобоксной» системы формирования онтогенеза.
4. Освоение нового экологического пространства (формирование биоценозов).
5. Распространение таксономических групп в экстремальные абиотические среды обитания (от тропических условий к арктическим условиям) по принципу адаптивной радиации.

Литература:

Основная:

1. Бухман, Л. М. Концепции современного естествознания / Л.М. Бухман ; Н.С. Бухман, 2, Биологическая и геологическая эволюция. - Самара: Самарский государственный архитектурно-строительный университет, 2013. - 202 с.

Дополнительная:

1. Иорданский Н. Н. Основы теории эволюции : пособие для учителей. - М. : Просвещение, 1979. - 190 с.
2. Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции / ред. и заключит. ст. Б. С. Матвеева, Н. П. Наумова. - Изд. 3-е. - М. : Изд-во Моск. ун-та, 1967. - 202 с.:
3. Северцов, А. Н. Этюды по теории эволюции / А.Н. Северцов. - Берлин : Государственное издательство Р.С.Ф.С.Р., 1921. - 318 с. - <http://biblioclub.ru/>.
4. Северцов, А. С. Введение в теорию эволюции : учеб. пособие для биол. спец. ун-тов. - М. : Изд-во Моск. ун-та, 1981. - 317 с.:
5. Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции / А.Н. Северцов. - 2-е изд., изм. и доп. - М.|Л. : Государственное издательство Биологической и Медицинской литературы, 1934. - 153 с.
6. Сорохтин О. Г. Теория развития Земли. Происхождение, эволюция и трагическое будущее Электронный ресурс / О. Г. Сорохтин, Дж. В. Чилингар, Н. О. Сорохтин. - Теория развития Земли. Происхождение, эволюция и трагическое будущее, 2019-10-01. - Москва, Ижевск : Регулярная и хаотическая динамика, Ижевский институт компьютерных исследований, 2010. - 752 с.

Интернет-ресурсы:

- 1 <http://www.librari.stavsu.ru>. – Электронная библиотека и электронный каталог научной библиотеки Ставропольского государственного университета
- 2 <http://dlib.eastview.com> - Электронная база данных
- 3 <http://elibrary.rsl.ru> – Научная электронная библиотека
- 4 <http://search.ebscohost.com> - Электронная база данных EBSCO -(Academic Search Premier - самое крупное в мире собрание научных журналов на английском

языке. (Область естественные науки).

- 5 <http://window.edu.ru> - Единое окно доступа к образовательным ресурсам (раздел Биология»).
- 6 <http://www.sagepub.com> Sage_STM – это более 100 журналов в области естественных наук
- 7 <http://www.sciencedirect.com> – Электронная база данных - Эльзевир

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«СЕВЕРО-КАВКАЗСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Методические указания
по выполнению самостоятельных работ
по дисциплине «Эволюционная биология»
для студентов направления подготовки
44.03.05 Педагогическое образование (с двумя профилями подготовки)
Направленность (профиль)
География и биология

Ставрополь, 2026

Вопросы для самостоятельной подготовки

1. Назвать основные этапы развития биологии и принципы их классификации.
2. Какие особенности характерны для метафизического периода естествознания?
3. Какова причина возникновения концепций преформизма, эпигенеза и других в метафизический период?
4. Каково значение работ К.Линнея?
5. Философские взгляды Ж.Б.Ламарка.
6. Почему систему животных и растений Ж.Б.Ламарка называют “естественной”?
7. Как Ж.Б.Ламарк решил проблему “изменчивости” и “приспособленности”?
8. Каков подход Ж.Б.Ламарка к вопросу об историческом развитии природы?
9. Каковы представления Ж.Б.Ламарка о ходе развития органического мира?
10. Как идет развитие видов по Ж.Б.Ламарку?
11. Какие из поставленных проблем Ж.Б.Ламарку удалось решить, а какие нет?
12. Придумайте по одному - два примера образования органов у животных и растений с позиции взгляда Ж.Б.Ламарка.
13. В какой последовательности по значимости следует рассматривать предпосылки возникновения учения Ч.Дарвина?
14. Назовите основы естественнонаучных взглядов Ж.Бюффона. Как обосновывает Ж.С.-Сент-Илер идею единства плана строения животных?
15. Какова особенность анализа изменчивости в условиях одомашнивания?
16. Каков вклад Ж.Кювье в развитие сравнительной анатомии?
17. В чем суть палеонтологических обобщений Ж.Кювье и каково их значение в развитии эволюционных представлений?
18. Какие примеры и доказательства приводит Ч.Дарвин, говоря об изменчивости во времени и в пространстве?
19. Как Ч.Дарвин рассматривает роль внешней среды, упражнения и неупражнения в эволюции?
20. Находится ли в противоречии случайность и направленность эволюционного процесса?
21. Как соотносится учение Ч.Дарвина с современными данными генетики, экологии? В чем сходство и различие гомологичных органов?
 1. В чем причина внешнего сходства и различия аналогичных органов?
 2. Каково значение учения о гомологии и аналогии?
 3. Дайте определение и приведите примеры ископаемых переходных форм?
 4. Что такое палеонтологические ряды?
 5. Охарактеризуйте биогеографические области.
 6. Что такое островные формы, реликты?
 7. В чем сущность закона зародышевого сходства?
 8. Что такое рудиментарные органы, атавизм?
 9. Что такое норма реакции, адаптивная норма?
 10. Каково эволюционное значение разных форм мутаций?
 11. Какова роль в эволюции генетико – автоматических процессов (дрейфа генов) в популяциях?
 12. Что Вы знаете о типах мутаций?
 13. Перечислите основные эволюционно-генетические характеристики популяций.
 14. Какова роль миграций в изменении генетической структуры популяций?
 15. Что такое внутрипопуляционный полиморфизм?
 16. Каково влияние динамики численности популяций на их генотипический состав?
 17. Борьба за существование. Ее формы и причина.

18. Что такое элиминация? Назовите и охарактеризуйте ее формы.
19. Дайте современное определение естественного отбора. Что нового по сравнению с учением Ч.Дарвина в современном понимании естественного отбора?
20. Назовите предпосылки действия естественного отбора.
21. Каковы экологическая и генетическая характеристика естественного отбора?
22. Что влияет на темпы преобразования генофонда популяции?
23. В чем выражается связь естественного отбора с элиминацией и активностью организмов? Приведите примеры.
24. Каково значение модификационной изменчивости для отбора?
25. В чем суть и механизм действия разных форм отбора?
26. Механизм действия отбора и образование адаптаций. Приведите какие-либо примеры.
27. Какие факторы (кроме естественного отбора!) влияют на темп преобразования генофонда популяции?
28. Следствия борьбы за существование могут быть интенсивными, селективными, консервативными. Какие формы отбора при этом действуют?
29. В чем заключается творческая роль естественного отбора?
30. ьности человека?
31. В чем заключается вклад К.Линнея в разработку проблемы вида?
32. В чем заключается суть представлений Ж.Б.Ламарка о виде?
33. Каково понимание вида Ч.Дарвином?
34. С чем связано многообразие форм в пределах вида?
35. Что такое дискретность вида и чем она обусловлена в природе?
36. Что надо понимать под целесообразностью вида? Какие существуют доказательства целостности вида?
37. В чем суть аллопатрического видообразования? Приведите доказательства этого пути видообразования.
38. В чем суть симпатрического видообразования? Приведите доказательства возможности этого способа видообразования.
39. Приведите примеры организмов (таксонов), находящихся на пути биологического прогресса.
40. Чем характеризуется биологический регресс?
41. Приведите примеры видов (таксонов), находящихся на пути биологического регресса.
42. Укажите пути достижения биологического прогресса по А.Н.Северцову.
43. Охарактеризуйте явления арогенеза, аллогенеза, телогенеза, гипергенеза, катагенеза и гипогенеза исходя из современных представлений о биологическом прогрессе.
44. коорганизованных и низкоорганизованных животных?
45. Что понимают под филитической эволюцией?
46. Чем обусловлена направленность эволюционного процесса?
47. Как объяснить неограниченность эволюционного процесса?
48. Чем можно объяснить общую тенденцию к ускорению темпов эволюции?
49. Как объяснить неравномерность темпов эволюции отдельных групп?
50. Как объяснить вымирание вида или более крупной систематической группы с позиции теории Ч.Дарвина?
51. Почему процесс эволюции необратим?
52. Дайте определение геохронологии как науки.
53. Каковы предпосылки возникновения жизни на Земле?
54. Охарактеризуйте современные гипотезы происхождения жизни.
55. Дайте представление об основных этапах биогенеза.
56. Какие экспериментальные модели биогенеза Вам известны?

57. Опишите процессы, происходящие в биосфере в архее и протерозое?
58. Какова роль живых организмов в изменении атмосферы и литосферы в архее и протерозое?
59. Какими формами была представлена жизнь в докембрии?
60. По какому пути шло развитие животного и растительного мира в палеозое?
61. Какие крупные ароморфозы произошли в мезозойскую эру?
62. Охарактеризуйте эволюционные процессы, происходящие в периоды мезозойской эры.
63. Развитие жизни в кайнозойскую эру.
64. Что такое ноогенез?
65. Почему проблема ноогенеза возникла только в начале XX века?
66. Каково место человека в зоологической системе?
67. Охарактеризуйте основные этапы антропогенеза.
68. Что Вы знаете о центрах происхождения человека?
69. Каковы движущие силы антропогенеза и в чем их специфика?
70. Каковы биологические предпосылки превращения обезьяны в человека?
71. Каковы социальные факторы становления человека?
72. В чем заключается качественное своеобразие эволюции человека?
73. Что такое речь и каковы предпосылки ее возникновения?
74. В чем состоит качественное отличие трудовой деятельности человека от предорудийной деятельности животных?
75. Охарактеризуйте человеческие расы.
76. В чем проявляется адаптивное значение расовых признаков?

Литература:

Основная:

1. Бухман, Л. М. Концепции современного естествознания / Л.М. Бухман ; Н.С. Бухман,
2. Биологическая и геологическая эволюция. - Самара: Самарский государственный архитектурно-строительный университет, 2013. - 202 с.

Дополнительная:

1. Иорданский Н. Н. Основы теории эволюции : пособие для учителей. - М. : Просвещение, 1979. - 190 с.
2. Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции / ред. и заключит. ст. Б. С. Матвеева, Н. П. Наумова. - Изд. 3-е. - М. : Изд-во Моск. ун-та, 1967. - 202 с.:
3. Северцов, А. Н. Этюды по теории эволюции / А.Н. Северцов. - Берлин : Государственное издательство Р.С.Ф.С.Р., 1921. - 318 с. - <http://biblioclub.ru/>.
4. Северцов, А. С. Введение в теорию эволюции : учеб. пособие для биол. спец. ун-тов. - М. : Изд-во Моск. ун-та, 1981. - 317 с.:
5. Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции / А.Н. Северцов. - 2-е изд., изм. и доп. - М.Л. : Государственное издательство Биологической и Медицинской литературы, 1934. - 153 с.
6. Сорохтин О. Г. Теория развития Земли. Происхождение, эволюция и трагическое будущее Электронный ресурс / О. Г. Сорохтин, Дж. В. Чилингар, Н. О. Сорохтин. - Теория развития Земли. Происхождение, эволюция и трагическое будущее, 2019-10-01. - Москва, Ижевск : Регулярная и хаотическая динамика, Ижевский институт компьютерных исследований, 2010. - 752 с.

Интернет-ресурсы:

- 1 [http:// www.librari.stavsu.ru](http://www.librari.stavsu.ru). – Электронная библиотека и электронный каталог научной библиотеки Ставропольского государственного университета

- 2 <http://dlib.eastview.com> - Электронная база данных
- 3 <http://elibrary.rsl.ru> – Научная электронная библиотека
- 4 <http://search.ebscohost.com> - Электронная база данных EBSCO -(Academic Search Premier - самое крупное в мире собрание научных журналов на английском языке. (Область естественные науки).
- 5 <http://window.edu.ru> - Единое окно доступа к образовательным ресурсам (раздел Биология»).
- 6 <http://www.sagepub.com> Sage_STM – это более 100 журналов в области естественных наук
- 7 <http://www.sciencedirect.com> – Электронная база данных - Эльзевир