

Министерство образования Республики Беларусь
Белорусский государственный университет
Биологический факультет
Кафедра генетики

СОГЛАСОВАНО

Заведующий кафедрой

_____Максимова Н.П.

«12» апреля 2024 г.

СОГЛАСОВАНО

Декан факультета

_____Демидчик В.В.

«26» апреля 2024 г.

Эволюционная биология

Электронный учебно-методический комплекс для специальностей:

1-31 01 01 «Биология»;

1-33 01 01 «Биоэкология»;

1-31 01 04 «Биоинженерия и биоинформатика»;

6-05-0511-01 «Биология»;

6-05-0521-01 «Экология»;

6-05-0511-05 «Биоинженерия и биоинформатика»;

7-07-0511-01 «Фундаментальная и прикладная биотехнология»

Регистрационный № 2.4.2-24/463

Автор:

Романовская Т.В., кандидат биологических наук, доцент

Рассмотрено и утверждено на заседании Научно-методического совета БГУ
30.04.2024 г., протокол № 7.

Минск 2024

УДК 575.8(075.8)
Р 695

Утверждено на заседании Научно-методического совета БГУ
Протокол № 7 от 30.04.2024 г.

Решение о депонировании вынес:
Совет биологического факультета
Протокол № 8 от 26.04.2024 г.

А в т о р:

Романовская Татьяна Владимировна, кандидат биологических наук, доцент кафедры генетики факультета биологии БГУ.

Рецензенты:

кафедра биологии и методики преподавания биологии факультета естествознания Белорусского государственного педагогического университета имени Максима Танка (заведующий кафедрой Жукова И.И., кандидат сельскохозяйственных наук, доцент);

Левданский О.Д., заведующий сектором биоинформатики Института генетики и цитологии НАН Беларуси, кандидат биологических наук.

Романовская, Т. В. Эволюционная биология : электронный учебно-методический комплекс для специальностей: 1-31 01 01 «Биология», 1-33 01 01 «Биоэкология», 1-31 01 04 «Биоинженерия и биоинформатика», 6-05-0511-01 «Биология», 6-05-0521-01 «Экология», 6-05-0511-05 «Биоинженерия и биоинформатика», 7-07-0511-01 «Фундаментальная и прикладная биотехнология» / Т. В. Романовская ; БГУ, Биологический фак., Каф. генетики. – Минск : БГУ, 2024. – 139 с. : ил., табл. – Библиогр.: с. 138–139.

Электронный учебно-методический комплекс (ЭУМК) предназначен для студентов специальностей 1-31 01 01 «Биология», 1-33 01 01 «Биоэкология», 1-31 01 04 «Биоинженерия и биоинформатика», 6-05-0511-01 «Биология», 6-05-0521-01 «Экология», 6-05-0511-05 «Биоинженерия и биоинформатика», 7-07-0511-01 «Фундаментальная и прикладная биотехнология. Содержание ЭУМК предполагает формирование и развитие у студентов представлений о процессе эволюционного развития живой природы, о механизмах, которыми определяется динамика и направленность биологической эволюции, о методах, применяемых в области эволюционной биологии и разнообразии теоретических концепций в этой научной дисциплине.

Оглавление

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА.....	5
1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ. КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ.....	6
1.1. Введение в дисциплину. Эволюционная биология как наука об историческом развитии живой природы	6
1.2. Становление и развитие эволюционной теории	8
1.3. Основные понятия и положения синтетической теории эволюции	19
1.4. Естественный отбор, его формы и влияние на генофонд	25
1.5. Генетическая изменчивость и наследственность. Разнообразие форм генетической изменчивости.....	30
1.6. Закономерности генетической изменчивости, их причины и следствия ..	33
1.7. Надгенетическая изменчивость и наследственность, ее значение для организмов и в эволюционном процессе.....	37
1.8. Связь онтогенеза и филогенеза. Проблема эволюционных инноваций....	38
1.9. Генетическая основа эволюции онтогенеза. <i>Evo-Devo</i>	47
1.10. Концепции и критерии биологического вида. Пути и механизмы видообразования.	53
1.11. Филогенетика: ее предмет, задачи и методы	63
1.12. Методы детекции следов отбора при анализе геномов	70
1.13. Экологические аспекты эволюции. Роль экологических кризисов в эволюции.....	75
1.14. Основные направления и закономерности макроэволюции	80
1.15. Основы геохронологии. Методы палеонтологии	85
1.16. Эволюция в криптозойском эоне	89
1.17. Эволюция в фанерозойском эоне	95
1.18. Антропогенез.....	98
2. ПРАКТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ.....	106
2.1. Примерное содержание практических занятий.....	106
2.2. Сборник задач.....	121
3. РАЗДЕЛ КОНТРОЛЯ ЗНАНИЙ	130

3.1. Перечень контрольных мероприятий управляемой самостоятельной работы студентов	130
3.2. Методика формирования оценки.....	130
3.3. Приблизительные темы рефератов	131
Примеры вопросов и задач контрольных опросов	132
Вопросы для подготовки к экзамену	133
4. ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ РАЗДЕЛ.....	138
4.1. Учебно-программные материалы.....	138
4.2. Рекомендуемая литература.....	138
4.3. Электронные ресурсы.....	139

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Электронный учебно-методический комплекс (ЭУМК) по учебной дисциплине «Эволюционная биология» предназначен для студентов, получающих общее высшее образование по специальностям 1-31 01 01 биология; 1-33 01 01 биоэкология; 1-31 01 04 биоинженерия и биоинформатика; 6-05-0511-01 биология, 6-05-0521-01 экология, 6-05-0511-05 биоинженерия и биоинформатика, 7-07-0511-01 фундаментальная и прикладная биотехнология.

Содержание разделов ЭУМК соответствует образовательным стандартам высшего образования данных специальностей.

Цель ЭУМК – оказание методической помощи студентам в систематизации учебного материала в процессе подготовки к итоговой аттестации по дисциплине «Эволюционная биология».

Учебная дисциплина «Эволюционная биология» нацелена на формирование у студентов комплексного системного представления об историческом развитии живой природы. В задачи учебной дисциплины входит ознакомление студентов с современными научными представлениями о естественных факторах, движущих силах и закономерностях эволюционного процесса, с исследовательскими методами, применяемыми в области эволюционной биологии, формирование понимания фундаментального и прикладного значения эволюционной биологии. В структуру ЭУМК входит:

1. Теоретический раздел (включает конспект лекций).
2. Практический раздел.
3. Контроль самостоятельной работы студентов (содержит перечень контрольных мероприятий управляемой самостоятельной работы студентов; методику формирования оценки; темы рефератов; примеры контрольных вопросов и задач; вопросы для подготовки к экзамену).
4. Вспомогательный раздел (включает учебно-программные материалы и список рекомендуемой литературы).

Работа студента с ЭУМК должна включать ознакомление с тематическим планом учебной дисциплины, представленным в учебной программе учреждения высшего образования, в которой можно получить информацию о тематике лекций и практических занятий, перечнях рассматриваемых вопросов и рекомендуемой для их изучения литературы. Для подготовки к практическим занятиям и промежуточным зачетам рекомендуется использовать материалы, представленные в теоретическом и практическом разделах УМК, а также материалы для контроля самостоятельной работы студентов. В ходе подготовки к экзамену целесообразно ознакомиться с требованиями к компетенциям по учебной дисциплине, изложенными в учебной программе учреждения высшего образования, а также перечнем вопросов к экзамену.

1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ

1.1. Введение в дисциплину. Эволюционная биология как наука об историческом развитии живой природы

Предмет эволюционной биологии. Связь эволюционной биологии с другими областями биологической науки. Фундаментальное и прикладное значение эволюционной биологии.

Эволюционная биология – это одна из ключевых наук, и ее содержание имеет фундаментальное и практическое значение. Изучение и понимание процессов эволюции позволяет нам обрести уникальное представление о живом мире и механизмах, определяющих его разнообразие.

Основная идея эволюционной биологии заключается в том, что все живые организмы произошли от общего предка и развились благодаря накоплению изменений с течением времени. Ход эволюционной истории, ее скорость и направленность – зависят от спектра естественных факторов, которые можно изучать и систематизировать.

В целом, эволюционная биология представляет собой фундаментальный раздел биологической науки, который через многочисленные взаимосвязи и пути обмена информацией способствует более глубокому пониманию мира живой природы и всех ее многообразных аспектов. Эта область тесно связана с другими разделами биологии.

К примеру, молекулярная биология, а также биология индивидуального развития раскрывают на разных уровнях физическую основу процессов эволюции. Они служат источником понимания причин и механизмов мутаций и стабильности геномов, принципов реализации генетической информации на уровне клетки и растущего организма. Эволюционная биология имеет также глубокие связи с генетикой, изучающей наследственность и механизмы передачи генетической информации от поколения к поколению. Наследственные изменения, происходящие в процессе эволюции, служат основой для понимания эволюционных процессов и возникновения новых видов.

Экология и эволюционная биология связаны вопросами приспособления организмов к среде обитания. Знания, формируемые на стыке экологии и эволюционной биологии, обеспечивают понимание того, какие виды могут выжить в конкретной среде и как сообщества организмов взаимодействуют друг с другом. В основе эволюции лежат сложные взаимоотношения между живыми существами, включающие конкуренцию, хищничество, кооперацию и др.

Анатомия и физиология также не может обойти вопросы эволюции. Изучение того, как органы и системы организма функционируют, помогает выяснить, как эти функции развивались в процессе эволюции и как они связаны с выживаемостью и успешным размножением организма. И наоборот,

понимание истории формирования той или иной системы организма дает ключ к объяснению ее структурно функциональных особенностей.

Исследования, связанные с вопросами происхождения жизни на Земле проходят на стыке эволюционной биологии и химии, а с другой стороны, при исследовании вопросов происхождения человека эволюционная биология тесно взаимодействует с областью психологии, медицины и даже философии.

Фундаментальное и прикладное значение эволюционной биологии

Каждая деталь строения любого живого существа на любом рассматриваемом уровне отражает какую-либо выполняемую функцию. И как только мы задаемся вопросом «почему» - почему эта структура именно такая, почему она выполняет именно эту работу, почему она есть у одного существа, но отсутствует у другого, - за ответом всегда придется обращаться к истории, к тому, на базе чего и когда эта структура возникла, каким образом, под влиянием каких факторов эта структура стала тем, чем она является. В этом и состоит фундаментальное значение эволюционной биологии.

Но понимание законов эволюционного развития, возможность расшифровки цепочек преобразований организмов, развивающихся в конкретных условиях среды существенно помогает в решении многих практических задач.

Эволюционная биология представляет фундамент для аграрной и пищевой промышленности, биотехнологии, обеспечивая теоретическую базу для выработки оптимальных стратегий получения растений, животных, микроорганизмов с теми или иными желаемыми характеристиками фенотипа.

В сфере медицины знания особенностей эволюции человеческого вида позволяют глубже понять причины возникновения и распространения различных заболеваний, а это, в свою очередь, помогает разрабатывать методы и стратегии их лечения и профилактики.

Одной из актуальных проблем сегодняшней медицины стала выработка и распространение лекарственной устойчивости у болезнетворных микроорганизмов (устойчивость к антибиотикам). Подобная проблема возникает и при терапии онкологических заболеваний. В сельском хозяйстве аналогичной проблемой является выработка устойчивости к инсектицидам у насекомых-вредителей, устойчивости к гербицидам у сорных растений. Очевидно, что поиск практического решения соответствующих проблем требует ясного понимания соответствующих процессов, установления конкретных механизмов, благодаря которым развивается устойчивость к тому или иному лекарству или яду. Эволюционная биология располагает специальными методами для решения подобных задач.

Кроме того, занимаясь в том числе изучением факторов, влияющих на риски вымирания, эволюционная биология имеет важное значение для решения задач охраны биоразнообразия, помогая планировать мероприятия по биомониторингу и защите наиболее уязвимых видов и экосистем.

Таким образом, содержание эволюционной биологии охватывает широкий спектр вопросов и имеет огромное практическое значение. Эта наука не только помогает нам понять происхождение и разнообразие жизни, но и оказывает

существенное влияние на сферы медицины, промышленности и окружающей среды. Без ее принципов и данных мы были бы значительно ограничены в нашем понимании мира и способностях воздействия на него.

Важно отметить, что современная эволюционная биология обладает широким спектром доступных методов. К ставшим уже классическими методам сравнительной анатомии и физиологии, сравнительной эмбриологии, палеонтологии, искусственного отбора в эксперименте, в последние полвека добавились тонкие методы исследования живой природы на молекулярном уровне, включая сравнительную геномику, эксперименты по генетической модификации клеток и организмов. Это существенно помогло прояснить многие неясности, которые оставались в этой сфере знания прежде, и найти пути прикладного применения полученных знаний. В качестве примера достаточно упомянуть присужденную в 2018 году Нобелевскую премию по химии, присужденную Фрэнсис Арнольд, Джорджу Смиту и Грегу Уинтеру за работы по направленной эволюции белковых молекул, которые в полной мере основаны на понимании механизмов биологической эволюции.

Эволюционная биология выделяется среди других биологических дисциплин тем, что предметом ее интереса является история, а любая история состоит из уникальных событий. Историю нельзя пройти повторно, события прошлого невозможно пронаблюдать напрямую. Ввиду такой специфики, огромное значение для эволюционной биологии имеют методы математического и компьютерного моделирования. В этой области в течение последних лет также наблюдается стремительный прогресс, что служит еще одним важным фактором достижения новых уровней глубины и ясности в поиске ответов на сложные вопросы, касающиеся развития жизни.

1.2. Становление и развитие эволюционной теории

Объяснение разнообразия, сложности и целесообразности устройства живой природы с позиций креационизма и трансформизма в прошлые исторические эпохи. Развитие естествознания в эпоху, предшествующую возникновению первых теорий эволюции. Жан Батист Ламарк – автор первой эволюционной теории, описывающей причины и механизмы эволюционного процесса. Критика теории Ламарка Ж.Л. Кювье. Теория катастроф Ж.Л. Кювье. Становление теории Ч. Дарвина: предпосылки, ключевые положения, предсказания, вытекающие из его теории. Отличия теории Дарвина от теории Ламарка. Представление о борьбе за существование и естественном отборе, о природе изменчивости в теории Дарвина. Древоподобная модель эволюции биологического разнообразия. Понятие об относительной приспособительной ценности признаков.

Вопросы о том, каким образом на Земле появилось то удивительное разнообразие живых существ, которое мы наблюдаем, несомненно поражающих при этом красотой, целесообразностью и сложностью внутреннего устройства и функционирования всегда вызывали живое

любопытство людей. Ответы на эти вопросы в разные эпохи и в разных культурах предлагались тоже очень разные. На ранних этапах истории эти объяснения часто выходили в область мифического или мистического. И даже в наше время большинство людей хорошо знакомы с конфликтом между научной точкой зрения (материалистической), основанной на привлечении законов физики, химии, биологии) и позицией идеалистической (версии творения мира согласно разумному замыслу), которую принято называть «**креационизмом**».

Но и в рамках материалистического мировоззрения (которое можно встретить в литературных источниках достаточно рано, в том числе в трудах некоторых философов Древней Греции), на первых порах бытовали достаточно наивные представления. Вполне обычным виделось самозарождение мышей в сундуках с одеждой, мух в гнилом мясе, червей в речном иле и т. п. Имелось представление об особой форме материи, - «семенах жизни», способной прорасти в новые растения или животных при попадании в благоприятную среду. Впрочем, в изложении учений древних о появлении жизни на Земле можно усмотреть и намек на теорию отбора (см. поэму «О природе вещей», Лукреций).

Религиозное представление о единожды сотворенном и с тех пор неизменном разнообразии живой природы, представленном известными нам видами грибов, животных и растений было определяющим в картине мира простых людей и ученых на протяжении всего Средневековья, но с началом Нового времени, когда начали складываться новые принципы научного исследования, когда ученые перестали бояться подвергать сомнению устоявшиеся авторитеты, когда в Европе стали появляться университеты, наука быстро двинулась вперед, стремясь не только систематизировать накопленные ранее знания, но и открывать новое, выявлять закономерности, выводить и обосновывать ранее неизвестные законы природы. Это коснулось знаний в области физики, химии, геологии и, конечно, науки о живой природе.

Представление об эволюции живой природы созрело далеко не сразу, но мы можем перечислить тот ряд концепций и открытий, сделанных в промежутке с XV по XVIII вв., которые подготовили почву для формирования такого представления. Они обобщены в таблице 1.

Идеи о закономерном последовательном развитии живой природы от простого к сложному стали высказываться некоторыми учеными в XVII-XVIII вв. Концепция, основанная на таких идеях, получила название «**трансформизм**». В числе ее глашатаев и адептов можно назвать таких ученых и мыслителей, как Ж. Бюффон (1707-1788), Ж. Ламетри (1709-1751), Д. Дидро (1713-1784), И. Кант (1724-1804), В. Гете (1749-1832), Ж. Сент-Илер (1772-1844), русский зоолог и палеонтолог К. Рулье (1814-1858). В этом же списке нельзя не упомянуть и деда Ч. Дарвина – Эразма Дарвина (1731-1802). Приведем здесь отрывок его поэмы «Храм природы» (опубликована в 1803 г.), отражающий представления трансформистов об истории развития жизни на Земле:

*Земная жизнь в безбрежном лоне вод
Среди пещер жемчужных океана
Возникла, получила свой исход,
Росла и стала развиваться рано;
Сперва в мельчайших формах все росло,
Не видимых и в толстое стекло,
Которые, киша, скрывались в иле
Иль водяную массу бороздили;
Но поколенья множились, цвели,
Усилились и члены обрели;
Восстал растений мир и средь обилья
Разнообразной жизни в ход пошли
Животных ноги, плавники и крылья.*

Обратим внимание, что растительная жизнь в учениях ранних трансформистов мыслилась как промежуточный этап между появившимися первоначально простейшими микроскопическими формами жизни и значительно более сложно устроенными животными.

Предполагалось, что для появления животных, растения, существа неподвижные и способные только лишь расти и осуществлять базовые физиологические процессы типа дыхания, питания и размножения, должны были приобрести нервную систему, благодаря которой они получили способность чувствовать, мыслить и двигаться. Человек в представлении трансформистов является конечным звеном этой последовательной цепочки усложнений.

В своих трактатах трансформисты в большинстве своем использовали понятие «эволюция» в значении «развертывания божественного плана». Без введения разумного начала, управляющего этим процессом, казалось невозможным дать объяснение удивительной целесообразности и сложности устройства каждого живого существа, направленности развития от простых форм к все более сложным. То есть представления об эволюции живой природы этого времени были насквозь телеологичны (телеологичными называют любые концепции, предлагающие объяснять какие-либо процессы определенной конечной целью). И именно это было их слабым местом, поскольку телеологические объяснения уже тогда считались дурным тоном в науках о природе.

Эразм Дарвин в своем научном труде «Зоономия» (1794 г.), к примеру, высказывает представление о том, что вся органическая жизнь на Земле пошла от одной живой частицы, которую неизвестная великая первопричина наделила «силой жизни». Эта частица, управляемая раздражителями, чувствами и силой воли, и обладающая способностью обзаводиться новыми частями, дающими новые способности, передавала эти улучшения из поколения в поколение, и «этому процессу нет конца».

Таблица 1 – Открытия и концепции в области наук о природе, значимые для формирования эволюционных представлений.

Ученые	Время жизни	Открытия и идеи
П. Белон	1516-1564	Гомология анатомических структур (например, элементы скелета разных позвоночных)
Р. Декарт	1594-1650	Электрическая природа работы нервной системы, обеспечивающей чувствительность и управление поведением.
Н. Стено (Стенсен)	1638-1676	Принципы стратификации в геологии. Организмы древней земли различны в разных геологических горизонтах (стратах). Более поздние страты размещаются выше более ранних, так что мы получаем срез истории преобразования биоты на Земле. Многие организмы прошлых эпох не существуют сегодня.
А. Левенгук	1632-1723	Микроскопия. Существование разнообразных микроскопических одноклеточных организмов.
М. Мальпиги	1628-1694	Открытие клеточного строения растений, общего принципа размножения («все живое из яйца»), много важных открытий в области анатомии животных и растений.
Я. Беккари	1682-1766	Открыты белки – основной строительный материал всех живых организмов. Другие биополимеры (углеводы, нуклеиновые кислоты) и их составляющие единицы-мономеры, а также строение липидов, открыли позднее – в XIX в.
К. Линней	1707-1778	Иерархическая система классификации живых организмов, где более мелкие таксоны являются подразделениями внутри более крупных таксонов. Таксоны характеризуются определенным устойчивым комплексом признаков, общих для представителей таксона.
А. Лавуазье	1743-1794	Доказана общность элементарного состава атмосферных газов, воды, минералов земных пород и живых организмов. Общность химических реакций метаболизма, дыхания различных организмов.
К.Ф. Вольф К. Бэр	1734-1794 1792-1876	Общность процессов эмбрионального развития у разных животных и у человека. Развитие из одной клетки - яйца в сложные многоклеточные структуры (эпигенез).
Т. Шванн	1810-1882	Клеточная теория. Клетка – базовая единица любого организма. Сходство строения клеток разных организмов.
Л. Пастер	1822-1895	Микробная биохимия. Микробная этиология заболеваний. Невозможность самозарождения бактерий в бульоне и т.п.

Надо понимать, что вплоть до публикации знаменитого труда Ч. Дарвина «О происхождении видов посредством естественного отбора», идеи трансформистов оставались на обочине в глазах «серьезной науки». Чтобы получить признание, эта концепция должна была получить не только хорошее эмпирическое подкрепление, но и прочное обоснование с точки зрения механизма или механизмов, которые бы объясняли источник развития живой природы, давали бы понимание естественных причин и закономерностей этого процесса, и может быть даже позволяли бы прогнозировать ход такого развития. Иначе говоря, наука ждала появления настоящей теории биологической эволюции.

Временем появления таких теорий стал XIX в. И первой из них принято считать теорию Жана Батиста Ламарка. Обоснование своей теории Ламарк представил в виде трактата «Философия зоологии», опубликованного в 1809 г. и

Проследим за ходом мысли этого замечательного ученого. Для начала, Ламарк говорит о том, что вселенная, сложена из материи, представленной в виде твердых тел, жидкостей и газов (жидкости и газы он называет «плотными флюидами»). Кроме того, в природе мы можем наблюдать действие разнообразных сил («тонких флюид» в терминологии Ламарка), которое подчинено неизменным законам – законам природы. Поясним, что общим свойством всех видов «флюид» Ламарк считает способность проникать друг в друга и в твердые тела. Именно благодаря этим силам материя находится в постоянном движении, изменении, приобретает те или иные формы. Задача наук – определить эти силы, понять законы, которым они подчинены (законы природы) и благодаря этим знаниям дать объяснение наблюдаемому материальному миру. Наглядный пример – как благодаря описанию закона силы гравитации, Ньютон смог объяснить траектории движения небесных тел.

Далее Ламарк говорит о том, что живая природа может быть строго отделена от неживой природы по присутствию специфической силы, определяющей ее движения, изменения и формы. Этой силой является потребность. В первую очередь это потребность выживания и размножения. В свою очередь, эти потребности подразумевают наличие у живых существ некоторых способностей: основные из них – это способность питаться, расти и дифференцироваться, реагировать на окружающую среду, производить потомство, наследующее от родителей их способности. Все устройство живых существ подчинено этим потребностям, каждая часть их подчинена определенной функции (обеспечению определенной способности). Между прочим, именно Ламарк предлагает назвать науку, которая будет посвящена изучению всех этих специфических для всего живого свойств и законов «биологией».

Наконец, Ламарк обращает внимание, что организм, реагируя на окружающую среду, способен изменяться сообразно своим потребностям. Это происходит благодаря тому, что к тем тканям и органам, которые обеспечивают соответствующую функцию, происходит преимущественное направление «флюид». И наоборот, ток флюид уменьшается к тем тканям и органам,

которые слабо используются. Под этими флюидами можно понимать, в частности, питательные вещества, гормоны, а в случае животных – также нервные импульсы («нервный флюид»). Прилив флюид усиливает рост соответствующей ткани, а в ходе роста, увеличивается и ее дифференциация. Действительно, несложно вспомнить, как быстро реагируют на изменение нагрузки наши мышцы, костная ткань, кровоток. Итак, организм обладает свойством изменчивости, и эта изменчивость сообразна среде и потребностям организма в этой специфической среде. Но живое обладает и свойством наследственности, то есть способностью передавать свои свойства потомкам. Тогда можно предположить, что вызванное средой изменение, осуществленное под влиянием потребностей и среды у родительской особи – например, более развитые мышцы, или сердце, или система дыхания, станет отражаться соответствующим изменением (увеличенной податливостью к росту) и у потомков.

Свои размышления Ламарк подытоживает формулировкой следующих законов, объясняющих отстаиваемую им идею безостановочной эволюции в живой природе:

Первый закон. Жизнь своими собственными силами непрерывно стремится увеличить объем всякого наделенного ею тела и расширить размеры его частей до предела ею самой установленного.

Второй закон. Образование нового органа в теле животного является результатом новой появившейся потребности, которая продолжает оставаться осязаемой, а также нового движения, порожденного и поддерживаемого этой потребностью.

Третий закон. Развитие органов и сила их действия всегда соответствует употреблению этих органов.

Четвёртый закон. Все, что было приобретено, запечатлено или изменено в организации индивидуумов в течение их жизни, сохраняется путем воспроизведения и передается новым индивидуумам, испытавшим эти изменения.

Сама история эволюционного развития выглядит по Ламарку следующим образом: сначала в благоприятной среде, где достаточно питательных веществ, возникают простейшие одноклеточные существа. Они могут быть «животного типа» или «растительного типа» - в зависимости от типа питания (гетеро- или автотрофный). Эти существа вступают на путь эволюции, где под влиянием потребностей постепенно появляются существа все более крупного размера и сложного строения, так как появляются все новые органы, обеспечивающие все более эффективное осуществление всех необходимых функций. В итоге выстраиваются последовательные «градации» - ряды постепенно усложняющихся форм. Для животных (отличающихся от растений, в первую очередь, наличием раздражимости и способности к движению посредством мышечных сокращений) он предлагает следующий ряд градации: инфузории (микроскопические животные) – гидры – морские ежи – черви – насекомые – ракообразные – моллюски – рыбы – амфибии, рептилии – птицы – млекопитающие – человек. За основу для определения последовательности

типов в градационном ряду Ламарк брал количество специализированных органов и сложность их устройства, соизмеряя каждый тип с наиболее сложно организованными, по его оценке, млекопитающими. Этот ряд подразумевает происхождение каждого следующего типа от предыдущего. Вместе с тем разнообразие в пределах каждого типа Ламарк объясняет адаптацией существ к конкретным условиям обитания, в которых иногда животные могут и терять какие-то ставшие ненужными части.

Мы легко можем обнаружить слабые места теории Ламарка. Эти слабые места замечали и коллеги Ламарка, жившие в одно время с ним. Были те, кто сочувствовали эволюционным идеям Ламарка, и пытались найти частные решения для объяснения «нестыковок» в его системе. Были и яростные оппоненты. В числе первых можно назвать **Жоффруа Сент-Иллера**. Самым жестким и сильным из числа оппонентов являлся еще один французский ученый, **Жорж Кювье**. Может показаться удивительным тот факт, что Жорж Кювье славился своими замечательными работами в области сравнительной анатомии и палеонтологии – ведь именно из этих областей эволюционная теория и черпала наиболее весомую часть своих доказательств. В 1830 г. в Париже состоялся публичный диспут между двумя вышеназванными учеными, из которого Кювье, отстаивавший идею неизменности видов, вышел триумфальным победителем. Следует привести некоторые наиболее существенные аргументы, которые Кювье использовал в оппозицию теории Ламарка и которые заставили научное сообщество полностью встать на его сторону.

1. Почему мумии кошек из египетских пирамид возрастом несколько тысяч лет ничем не отличаются анатомически от современных кошек? Разве не должны были они развить разнообразные новые адаптации, усовершенствовать свою организацию, согласно законам эволюции, предложенным в теории Ламарка? На этом примере можно сформулировать и более общий вопрос: почему одни организмы эволюционируют и усложняются, а другие нет? Почему, к примеру, одни приматы эволюционировали в человека, а другие так и остались обычными обезьянами.

2. Почему большинство форм живых организмов четко соответствуют одному из немногих основных «планов» строения, а форм промежуточного типа не бывает или их очень мало? Ведь исходя из идеи постепенной эволюции от одной формы к другой, промежуточных форм должно быть большинство.

Сам Кювье выделял 4 типа животных в зависимости от особенностей устройства нервной системы: животные без центральной нервной системы (напр., гидры), животные с нервной цепочкой (напр., членистоногие), животные с разрозненными нервными ганглиями (моллюски), животные с нервной трубкой (хордовые).

Кювье настойчиво указывает на то, что таких форм, которые имели бы промежуточный тип строения нервной системы и общей анатомии (например, промежуточный тип между ракообразными и моллюсками, либо моллюсками и позвоночными) не только не встречается, но и представить невозможно, как такое существо могло бы быть способным осуществлять необходимые жизненные функции.

3. Почему в сменах видов, обнаруживаемых в последовательных горизонтах земной породы, отсутствуют промежуточные формы, ожидаемые исходя из представлений о постепенной эволюции? Где, к примеру, те формы, которые бы являлись переходными от рыб к амфибиям, от обезьян к человеку и пр. Палеонтологам такие формы на тот момент не были известны.

Сам Кювье предложил в качестве объяснения факта смены биот в разных геологических горизонтах «теорию катастроф». Она предполагала, что хотя все виды были созданы Творцом единожды, они обитали на Земле в разных количествах. Палеонтология предоставляет нам остатки наиболее многочисленных форм, а малочисленные остаются скрытыми в палеонтологической летописи, их трудно обнаружить. С некоторой периодичностью на Земле случались масштабные катастрофы, в которых гибли многие прежде многочисленные формы, и тогда те существа, которые прежде были малочисленны, получали возможность расселения и преумножения, так что с этого времени они начинают обнаруживаться среди ископаемых.

4. Откуда в природе, в организации ее частей и в их взаимоотношениях берется наблюдаемая гармоничность и целесообразность? Для этого требуется разумный «дизайнер», творящий природу сообразно заданной цели. Можно ли думать, что организмы сами «решают», как им измениться, какие отсутствующие у них органы приобрести?

Итак, победа осталась на стороне креационизма. Новой теории эволюции необходимо было предложить удовлетворительные ответы на все выше-обозначенные вопросы и собрать более основательную доказательную базу. И здесь пришло время обратиться к Чарльзу Дарвину.

Его взгляды сложились на базе, с одной стороны, обширной изученной литературе, охватившей, конечно же в том числе и трактаты деда Эразма Дарвина, и «Философию зоологии» Ламарка, а с другой стороны, собственной исследовательской деятельности. Особую роль сыграло совершенное им пятилетнее кругосветное плавание в качестве натуралиста на корабле «Бигль» в 1931-1936 гг. Он побывал на разных континентах и островах, собирал сведения об эндемичных видах животных и растений, участвовал в палеонтологических раскопках в Южной Америке. Это дало почву для размышлений о причинах пространственного распределения зон обитания разных групп видов. Оказывается, сходство видов между собой, современных и вымерших, гораздо сильнее зависит от географической близости их зон обитания, чем от сходства климатических условий. Уже эти факты оказались достаточны, чтобы сделать его убежденным эволюционистом. Но как именно развивалась природа? Какими путями и за счет каких механизмов?

Для построения и обоснования своей новой теории Дарвин использовал данные из продолжающейся развиваться эмбриологии, из практической науки – селекции, из экспериментов по скрещиванию пород, которые он проводил в том числе и сам, а кроме того он привлекал данные, которые получал от многих других ученых, с которыми вел активную переписку.

В основе тех изменений, которых удастся добиться селекционерам лежит отбор для размножения лишь тех особей, которые в наибольшей мере проявляют

желаемые признаки. Гибридизация же таких особей получает добиваться комбинации в потомстве сразу нескольких желательных признаков.

Кроме собственно биологических наук, Дарвин почерпнул некоторые идеи из книг по социологии, экономике, статистике, философии, которыми увлеченно зачитывался, находясь еще в плавании на «Биггле» и после того. В частности, особую роль сыграл прочитанный им трактат Мальтуса «Опыт закона о народонаселении», главной идеей которого было указание на несоответствие между ограниченностью доступных необходимых для жизни ресурсов и стремлением размножения человека (и животных) к геометрической прогрессии. Это несоответствие порождает конкуренцию, в которой место для жизни отвоевывают не все, а лишь наиболее «приспособленные».

Отсюда Дарвин выводит новый фактор, обеспечивающий эволюцию полезных организмам признаков: **естественный отбор**. Он дополняет собой два других фактора, указанные в теории Ламарка: **изменчивость** и **наследственность**.

Дарвин меняет взгляд на изменчивость, обращая внимание на то, что далеко не вся наблюдаемая изменчивость может быть следствием испытываемых потребностей. В самом деле, даже в одних и тех же условиях, потомство одной пары родителей может иметь очень разные особенности фенотипа. Можно говорить о том, что изменчивость как минимум частично оказывается случайной по отношению к условиям. Такую изменчивость Дарвин называет «индивидуальной», противопоставляя ее «групповой» изменчивости, которая всегда одинакова у всех особей в одних и тех же условиях (например, развитие мышц под влиянием упражнения).

Во времена Дарвина мало было известно о законах наследования признаков, так что Дарвин допускал возможность наследования потомками от родителей как индивидуальных, так и групповых форм изменчивости. Это, в общем-то, не так уж принципиально для его теории, где главным действующим фактором, формирующим и совершенствующим адаптации живых организмов, так или иначе, становится **естественный отбор**.

Предложенная Дарвином общая схема эволюционного процесса может быть описана следующим образом: родительские особи подвержены изменчивости в той или иной форме. Через половые клетки они могут передавать свои особенности, возникшие благодаря изменчивости, потомству. Скрещивание создает разные комбинации индивидуальных признаков. Конкуренция в борьбе за существование, связанная с необходимостью выживать в сложных условиях окружающей среды, где против организма могут работать абиотические неблагоприятные факторы (слишком низкая или высокая температура, влажность, концентрация определенных веществ и пр.), хищники, паразиты, недостаток доступной пищи, приводит к тому, что обладатели одних признаков (более благоприятных для выживания) оставляют больше потомства, чем другие. Тем самым обеспечивается преимущественное распространение в популяциях более благоприятных признаков, которые будут со временем накапливаться и дополняться все новыми вариациями, возникающие благодаря продолжающейся изменчивости и продолжающемуся действию отбора.

Как видим, в этой схеме совершенно не обязательно требование способности организма к целенаправленному изменению согласно потребностям. Целесообразность изменений вполне обеспечивается «безразличным» действием отбора даже на базе совершенно случайной, ненаправленной изменчивости. Так снимается четвертое возражение Жоржа Кювье.

Еще одно важное изменение, введенное Ч. Дарвиным в сравнении с теорией Ламарка – отказ от линейного ряда градаций в представлении о происхождении типов животных, и замена этого представления моделью древовидной эволюции. Здесь разные типы организации представляются следствием дивергенции – развилки с реализацией разных направлений эволюции в сторону усложнения от более примитивной организации. Нет нужды искать промежуточные звенья, через которые ракообразные превращались бы в моллюсков, а моллюски в позвоночных. Таких превращений действительно никогда и не было, все эти группы стали следствием разных путей эволюции сложных форм из гораздо более простых. Таким образом снимается второе из указанных выше возражений Кювье.

Дарвин находит ответ и на первое возражение Кювье: нет причины ожидать что все существа все время будут изменяться и усложняться. Изменения будут наблюдаться только там, где отбор благоприятствует этим изменениям. Дарвин был убежден, что жизнь зародилась лишь единожды, вследствие чего принципиальное устройство живой материи на глубоком уровне (биохимия, клеточное строение) настолько единообразно. И между тем, мы видим в настоящее время как очень простые формы жизни, например, одноклеточные существа, так и более продвинутые. Вероятно, в одних группах отбор содействовал изменению и усложнению, а в других – нет. Ведь изменение и усложнение далеко не всегда будет полезно для организмов, все зависит от конкретных отношений между этим организмом и его средой – сейчас мы используем для этих специфических взаимоотношений понятие «экологическая ниша». В этом заключается суть тезиса Дарвина об **относительности приспособительной ценности** каждого признака. Рыбы продолжают плавать в море, и вместе с тем, какие-то другие рыбы давным-давно отправились осваивать сушу, дав начало четвероногим наземным позвоночным и т.д.

Наконец, что касается третьего возражения (отсутствие недостающих связующих форм между биотами, представленными в последовательных геологических горизонтах) – Дарвин предлагает ответ в виде тезиса о неполноте геологической летописи. Во-первых, далеко не все еще открыто, ведь число мест раскопок ограничено, во-вторых, возможность образования окаменелостей живых организмов существенно зависит от условий (трупы обычно быстро разлагаются). В-третьих, породы, находящиеся на поверхности суши подвергаются действию силы эрозии, которая может «затереть» следы миллионов лет эволюционной истории. В-четвертых, эволюция группы не обязательно в протяжении всей истории протекает на одном и том же географическом пространстве. Мы не видим в последовательных слоях конкретного геологического среза той части истории группы, которая протекала

где-то в другом месте.

В своей книге «Происхождение видов путем естественного отбора», опубликованной впервые в 1859 г. (ровно через 50 лет после «Философии зоологии Ламарка») Дарвин уделяет огромное место разбору и многих других «трудных вопросов теории», которые мы здесь не станем рассматривать, но которые стоит изучить непосредственно в оригинале для того, чтобы оценить обстоятельность подхода Дарвина к разработке и обоснованию предложенной им теории.

Следствием этого замечательного труда стало то, что научное сообщество наконец признало эволюционную историю жизни на Земле неоспоримым фактом. Тем не менее, это не означает, что все согласились в понимании механизмов, стоящих за эволюционным процессом. Напротив, возникли множественные концепции, по-разному оценивающие значение различных сил и факторов в эволюционном процессе.



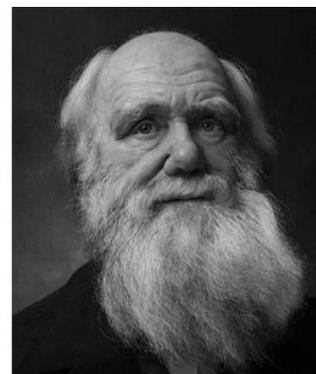
Жан Батист Ламарк
(1744 – 1829)



Жоффруа
Сент-Иллер
(1772—1844)



Жорж Кювье
(1769—1832)



Чарльз Дарвин
(1809-1882)

Рисунок 1 – Ученые, сыгравшие особую роль на ранних этапах становления теории эволюции.

Совокупность всех представлений конца XIX в. принципиально укладывается в два конфронтирующих направления, получивших обозначения **неоламаркизм** и **неодарвинизм**. Суть их позиций кратко можно обозначить следующим образом.

Неоламаркизм полагает, что изменчивость (в том числе наследственная) преимущественно не является случайной. Напротив, она почти целиком определяется особенностями среды и самого организма. Именно направленность изменчивости объясняет тот факт, что одни формы живых существ возникли, а другие – нет. Согласно этому представлению, эволюция неизбежно должна была пойти именно так, как она пошла. Альтернативных сценариев не могло бы быть на нашей планете при тех же условиях. Отбору неоламаркизм отводит очень небольшое место – его задача – отсеивать изредка случайно возникающих уродов, устранение **редких аномалий**, нарушающих в целом закономерный процесс направленной изменчивости. Приставка нео- здесь указывает главным образом на отказ от предложенного Ламарком линейного ряда градаций (признание

древовидной дивергентной эволюции).

Неодарвинизм, напротив, исходит из предположения об абсолютной случайности изменений (мутаций). Принципиально возможно возникновение любого изменения любого признака. Направленность же эволюции целиком и полностью определяется естественным отбором, который сохраняет и накапливает **редкие полезные** изменения, отбрасывая все прочие (преимущественно вредные). Приставка нео- здесь подчеркивает отказ от представления о роли направленной изменчивости в эволюции, которая все же допускалась самим Дарвином. Такое понимание эволюционного процесса соответствует скорее ожиданию, что каждый раз, как эволюция была бы запущена заново, она порождала бы новые спектры форм, протекала бы каким-то новым непредсказуемым путем.

Как мы видим, эти взгляды предполагают некоторые предсказания, которые, в принципе, могут подлежать опытной проверке. Эта проверка, конечно же, легла на плечи исследователей следующих поколений.

1.3. Основные понятия и положения синтетической теории эволюции

Предпосылки становления синтетической теории эволюции на основе установленных законов генетической наследственности в первой половине XX в. Понятие о популяции как элементарной единице эволюции. Понятие об изменении генофонда популяции как элементарном явлении эволюции. Понятие о генетической гетерогенности популяции. Понятие об элементарных факторах эволюции – генетической изменчивости, естественном отборе, потоке генов и изоляции, ассортативности скрещиваний, дрейфе генов, горизонтальном переносе генов и генетическом драйве – в контексте популяционной генетики.

Начало XX в. ознаменовалось переоткрытием и признанием законов наследственности Менделя, установлением хромосомной локализации генов, обнаружением и изучением широкого спектра вариаций признаков на разнообразных модельных объектах (в их числе, конечно же знаменитые мухи дрозофилы, крестоцветное растение резуховидка Таля и др.). Так произошло становление новой биологической дисциплины – генетики. Благодаря ей в обиход вошли понятия «мутация», «ген», «аллель», «генотип», «фенотип». Исследование принципов, по которым происходит передача признаков потомству, внесло больше ясности в понимание дарвиновского механизма эволюции посредством отбора: отбираются собственно аллели генов, возникающие посредством мутаций в хромосомах половых клеток. Таким образом, на базе объединения дарвиновской теории эволюции, с одной стороны, и генетики, с другой стороны, в 20-30-е гг. XX в. оформилась новая концепция, получившая название **синтетической теории эволюции** – в дальнейшем будем обозначать ее коротко СТЭ. Это название прижилось после опубликования в 1942 г. монографии Джулиана Хаксли «Эволюция: новый синтез» с изложением сути теории и ее обоснования.

Наследование признаков, как выяснилось, строго подчинено

математическим законам, вытекающим из механизма распределения генетического материала по гаметам и механизма оплодотворения. Далее, Харди и Вайнберг вывели закон о постоянстве числа аллелей и генотипов в генофонде популяции при выполнении ряда условий, при котором популяция является «равновесной». Это дало возможность описывать эволюционный процесс на языке популяционной генетики. Эволюция на уровне популяции (**микроэволюция**) была определена как изменение генофонда популяции, а совокупность процессов, нарушающих условия генетического равновесия по Харди-Вайнбергу получили название **«элементарных факторов эволюции»**.

Собственно популяция в СТЭ рассматривается как **«элементарная единица эволюции»**. Дадим определение: **популяция** – это более или менее обособленная совокупность особей одного вида, которые совместно проживают на одной территории, занимая определенную экологическую нишу, скрещиваются между собой и производят общее потомство в течение многих поколений.

Мутации, благодаря которым генерируется генетическая гетерогенность внутри популяции представляют собой **«элементарный эволюционный материал»**, на основе которого, посредством содействия отбора в ряду сменяющихся поколений могут формироваться новые признаки фенотипа. Все эти процессы можно описывать на языке математики, а это значит, что становится возможным моделирование и прогнозирование микроэволюционного процесса. Далее, ученый может по всем стандартам строгой науки, ставить опыты (используя в качестве объекта естественные или искусственно созданные популяции) и сопоставлять получаемые эмпирические результаты с теоретически ожидаемыми, с целью подтверждения или опровержения тех или иных гипотез.

Таким образом, СТЭ задала программу и предложила методический подход для последующей обширной исследовательской деятельности, нацеленной на установление всех факторов эволюции, оценку их влияния (качественную и количественную), и формирование понимания отношений между этими процессами с историей развития разнообразия форм жизни на Земле в течение всей ее истории, то есть установление отношения **микроэволюционных процессов с макроэволюцией**.

Чтобы перейти к рассмотрению факторов эволюции, прежде всего, еще раз обратимся к закону Харди-Вайнберга. Следует вспомнить условия генетического равновесия популяции, при котором работает закон сохранения постоянства частот аллелей и генотипов:

1. Популяция должна быть бесконечно большой (состоять из бесконечного числа особей);
2. Не должно происходить новых мутаций, которые бы приводили к появлению новых аллелей или изменяли их численное соотношение.
3. Все генотипы должны быть равно успешными в репродукции, без каких-либо преимуществ одних генотипов над другими.
4. Панмиксия – равная вероятность скрещивания любой пары генотипов.
5. Популяция должна быть абсолютно изолирована от любых других

популяций.

Равновесная популяция по определению является не эволюционирующей. Но внимательный взгляд на перечень условий равновесия легко обнаружит, что эти условия едва ли могут быть выполнимы в реальности. Все те явления, которые нарушают указанные условия, получили в СТЭ специальные названия, и в совокупности составляют перечень элементарных факторов эволюции.

Классическая СТЭ выделяет столько ровно пять таких факторов – по числу вышеперечисленных условий: **генетическая изменчивость, отбор, дрейф генов, ассортативное скрещивание, поток генов.**

1. Генетическая изменчивость: мутационная и комбинативная. Мутации производят новые аллели генов (и новые признаки). Очевидно, что этот фактор нарушает условие генетического равновесия номер два из вышеприведенного списка. Подробному рассмотрению этого фактора будут посвящены последующие главы.

Обратим внимание, что значение, вкладываемое в понятия «ген» и «мутация» в первой половине XX в. (ранний этап развития генетики и СТЭ) отличалось от сегодняшнего значения. Тогда под геном понимался участок хромосомы, изменение которого (мутация) приводит к изменению какого-то признака фенотипа. В настоящее время **ген определяется как участок ДНК, отвечающий за синтез определенного типа РНК или белка.** Продукты гена (РНК или белок) выполняют в организме какую-то функцию и участвуют в формировании каких-то признаков. **Мутацией называется любое изменение в последовательности ДНК,** причем далеко не каждое такое изменение влечет за собой изменение признака.

В случае, если мутация меняет признак – это изменение может быть **вредным** или **полезным** – снижая либо повышая успех в размножении. Тем самым новые мутации оказываются под влиянием следующего важного эволюционного фактора – отбора. Те мутации, которые не вызывают изменение признаков или вызывают, но не влияют на успешность размножения – называются **нейтральными**, они безразличны для отбора.

Комбинативная изменчивость, реализуемая благодаря половому процессу, порождает новые генотипы, комбинируя аллели генов между собой.

Генетическую изменчивость определяют как фактор поставщик **элементарного материала эволюции.**

2. Отбор: естественный отбор в случае эволюции в дикой природе, либо искусственный отбор, если он осуществляется человеком. На языке СТЭ явление отбора можно определить как преимущество одних генотипов над другими в шансах передачи генов в следующее поколение (здесь нарушается условие генетического равновесия номер 3). Допустим, новая возникшая мутация в гене А оказалась полезной – у обладателя новой аллели, обозначим ее А' изменился некоторый признак (допустим, увеличилась длина ног, и это позволило быстрее убежать от хищника). Тогда особи, имеющие в генотипе данную аллель будут иметь преимущество в выживании по сравнению с более коротконогими сородичами, несущими исходный вариант гена. Как следствие, они будут

оставлять больше потомков, а значит, в следующем поколении частота встречаемости мутантной аллели повысится. За достаточно большое число поколений этот новый вариант может полностью вытеснить из популяции исходный аллель – тогда мы говорим о том, что произошла фиксация в популяции новой аллели А', и элиминация исходной аллели А. Подытожим: отбор - это тот фактор, который зависит от различия приспособленности особей, различающихся по наследуемым признакам фенотипа. Он обеспечивает повышение частоты более благоприятных аллелей и снижение частоты менее благоприятных аллелей. На этом факторе мы тоже еще остановимся более подробно в нижеследующей главе.

3. Дрейф генов. Этот фактор выражает себя в случайных изменениях частот аллелей и генотипов в популяции. Чем меньше численность конкретной популяции, тем заметнее будут случайные отклонения частот аллелей и генотипов от расчетных значений. Причина здесь чисто статистическая. Проиллюстрировать ее можно следующим образом: если мы подкидываем монетку, то шансы падения монетки каждой из сторон 1:1. При бесконечном числе подкидываний мы ожидаем, что число выпадений орла и решки будет строго распределяться как 1:1, но при ограниченном числе бросков, реальное соотношение всегда будет смещено в ту или иную сторону. Аналогично, даже при равенстве приспособленностей разных генотипов, число производимых особями потомков все же не будет абсолютно равным, и как следствие, частоты аллелей и генотипов все же будут колебаться в ту или другую сторону случайным образом.

В случае, когда популяция очень мала, вполне ожидаемы и полные утраты некоторых аллелей. Малые популяции могут возникать вследствие «волн жизни» - периодических значительных сокращений численности популяции, вызываемых разными причинами (к примеру, это могут быть эпидемии, недостаток кормовой базы, климатические аномалии). В таких случаях применяют понятие «бутылочное горлышко» – через него в будущие поколения проходят лишь некоторые генотипы, которым просто повезло. На их основе со временем может снова сформироваться большая популяция, генофонд которой будет заметно отличаться от генофонда популяции, существовавшей до эпизода «бутылочного горлышка».

Еще один сценарий – когда малая популяция возникает вследствие отселения небольшой группы особей от большой родительской популяции на новую территорию. Например, несколько птиц с континента могут залететь и поселиться на остров. Опять же ее генофонд новообразованной островной популяции может существенно отличаться от генофонда большой родительской популяции. К подобной ситуации применяют понятие «эффект основателя».

Кроме того, заметим, что даже в большой популяции очень редкие аллели легко могут случайно пропасть (не быть переданы в следующее поколение), и это тоже проявление дрейфа генов. А ведь любые новые мутации первоначально являются редкими, появляясь у единичных особей. К сожалению, эта судьба может постигнуть даже те мутантные аллели, которые потенциально могли бы обеспечить формирование нового полезного признака, но не успели проявить

себя, к примеру, из-за рецессивности, так что отбор не смог поработать на их сохранение и распространение. Но дрейф может сработать и в обратную сторону: с некоторой вероятностью новая нейтральная мутация может случайно распространиться и зафиксироваться в популяции, хотя вероятность такого события, конечно, очень мала. В популяции с эффективной численностью особей = N_e шанс случайной фиксации новой нейтральной мутации равен $1/N_e$, а шанс ее случайной элиминации, соответственно = $1-1/N_e$.

Эффективная численность N_e определяется числом половозрелых особей, принимающих участие в производстве потомства в каждом поколении. Она рассчитывается по формуле:

$$N_e = (4 * N_m * N_f) / (N_m + N_f)$$

где N_m и N_f соответствуют числу самцов и самок, участвующих в размножении.

Заметим, что величина N_e всегда меньше полного размера популяции, в которой имеются юные особи, неразмножающиеся половозрелые особи, особи пострепродуктивной стадии развития).

4. Ассортативное скрещивание. Этот фактор работает в противовес условию номер четыре (панмиксия). Он имеет место в том случае, если генотипы комбинируются не с равной вероятностью. Выделяется два возможных типа ассортативности: положительная и отрицательная. О положительной ассортативности мы говорим в тех случаях, когда вероятность скрещивания между одинаковыми генотипами оказывается выше, чем между разными генотипами. О отрицательной ассортативности говорят в противоположном случае. Следствием ассортативного скрещивания становится отклонение в частотах гомозиготных и гетерозиготных генотипов. При положительной ассортативности наблюдается избыток гомозигот, при отрицательной – наоборот, наблюдается избыток гетерозигот в сравнении со значениями, определяемыми законом Харди-Вайнберга. К примеру, если в популяции имеется ген A с двумя аллелями (A и a), частоты которых равны величинам p и q , то при положительной ассортативности доля гетерозигот будет $< 2pq$, а при отрицательной ассортативности доля гетерозигот будет $> 2pq$. Ассортативное скрещивание затрагивает обычно ограниченный спектр генов, влияющих на выбор партнера для спаривания. Этот фактор имеет особое значение в процессе видообразования, так что мы и к нему тоже еще вернемся далее.

5. Поток генов – перемешивание генофондов двух и более популяций. Этот фактор связан с нарушением условия изолированности популяции. Поток генов обусловлен возможностью территориальных перемещений особей. Перемещения животных – это обычно миграции. Растения и грибы, бактерии, простейшие, вирусы, перемещаются посредством воздушных и водных потоков, либо транспортом для них опять же выступают подвижные мигрирующие животные. Скрещивание между особями разных популяций обеспечивает привнесение в популяцию новых аллелей генов, а также может служить причиной сдвига в частотном распределении аллелей и генотипов. Степень изолированности локальных популяций влияет на скорость их дивергенции и обособления новых видов. В этом отношении поток генов может служить

тормозящим фактором.

К указанным пяти факторам во второй половине XX в. добавились еще два: **горизонтальный перенос генов и генетический драйв**. О явлениях, лежащих в их основе не было известно до тех пор, пока не появилась молекулярная биология в ее сегодняшнем виде – для их открытия должны были появиться технологии, позволяющие анализировать и сравнивать последовательности ДНК.

6. Горизонтальным переносом называется перенос генов от одного вида к другому. Существует несколько известных нам способов горизонтального переноса генов. Наиболее часто это явление встречается у прокариот, несколько реже у одноклеточных эукарит. Три основных способа переноса генов в этих группах включают в себя:

А) трансформацию – захват свободной внеклеточной ДНК из внешней среды. Захватываться могут фрагменты хромосомной ДНК либо плазмиды.

Б) конъюгацию – обмен между двумя живыми клетками, между которыми временно образуется соединение, позволяющее передать ДНК от клетки донора к реципиенту. Чаще всего партнерами бывают клетки одного и того же вида, но не исключается и конъюгативный перенос между представителями разных видов.

В) трансдукцию – перенос, опосредованный вирусами.

У многоклеточных эукариот события горизонтального переноса генов регистрируются гораздо реже, и, по-видимому, единственным или основным путем такого переноса для них является трансдукция – то есть перенос при помощи вирусов. Более того, преобладающая часть ДНК, переносимой таким образом, собственно, и происходит из вирусных геномов. В частности, вирусное происхождение имеют разнообразные транспозоны, обильно представленные в геномах всех эукариот.

Описаны также горизонтальные переносы между разными группами вирусов, переносы от клеток хозяев к вирусам, переносы от бактерий к эукариотам, от эукариот к бактериям, и между разными видами эукариот.

Трудность осуществления горизонтального переноса для многоклеточных эукариот легко объяснима – ведь чужая ДНК должна попасть в генетический материал половых клеток, а это не так просто, особенно в случае животных – ведь их половые железы скрыты в полости тела. И все же длительное время эволюции дает возможность осуществиться даже очень маловероятным событиям.

Приведем некоторые примеры таких событий. Было показано, что тли позаимствовали у грибов гены синтеза каротиноидов; оболочники получили ген синтазы целлюлозы от бактерий, а некоторые почвенные нематоды присвоили себе бактериальный ген целлюлазы.

7. Генетический драйв – это распространение определенных генетических конструкций внутри геномов за счет каких-либо специфических «драйверных» механизмов. К числу таких генетических конструкций можно отнести транспозоны, некоторые типы плазмид с оперонами, содержащими комплексы генов «токсин+антитоксин». Драйверные механизмы позволяют этим конструкциям численно увеличиваться в генофонде, вопреки их «эгоистичной»

природе – они не обязательно несут в себе какую-либо пользу для организма-хозяина, а часто, напротив, даже вредят ему, вызывая дополнительные мутации и вынуждая тратить энергетические ресурсы на размножение данных конструкций.

Однако в эволюционной перспективе перенос генов и генетический драйв нередко служат дополнительным источником эволюционного материала, наряду с обычными мутациями. Первоначально бесполезные или даже вредные фрагменты ДНК могут со временем быть задействованы в выполнении важных клеточных функций. Такое явление называют «молекулярным одомашниванием».

1.4. Естественный отбор, его формы и влияние на генофонд популяций

Естественный отбор как моделируемый процесс. Переменные, влияющие на динамику и направленность изменений генофонда под влиянием естественного отбора: абсолютная и относительная приспособленность, коэффициент отбора, эффективная численность популяции. Эффекты соотбора и фонового отбора. Классификация форм отбора по влиянию на количественные признаки (стабилизирующий, движущий, дизруптивный отбор). Классификация форм отбора по влиянию на частоты вариантов гена (положительный, отрицательный, балансирующий). Классификация форм отбора в зависимости от способа реализации (искусственный, естественный, половой, групповой).

Методы исследования микроэволюционных процессов: компьютерные программы-симуляторы для моделирования комплексного влияния эволюционных факторов на генофонд популяции; организация полевых и лабораторных экспериментов для изучения микроэволюционных процессов.

Отбор – это фактор, который проявляет себя изменением частот аллелей и генотипов в зависимости от средней приспособленности особей, обладающих соответствующими генотипами и фенотипами.

Существует несколько способов классификации форм отбора, в основу которых положены разные аспекты этого явления. Первая классификация основана на том, кто или что становится источником отбора. Если источником отбора является человек – говорят об **искусственном** отборе. Результатом такого отбора становится формирование ценных для человека качеств у культивируемых животных, растений или микроорганизмов, с возможной одновременной утратой способности выживать без заботы со стороны человека. Если же источником отбора становится борьба за существование в естественной среде обитания – говорят о **естественном** отборе. Результатом такого отбора становится формирование качеств, позволяющих особям эффективнее осуществлять основные функции (выживание, размножение) в своей экологической нише и среде обитания. Следует отметить, что естественный отбор меняет обычно поверхностные признаки фенотипа, но меняет их гораздо быстрее (за десятки-сотни поколений), чем это происходит в естественной среде (за тысячи-миллионы поколений). Это связано с тем, что искусственный отбор осуществляется намного более жестко, чем естественный.

Вторая классификация основана на направленности действия отбора по отношению к конкретным аллельным вариантам генов. В частности, выделяют **положительный, отрицательный и балансирующий** отбор. Если новая мутация создает аллель, который повышает приспособленность особей с этой аллелью в генотипе (то есть увеличивает среднюю скорость воспроизводства в потомстве) – ее частотная встречаемость будет со временем увеличиваться. Со временем такая полезная мутация может **зафиксироваться** в популяции. Фиксация подразумевает, что частота аллеля достигает значения более 99%. В этом случае говорят о **положительном, или поддерживающем** отборе. Если новый аллельный вариант вреден, то есть снижает приспособленность особей, то частота встречаемости соответствующего варианта будет уменьшаться и он будет **элиминироваться** из популяционного генофонда. В этом случае говорят об **отрицательном, или отсеивающем**, отборе.

Существует также особая категория отбора, при которой поддерживается устойчивое сосуществование несольких аллельных вариантов генов – это **балансирующий** отбор. Он проявляется в трех типичных случаях:

1) Преимущество гетерозигот – случай, когда гетерозиготные особи обладают более высоким значением приспособленности в сравнении с гомозиготными генотипами. Хорошо известным примером является поддержание двух аллелей гена гемоглобина в популяциях людей, населяющих регионы с высоким риском заражения малярией. Гетерозиготные генотипы, у которых один из аллелей кодирует дефектный гемоглобин, хотя и страдают серповидно-клеточной анемией, но гораздо менее подвержены заражению малярийным плазмодием. Малярия особенно опасна для детей. Гетерозиготные генотипы обладают существенно более высоким шансом дожить до половозрелости и оставить потомство, чем обладатели нормального гомозиготного генотипа. Мутантный вариант гена сохраняется в генофонде несмотря на то, что люди с гомозиготным генотипом по этому гену как правило умирают в раннем детстве.

2) Отбор в разнородной среде. Если ген имеет несколько вариантов, и каждый из вариантов получает преимущество при определенных условиях, а сами условия переменчивы, то может наблюдаться попеременное повышение или снижение частот разных аллелей в зависимости от актуальных условий. Наглядным примером здесь служат гены иммунной системы. Эти гены как правило представлены большим числом вариантов, каждый из которых различается по эффективности защиты от разных патогенов. Патогены тоже накапливают множественные варианты генов поверхностных антигенов, помогающим им уходить от иммунной системы хозяев. Это типичное проявление эволюционной «гонки вооружений».

3) Частотно-зависимый отбор. Это такая ситуация, когда успешность генотипа находится в обратной зависимости с его частотой встречаемости. Иначе говоря, мутантный аллель дает преимущество в воспроизводстве, пока он остается редким, а если его частота повышается, то и преимущество теряется. Эта форма отбора тоже часто возникает в отношениях, где имеет место «гонка вооружений». В качестве примера можно привести случаи бейтсовской

мимикрии, описанной у некоторых бабочек (маскировка неядовитых особей под ядовитых). В популяции, где все особи ядовиты и демонстрируют предупреждающую окраску, особи с мутацией, отключающей выработку яда могут получить преимущество, но если таких станет много – яркая окраска перестанет работать как средство предупреждения, и преимущество будет утрачено.

Третья классификация основана на том, как отбор влияет на форму распределения изучаемого количественного признака (таковым может быть размер тела, температура тела, яркость окраса, состав корма и др.). Обычно в этой классификации выделяют три формы отбора: **стабилизирующий**, **движущий** и **дизруптивный**. Схематично действие этих форм отбора отражено на рисунке 2.

Большинство признаков организмов, давно занимающих определенную экологическую нишу, находятся под действием **стабилизирующего** отбора – эти признаки приведены к своим оптимальным значениям, отклонения от которых как в сторону уменьшения, так и увеличения связаны со снижением приспособленности. Мутации, отклоняющие фенотип от оптимальных средних значений отсеиваются отбором. Но мутации, способствующие стабилизации фенотипа (например, новые механизмы поддержания гомеостаза) – напротив, будут сохраняться и накапливаться в ходе такого отбора.

Но если среда меняется, или менялась в недавнем прошлом, признак может продолжать сдвигаться от прежних значений к новому оптимуму. В каждом конкретном случае это может быть сдвиг в сторону уменьшения (влево по оси) или увеличения средних и крайних значений распределения. Сдвиг кривой распределения вдоль оси обеспечивается сочетанием действия мутационной и комбинативной изменчивости и **движущего** отбора.

Дизруптивный (разрывающий) отбор также характерен для популяций, оказавшихся в новой или изменяющейся среде. Этот отбор выражается в том, что особи, чьи признаки находятся ближе к краю распределения кривой получают преимущество над теми особями, у которых признак ближе к центру распределения. В итоге популяция начинает разделяться по фенотипу на две субпопуляции, которые различаются по стратегии выживания, то есть осваиваются одновременно две (или более) разные экологические ниши. Такие субпопуляции при определенных условиях со временем могут полностью разойтись, дав начало самостоятельным видам. Именно дизруптивный отбор становится причиной возникновения разнообразия эндемичных островных видов птиц, произошедших первоначально от общего континентального предка. Но дизруптивным отбором можно также объяснить, к примеру, и расхождение некоторых количественных признаков, различающих самцов и самок у видов с половым диморфизмом. Так, отбор может способствовать одновременно увеличению размеров тела самцов, но уменьшению размеров тела у самок.

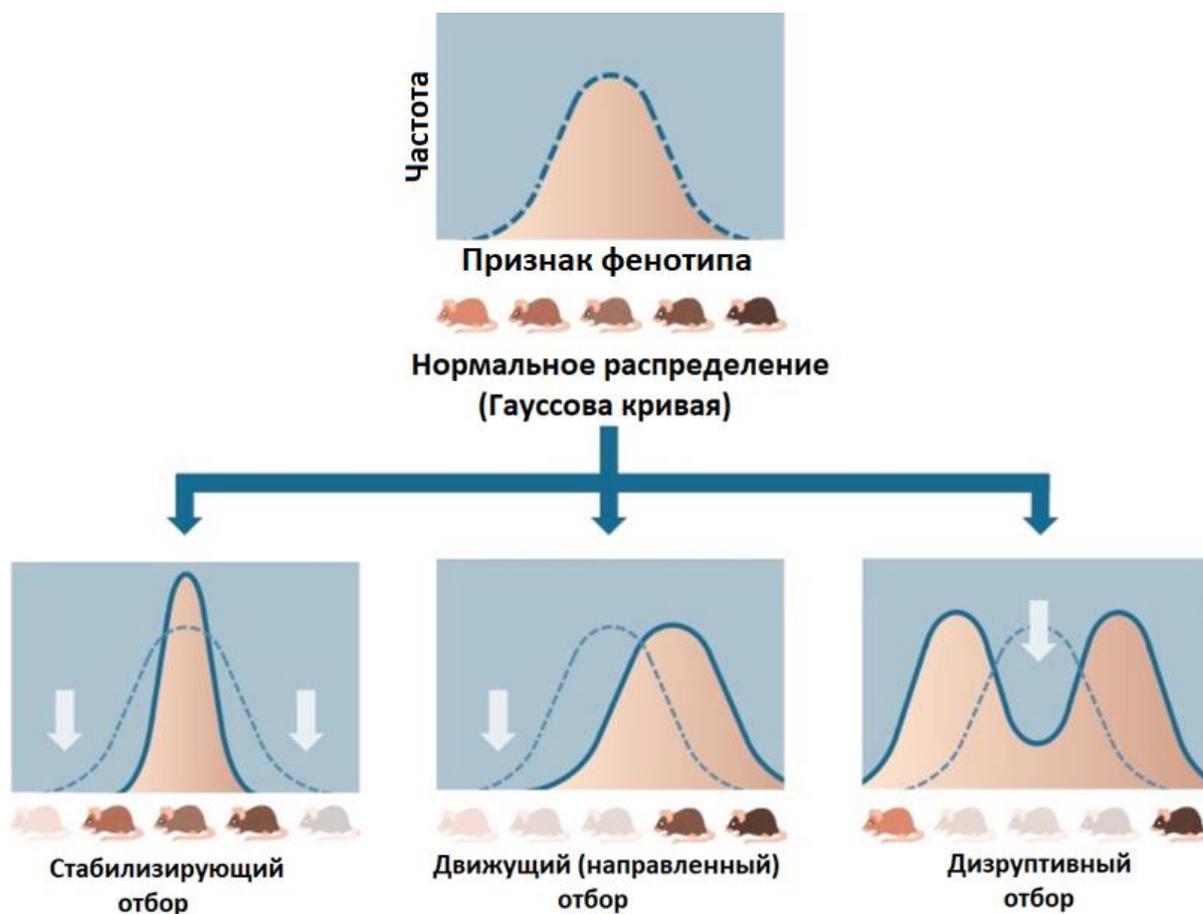


Рисунок 2 – формы естественного отбора в отношении количественных признаков.

Четвертый вариант классификации основан на том, какие взаимоотношения организмов со средой лежат в основе осуществления отбора. **Индивидуальный** отбор зависит от взаимоотношений индивидуального организма с окружающей средой, влияя на те качества, от которых зависит его способность добыть пищу, защититься от хищников и паразитов, от ненастий погоды и пр. **Групповой** отбор вступает в силу тогда, когда животные используют кооперативные стратегии выживания. Он работает благодаря конкуренции одних групп с другими подобными группами. В этом случае отбор формирует регуляторные механизмы поведения животного, способствующие повышению эффективности и конкурентоспособности своей группы. **Социальный** отбор тоже характерен для животных с групповым поведением, но основан на конкуренции индивидов за социальный статус внутри группы. **Половой** отбор основан на конкуренции представителей одного пола (обычно самцов) за доступ к представителям другого пола, и, тем самым, за возможность оставить больше потомства.

В рамках СТЭ были разработаны подходы для математического моделирования, которые позволяют прогнозировать динамику частотных изменений аллелей и генотипов под влиянием отбора и других эволюционных факторов. Для описания отбора базовым является определение приспособленности.

Абсолютная приспособленность (F) может быть вычислена как произведение выживаемости и плодовитости. Эта величина может принимать

любые значения выше 0

Относительная приспособленность (W) – это нормализованное значение, которое всегда лежит в диапазоне от 0 до 1. Оно определяется как результат деления приспособленности данного генотипа на приспособленность наиболее успешного генотипа (F_{\max}).

$$W = F / F_{\max}$$

Для описания интенсивности отбора используют коэффициент отбора S , вычисляемый по формуле:

$$S = 1 - W$$

Чем выше этот коэффициент, тем быстрее происходит изменение частот аллелей под действием отбора.

Прогнозирование динамики генофонда с использованием описанной модели является вероятностным. Надежность прогноза зависит от соотношения интенсивности действия отбора (предсказуемый фактор) и дрейфа генов (непредсказуемый фактор). Математически было доказано, что надежный прогноз возможен только при выполнении условия:

$$S \gg 1/Ne \text{ (для гаплоидных организмов),}$$
$$S \gg 1/2Ne \text{ (для диплоидных организмов)}$$

где Ne – эффективная численность популяции.

В случае, когда один из гомозиготных генотипов имеет селективно преимущество по сравнению с прочими вариантами генотипов – отбор будет постепенно увеличивать частоту соответствующей аллели вплоть до ее фиксации в популяции (приближению ее частоты к 100%) и одновременной элиминации (утрате) альтернативных аллелей данного гена. Однако вновь возникающие мутации все же могут обеспечивать присутствие небольшой доли отличающихся аллелей (менее 1 %), которые имеют шанс со временем оказаться полезными при перемене условий, в которых протекает отбор.

В случае балансирующего отбора с преимуществом гетерозигот, в количественном перевесе всегда оказывается тот вариант гена, для гомозиготного генотипа которого коэффициент S меньше. Соотношение частот аллелей устанавливается на некотором равновесном уровне. Для случая, когда мы рассматриваем ген с двумя вариантами аллелей ($A1$ и $A2$) рассчитать равновесную частоту (p^*) аллеля $A1$ в ситуации преимущества гетерозигот можно по формуле:

$$p^* = (W_{12} - W_{22}) / (2W_{12} - W_{11} - W_{22}),$$

где W_{12} – относительная приспособленность гетерозигот;
 W_{11} – относительная приспособленность генотипа $A1A1$;
 W_{22} – относительная приспособленность генотипа $A2A2$.

Моделирование служит в том числе для проверки определенных гипотез о факторах, влияющих на динамику генофонда изучаемых популяций. Гипотезы могут быть проверены в том числе и экспериментально. Это позволяет делать объективные выводы о том, как работает эволюционный процесс.

Другая функция моделирования – образовательная. Оно позволяет наглядно пронаблюдать как влияет на генофонд популяций каждый фактор в отдельности или в сочетании друг с другом. В интернете доступно несколько ресурсов, предоставляющих такие возможности. Некоторые из них представлены в подразделе 4.3 (электронные ресурсы).

1.5. Генетическая изменчивость и наследственность. Разнообразие форм генетической изменчивости

Мутационная и комбинативная изменчивость. Роль генетической изменчивости как поставщика элементарного материала эволюции. Понятие «вредных», «нейтральных» и «полезных» мутаций, их вероятностное распределение. Типы мутаций (точечные, структурные перестройки хромосом, изменения числа хромосом). Роль мобильных элементов в мутагенезе. Значение мутаций в белок-кодирующих и не белок-кодирующих участках генома. Пути возникновения новых генов и генных семейств. Адаптивное значение рекомбинации и полового процесса в стабильной и в изменяющейся среде.

Из двух основных эволюционных факторов – генетическая изменчивость и естественные отбор – первый служит источником того разнообразия наследуемых аллелей и генотипов, которое служит материалом для отбора и эволюции.

Генетическая изменчивость складывается из двух компонентов: мутационной и комбинативной изменчивости.

Комбинативная изменчивость формируется у эукариот при рекомбинации родительских геномов в ходе формирования гамет (благодаря таким процессам, как кроссинговер и случайная сегрегация хромосом при осуществлении мейоза) и при оплодотворении (слиянии гамет двух родительских особей). Даже в отсутствие мутаций, только за счет комбинативной изменчивости, генотипы и фенотипы потомства одной пары родителей оказываются различны.

Половой процесс может также осуществляться у прокариот (это процесс конъюгации), где часть генетического материала (хромосомной ДНК или плазмид) переносится от клетки донора к клетке реципиенту, и в этой клетке перенесенная ДНК может вовлекаться в рекомбинацию, замещая соответствующие гомологичные последовательности ДНК реципиента. Вирусы также могут преобразовывать свои геномы за счет рекомбинации. Это возможно в том случае, если одна и та же клетка оказывается заражена одновременно двумя вирусами.

Мутационная изменчивость – это те отличия генетического материала потомства от генетического материала родителей, которые возникают не за счет рекомбинации родительских геномов. Разнообразие типов мутаций и механизмов их возникновения описано в таблице 2.

По своему воздействию на организм и успешность его воспроизводства мутации могут быть полезными (повышающими приспособленность), вредными и нейтральными. Чаще всего мы сталкиваемся с вредным влиянием мутаций –

когда мутация проявляет себя врожденным заболеванием или повышенной приспособленностью к развитию некоторых заболеваний. Вместе с тем, исследования реальных популяций показывают, что мутации появляются постоянно и большинство из них являются нейтральными.

Лишь очень небольшая доля мутаций, причем любого из описанных выше типов, могут оказаться полезными и попасть под действие положительного отбора.

Дупликации представляют собой особенно часто возникающий вид мутаций, и их роль в эволюции особенно велика. Дуплицированные гены выполняют первоначально одну и ту же функцию (кодируют одинаковые белки), но со временем могут дивергировать и специализироваться. Именно таким путем возникает большинство новых генов. Идею об этом высказал в 1970-е гг. японский ученый Сусуму Оно, и это предположение впоследствии полностью подтвердилось, когда появилась возможность сопоставлять последовательности множества генов и белков. Сейчас мы знаем, что дополнительные копии генов, возникшие в результате дупликации могут подвергаться: а) псевдогенизации – утрачивая функцию, б) неофункционализации – приобретая функцию, не свойственную исходному гену, в) субфункционализации – сохраняя лишь некоторые функции из большего числа функций исходного гена.

Субфункционализация бывает эволюционно оправдана тем, что при сужении функций отбор может быстрее максимизировать эффективность выполнения белком заданной функции. В случае, когда белок выполняет одновременно несколько функций, этому может препятствовать адаптивный конфликт – ситуация, когда улучшение одной функции одновременно ухудшает другую.

Особо следует указать на функциональную роль комбинативной изменчивости. Как уже было сказано выше, основной ее источник – половой процесс. Половой процесс не всегда бывает связан с размножением, при этом он обеспечивается особой системой регуляторных механизмов и требует затраты значительного количества энергии в виде АТФ. Тот факт, что половой процесс повсеместно распространен в живой природе, указывает на его важное адаптивное значение. Установлено, что роль комбинативной изменчивости двояка: с одной стороны, она позволяет быстро генерировать высокий уровень генетического разнообразия внутри популяции. Среди множества генотипов какие-то комбинации аллелей оказываются успешнее других и могут фиксироваться отбором. С другой стороны, рекомбинация обеспечивает возможность сегрегации вредных мутаций и сброс «генетического груза» (совокупность слабовредных мутаций) благодаря отрицательному отбору в отношении генотипов, вобравших в себя много новых мутаций (см. рисунок 3).

Таблица 2 – Мутации: их типы и механизмы возникновения.

Тип мутации	Разновидности	Способ возникновения
Точечные мутации (короткие варианты, в том числе внутригенные)	Замена нуклеотидов; малые инсерции, малые делеции. По эффекту на уровне кодируемого белка: синонимичные, несинонимичные, без сдвига рамки считывания, со сдвигом рамки считывания.	1) Ошибки, возникающие при репликации; 2) Ошибки, возникающие при репарации ДНК после повреждений, вызванных различными химическими или физическими факторами. 3) Ошибки, возникающие при репарации ДНК после разрезания хеликазами и топоизомеразами в ходе транскрипции, рекомбинации и пр.
Хромосомные перестройки (структурные варианты)	Транслокации; инверсии; большие делеции, дубликации (вариации числа копий генов), слияние хромосом, разделение хромосом, большие инсерции.	1) Ошибки, возникающие при гомологичной рекомбинации во время кроссинговера. 2) Ошибки, возникающие при репарации повреждений ДН с участием системы гомологичной рекомбинации или нехомологичного соединения концов. 3) Встраивание мобильных элементов или вирусных геномных последовательностей, ретрокопий генов.
Геномные мутации (изменения числа хромосом)	Анеуплоидии Полиплоидии	1) Ошибки, возникающие при распределении генетического материала по дочерним клеткам. 2) Ошибки в контроле клеточного цикла

В отсутствие полового процесса и рекомбинации генетический груз неизбежно накапливался бы в геномах и приводил к вырождению популяции. Действительно, на многих модельных организмах было продемонстрировано, что в экспериментальных условиях, когда возможности для комбинативной изменчивости и отбора генотипов крайне ограничены, отмечается постепенное ослабление особей и снижение эффективности воспроизводства от поколения к поколению.

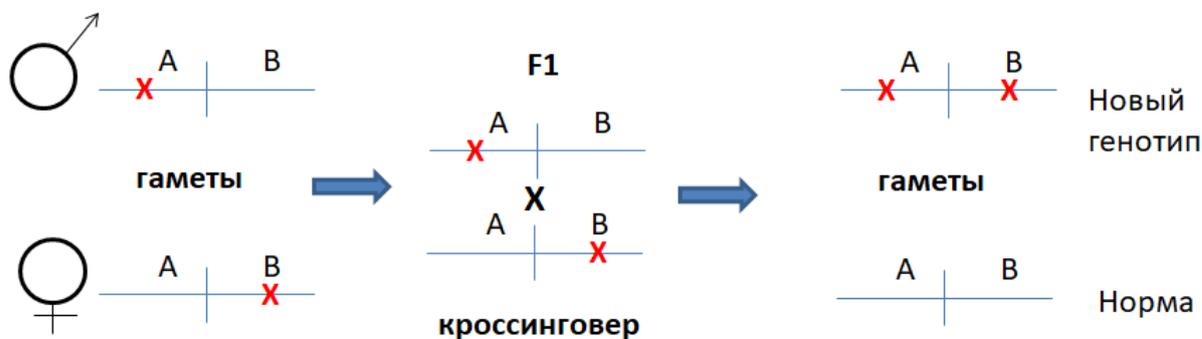


Рисунок 3. Осуществление комбинативной изменчивости при оплодотворении и при кроссинговере во время гаметообразования.

Красными крестиками обозначены мутации, которые могут попасть в разные гены (А, В), и могут оказать как положительный, так и отрицательный эффект на приспособленность особей-носителей полученных генотипов.

1.6. Закономерности генетической изменчивости, их причины и следствия

Внешние и внутренние факторы, влияющие на частоту возникновения мутаций. Мутабельность как свойство гено типа. Оптимизация уровня мутабельности в процессе эволюции. Понятие о пороговой частоте мутаций (порог Эйгена) Различия частоты спонтанных мутаций в разных группах организмов (вирусов, прокариот, эукариот), объяснение этих различий. Спонтанный и индуцированный (адаптивный) мутагенез. Частные случаи авторегулируемых геномных перестроек в разных группах организмов.

Мутационная изменчивость обычно рассматривается как случайный процесс. Следует правильно понимать это утверждение. Случайность подразумевает непредсказуемость каждой мутации. Во-первых невозможно однозначно предсказать, когда и в каком месте генома возникнет мутация. Во-вторых, невозможно предсказать, каким будет эффект возникающей мутации – окажется ли она полезна, вредна или нейтральна в текущем или будущем времени. Иначе говоря, клетки и организмы не могут генерировать полезные мутации целенаправленно, внося их в «правильном» месте и в «правильное» время.

Вместе с тем, процесс возникновения мутаций – мутагенез – подчиняется определенным закономерностям, поскольку зависит от вполне конкретных физических и химических факторов. Однако эти закономерности, являющиеся статистическими по своей природе, проявляются в том случае, когда мы рассматриваем множество мутирующих клеток и большие отрезки времени.

Мутагенез можно изучать посредством сравнительной геномики и в модельных экспериментальных системах с использованием быстро размножающихся организмов типа бактерий, вирусов, низших грибов, культур раковых клеток, мушек дрозофил и др.

В предыдущей главе мы показали, что мутации возникают в процессе репликации, репарации и клеточного деления, как результат ошибок в ходе этих процессов. Очевидно, что частота возникновения мутаций зависит от свойств соответствующих ферментов. Свойства ферментов формируются в процессе эволюции. Значит и частота мутаций должна быть объектом отбора и оптимизироваться в ходе эволюции.

Благодаря тщательным исследованиям также было показано, что вероятность появления мутаций в разных участках генома очень неравномерна. Описаны разнообразные причины того, что в определенных участках частота возникновения мутаций заметно выше, чем в среднем по геному – эти участки называют «горячими точками» мутагенеза. В частности, повышенной частоте мутирования благоприятствуют следующие факторы:

- 1) Присутствие в последовательности разнообразных типов повторов: сателлитной ДНК, либо встроенных мобильных элементов.
- 2) Образование шпилечных структур или G-квадруплексов, других отклонений от характерной В-спиральной структурной организации ДНК.

3) Возникновение препятствия для ДНК-полимеразы из-за встречного движения РНК-полимеразы, считывающей тот же участок ДНК.

Во всех описанных ситуациях причиной повышенной частоты мутаций может становиться развитие «репликативного стресса». Так обозначают тот каскад событий, который разворачивается, если репликативная вилка встречает какое-либо препятствие для продвижения во время фазы репликации. Частью этого каскада становится внесение разреза в ДНК ферментами топоизомеразы, который впоследствии устраняется системами репарации. Ошибки репарации и приводят к внесению ошибок – мутаций.

Кроме того, последовательности типа сателлитной ДНК имеют тенденцию к мутациям типа уменьшения или увеличения числа повторов во время репликации или репарации, из-за «проскальзывания» (сдвига вдоль серии повторов) ДНК полимеразы.

Наконец, если в ДНК присутствуют множественные рассеянные повторы – таковыми являются, в частности, транспозонные (мобильные) элементы, то эти последовательности формируют так называемые области микрогомологии, которые при ошибочном вовлечении в процесс гомологичной рекомбинации (во время кроссинговера или репарации), становятся горячими точками мутаций типа структурных перестроек хромосом.

Частота мутаций, к тому же неравномерно распределена и во времени. Она может заметно возрасти (вплоть до 10-100 раз) при воздействии на клетки или на организм стрессовых условий. Причину этого явления разъяснили при изучении SOS репарации, описанной первоначально у бактерий. Оказалось, что помимо высокоточных полимераз, обеспечивающих репликацию и репарацию в обычных условиях, бактерии могут вовлекать в репарацию повреждений ДНК особые полимеразы, склонные к ошибкам. Сегодня аналогичные полимеразы и реакции на стресс описаны у клеток самых разных групп организмов, включая и клетки человека.

В целом частота возникновения мутаций различается у разных видов организмов. Этот факт также требует объяснения. Можно предложить три основных версии объяснения наблюдаемого уровня мутабельности ДНК:

1) Отбор всегда стремится довести число мутаций до минимально возможной величины. Но отбор теряет способность повышать точность репликации после того, как преимущество от дальнейшего увеличения точности оказывается слишком мало, чтобы не уравниваться влиянием дрейфа генов (когда $S \approx 1/Ne$).

2) Частота мутирования представляет собой компромисс между требованиями обеспечить по возможности более быструю репликацию, но и достаточно точную для сохранения накопленной в ходе эволюции полезной генетической информации.

3) Частота мутирования представляет собой компромисс между необходимостью сохранять ранее накопленную генетическую информацию и генерировать новые полезные изменения в геноме при перемене условий среды.

В действительности, все три указанных положения не являются взаимоисключающими и скорее дополняют друг друга. На разных отрезках

эволюционной истории тот или иной аспект может оказываться преобладающим. Справедливость первого положения подтверждается тем, что среди близкородственных групп, наблюдается обратная зависимость между размерами популяций и частотой мутирования. Так, одноклеточные эукариоты, представленные очень многочисленными популяциями, в среднем имеют более низкие темпы мутирования, чем многоклеточные с эквивалентным размером генома.

Второе положение согласуется с наблюдаемой обратной зависимостью между размерами генома и частотой мутирования. Действительно, было доказано, что допустимая частота мутации составляет не более 1-2 на геном за поколение (точнее, на смысловую часть генома). Этот предел называется **порогом Эйгена**. Более высокая частота мутирования неизбежно приводила бы к потере полезной информации и вырождению. Также, в соответствии с этим положением верно и то, что равном размере генома, более высокими темпами мутирования будет обладать тот организм, который содержит более высокую долю «мусорной» (бессмысленной) ДНК – к таковой относятся, в основном, разнообразные типы повторов. Указанные закономерности приводят к характерной противоположной зависимости между общим размером генома и частотой мутирования у вирусов и прокариот (где геном практически полностью состоит из значимой ДНК, так что размер генома коррелирует с числом генов) и у эукариот (где увеличение размера генома обычно бывает связано с повышением количества «мусорной» ДНК, а не с повышением количества генов) (см. рисунок 4).

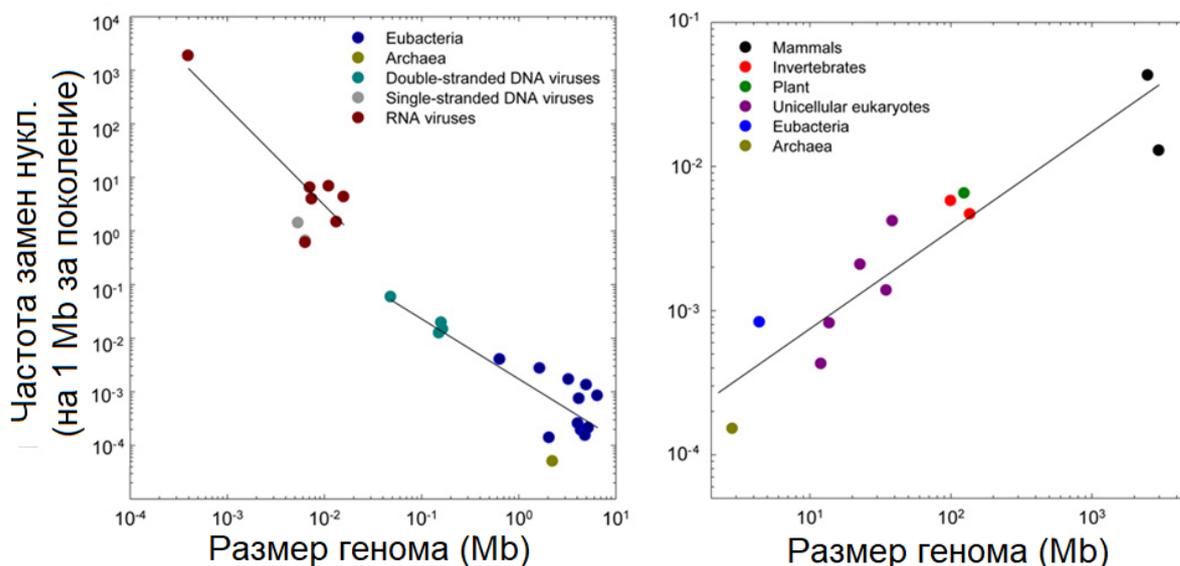


Рисунок 4 – зависимость частоты мутирования от размера генома у вирусов и прокариот (левый график), у эукариот (правый график).

Третье положение подтверждается появлением и распространением мутаторных линий в экспериментах на бактериях, дрожжах и др. при создании условий, значительно отличающихся от обычных. Частота спонтанного возникновения мутаций в таких линиях может возрасти в несколько раз. Однако после того, как в ходе такого эксперимента появляются хорошо

адаптированные сублинии, отбор снова благоприятствует снижению в них частоты мутирования вплоть до изначального уровня.

Особо следует отметить, что неоднократно в эволюции появлялись какие-либо механизмы, позволяющие организмам контролируемо вносить изменения в определенные участки своего генома. Это явление можно назвать «специфическим мутагенезом» либо «геномным редактированием». В основе этих механизмов лежат ферменты, способные специфично распознавать определенные участки ДНК, и, активируясь в ответ на определенные стимулы, инициировать в этих участках те или иные изменения. В таблице 3 приведены некоторые широко известные примеры.

Таблица 3 – Примеры специфического мутагенеза

Группа организмов	Система специфической модификации генома
Бактерии	Cas система – обеспечение иммунитета против вирусов
Дрожжи	Переключение между α и α типами размножения. Обеспечивается конверсией генов в MAT локусе.
Патогенные микроорганизмы (трипаномы и др.)	Перестройка и гипермутация генов поверхностных белков как средство избегания иммунной супрессии со стороны организма-хозяина
Позвоночные	Формирование репертуара антител: реаранжировка и соматический гипермутагенез в варибельных сегментах кластеров генов антител в лимфоцитах – основа развития приобретенного иммунитета
Инфузория (формирование макронуклеуса)	Реорганизация хромосомного материала при созревании макронуклеуса (происходит элиминация некодирующей ДНК, сборка генов из пространственно разделенных фрагментов). Сборка генов происходит по образцу матричных РНК, полученных от материнской клетки.
Разные группы одноклеточных и многоклеточных	Увеличение (обратимое) копияности генов рибосом как способ регуляции трансляции в ответ на условия среды.

По видимому, эволюция вполне способна развить подобные механизмы специфической реакции, нацеленной на собственный геном, при определенных условиях. И все же, тем более примечателен тот факт, что большая часть эволюционных новшеств зависят от менее предсказуемых спонтанных мутаций.

В чем-то промежуточное положение занимает явление перемещения мобильных элементов. Многократно показано, что активность таких перемещений существенно повышается в ответ на стресс (возможно, из-за снижения эффективности работы механизмов подавления мобильных элементов в условиях стресса). Местом встраивания новых мобильных элементов может быть любой участок генома, но вместе с тем, этот процесс зависит от ферментов интеграз и от особенностей последовательности ДНК в конкретной области. При этом встраивание мобильного элемента может иметь несколько важных

последствий:

- 1) Может изменяться регуляция генов в окрестностях инсерции (например, транскрипция, сплайсинг, транспортировка и трансляция мРНК).
- 2) Присутствие мобильных элементов, формирующих области микрогомологии, может быть фактором повышения частоты тех или иных хромосомных перестроек (делеций, дупликаций, инверсий, транслокаций, новых инсерций).

1.7. Надгенетическая изменчивость и наследственность, ее значение для организмов и в эволюционном процессе

Отношение генотипа и фенотипа. Фенотипическая пластичность. Роль средовых и стохастических факторов в проявлении изменчивости, понятие «нормы реакции». Эпигенетические и другие надгенетические механизмы трансгенерационного наследования признаков фенотипа и поведения у различных групп организмов. Их эволюционное значение.

Методы исследования генетической изменчивости Основные требования к модельным объектам для экспериментального исследования генетической изменчивости. Применение высокотехнологичных современных подходов (секвенирования, микрочипов) для изучения интенсивности генетической изменчивости и ее закономерностей.

Изменчивость фенотипов выходит за рамки только лишь генетически обусловленных различий. Хорошо известно явление фенотипической пластичности – способности при одном и том же генотипе формировать разные фенотипы в зависимости от некоторых факторов среды. Эту часть изменчивости можно назвать надгенетической. Она обусловлена функционированием регуляторных механизмов нескольких уровней, задействованных в индивидуальном развитии организма на разных стадиях онтогенеза:

А) уровень регуляции экспрессии генов в клетках (у различных групп организмов) – эпигенетический.

Б) уровень формирования условных рефлексов (у животных) – благодаря которому врожденное в поведении дополняется новообретенными в течение жизни формами поведения.

В) уровень осознанного научения (у человека и, возможно, других животных с развитым передним мозгом) – также связан с приобретением новых форм поведения, отличающихся заметно более высоким уровнем сложности. К этому уровню можно отнести способность людей формулировать и излагать мысли посредством речи, целенаправленно планировать и модифицировать свою деятельность и др.

Хотя обычно принято постулировать ненаследуемость «приобретенных признаков», в действительности все три вышеописанных уровня допускают, в том числе и механизм наследования соответствующих изменений. На уровне эпигенетической регуляции наследование эпигенетической настройки экспрессии генов обеспечивается переносом из родительских клеток к эмбриону регуляторных РНК, контролирующих организацию хроматина или иных

молекулярных механизмов. Хорошо известным примером данного явления служит цикломорфоз у дафний, проявляющийся в изменении формы выростов покровов тела циклически в течение года и при воздействии определенных средовых факторов. Стимулом к изменению формы покровов может быть появление хищника. Однократного контакта с хищником при этом оказывается достаточно, чтобы защитные покровы продолжали формироваться соответствующим образом еще в нескольких поколениях, возникающих посредством партеногенеза.

Поведенческие адаптации могут наследоваться через подражание, когда детеныши учатся у взрослых особей навыкам социального взаимодействия, ухода за собой, поиска пищи, избегания опасностей и пр. Так, хорошо известно, что волк, выросший вне стаи не способен охотиться так же эффективно, как волки, прошедшие обычное воспитание внутри стаи. Аналогично, птицы нуждаются в «учителе» чтобы усвоить «правильную» песню.

Наконец, язык, применяемый нами как средство коммуникации (вторая сигнальная система) служит чрезвычайно мощным средством обеспечения культурного наследования и аккумуляирования инноваций в человеческой культуре.

Возвращаясь к генетической изменчивости важно сказать о том, что именно генетика задает границы диапазона, в пределах которых возможна реализация фенотипической пластичности. Эти границы – норма реакции признака – очень сильно различаются для разных организмов, разных их характеристик, и сами они являются объектом действия отбора, который сильно зависит от особенностей среды.

К числу мало-пластичных признаков можно отнести число позвонков и число конечностей у животных, число лепестков в цветке у растений, к числу высоко-пластичных – массу тела у животных, пигментацию кожи (для европеоидов), интеллект у человека, длину побегов и число листьев у растений.

Три указанные формы надгенетических механизмов изменчивости и наследственности не просто сосуществуют в мире живых организмов, но представляют собой результат последовательного прогрессивного развития. Каждая из них не заменяла ранее сформированную, но дополняла ее, усложняя общую организацию животных, формируя новый уровень их пластичности и эффективности адаптации к изменяющейся среде. В свете описанной динамики появление разумного существа (подобного нашему виду) выглядит закономерным итогом описанного тренда в эволюции животных.

1.8. Связь онтогенеза и филогенеза. Проблема эволюционных инноваций

Законы Бэра. Биогенетический закон Мюллера-Геккеля (правило recapитуляции признаков). Теория филэмбриогенезов по А.Н. Северцову. Понятия гетерохронии и гетеротопии в эволюции онтогенеза по Геккелю. Онтогенетические корреляции: их физическая основа, эволюционные причины и следствия. Модель «песочных часов» в эволюции онтогенеза. Ее обоснование с

точки зрения современной биологии. Понятие о гомологичных и аналогичных органах. Принципы преобразования органов и функций: усиление или ослабление функций, полимеризация и олигомеризация органов, уменьшение и увеличение числа функций, разделение функций и органов, смена функций, субституция органов. Причины и механизмы редукции функций и органов.

В 1828 году русский эмбриолог Карл Максимович Бэр, основываясь на результатах исследований развития позвоночных, сформулировал закон зародышевого сходства: «Эмбрионы последовательно переходят в своём развитии от общих признаков типа к все более специальным признакам. Первоначально у эмбрионов формируются общие признаки типа, затем класса и т.д. Позднее всего развиваются признаки, указывающие на принадлежность эмбриона к определенному роду, виду, и, наконец, развитие завершается появлением характерных особенностей данной особи».

Ч. Дарвин, а впоследствии и другие ученые, в частности, немецкие зоологи Ф. Мюллер и Э. Геккель, обратили внимание на то, что протекание онтогенеза может быть отражением эволюционной истории вида. Эта идея воплотилась в так называемом **«биогенетическом законе»** или **«правиле рекапитуляции»** Мюллера-Геккеля: «онтогенез есть быстрое и краткое повторение филогенеза».

В книге самого Ч. Дарвина можно найти следующее высказывание: «Эмбриология представляет особый интерес, если мы смотрим на эмбрион как на отображение, более или менее адекватное, признаков организации предковой формы в ее взрослом или личиночном состоянии, являющихся общими для всего данного класса».

Это правило можно проиллюстрировать многими примерами: оно хорошо отражено в соотношении стадий развития многих систем органов у позвоночных: кровеносной системы (в частности, формирование 2-х, 3-х, 4-х-камерного сердца), дыхательной системы (в частности, формирование и последующее зарастание жаберных щелей), нервной системы (в частности, последовательное развитие головного мозга и его отделов). И вместе с тем, легко привести большое число примеров, где это правило нарушается. Так что этот «закон» едва ли действительно заслуживает статуса закона. Этот факт был быстро замечен, и ученые занялись его более внимательным исследованием. Почему правило рекапитуляции выполняется в одних случаях, но не выполняется в других. Было предложено несколько путей решения.

Сам Э. Геккель для того, чтобы объяснить случаи нарушений биогенетического закона, ввел понятия **гетерохронии** и **гетеротопии**. По идее Геккеля, в большинстве случаев прогрессивная эволюция следует путем «удлинения» онтогенеза (периода роста тех или иных анатомических структур). Это «удлинение» сначала растянуто на постэмбриональный период, но в ходе дальнейшей эволюции сокращается во времени и уходит целиком в эмбриональную стадию развития. Именно при таком развитии событий мы и наблюдаем действие биогенетического закона. Вместе с тем, в разных системах органов может происходить неодинаковое изменение скоростей преобразования и роста у эмбриона. И тогда организм перестает в полной мере рекапитулировать

предковое состояние. Можно привести следующий пример: рыбы как группа характеризуются наличием жаберных щелей и двухкамерного сердца; у амфибий и других наземных позвоночных жаберные щели в постэмбриональной фазе отсутствуют, а сердце становится трехкамерным (у амфибий и рептилий) и далее четырехкамерным (у млекопитающих и птиц). Вместе с тем, в эмбриональном периоде наземных позвоночных имеется фаза, когда сердце уже приобретает трех- или четырех-камерное строение, и одновременно присутствуют жаберные щели. Но таких существ (во взрослом состоянии) никогда не существовало среди позвоночных. Объяснение состоит в том, что зарастание жаберных щелей у эмбриона происходит медленнее, чем развитие сердца. Изменение в эволюции скоростей развития тех или иных анатомических структур является проявлением **гетерохронии**.

Гетерохрония может проявлять себя по-разному и иметь разнообразные эволюционные последствия, определяя особенности разных групп организмов во взрослом состоянии.

Общее увеличение скорости или продолжительности стадии активного роста организма может приводить к **гиперморфозу** (увеличению общего размера тела, гигантизму), а противоположная тенденция – к **гипоморфозу** (уменьшению размера тела, карликовости).

Изменение в эволюции относительной скорости или длительности роста отдельных анатомических структур (а не всего тела) называют **аллометрическим ростом**. Данное явление может приводить к гипертрофии (**пераморфоз**) или недоразвитости (**педоморфоз**) соответствующих анатомических частей. Примером пераморфоза является хобот слона – как результат необычно усиленного роста мягких тканей носа, сращенных с верхней губой. Аналогичным образом можно отнести к пераморфозу удлинение шеи жирафа, образование длинного рыла у дельфина и т.п.

Особенно примечательно то, что пераморфоз может рассматриваться как способ эволюционного возникновения многих органов: так, желудок представляет собой гипертрофированный средний отдел кишечной трубки, головной мозг – гипертрофированный передний отдел нервной трубки, сердце – гипертрофированный участок кровеносного сосуда.

В качестве педоморфоза можно привести недоразвитость (в сравнении с предками) челюстей у человека, конечностей у ластоногих. Крайним случаем педоморфоза является неотения – сохранение личиночных признаков при полноценном развитии половой системы. Это явление описано у некоторых амфибий (аксолотль), самок жуков-трилобитов, самок бабочек-мешочниц.

Гетеротопия – это явление смещения места формирования некоторых анатомических структур в ходе эволюции. В качестве примеров можно привести образование в нетипичных локусах тела животного глаз (например, по краю мантии у некоторых двустворчатых моллюсков, на щупальцах у некоторых полихет). Гетеротопией можно объяснить последовательное появление в эволюции туловищных почек, характерных для рыб и амфибий, заменивших собой первично возникающие головные почки (присутствующие только у ранних эмбрионов современных позвоночных) а впоследствии появление у

амниот тазовых почек, функционирующих во взрослом состоянии у рептилий, птиц и млекопитающих.

В России проблемами взаимосвязи онтогенеза и филогенеза активно занимался ученый А.Н. Северцов. Он разработал теорию филэмбриогенеза. В рамках своей теории он предлагает несколько путей эволюционного преобразования онтогенеза:

1) **Архаллаксис** – смена способа первичной закладки зачатков будущих анатомических структур. К событиям такого рода можно отнести появление структур, отсутствовавших у предков, принципиально меняющих анатомию организма. Например, появление жаберных щелей в основании ствола хордовых вторичноротых, внутреннего костного скелета у позвоночных, появление сегментации на ранних этапах эволюции животных, реорганизация развития иглокожих, с формированием характерной для них амбулакральной системы. Архаллаксисы определяют, как правило, характерные особенности строения крупных таксономических групп организмов. События такого рода сравнительно редки в эволюции – ведь мутации, затрагивающие начальные стадии онтогенеза имеют гораздо более высокий шанс оказаться несовместимыми с выживанием (таковы, к примеру, все случаи тяжелых врожденных уродств), чем полезными. Весьма вероятно, что многие эволюционные преобразования, которые представляются нам архаллаксисами, в действительности таковыми не являлись на момент своего возникновения. Так, переход от радиальной симметрии к двусторонней симметрии у животных, хоть и кажется кардинальной переменной в организации онтогенеза, вполне мог осуществляться сначала на более поздней стадии развития, но лишь постепенно за многие миллионы лет сдвинуться к началу онтогенеза.

2) **Девияция** – смена способа дифференцировки зачатков, которые первоначально закладываются так же, как и у предков. В качестве примера можно привести разнообразие способов преобразования в онтогенезе конечностей наземных позвоночных, которые развиваются из тех же зачатков, что и плавники рыб. У насекомых разными путями в ходе эволюции преобразуются две пары крыльев. Девияция иногда проявляет себя и редукцией некоторых структур: в онтогенезе можно видеть, как зачатки, первично сформировавшись, впоследствии подвергаются частичной или полной резорбции. Подобное можно наблюдать в развитии хвостового отдела многих наземных позвоночных, включая человекообразных обезьян, у китообразных закладываются, а затем подвергаются редукции зачатки задних конечностей. У пещерных рыб формируются, а затем редуцируются структуры глаза. Таким образом, девияции объясняют большинство случаев адаптации организмов к каким-либо специальным экологическим нишам (стратегиям выживания).

3) **Анаболия** – надстройка – дополнительный рост и усложнение некоторых анатомических структур на конечной стадии онтогенеза. В качестве примера можно привести формирование перегородок в сердце, так что двухкамерное сердце становится трех-, и далее четырехкамерным; формирование ячеистости в строении легких, дифференциация отделов мозга. Именно этот тип изменения онтогенеза отражается в «биогенетическом законе».

И сам факт открытия «биогенетического закона» указывает на тот факт, что анаболии представляют основной путь наращивания сложности (морфогенетического прогресса) в ходе эволюции.

4) **Эмбриоадаптация** – это явление Северцов рассматривает как стоящее особняком от трех предыдущих в том аспекте, что данный тип событий формирует специфические особенности эмбриона или личинки, не влияя при этом на взрослую форму. Речь идет о формировании тех или иных приспособлений для осуществления функций, удовлетворяющих какие-то жизненные потребности именно на этой ранней стадии. В качестве примеров Северцов приводит зародышевые оболочки амниот, яйцевой зуб птиц, наружные жабры личинок у некоторых амфибий. Эволюционный переход к внутриутробному развитию тоже можно рассматривать как эмбриоадаптацию. Таким образом, здесь важно заметить, что объектом отбора является не только взрослая форма, но и каждая стадия онтогенеза. И, соответственно, для успешного выживания на каждой стадии могут вырабатываться те или иные специфические приспособления.

В 1990х гг. была сформулирована модель «песочных часов» эволюции онтогенеза. Она фактически соответствует закону Бэра, указывая на наличие высококонсервативной «филотипической» стадии эмбрионального развития, на которой у эмбрионов определяются самые общие черты типа. Согласно этой модели – как стадии, предшествующие филотипической (оплодотворение, дробление яйца, гастрюляция), так и последующие за ней оказываются более переменными. Вероятно, филотипическая стадия испытывает сильное влияние стабилизирующего отбора, подвержена существенным ограничениям в возможности претерпевать эволюционные изменения. В последнее десятилетие было продемонстрировано, что филотипическая стадия зависит от высококонсервативных генов с наиболее широким спектром функций. Предполагается, что именно эта множественность функций и является причиной эволюционных ограничений, накладываемых на филотипическую стадию развития эмбриона. Модель «песочных часов» хорошо применима по крайней мере к группе позвоночных, применимость ее к другим группам организмов (скажем, моллюсков, растений) может быть не так очевидна.

Тем не менее лежащая в основе этой модели идея может помочь в понимании того более общего факта, что разные признаки организмов существенно различаются в своей эволюционной пластичности. Причем те признаки, которые проявляют пластичность в одной группе, могут быть жестко фиксированными в другой. Наглядный пример – число шейных позвонков. Будучи очень переменным признаком среди птиц, он почти полностью лишен изменчивости среди млекопитающих: у всех этих животных 7 шейных позвонков (исключение составляет лишь группа ленивцев, среди которых встречаются виды с 6 и 8 шейными позвонками, а также ламантины, у которых 6 шейных позвонков).

Учение о корреляциях

Живой организм представляет собой интегрированное целое. Эта интеграция частей в целом проявляет себя в корреляциях в онтогенезе и в

эволюции разных признаков и анатомических структур тела. Русский ученый эмбриолог и генетик, ученик А.Н. Северцова, И.И. Шмальгаузен описал три механизма, обеспечивающие наблюдаемые корреляции (взаимозависимости) в изменении разных частей организма.

- 1) Геномные корреляции
- 2) Морфогенетические корреляции
- 3) Морфофункциональные корреляции

Геномные корреляции могут быть обусловлены плейотропным действием генов, взаимодействием или сцеплением генов. Примеры плейотропного действия генов: развитие короткого клюва у голубей всегда сопровождается развитием оперения на ногах. У болотных птиц коррелируют удлиненный клюв, шея и задние конечности. У злаковых растений отрицательно коррелируют скороспелость и урожайность. Сцепленность генов как механизм корреляции наглядно проявляется в комплексном влиянии на фенотип «супергенов» - больших участков хромосом, вмещающих множество (иногда десятки) генов, которые существуют в прямом и в инвертированном виде в разных генотипах. При попадании инверсии в гетерозиготу, рекомбинация в данном участке оказывается невозможна. В итоге этот участок накапливает большое число сцепленных изменений в разных генах в области инверсии. «Супергены» детерминируют вариации морф у самок некоторых видов бабочек, вариации социального поведения в семьях некоторых видов муравьев, особенности морфотипов самцов у турухтанов (рисунок 5).

Морфогенетические корреляции основаны на взаимодействии клеток или частей друг с другом в процессе их дифференциации в эмбриогенезе. Пример: взаимное влияние глазного бокала хрусталика и роговицы глаза. В экспериментах на лягушках было продемонстрировано, что клетки глазного бокала оказывают воздействие на покровный эпителий, индуцируя формирование хрусталика, а тот, в свою очередь, индуцирует образование роговицы. У пещерных разновидностей в некоторых видах рыб недоразвитие глазного бокала также влечет за собой недоразвитие в глазу хрусталика и роговицы. Это следствие адаптации рыб к жизни в темноте, где глаза становятся бесполезны в качестве сенсорного органа.

Морфофункциональные корреляции отражают взаимосвязь между структурой и функцией органов в постэмбриональном периоде онтогенеза. Примеры: формируемые в ходе жизнедеятельности двигательные навыки обеспечивают развитие соответствующих нервных центров и мышц, происходит изменение в структуре костей, которые служат местом крепления для данных мышц, увеличивается кровоснабжение и иннервация этих мышц. Также высокие физические нагрузки могут приводить к увеличению объема легких и толщины миокарда. Обилие токсинов в пище может приводить к увеличению массы печени и ее кровоснабжения.



Рисунок 5 – три морфы самцов турухтанов.

Гены, определяющие особенности их морфологии и поведения собраны на одном участке - «супергене», который в эволюции подвергся инверсии, обеспечившей высокую силу сцепления между генами внутри этого участка.

Понимание явления корреляции влияет на понимание эволюции живых форм, объясняя наблюдаемое комплексное изменение многих признаков. Корреляции могут служить как фактором, затрудняющим осуществление эволюционных изменений, так и облегчающим такие изменения. Каждый отдельный организм может иметь больше или меньше возможностей для адаптации по тем или иным признакам. Это во многом определяется тем комплексом корреляций, которые связывают одни признаки с другими.

Понятие о гомологичных и аналогичных органах

Понятие гомологии является ключевым в эволюционной биологии. Гомологичными считают структуры, имеющие общее происхождение. Но мы можем судить о происхождении лишь косвенно, поэтому для установления гомологии применяется перечень критериев. Три классических критерия включают в себя: общность тканевого и анатомического строения (на основании этого критерия глаза членистоногих не считают гомологичными глазам позвоночных или моллюсков), общность способа формирования зачатка (целомы первичноротых и вторичноротых на основании этого критерия не считают гомологичными, так же как и глаза моллюсков не считают гомологичными глазам позвоночных, хоть они и очень схожи по строению), общность местоположения в организме (однако надо помнить о явлении гетеротопии). В настоящее время добавлен четвертый критерий – общность системы генетического контроля. Этот критерий позволяет выявлять гомологию там, где могут и не работать три первые критерия. Так, хоть глаза первичноротых и вторичноротых не отвечают классическим критериям гомологии, все же их развитие находится под контролем одной и той же группы генов. Это, вероятно, говорит о том, что уже общий предок всех животных был способен к

световосприятию, имел какие-то примитивные органы зрения, на базе которых разными путями сформировались разные сложные глаза. В подобных случаях говорят о «глубокой гомологии» - она уходит вглубь времени дальше, чем та гомология, что выявляется по классическим критериям. К примеру, глубокая гомология указывает на вероятную связь развития в эволюции крыльев насекомых с преобразованием зачатков жаберных ветвей конечностей предковых членистоногих.

Органы, которые выполняют одну и ту же функцию, но развились в эволюции независимо друг от друга, называют аналогичными, они при этом не являются гомологичными.

Некоторые анатомические структуры представлены множественными серийными гомологами – таковы, к примеру, все позвонки, потовые железы, все 4 конечности у позвоночных, пальцы на руках и ногах, сегменты тела членистоногих и т.д.

Выделено несколько основных характерных модусов эволюции органов и анатомических структур, которые можно обнаружить в самых разных группах организмов. В их числе: мультимеризация и олигомеризация, усиление функции, расширение, смена, утрата, разделение функций (дифференциация), субституция органов, функциональная компенсация, фиксация функции.

Мультимеризация – это увеличение числа каких-либо анатомических структур. Например, у змей увеличено число грудных позвонков в сравнении с родственными им ящерицами. Есть предположение, что прежде, чем у млекопитающих появился сплошной волосяной покров, у их предков появились чувствительные волоски (вибриссы) на морде. Впоследствии их мультимеризация привела к возникновению шерсти. В то же время, вполне вероятным является альтернативный сценарий, что шерсть сразу возникла по всему телу во взаимосвязи с кожными железами, а вибриссы – результат смены функции, когда некоторая часть волосков вместо функции сохранения тепла тела стала выполнять сенсорную функцию.

Правило Догеля, описанное ученым в начале 20 в. указывает на то, что новые анатомические структуры часто возникают в форме множественных диффузно расположенных простых элементов, которые в последующей эволюции подвергаются олигомеризации (сокращению числа), усложнению и дифференциации (специализации) по функции. **Олигомеризация** может заключаться в простом численном сокращении за счет редукции избыточных структур. Так, у ранних членистоногих конечности имеются на всех сегментах тела, но у продвинутых групп конечности на некоторых сегментах редуцируются вплоть до полного отсутствия. Так, у ракообразных может быть 10 пар ходильных конечностей, у пауков – 8, у насекомых – 6. У наземных позвоночных обычно по 5 пальцев на каждой конечности, но в плавниках рыб вероятно присутствовало большее количество костных лучей, от которых происходят пальцы. Другой способ олигомеризации – концентрирование и слияние простых диффузных структур в компактные сложные структуры. Примером могут служить разнообразные железы внутренней секреции, клетки нервной системы, формирующие у продвинутых животных многоклеточные

нервные ганглии, нервную трубку, мозг. Почки можно рассматривать как следствие аналогичного процесса концентрирования простых органов выделения типа нефридиев. Концентрирование и/или усложнение структур обеспечивает **усиление** и повышение эффективности выполнения соответствующих функций. Далее, усиление может обеспечиваться гипертрофией структур (за счет гиперморфоза или пераморфоза). Так, сердце эволюционировало, во-первых, за счет усложнения структуры (от двух - к трех и четырехкамерному), а во-вторых, в отдельных группах его относительная масса увеличена по сравнению с другими животными. Например, у жирафа (сердце этого млекопитающего должно обеспечить непростую задачу достаточного кровоснабжения мозга) масса сердца достигает 12 кг при общей массе тела 600-800 кг (около 1,7% массы тела). Массовая доля сердца у коровы и у человека около 0,4%, у лошади около 1%.

Расширение функции органа означает появление новой дополнительной функции, не выполнявшейся в эволюционном прошлом. Обычно это происходит как следствие развития какой-то из уже имеющихся функций, как следствие перехода количества в качество. Так, предполагается, что кожистые перепонки крыла летучих мышей первоначально развивались как средства для парящего полета, но вследствие этого, в конце концов приобрели также способность обеспечивать активный машущий полет. Для обозначения описанного явления – когда новая функция возникает как «побочный эффект» эволюции чего-то другого – Стивен Гульд назвал **«экзаптацией»**. Совокупность свойств органа, предрасполагающих к развитию в будущем новой функции называют **«преадаптациями»**. В частности, к преадаптациям относят появление перьев у динозавров, на базе которых в некоторой точке эволюции развился машущий полет птиц. Также к преадаптациям можно отнести наличие у динозавров (еще до развития полета у предков птиц) воздушных мешков в костях, обеспечивающих облегчение их скелета. Примером экзаптации может быть появление голосовой коммуникации у наземных позвоночных. Голос возникает как следствие активного нагнетания воздуха через воздухоносные пути, а голосовые связки несли изначально функцию защиты воздухоносных путей от случайного попадания частичек пищи. Правда сейчас голосовые связки освобождены от данной функции, она реализуется иным путем. У приматов защита дыхательных путей во время проглатывания пищи выполняется надгортанником. У дельфинов устройство гортани таково, что дыхательные пути полностью разобщены от пищевода, так, что возможность захлебнуться исключена.

Здесь мы видим, во-первых, пример **смены функции** для голосовых связок – новая функция стала основной, а старая почти полностью утратилась. Во-вторых, здесь представлен пример функциональной компенсации и субституции органов. **Компенсация** понадобилась как следствие того, что голосовые связки оказались чересчур низко в гортани, когда их основной функцией стала генерация звуков. **Субституция** заключается в том, что функция, выполняемая в прошлом одной структурой (голосовые связки), переходит к другой структуре (надгортанник). Переход функции дыхания с жабр

к легким у наземных позвоночных – тоже пример субституции. Наглядным примером смены функции является появление у животных челюстей, произошедших от жаберных дуг в эволюции позвоночных, а в эволюции членистоногих – путем видоизменения первоначально ходильных конечностей. У растений наглядным примером смены функции является эволюционное происхождение цветка. Все его части – лепестки, пестики, тычинки – представляют собой видоизмененные листья, которые вместо функции фотосинтеза обеспечивают тем или иным способом осуществление репродуктивной функции растения.

Компенсация – это необходимое подстраивание анатомии и функционирования одних органов под изменения других органов. Ведь всякое полезное изменение все же имеет и свою стоимость – ухудшает адаптивность по каким-то параметрам. Компенсаторные изменения как раз и направлены на нейтрализацию этих побочных эффектов адаптации. Можно снова вспомнить о длинной шее жирафов. В его аорте сформировались специальные клапаны, предотвращающие переполнение кровью сосудов мозга, когда он наклоняет голову вниз (например, во время водопоя). Это компенсация, предотвращающая возможные негативные следствия стабильно высокого кровяного давления у этого животного.

Фиксация функции – это вариант эволюции органа, при котором он как бы фиксируется в одном из доступных первоначально множественных состояний. В качестве примера можно привести пальцехождение, развившееся независимо в нескольких ветвях млекопитающих. Животные типа зайцев способны переходить от стопохождения при медленных перемещениях к пальцехождению при быстром беге. Можно предположить, что подобным образом могли использовать два варианта положения стопы и предки всех тех животных, для которых характерно пальцехождение (например, представители псовых, кошачьих, парнокопытных и непарнокопытных).

1.9. Генетическая основа эволюции онтогенеза. *Evo-Devo*

Предмет раздела биологии Evo-Devo (эволюционной биологии развития). Методы исследования генетической основы эволюции онтогенеза: применение методов сравнительного анализа и экспериментальных подходов (редактирование генома, гибридизация, поиск геномных ассоциаций) для установления генетической основы формирования видоспецифических особенностей онтогенеза.

Со второй половины XX в. начало формироваться понимание того, как биологические процессы разворачиваются и регулируются на молекулярном уровне. Это позволило подступиться в том числе и к молекулярному объяснению онтогенеза и его эволюционного преобразования. Изучение данных вопросов является предметом раздела биологии, получившей эффективное название эво-дэво (англ. *evo-devo*), – это сокращение от «эволюционная биология развития» (*evolutionary developmental biology*). В настоящее время это бурно

развивающаяся область с большими инвестициями, в развитие которой вносят вклад многие лаборатории. Одна из причин этой тенденции – тесная связь данной области с медициной. Понимая, как изменение генов влияет на эволюцию тех или иных признаков, мы одновременно понимаем и механизмы развития патологий.

Рассмотрим некоторые наиболее важные идеи, которые принесли с собой исследования в данной области.

ДНК служит носителем наследственной информации, определяющей генетически предопределенные признаки, свойственные каждому организму и группе организмов. Наследование этой информации обеспечивается процессом репликации, сопровождающей каждое клеточное деление (митоз и мейоз, в случае эукариот). Реализация генетической информации осуществляется в следующей чередой событий:

- 1) Транскрипция генов – синтез молекул РНК на матрице молекулы ДНК.
- 2) Трансляция – синтез молекул белка на матрице РНК.
- 3) Взаимодействие молекул белков, РНК, ДНК, метаболитов, которые определяет совокупность внутриклеточных процессов и поведение клетки.
- 4) Взаимодействие клеток между собой – посредством химических, электрических сигналов, механических воздействий на прилегающие клетки (давление, натяжение), обеспечивающее взаимосоординацию поведения множества клеток и тканей в многоклеточном организме.

В сущности, онтогенез и представляет собой организованный совокупностью взаимодействий внутри клеток и между клетками процесс скоординированного роста и функционирования всех клеток и частей организма. Основная часть специфических взаимодействий внутри клеток и между клетками обеспечивается белками. Мутации в ДНК приводят к изменению структуры кодируемых белков или изменению их количеств, следствием этого становится изменение характера взаимодействий, обеспечивающих контроль событий онтогенеза. Изменение же онтогенеза становится причиной изменения фенотипа.

Во время эмбрионального развития судьба той или иной группы клеток зависит от получаемых ими морфогенетических сигналов, чаще всего химической природы (**морфогены**). В качестве примера крайне важного в развитии животных морфогена можно назвать ретиноевую кислоту. Поскольку предшественником ретиноевой кислоты является витамин А – очевидно, почему недостаток (как и избыток) этого витамина в питании беременных матерей и детей способен вызывать разнообразные аномалии развития (уродства). Гормоны также играют роль морфогенов на стадии активного роста в эмбриональной и постэмбриональной фазе жизненного цикла многоклеточного организма.

Морфогены секретируются производящими их клетками во внеклеточную среду, либо экспонируются на мембране. Далее они взаимодействуют с рецепторами, присутствующими на мембране или в цитоплазме клеток «отвечающей» ткани. Взаимодействие морфогена с рецептором запускает цепочки передачи сигналов внутри клетки, и, как правило, такие цепочки

завершаются активацией тех или иных транскрипционных факторов – белков, регулирующих транскрипцию. Активированный транскрипционный фактор направляется в ядро и обеспечивает усиление либо подавление экспрессии подчиненной ему группы генов. Здесь описана существенно упрощенная картина. На самом деле в ответ на сигнал разворачиваются сложные каскады регуляторных событий, итогом чего становится конкретный отклик получивших сигнал клеток в виде тех или иных изменений в поведении (см. рисунок 6).

Под поведением клетки здесь подразумевается, в частности, ее метаболическая активность (синтез и распад определенных веществ), рост, деление (митоз или мейоз), активная гибель (апоптоз), таксис (активное перемещение), адгезия, обновление и реорганизацию мембран, трансмембранный перенос различных ионов и молекул, дифференцировка в те или иные клеточные типы, сокращение или расслабление, генерация электрических импульсов, секреция компонентов межклеточного матрикса или сигнальных молекул, которые будут влиять на другие клетки.

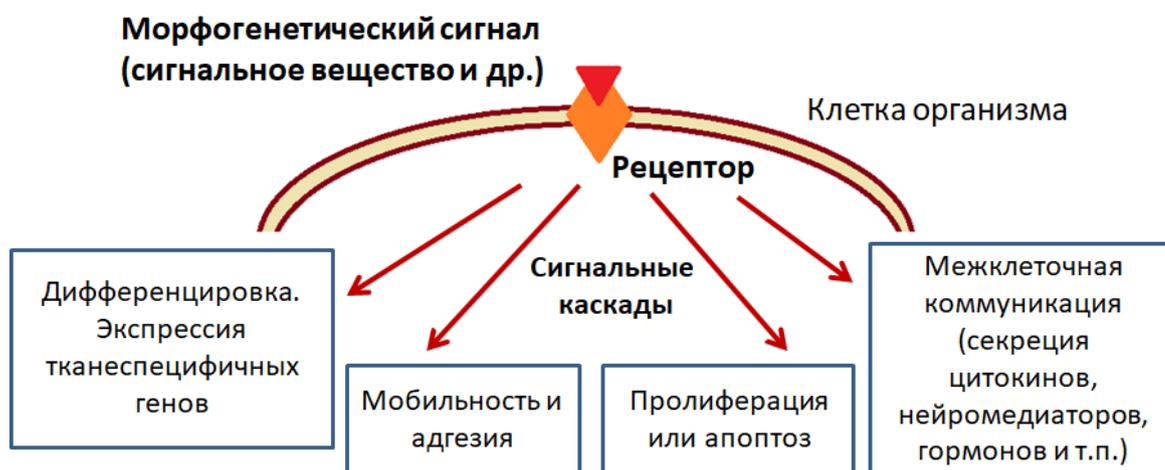


Рисунок 6 – контроль поведения клеток и организация онтогенеза опосредованный специфическими реакциями на морфогенетические сигналы

Достижения в области эво-дево позволили расшифровать многие молекулярные механизмы контроля онтогенеза и выяснить ряд неожиданных фактов. К их числу относится то, что при всем разнообразии и древности группы многоклеточных животных, набор генов, отвечающих за последовательность основных событий эмбриогенеза всех животных, принципиально единообразен.

Речь идет о таких событиях как гаметогенез, оплодотворение, образование бластулы, определение осей зародыша, дифференциация зародышевых листков, дифференциация систем органов, отделов осевых органов и частей тела, формирование разнообразных придатков, трубчатых органов, органов чувств. Например, развитие нервной системы позвоночных и насекомых (дрозофил), при всей своей несхожести в смысле анатомического устройства, все же находится под контролем одной и той же сети гомологичных генов (хотя, конечно же, совпадающей не на 100%). Более того, консервативность этих генов в ряде случаев позволяет без заметных последствий для нормального протекания онтогенеза, подменять гены между животными далеких групп. Так, ген Рахб от

мышь так же эффективно запускает развитие у мухи глаз, как и ее собственный гомологичный ген.

Также интересным открытием стал тот факт, что преобладающая доля мутаций, обеспечивающих эволюцию особенностей строения животных затрагивают не собственно белок-кодирующие последовательности, а регуляторные области генов – промоторы и энхансеры.

Третий интересный факт – это повсеместные примеры привлечения (кооптации) тех генов, которые уже задействованы в каких-то ранних процессах развития эмбриона к контролю над развитием эволюционно новых структур. Именно в этих случаях мы наблюдаем удивительные примеры глубокой гомологии между казалось бы ничем не связанными друг с другом структурами. Так, формирование глазков в рисунке на крыльях многих бабочек зависит от того же самого гена, который запускает формирование почек конечностей у всех членистоногих. Более того, многие гены, задействованные в развитии важных эмбриональных структур, к примеру, таких как хорда, обнаруживаются у близких к животным одноклеточных эукариот.

Самой универсальной группой генов развития является группа НОХ генов. За расшифровку их значения в эмбриональном развитии в 1995 г. троим ученым (Э. Льюису, К. Ньюслейн-Фольхард и Э. Вишаусу) была присуждена Нобелевская премия. У большинства билатерально-симметричных животных НОХ гены располагаются кластерами примерно по 10 генов. Они возникли путем серии тандемных дупликаций из единственного предкового гена. У губок их нет, а у кишечнополостных их 4. У ланцетника, как и у мухи, имеется один такой кластер, а вот у всех позвоночных их 4, и размещены они на четырех разных хромосомах – это следствие двукратной полногеномной дупликации, которая случилась в эволюции в промежутке между ранними хордовыми и появлением первых позвоночных. Под контролем этих генов осуществляется контроль дифференциации сегментов от головного к хвостовому концу тела. В каждом сегменте преобладает экспрессия лишь некоторых генов из всего кластера (рисунок 7). Эта система регуляции работает единообразно у всех двустороннесимметричных животных (включая также моллюсков, червей, иглокожих и пр.), несмотря на все особенности анатомии этих групп.

Модель эпигенетического ландшафта и теория генетической ассимиляции К. Уоддингтона

К. Уоддингтон был генетиком и эмбриологом, а также стремился использовать знание о генетике и эмбриональном развитии для того, чтобы лучше понять механизмы эволюции. Его интересовал вопрос: каким образом клетки эмбриона, содержащие один и тот же полный набор генов, все же приобретают специфические особенности, выстраивая сложный организм всегда принципиально по одной и той же схеме в пределах вида. Он предположил, что дело в возможности контролируемого отключения и включения определенных наборов генов, и что развитие состоит из последовательных событий переключений между ограниченным количеством доступных для конкретного генотипа вариантов клеточных фенотипов. Это представление он отобразил в виде модели эпигенетического ландшафта (рисунок 8).

Шарик сверху на рисунке слева соответствует зиготе. После дробления и образования бластулы, клетки переходят к дифференцировке – начинают движение по индивидуальным креодам (траекториям) эпигенетического ландшафта, организованным совокупностью работающих генов и генных сетей. Рисунок справа схематично отображает роль генов в организации эпигенетического ландшафта. То, в какой из креодов входит развитие конкретной группы клеток зависит от получаемых ими морфогенетических сигналов.

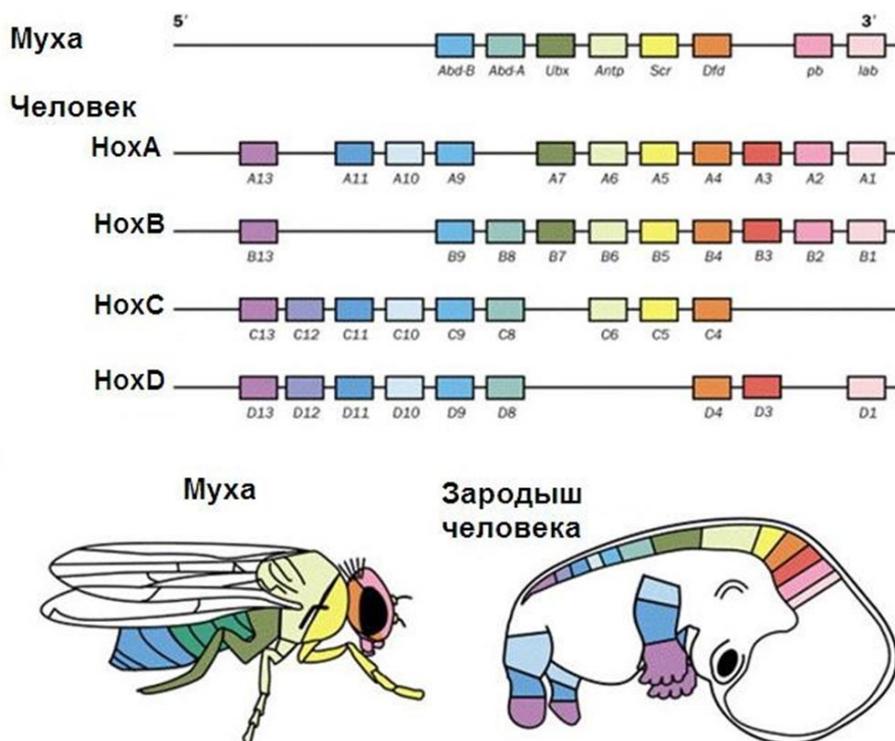


Рисунок 7 – кластеры НОХ генов (вверху) и зоны их экспрессии у дрозофилы и у эмбриона человека (внизу). Цвета сегментов соответствуют цветам наиболее высоко экспрессированных генов из кластера на верхней схеме

В эволюции особенно интересны случаи когда новые сложные признаки возникают как бы сразу в готовом виде и этому явлению не так то просто бывает дать объяснение. К.Уоддингтон приводит в пример страуса. Две плотные кожные мозоли, присутствующие на брюшной стороне у этих птиц, позволяют им комфортно себя чувствовать, усаживаясь на горячем песке. Эти мозоли формируются у птенцов еще до вылупления, то есть прежде, чем они окажутся функционально значимы для птицы. Следовательно, образование мозолей в данном случае не требует внешнего воздействия. Как это эволюционно могло сложиться? Ученый предположил возможность следующего сценария. Когда-то мозоли формировались все же под воздействием внешней среды. Но в силу какой-то мутации, появился дополнительный внутренний фактор, повышающий чувствительность к внешнему воздействию. Мозоль тогда образуется быстрее и это свойство полезно, так что мутация сохраняется при содействии отбора. Каждая следующая мутация, которая еще более снижала количество внешнего воздействия, необходимого для образования мозоли, также оказывалась

полезной. Тем самым формирование мозоли все менее зависело от внешнего регуляторного воздействия и все более от внутреннего, вплоть до полной подмены первого вторым. И вот тогда формирование мозоли становится возможным уже в эмбриональной фазе развития, что, несомненно выгодно животному, которое в идеале должно от рождения быть адаптировано к столкновению с реальной средой.

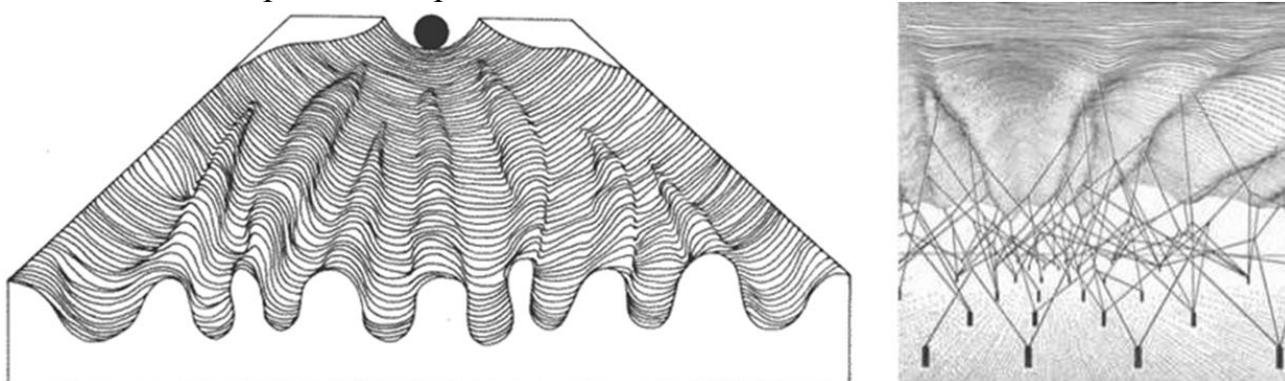


Рисунок 8 – Модель эпигенетического ландшафта К. Уоддингтона.

Можно привести другой аналогичный пример. У амфибий превращение личинки во взрослую форму зависит от гормона щитовидной железы и не зависит от факторов внешней среды. А вот у рыб, способных длительно находиться в воздушной среде (например, у илистого прыгуна) адаптивные изменения к воздушной среде возникают только при воздействии соответствующих средовых факторов. Тем не менее и в этом случае в воздушной среде у рыб повышается продукция тех же гормонов, что и при метаморфозе амфибий (у рыб эти гормоны производятся разными типами клеток, специализированной щитовидной железы у них нет). Легко себе представить, как выработка гормона теряет зависимость от воздействия среды и метаморфоз становится генетически предопределенным.

Уоддингтон предложил назвать описанный им гипотетический процесс подмены внешнего стимула внутренним в ходе эволюции при устойчивом отборе на формирование определенного признака **генетической ассимиляцией**. В эксперименте на дрозофилах он наглядно продемонстрировал работоспособность этой модели (рисунок 9). Уоддингтон заметил, что нелетальная обработка личинок дрозофил парами эфира приводит к возникновению у некоторой части мух аномалии в виде развития второй пары крыльев на третьем грудном сегменте. В норме у мух крылья на этом сегменте видоизменены в жужжальца. Проводя комбинацию обработки эфиром и отбора аномальных мух Уоддингтон закономерно добился повышения числа мух, которые были чувствительны к обработке (с первоначально около 20% до около 65% к 20 поколению. Отбор против аномалии, напротив, снижал число чувствительных особей. Но особенно интересным был тот факт, что в линии с положительным отбором аномалии уже в 7 поколении появились мухи, у которых четырехкрылость развивалась даже в отсутствие обработки личинок эфиром, и данное свойство передавалось потомству этих мух. Таким образом, отбор действительно привел к тому, что средозависимый признак стал

наследоваться как чисто генетически детерминированный – это и есть генетическая ассимиляция.

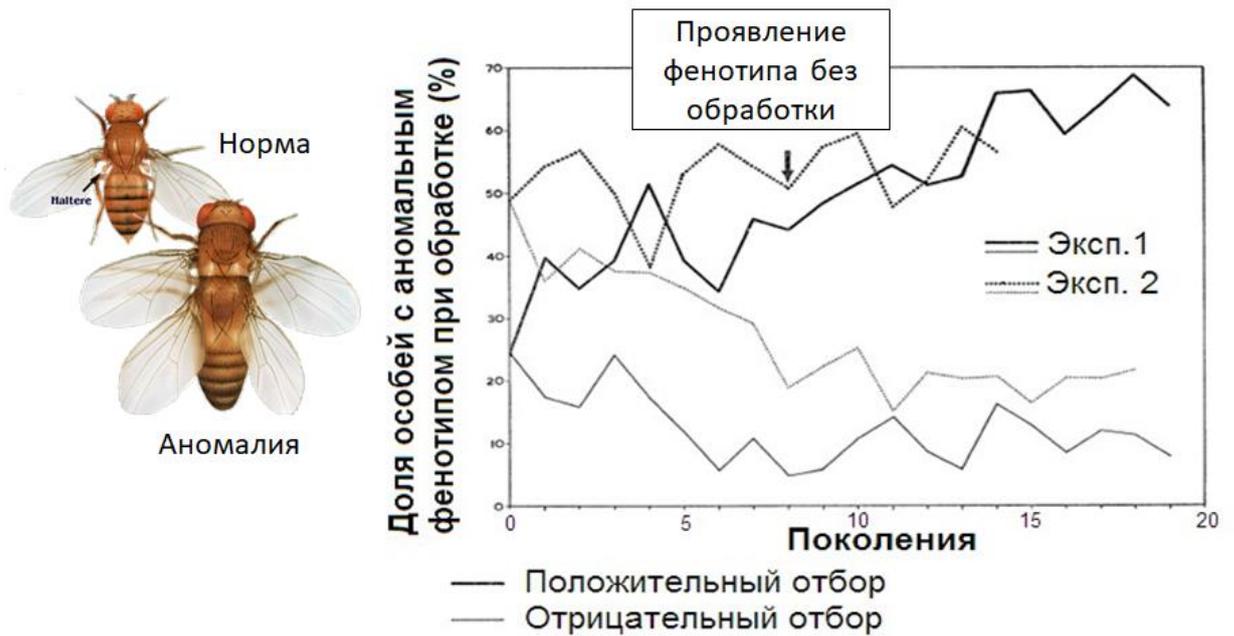


Рисунок 9 – результаты эксперимента К. Уоддингтона по генетической ассимиляции аномалии развития третьего грудного сегмента мух, вызываемой обработкой личинок парами эфира в условиях устойчивого положительного отбора

Этот эксперимент, проведенный в 1950х гг. был успешно воспроизведен в современных исследованиях. Генетическую ассимиляцию можно описать таким образом: изначально существует некий креод (путь развития), выход на который реализуется только при каком-то внешнем воздействии, но если отбор постоянно благоприятствует этому признаку, выход на данный креод становится открытым для реализации вне зависимости от средового воздействия или переходит под контроль внутренних сигналов.

В настоящее время рассматривается два механизма генетической ассимиляции, которые не являются взаимоисключающими, а могут дополнять друг друга:

- 1) Отбор в условиях, когда некий фактор среды, требующий адаптации и вызывающий фенотипическую пластичность, становится постоянным, приводит к аккумулярованию в генотипе большого числа малых мутаций, из числа уже имеющихся в генофонде, каждая из которых в какой-то мере стабилизирует этот пластичный признак.
- 2) Возникновение новых мутаций, оказывающих стабилизирующее действие на пластичный признак, благодаря тому, что фактор среды, действуя как стрессогенный фактор, повышает частоту мутирования (например, из-за повышения активности мобильных элементов).

1.10. Концепции и критерии биологического вида. Пути и механизмы видообразования.

Типологическая, биологическая, номиналистическая концепции

биологического вида. Разнообразие и ограничения применимости критериев биологического вида. Видообразование как превращение генетически открытых систем (популяций) в генетически закрытые. Презиготические и постзиготические механизмы репродуктивной изоляции между видами. Классификация путей (способов) видообразования. Градуалистическое и сальтационное видообразование. Аллопатрическое, симпатрическое, парапатрическое, перипатрическое видообразование. Факторы, определяющие скорость видообразования. Механизмы сальтационного видообразования. Роль гибридизации, полиплоидии и хромосомных перестроек в видообразовании. Симбиогенное видообразование. Половой отбор и ассортативность скрещиваний: роль в процессах видообразования.

Концепции вида в биологии представляют различные системы взглядов на понятие "вид". Вид является базовой структурной единицей органического мира, и его определение влияет на всю таксономическую иерархию. Давайте рассмотрим несколько основных концепций биологического вида:

1. Типологическая концепция: основана на идеях Карла Линнея.
2. Номиналистическая концепция: представлена в концепциях Ламарка и, отчасти, Дарвина.
3. Биологическая концепция: предложена Эрнстом Майром в середине XX в. и является общепринятой в современной биологии.

Основной вес в определении вида в рамках первой, **типологической**, концепции имеют характерные общие (свойственные всем представителям) фенотипические признаки данного вида. То есть в основе дифференциации вида лежат **типологические критерии**. Типологические критерии включают в себя не только морфологические и анатомические особенности, но и характерные для представителей вида особенности биохимии, физиологии, жизненного цикла, поведения (этологические критерии), структуры и числа хромосом (цитогенетические критерии). Все эти признаки вида во времена К. Линнея считались неизменными, данными от момента сотворения, воплощением замысла творца. Вместе с тем, признавалось, что некоторые признаки могут внутри вида незначительно изменяться, порождая разновидности и позволяя селекционерам получать разнообразные сорта и породы хозяйственно ценных растений и животных. Однако спектр этих различий никогда не выходит за рамки строго заданных (от сотворения) границ для каждого вида.

Номиналистическая концепция появляется одновременно с появлением представления о постепенном видоизменении и взаимопревращении видов (в теории Ж.Б. Ламарка), в противовес к сложившимся ранее догматическим представлениям о неизменности вида. Эта концепция указывает на условность границ, отделяющих один вид от другого. Признаки могут плавно меняться от вида к виду, между разными видами возможно более или менее частое скрещивание и возникновение гибридов с промежуточными признаками. Часто у нас нет возможности строго определить какое-то множество схожих между

собой организмов в ранг вида, подвида или рода.

В рамках третьей, **биологической**, концепции вида главным критерием принадлежности особей одному или разным видам является способности, либо неспособность скрещиваться, а также при скрещивании производить здоровое плодовитое потомство. Это **биологический критерий** вида.

Хотя исторически эти концепции сменяли друг друга, следует заметить, что все они содержат важные наблюдения и верно отражают особенности организации биологического разнообразия, скорее дополняя друг друга, чем вступая в противоречие. Хотя мы знаем сегодня, что видовые признаки изменяемы и не остаются постоянными на больших отрезках времени, все же каждый биологический вид (определяемый на основании биологического критерия) действительно характеризуется устойчивой комбинацией характерных признаков, и типологические критерии на практике являются основными для определения видов в работе зоологов, ботаников и других специалистов, перед которыми стоит задача описания биоразнообразия.

Номиналистическая концепция находит свое отражение в тех случаях, когда мы сталкиваемся с определенными проблемами в применимости типологических критериев или биологического критерия.

Применимость типологических критериев вида может представлять проблему в следующих случаях:

1) Феномен «видов-двойников» - морфологическое сходство двух видов (не скрещивающихся между собой), затрудняющее их различение друг от друга. В качестве яркого примера можно привести два вида морских ядовитых змей, которые, хотя и считались долгое время представителями разных популяций одного и того же вида (носатая энгидрина *Enhydrina schistosa*), после проведения углубленного генетического исследования оказались принадлежащими не просто к разным видам, но даже и к разным родам: вид, обитающий у берегов Индии получил в итоге название *Hydrophis schistosus*, а тот, что обитает у побережья Индонезии и Австралии – *Enhydrina zweifeli* (рисунок 10).

2) Высокий внутривидовой полиморфизм, выходящий за рамки полиморфизма в других родственниках. В качестве примера можно привести вид божьих коровок вида арлекин (*Harmonia axyridis*). Разнообразие морф внутри этого вида необычайно широко (рисунок 11). Не менее впечатляюще разнообразие вариации фенотипических признаков среди собак (*Canis familiaris*). Единство вида здесь констатируется на основании свободной и успешной гибридизации особей с различными фенотипическими характеристиками. То есть популяция, представленная такими разными фенотипами все еще является панмиктической и разделяет единый генофонд.

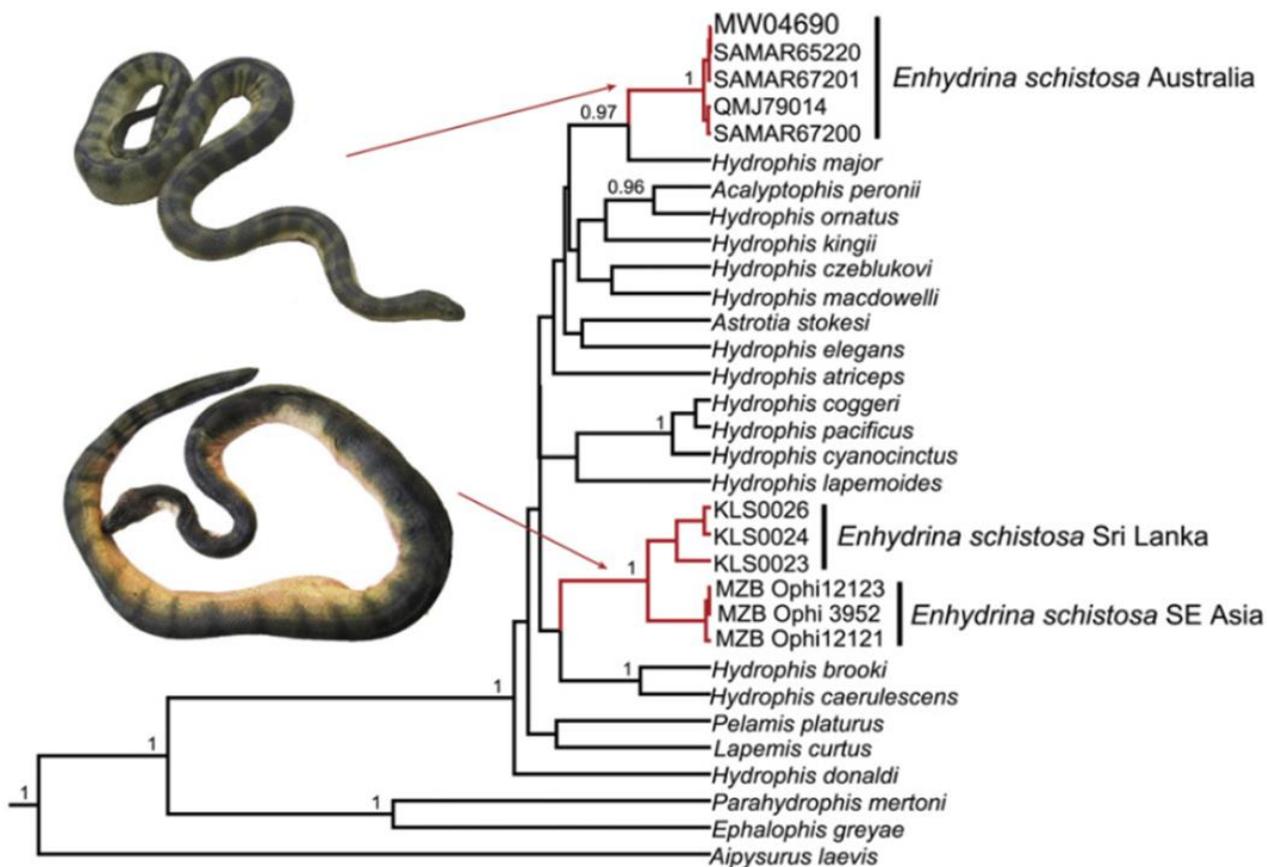


Рисунок 10 – Филогенетическое дерево, построенное для представителей носатой энгидрины и ближайших родственных видов морских змей, которое привело к заключению о большой эволюционной дистанции, разделяющей две исследуемые популяции (различие на уровне разных родов)

Применимость биологического критерия ограничивается только теми организмами, которые существуют в настоящее время и используют половое размножение с перекрестным оплодотворением. Для ископаемых видов, партеногенетических или видов с исключительно бесполом размножением приходится ограничиваться критериями степени фенотипического и/или генетического сходства. Таким образом, мы вынуждены в этих случаях границы между видами проводить достаточно условно, все зависит от выбранного порога различия, после которого вид будет определяться как отдельный от другого вида.

Кроме того, как уже было сказано выше, в ряде случаев наблюдаются достаточно ясно различимые виды, имеющие свои особенности экологии, фенотипа, скрещивающиеся преимущественно с себе подобными, но которые при этом с некоторой небольшой частотой образуют смешанное потомство, причем плодовитое. То есть биологический критерий работает не на 100%. Тогда можно опять же ввести порог частоты появления гибридов в зоне контакта, выше которого мы будем считать, что имеем дело с подвидами, а ниже которого – что мы имеем дело с отдельными видами. Опять же налицо условность такого принципа разделения видов.



Рисунок 11 – разнообразие морф божьих коровок вида *Harmonia axyridis*

В дальнейшем повествовании мы все же будем опираться на биологическую концепцию вида, поскольку она общепринята в современной биологии и позволяет рассмотреть особенности **процесса видообразования** как формирования изолированных эволюционно устойчивых генетических систем.

Разобщенность видов как изолированных генетических систем предполагает формирование **репродуктивных барьеров** (механизмов **репродуктивной изоляции**), отделяющих одни части предкового вида от других. Все разнообразие механизмов репродуктивной изоляции можно разделить на две категории: прекопуляционные и посткопуляционные. Внутри этих категорий представлено множество частных механизмов. Все это множество отражено в таблице 4.

Все подкатегории презиготической изоляции могут обеспечивать большую или меньшую жесткость изоляции, так что степень изолированности может в ходе эволюции возрастать постепенно, от совсем небольшой в ранней стадии видообразования до 100%, когда видообразовательный процесс можно считать завершенным. Точно так же и гибридный дисгенез может быть выражен незначительно, лишь снижая немного плодовитость или выживаемость гибридов, и может нарастать постепенно вплоть до полной стерильности гибридов или нежизнеспособности гибридных эмбрионов.

Пока виды не обособлены в полной мере, мы можем говорить о существовании более или менее ясно выделяемых подвидов (или разновидностей).

На основании того, насколько быстро обособляются новые виды внутри родительского вида говорят о **градуалистическом** (постепенном) и **сальтационном** (скачкообразном) видообразовании. Градуалистическое видообразование связано с накоплением в популяциях или субпопуляциях вида преимущественно мутаций с малым эффектом, затрагивающим один ген или небольшое число генов.

Таблица 4 – Механизмы репродуктивной изоляции

Презиготическая изоляция	Постзиготическая изоляция
Морфо-анатомическая: анатомическое несоответствие половых органов (размеры, форма)	Несовместимость генов родительских гамет разной степени (=гибридный дисгенез): а) Потомство не доживает до половозрелости; б) Потомство бесплодно (не способно производить фертильные гаметы); в) Потомство способно выживать и размножаться, но обладает сниженной жизнеспособностью или плодовитостью по сравнению с потомством от внутривидовых скрещиваний (неполная репродуктивная изоляция).
Биохимическая: Сперматозоиды не способны произвести оплодотворение яйцеклетки	
Экологическая: Спаривание происходит на разной кормовой территории, в соответствии с экологическими предпочтениями,	
Сезонная: Несовпадение периодов репродуктивной активности.	
Этологическая: Самцы/самки избегают скрещивания с партнерами, которые не узнаются как «свои» (на основании видоспецифичных сигналов в виде украшений, песен, запахов и т.п.)	

Пока виды не обособлены в полной мере, мы можем говорить о существовании более или менее ясно выделяемых подвидов (или разновидностей).

На основании того, насколько быстро обособляются новые виды внутри родительского вида говорят о **градуалистическом** (постепенном) и **сальтационном** (скачкообразном) видообразовании. Градуалистическое видообразование связано с накоплением в популяциях или субпопуляциях вида преимущественно мутаций с малым эффектом, затрагивающим один ген или небольшое число генов.

Сальтационное видообразование бывает обычно связано с крупными преобразованиями, принципиально меняющими организацию генома. В частности, это полиплоидизация (удвоение, утроение и т.д. полного набора хромосом), крупные хромосомные перестройки (в основном, инверсии) и гибридизация (аллополиплоидизация). Во всех указанных случаях особи, имеющие значительные перестройки кариотипа имеют шанс скрещивания и получения плодовитого потомства с обладателями такого же точно кариотипа, но скрещивание их с обладателями исходного родительского кариотипа приводит к возникновению у гибридов несоответствий в числе и структуре хромосом, полученных от родительских особей, что полностью блокирует гаметообразование из-за невозможности осуществления конъюгации и кроссинговера. Как следствие, гибриды от такого скрещивания оказываются стерильными. Сальтационное видообразование описано в разных группах организмов, но среди животных (и в особенности среди млекопитающих) оно встречается гораздо менее редко, чем у растений или грибов. Это отчасти может

объясняться тем, что растения гораздо более склонны к бесполому размножению, так что подавление гаметообразования не столь критично для этих организмов. По этой же причине, вероятно, данное явление существенно чаще случается в группах, способных к партеногенезу (рыбы, амфибии, рептилии), чем, к примеру, у млекопитающих.

Остановимся теперь подробнее на более широко распространенном варианте градуалистического видообразования. Динамика этого процесса в значительной мере зависит от географии и экологии зоны распространения вида. По территориальному критерию выделяют следующие способы видообразования:

- 1) Аллопатрическое (от «алло» – «разный» и «патрос» – «территория»).
- 2) Симпатрическое (от «сим» – «единый» и «патрос» – «территория»).
- 3) Парapatрическое (от «пара» – «соседний» и «патрос» – «территория»).

Аллопатрическое видообразование – осуществляется при существовании двух (или более) популяций родительского вида, полностью разобщенных географически, то есть при полном исключении обмена генофондов (потока генов) между этими популяциями. Промежуточная территория обычно представлена экотопами, не пригодными для существования в них данного вида. Примером могут служить популяции рыб, обитающих в двух озерах, не связанных между собой рекой или каналом. Такие озера могут возникать, например при обмельчании существовавшего в прошлом большего озера. Аналогичным примером могут быть популяции лесного вида в двух разобщенных массивах леса и т.д.

Популяции, разделенные территориально постепенно могут накапливать нейтральные мутации, либо даже полезные в местных условиях мутации, которые при встрече представителей этих популяций через большой промежуток времени окажутся несовместимыми друг с другом, будут вызывать гибридный дисгенез. Скорость видообразования в данном случае существенно зависит от степени различия условий в зонах обитания каждой популяции. Чем сильнее различаются условия, тем интенсивнее происходит накопление новых мутаций (с поддержкой естественного отбора), и тем быстрее нарастает несовместимость генотипов. Если условия оказываются схожими и мало изменяются во времени – этот процесс может затянуться на многие миллионы лет. Приведем такой пример: полярные арктические медведи в прошлом дивергировали от бурых медведей, сформировав более северную популяцию в зоне вечных льдов. Это привело к развитию у них большого числа особенностей, в первую очередь – белый густой мех, толстая прослойка подкожного жира, умение нырять и охотиться под водой за рыбой. По оценкам ученых, бурые и белые медведи разошлись около 1 млн. лет назад. И все же, в настоящее время, в условиях редких встреч между белыми и бурыми медведями – на свет появляется гибридное потомство (гролары), способные к дальнейшему размножению. Гролары сами способны скрещиваться как с бурыми, так и с белыми медведями. Из этого примера наглядно видно, каким долгим может быть процесс видообразования даже при заметной разнице в условиях обитания популяций.

Разновидностью аллопатрического видообразования является

перипатрическое видообразование. Так обозначают те случаи, когда из многочисленного родительского вида отщепляется небольшая изолированная популяция, которая начинает эволюционировать самостоятельно. К такому случаю, в частности, относится формирование островных видов, сформированных на базе особей, выселившихся с континента (вьюрки, слоновые черепахи галапагосских островов). В таких случаях обычно большая популяция сохраняет признаки родительского вида, а вот маленькие периферические популяции накапливают изменения относительно быстро и становятся основателями новых молодых видов.

Симпатрическое видообразование – это процесс дивергенции видов без территориального разделения. Оно обычно связано с экологической специализацией и дифференциацией особей внутри популяции родительского вида. Для того, чтобы такой путь видообразования осуществился, должны быть выполнены следующие условия:

1) Действие дизруптивного отбора (благоприятствующего обладателям двух противоположных вариантов фенотипов, отличающихся от среднего значения признака). Например, для птиц – это может быть удлинённый и укороченный клюв, обладатели которого выживают и воспроизводятся лучше, чем обладатели клюва среднего размера. Очевидно, что клювы разного размера обеспечивают адаптацию к разным видам пищи, а значит, два варианта формы клюва могут давать преимущества в связи с адаптацией к разным видам корма – то есть в связи с экологической специализацией.

2) Ассортативность скрещивания (положительная) – склонность формировать брачную пару с «похожим на себя» партнёром.

Ассортативность в условиях движущего или дизруптивного отбора во многих случаях может базироваться на механизме «импринтинга», давно известного в этологии. Суть его в том, что новорожденные особи быстро «запечатляют» образ родителя (внешние признаки, песню, запах), и именно на эти признаки ориентируются впоследствии, когда начинают искать партнёра для спаривания.

Среди широко известных в среде эволюционных биологов примеров симпатрического видообразования особенно выделяется разнообразие видов цихлид в африканских озерах. В озере Виктория число эндемичных видов достигает нескольких сотен. Разные виды цихлид разделены по экологическим нишам. Свойственная этим рыбам забота о потомстве благоприятствует проявлению эффекта инбридинга и ассортативности скрещивания.

Заметим, что все способы сальтационного видообразования, описанного выше, также реализуются в условиях симпатрии.

Парапатрическое видообразование отличается от аллопатрического наличием зоны контакта и потока генов между соседними популяциями. В силу этого оно происходит несколько медленнее и может приводить к образованию серий видов, которые не очень явно репродуктивно изолированы вдоль протяжённого ареала, но все же особи крайних точек в этом ареале по сути являются хорошо обособленными друг от друга видами, поскольку не скрещиваются при контактировании. Примером может служить серебристая

чайка, широко расселившаяся в Европе, Азии и занимающая ареал кольцом охватывающий Арктику. Этот вид представлен 8 подвидами, в разной степени изолированными друг от друга, причем степень изоляции закономерно растет с увеличением географического расстояния между ними.

Половой отбор и его роль в эволюции признаков и видообразовании

Модель полового отбора была предложена Дарвином с целью объяснить механизм формирования признаков, трудно объяснимых с точки зрения отбора на выживание. Суть этой модели в том, что кроме обычного отбора, в котором конкуренция между обладателями разных генотипов и фенотипов основана на различии в выживании, есть еще отбор, зависящий от конкуренции за шансы на размножение, или, иначе говоря, за доступ к оплодотворению. Эта форма отбора осуществляется только у видов, которым свойственно половое размножение с перекрестным оплодотворением. К числу признаков, которые должны были развиваться именно таким путем у животных можно отнести разнообразные вторичные половые признаки, ритуалы, направленные на ухаживание за особями противоположного пола и склонность к проявлению агрессии по отношению к особям своего пола. У растений половой отбор сформировал разнообразие форм, цветов и запахов цветков, предназначенных для успешного привлечения опылителей.

Пышные украшения, которые носят представители многих видов животных и другие подобные признаки, чаще всего преимущественно выраженные у самцов, вызывают удивление в первую очередь в тех случаях, когда их наличие очевидно бесполезно, а то и вредно с точки зрения шансов на выживание. Предпочтения противоположного пола не могут быть вполне достаточным объяснением. Ведь и сами эти предпочтения тоже должны быть следствием эволюции и иметь какие-то объяснения. Эволюционная биология предлагает для ответа на указанные вопросы три концепции, конкурирующие друг с другом или взаимодополняющие.

Первая концепция – **модель «убегания» Фишера**. Рассмотрим его на примере птиц. Фишер предложил следующий механизм: у самцов могут случайно возникнуть какие-то мутации, приводящие к появлению какой-то особенности – цветное перышко, хохолок, особенный звук в песне и т.п. У некоторых самок может возникнуть такая же случайная мутация, из-за которой им нравятся такие самцы. Эти самки и самцы будут скрещиваться ассортативно – в их потомстве сыновья будут наследовать те же особенности фенотипа, а самки – те же предпочтения, что и матери, это благоприятствует инбридингу и выделению отдельного вида, у которого стабильно присутствует соответствующая фенотипическая особенность. Постоянное предпочтение самцов с более развитыми украшениями этими самками обеспечивает именно этим самцам преимущество в количестве оставляемого потомства. Так возникает движущий отбор, в ходе которого новый признак приобретает все более и более ярко выраженный характер. Самкам оказывается полезно продолжать повышать требовательность к признакам самца, поскольку это повышает шанс высокого репродуктивного успеха их сыновей. Таким образом, возникает механизм **положительной обратной связи**, закрепляющий как признак, так и его

предпочтение. Признак, который становится объектом для полового отбора не обязательно в начальной точке должен быть чем-то случайным. Это может быть побочный эффект какой-либо действительно полезной адаптации. К примеру, розовый цвет перьев фламинго обусловлен их питанием – окрашивающий перья пигмент птицы получают из криля. Освоение этого пищевого ресурса очевидно было полезной для выживания адаптацией, а вот розовый цвет перьев и кожи – побочным эффектом. Вместе с тем, доказано, что интенсивность розового окраса служит для самок важным признаком, на основании которого она выбирает партнера для спаривания.

Описано также явление «сенсорного драйва», когда украшение самца напоминает по внешнему виду что-то съедобное, и тем самым просто привлекает к себе внимание самки и тем самым повышает шансы самца на спаривание. Например, подобное явление описано для некоторых видов рыб. Здесь тоже может запускаться механизм «убегания».

Вторая концепция – модель «гандикапа». Эта модель предполагает, что признак, по которому самка выбирает партнера должен быть обязательно «дорогостоящим» для самца – быть вредным для выживания, подвергать большому риску, требовать от него дополнительных энергетических ресурсов. Тогда обладание этим признаком будет указывать на наличие у него каких-то компенсаторных признаков, помогающих выживать вопреки такому «грузу». Яркий окрас перьев делает самца и более заметным для хищника, и требует определенных энергозатрат. Известно, что обилие кишечных паразитов делает самцов некоторых птиц более блеклыми. Значит, выбирая на роль отца для своего потомства самого яркого самца, самка выбирает особь с лучшим иммунитетом к кишечным паразитам, лучше умеющего обнаруживать хищника и избегать опасностей. Эти признаки, соответственно будут переданы и всему ее потомству. Таким образом, эта самка, выбирая самого яркого самца, имеет «двойной выигрыш» - здоровое потомство с хорошими шансами на выживание и привлекательные сыновья.

Третья модель была предложена Добржанским. Это модель отбора на **усиление репродуктивной изоляции в условиях вторичной симпатрии**. Эта модель тесно связана с представлением о постепенном процессе аллопатрического видообразования. Представим себе ситуацию, когда две популяции длительно существуют в условиях географической изоляции и накапливают мутации, постепенно разводящие эти популяции от исходного состояния. Их генофонды накапливают все больше плохо совместимых мутаций. Допустим, на каком-то этапе эти популяции снова сойдутся, оказавшись в условиях вторичной симпатрии. Если они все еще способны скрещиваться, то при гибридизации особей разного происхождения будет появляться потомство, обладающее сниженной жизнеспособностью из-за явления гибридного дисгенеза. Тогда способность заметить любые, хотя бы незначительные отличительные признаки, которые могут помочь отличить «своего» от чужого окажутся выгодными, позволяя избегать непродуктивных скрещиваний. Эта ситуация будет способствовать возникновению отбора, направленного на усиление как способности отличать своих от чужих, так и самих

опознавательных признаков. Эта модель нашла подтверждение на разнообразных группах животных (амфибии, бабочки и др.).

Почему именно самцы чаще всего демонстрируют более выраженные признаки влияния полового отбора? И почему половой диморфизм более выражен у одних видов, чем у других. Объяснение по-видимому главным образом заключено в различии стратегий размножения самцов и самок. Чаще всего самки вкладывают больше ресурсов (энергии, времени) в производство каждого детеныша, чем самцы. И с другой стороны, именно у самцов число потомков зависит от числа самок, которых ему удалось привлечь. В итоге для полигамных видов мы наблюдаем выраженный половой диморфизм с яркими самцами и скромными самками. У видов, которым свойственна моногамия – обычно самцы и самки схожи по фенотипу, обоим полам могут быть присущи какие-то демонстративные признаки. Те виды, у которых самец вкладывает в потомство больше ресурсов, чем самка могут демонстрировать инвертированное распределение демонстративных признаков между полами. В качестве примеров можно вспомнить морских коньков и некоторых амфибий, у которых самец вынашивает икру. Среди таких амфибий есть виды, у которых в брачный сезон самки поют гораздо больше, чем самцы, устраивая хоровые состязания.

1.11. Филогенетика: ее предмет, задачи и методы

Филогенетика как раздел эволюционной биологии. Филогенетические деревья: их структура и методы построения. Комплексность методов, изучения эволюционного процесса. Современные методы изучения микроэволюционного процесса (молекулярно-биологические, генетические, морфологические, экологические). Концепция молекулярных часов: ее обоснование, применение для реконструкции эволюционной истории биологических видов, ограничения. Методы парсимонии и максимального правдоподобия. Связь филогенетики и биологической систематики. Кладистический принцип в современной систематике.

Филогенетика – это раздел эволюционной биологии, главной задачей которого является реконструкция истории формирования различных групп организмов и истории формирования характерных признаков этих групп. Результатом филогенетического анализа является построение филогенетических деревьев – схем, отображающих последовательность различных эволюционных событий, в первую очередь – дивергенций предковых видов, на основании которых мы делаем заключения о родстве определенных групп и строим предположение о ходе изменений признаков.

Главное правило, которым руководствуются при построении филогенетических деревьев – это принцип дихотомии: считается, что из трех таксонов, два должны быть более родственны друг другу, чем третий. Если порядок ветвления установлен для всего дерева, то говорят, что оно полностью разрешенное. Иногда в филогениях бывают «кусты» или политомии – это те места, где порядок ветвления неясен, тогда говорят, что дерево не полностью

разрешенное. Вместе с тем, сегодня достаточно очевидно что эволюция таксонов далеко не всегда соответствует простой схеме дивергенции. В случае горизонтальных переносов генов, возникновения новых групп вследствие гибридизации или симбиогенным путем (как это было при возникновении эукариот и, далее разнообразных групп водорослей и растений) более адекватными являются не деревья, а сети. Разработка методов для отображения таких сетчатых схем эволюции является актуальной задачей и трендом в современной филогенетике.

Основными элементами филогенетического дерева являются корень, ветви, внутренние и внешние узлы (внешние узлы могут также называться вершинами, или листьями). Длины ветвей на подобной схеме могут ничего не означать, тогда это дерево называется кладограммой. В других случаях ветви могут быть соразмерны времени либо числу накопленных мутаций. В этом случае дерево называют филограммой. Примеры филограмм приведены на рисунке 12. Совокупность всех видов, связанных одним общим предком образует кладу. Клады на дереве иерархически вложены друг в друга. К примеру, на представленном здесь дереве клада из видов *собака* и *кошка* соответствует отряду млекопитающие. Вместе с видами *человек* и *мышь* эта клада образует большую кладу, соответствующую группе млекопитающих.

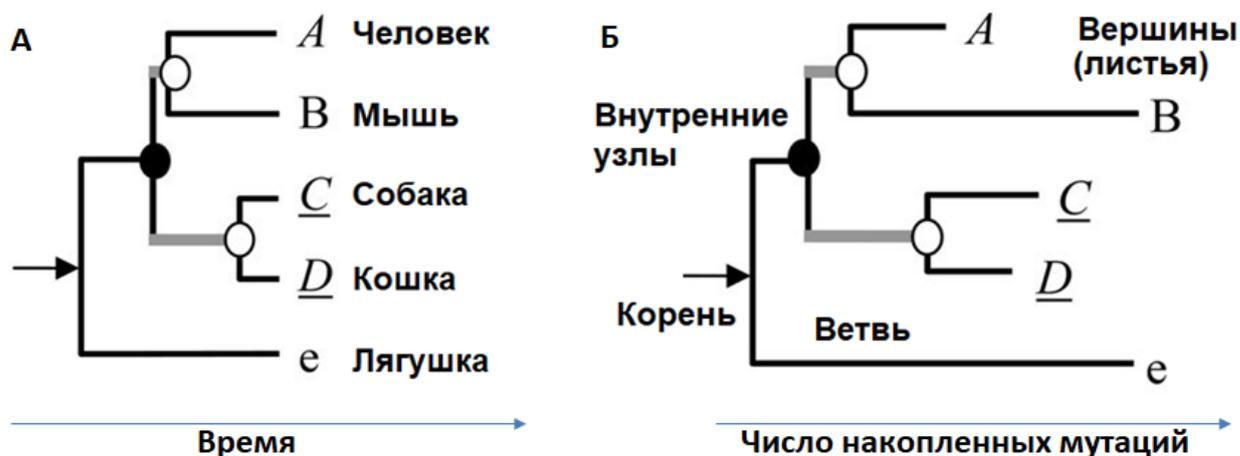


Рисунок 12 – два варианта филограмм: длина ветвей пропорциональна времени (А) либо числу накопленных мутаций (Б).

Реконструкция истории прошлого, уходящего вглубь времени на тысячи, миллионы и миллиарды лет – непростое дело. Оно похоже на работу детектива, который вынужден восстанавливать ход событий по косвенным уликам, в отсутствие возможности получить показания свидетелей. В случае эволюционной истории такими уликами отчасти являются ископаемые остатки организмов прошлого. Но основная часть данных, с которыми работают специалисты в области филогенетики – это признаки или последовательности (ДНК, РНК, белков) современных видов живых существ.

Выработано несколько методических подходов к построению филогений, каждый из которых содержит множество нюансов, имеет свои слабые и сильные стороны. Все методы можно разделить на две большие группы:

I. Методы, основанные на учете отдельных событий (дискретные методы)

А) Метод, основанный на принципе парсимонии.

Б) Метод максимального правдоподобия.

II. Методы, основанные на расчете матрицы расстояний (дистанционные методы) и принципе молекулярных часов. Например – UPGMA, метод ближайшего соседа и др.

Каждый из методов использует свой алгоритм для моделирования эволюционного процесса. Использование параллельно нескольких разных алгоритмов повышает надежность получаемых филогенетических реконструкций.

Следует знать два ключевых принципа, лежащие в основе всего разнообразия методов филогенетики: **принцип молекулярных часов** и **принцип парсимонии**.

1) **Принцип молекулярных часов**. Он описывает закономерность накопления однобуквенных мутаций (замена, инсерция или делеция единичных нуклеотидов в ДНК или аминокислот в белке). Этот принцип можно изложить в следующей формулировке: число отдельных однобуквенных различий между двумя гомологичными последовательностями прямо пропорционально времени от момента дивергенции этих последовательностей. Этот принцип соблюдается только при сочетании двух условий: постоянная частота возникновения мутаций и постоянная частота их фиксации в популяциях. В сущности, второе условие будет верным только для нейтральных мутаций, фиксируемых посредством дрейфа генов. При появлении полезных мутаций, фиксируемых положительным естественным отбором (а этот фактор работает обычно гораздо эффективнее и быстрее, чем дрейф генов, особенно при существенном давлении со стороны изменяющейся среды) – может наблюдаться «ускорение» хода часов. Также отклонения от принципа молекулярных часов может возникать при общем повышении или понижении скорости мутирования в отдельных ветвях филогенетического дерева.

2) **Принцип парсимонии (экономии числа событий)**. Этот принцип заключается в том, что из множества возможных сценариев, описывающих эволюцию видов и групп, с характерными для них наборами фенотипических признаков или последовательностями белков/ДНК, наиболее вероятным (правдоподобным) является тот, который предусматривает минимальное число событий. Под событием здесь подразумевается появление новой мутации, перемена признака от одного состояния к другому. Самым экономным фактически окажется тот сценарий, который содержит минимально возможное число параллелизмов, реверсий или конвергенций. Заметим, что этот принцип позволяет в качестве исходных данных для анализа использовать самые разнообразные характеристики видов: фенотипические признаки, сведения о хромосомных перестройках разного размера, локализации мобильных элементов, нуклеотидных и аминокислотных последовательностях. Все же, следует понимать, что самый короткий сценарий, хоть и является статистически более вероятным, вовсе не обязательно соответствует действительной истории.

Метод, основанный на принципе парсимонии часто так и называют –

методом парсимонии. Но кроме того, существует еще **метод максимального правдоподобия**, который реализуется только для молекулярных данных, а именно, однобуквенных мутациях. Он тоже является дискретным методом, то есть происходит учет предполагаемой совокупности «событий» (мутаций). Однако вместо простого подсчета числа событий в этом методе для каждого возможного эволюционного сценария оценивается «функция правдоподобия», рассчитываемая как произведение вероятностей каждого отдельного события (конкретных вариантов мутаций). «Выигрывает» то дерево, для которого функция правдоподобия оказывается наибольшей. К примеру, если имеется две версии дерева, одно из которых включает два события транзиции и одно событие трансверсии (трансверсии случаются в 3-5 раз реже транзиций), а второе, наоборот, одно событие транзиции и два события трансверсии, то первая версия дерева получит более высокое значение функции правдоподобия и данный вариант филогении будет рассматриваться как более вероятный сценарий действительной эволюции.

Рассмотрим ход решения задачи, предполагающей реконструкцию дерева для нескольких видов организмов на основании принципа молекулярных часов. Для этого нам понадобится «матрица генетических расстояний». Для получения этой матрицы необходимо выполнить следующие шаги:

1) Из геномных данных сравниваемых видов отобрать гомологичные последовательности (определенного участка ДНК или белка). Например, филогенетическое дерево человекообразных обезьян строили с использованием последовательности псевдогена гемоглобина.

2) Произвести выравнивание этих последовательностей относительно друг друга.

3) Вырезать из выравниваний области с мутациями, не подлежащими анализу с использованием принципа молекулярных часов (это мутации длиной больше, чем в одну букву).

4) Подсчитать попарно количество однобуквенных различий и заполнить матрицы полученными числами. На рисунке 13 приведена матрица расстояний для псевдогена гемоглобина человекообразных обезьян (и человека).

	Человек	Шимпанзе	Горилла	Орангутан	Мартышка
Человек	0	1,6 %	1,7 %	3,38 %	7,66 %
Шимпанзе		0	1,84 %	3,5 %	7,83 %
Горилла			0	3,47 %	7,27 %
Орангутан				0	7,65 %
Мартышка					0

Рисунок 13 – Матрица генетических расстояний для последовательности псевдогена гемоглобина в группе человекообразных обезьян

Далее можно строить дерево, следуя логике молекулярных часов. Видно,

что наиболее схожими оказываются человек и шимпанзе, значит, они имеют наиболее недавнего общего предка. Несколько дальше по генетическому расстоянию отстоит горилла, еще дальше орангутан и совсем далеко – мартышка. Мартышка не входит в группу человекообразных обезьян, так что в этом анализе мартышка является представителем внешней группы. Описанный сценарий можно представить в виде дерева, показанного на рисунке 14. Молекулярные часы можно использовать и для определения времени дивергенции, если в нашем распоряжении уже есть какая-то точка-ориентир, основанная на палеонтологии. К примеру, зная, что предполагаемый последний общий предок орангутана, гориллы, шимпанзе и человека жил около 12 млн.л.н., и при этом, что орангутан различается по последовательности от всех прочих представителей этой же ветви (клады) на 3,5%, можем по пропорции рассчитать, что предполагаемое время разделения мартышки с человекообразными (среднее генетическое расстояние 7,6%) – около 26 млн.л.

Заметим, что, в сущности, мы отразили матрицу и дерево только лишь для одного конкретного гена. Но история гена и история вида не всегда в полной мере совпадают. Так, если имел место перенос гена из генома одного вида (А) в геном другого вида (С), то матрица расстояний покажет более недавнее родство этого конкретного гена видов А и С, чем будет определено для всех прочих генов этой же пары видов. Для гена, подвергавшегося в эволюции положительному отбору, может быть определено неверное место в дереве, которое будет также расходиться с результатами анализа, проведенного на основе других генов.

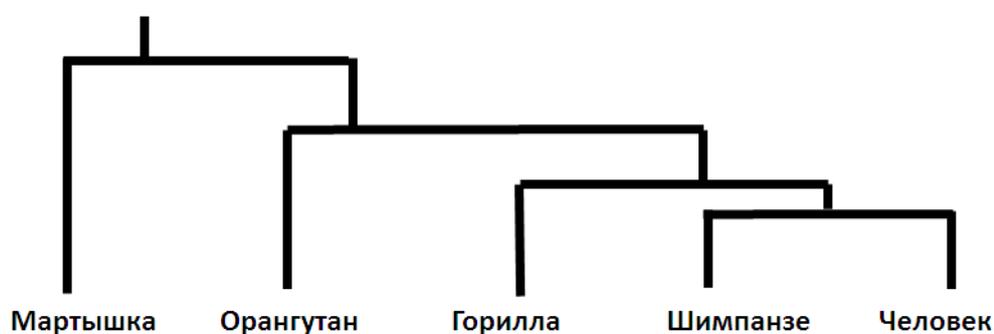


Рисунок 14 – Кладограмма группы человекообразных обезьян, построенная на основе матрицы расстояний, представленной на рисунке 13.

Чтобы дерево было достаточно надежным, следует придерживаться следующих правил:

- 1) Анализировать не одну, а несколько разных серий гомологичных последовательностей.
- 2) Использовать достаточно большое количество видов, представляющих ту или иную группу из интересующих исследователя.
- 3) Стараться правильно подбирать сравниваемые последовательности с учетом их консервативности. Для давно разошедшихся видов имеет смысл выбирать более консервативные области генома, а для тех, что разошлись недавно – наоборот, те последовательности, что меняются достаточно быстро

(например, последовательности псевдогенов, как в представленном здесь примере).

4) Проводить статистическую оценку полученного дерева. Для этого применяется метод **бутстрэп анализа**. Бутстрэп – это метод проверки достоверности топологии дерева, основанный на многократном повторении генерирования произвольной выборки с повторениями из некоторой части столбцов выравнивания и последующего построения дерева. По итогу данного анализа для каждой клады построенного филогенетического дерева может быть определена статистическая достоверность – доля деревьев в процедуре бутстрэпа, в которой появлялась данная клада.

Построения на основе молекулярных данных считаются как правило более заслуживающими доверия в сравнении с построениями на основе фенотипических признаков. Причины этого следующие: признаки очень сильно зависят от влияния среды, постоянно ускоряя и замедляя темпы своего эволюционного изменения; число признаков, которые можно использовать для описания эволюционных изменений (событий) на уровне фенотипа существенно уступает таковому при использовании молекулярных данных; оценка признаков и их изменений как более существенных или менее существенных зависит от субъективной оценки исследователя.

Филогенетический анализ с использованием принципа парсимонии и методом максимального правдоподобия, помимо решения задачи установления родства групп, позволяет реконструировать признаки и последовательности генов предковых форм – такая реконструкция называется коалесценцией. Это дает возможность составить представление также и о среде обитания, в которой жили предковые формы. Так, например, было установлено, что последний общий предок всех современных клеточных организмов жил при температуре около 60°C и в среде, где полностью отсутствовал свободный кислород, но зато присутствовали необычно высокие концентрации цинка и серы. Также сопоставление деревьев разных групп организмов или белков позволяет обнаружить признаки их **коэволюции** и разобраться в истории сложившихся между ними взаимодействий.

Одна из важных сфер применения филогенетики – биологическая систематика. Современная систематика стремится выстроить систему групп живых организмов таким образом, чтобы каждому таксону соответствовала одна полноценная клада филогенетического дерева. Исторически сложившиеся таксоны не всегда отвечают этому принципу. Та или иная выделяемая группа организмов в действительности может быть монофилетической, парафилетической или полифилетической. **Монофилетическая группа** в полной мере соответствует кладе на филогенетическом дереве, включая предковый вид и все те вымершие или современные виды, которые произошли от этого предкового вида посредством более поздних дивергенций. **Парафилетическая группа** – соответствует неполной кладе (какие-то виды-потомки предкового вида оказываются исключены из таксона). **Полифилетическая группа** соединяет в себе части разных клад, не включая при этом общего предка всех членов данной группы.

Таксономические группы традиционно выделялись на основании некоторого комплекса общих признаков, предположительно унаследованных от предкового вида.

Парафилетическая группа возникает в тех случаях, когда часть ветвей клады значительно меняет свои признаки, попадая под влияние движущего отбора, вследствие чего перестает соответствовать тем характеристикам, по которым данная группа, собственно, определяется. Эти ветви, следовательно, из группы исключаются. Многие таксоны традиционной систематики (которую также иногда называют эволюционной систематикой) являются как раз парафилетическими. Ввиду консенсуса об использовании кладистического принципа, такие таксоны в настоящее время дискредитируются и система таксонов реорганизуется. В качестве примера можно привести историю отряда парнокопытные. Когда было установлено, что китообразные принадлежат одной кладе с парнокопытными (их ближайшими нынеживущими видами среди парнокопытных являются гиппопотамы) – от таксона парнокопытные отказались, но ввели более крупный таксон китопарнокопытные. Аналогичным образом, утратили свой таксономический статус рыбы – ведь в одной из ветвей от древних кистеперых рыб произошло появление наземных четвероногих позвоночных. Все рыбы вместе с четвероногими позвоночными объединяются в монофилетическую группу – челюстноротые. Еще один наглядный пример – динозавры – группа, в которую теперь, в соответствии с кладистическим принципом включена целиком и группа птиц (птицы произошли от динозавров группы завропод).

Полифилетическая группа формируется как следствие ошибки, возникающей из-за нераспознанного случая параллельной или конвергентной эволюции признака, на основании которого, собственно, выделяется данная группа. В качестве примера можно привести ныне не существующий таксон трахейнодышащие в группе членистоногие. В эту группу объединяли паукообразных (пауки, клещи, скорпионы), многоножек и насекомых, предполагая, что эти группы дивергировали от общего предка, вышедшего на сушу и развившего дыхательную систему в виде трахей (воздухоносных трубочек, пронизывающих ткани животного, открывающихся отверстиями на боковых сторонах сегментов тела). Однако на сегодняшний день стало ясно, что каждая из трех упомянутых групп освоила сухопутный образ жизни и приобрела трахейную систему независимо. Ближайшими родственниками паукообразных являются меростомовые (мечехвосты + ракоскорпионы), насекомые произошли от одной из групп ракообразных, а многоножки – происходят от еще какой-то ветви морских членистоногих, которые, по-видимому, полностью вымерли. Они являются сестринской группой по отношению к группе *Pan crustacea* (ракообразные + насекомые). На рисунке 15 представлена схема, демонстрирующая примеры всех трех описанных типов групп.

Признаки, отличающие всех (или почти всех) представителей клады и унаследованные ими от общего предка (основателя клады) называют апоморфиями. В группе насекомых, например, наличие крыльев является апоморфным признаком.

Предковые признаки, которые сохраняются у представителей отдельных клад, но не у всех – называют плезиоморфиями. В группе *Pancrustacea*, плезиоморфным признаком является жаберное дыхание, присущее ракообразным, но не насекомым.

Новые признаки, которые сходны у представителей разных клад, и как будто бы объединяют их, но в действительности являются случай конвергентного развития однотипной адаптации – называют гомоплазиями. Трахеи многоножек, насекомых и паукообразных представляют собой пример гомопластических признаков.

Таким образом, плезиоморфии – причина появления парафилетических групп, а невыявленные гомоплазии – причина появления полифилетических групп.

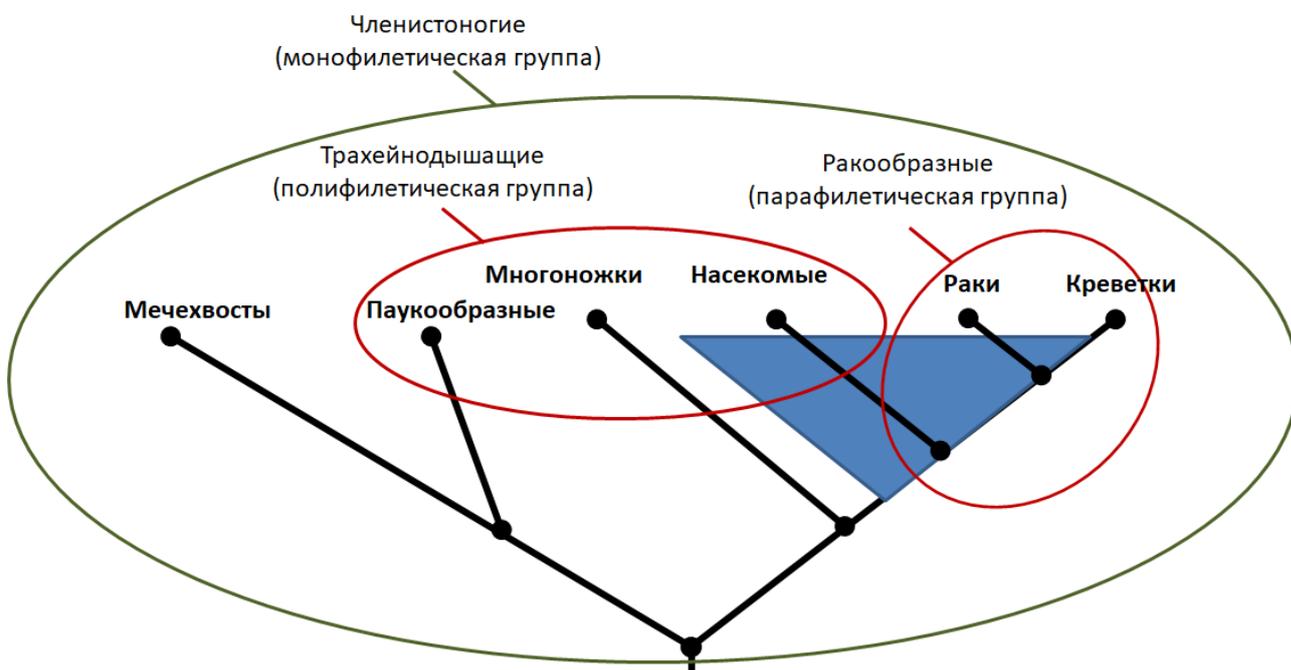


Рисунок 15 – Филогенетическое дерево членистоногих (отображено частично), и примеры исторически выделяемых таксономических групп в этом дереве.

Группы трахейнодышащих и ракообразных на данный момент не имеют таксономического ранга, так как не соответствуют общепринятому принципу монофилии таксонов.

1.12. Методы детекции следов отбора при анализе геномов

Использование сравнительной геномики для выявления следов отбора: анализ на основе отклонений скорости эволюции, на основе соотношения синонимичных и несинонимичных замен, метод Макдональда-Крейтмана, анализ селективного выметания (выявление участков со сниженной гетерозиготностью). Прикладное значение таких исследований в области функциональной геномики.

Как уже было сказано, подавляющее большинство различий между геномами разных организмов обусловлены нейтральными мутациями, которые вовсе не влияют на фенотип. Но в конечном счете, нам ведь интересно понять

именно то, как, когда и почему разные виды существ приобрели свои отличительные признаки. В связи с этим возникает нетривиальная задача понять, какие именно из множества мутаций, зафиксированных в генофондах популяций и видов, обусловили их особенности, были закреплены движущим отбором, а не случайным дрейфом генов. В настоящее время ученые используют широкий арсенал подходов для решения данной задачи. Рассмотрим основные логические принципы, заложенные в этих подходах.

1. Поиск высоко-консервативных участков в геномах. Геномы содержат в себе участки, имеющие смысловую нагрузку (детерминируя важные для выживания признаки) и бессмысленный «мусор», состоящий из мобильных элементов, встроившихся в геном чужеродных последовательностей, псевдогенов и разнообразных повторов. Смысловая часть генома делится на белок-кодирующие участки и регуляторные последовательности, которые служат местом посадки регуляторных белков и ферментов. Если сканировать геномные последовательности, выделяя «окна» определенного размера (к примеру, сто или тысяча пар нуклеотидов), сравнивая гомологичные участки в парах интересующих нас видов, мы увидим, что количество различий внутри окон будет меняться в широком диапазоне: от очень низких до очень высоких. Уровень сходства сравниваемых последовательностей в пределах участка по отношению к среднему сходству ДНК в геноме характеризует *консервативность* данной области. Наиболее высоким уровнем дивергенции обычно бывает в бессмысленных участках («мусорной ДНК»). В смысловых участках структура мутации, как правило, нарушают функциональность последовательности, а значит, отсеиваются отрицательным отбором. Высокая консервативность, таким образом, служит признаком действия отсеивающего отбора, а значит, функциональности рассматриваемой области. Указанный подход позволяет обнаруживать функционально значимые участки даже в геномах тех организмов, о которых нам известно очень мало. Более того, он позволяет даже вычислить те области, в которых закодирован белок, отличая их от предполагаемых важных регуляторных областей. Один из признаков присутствия в некоторой области рамки считывания – отсутствие инсерций или делеций, не кратных трем (ведь такие инсерции и делеции вызывают обычно сдвиг рамки считывания).

2. Поиск участков ускоренной эволюции в геномах. Допустим, мы обнаружили высококонсервативный участок генома, который явно подвержен влиянию отрицательного отбора у большого числа представителей какой-то группы (к примеру, приматов). Но вот мы видим, что этот же участок неожиданно сильно изменен у какого-то одного из представителей этой же группы. Какой вывод можно сделать? Варианты могут быть следующие: 1) этот участок влияя поменял свою функцию, адаптируя вид к новым условиям – то есть на этом участке в данной эволюционной линии действовал положительный отбор; 2) этот участок по каким-то причинам перестал быть важным – потерял свою функциональность, так что его изменение – это следствие прекращения действия отрицательного отбора. Оба варианта, так или иначе, указывают на изменение функциональности данного участка в эволюции вида. Посредством

указанного подхода были выявлены, к примеру области ускоренной эволюции в геноме человека (HAR области, human accelerated regions), которые располагаются в основном вблизи генов, контролирующих развитие мозга, а также генов, принимающих участие в обеспечении иммунной защиты.

3. Описанный выше случай заставляет приняться за следующую задачу. Как отличить потерю функции от смены функции? Если речь идет о белок кодирующей последовательности, то часто для решения этой задачи используют тест dN/dS (также иногда используют синонимичное обозначение Ka/Ks). Суть метода заключается в определении соотношения числа несинонимичных замен (замена нуклеотида, приводящая к замене аминокислоты) к числу синонимичных замен. Как верхнее, так и нижнее число дроби – не абсолютное количество замен, а нормализованное по числу всех теоретически возможных несинонимичных и синонимичных замен по каждому кодону, суммированное в пределах «окна». Результат может быть следующим:

1) $dN/dS = 1$ – такой результат будет указывать на полностью нейтральную эволюцию, он может получиться, если в данной области на самом деле не кодируется никакой белок или последовательность аминокислот в этой области ни на что принципиально не влияет, так что любые несинонимичные мутации оказываются по сути нейтральными. Возможно, здесь как раз произошла потеря функции (особенно, если в других эволюционных линиях ситуация отличается).

2) $dN/dS < 1$ – такой результат указывает на действие отсеивающего отбора. Несинонимичные мутации оказываются вредными и фиксируются реже, чем нейтральные синонимичные. Именно это мы и будем обычно видеть в белок-кодирующих участках, и особенно там, где кодируется важный активный центр белка.

3) $dN/dS < 1$ – такой результат будет указывать на то, что несинонимичные замены фиксировались чаще, чем нейтральные синонимичные. Значит, действовал положительный отбор, белок видимо менял свою функцию, потому что это было полезно для данного вида.

Слабым местом этого метода является большой риск прозевать действие положительного отбора: ведь число аминокислот, поменявшихся из-за положительного отбора может быть гораздо меньше числа аминокислот, которые испытывают действие отрицательного отбора. В итоге мы можем зачастую получить значения существенно ниже 1 даже там, где действительно работал положительный отбор.

4. Сопоставление дивергенции последовательностей и внутривидового полиморфизма. Логика этого подхода следующая: если последовательность поменялась из-за действия положительного отбора в эволюционной истории вида (а не из-за накопления нейтральных мутаций), то внутри вида эти изменения будут охраняться уже отрицательным отбором, поэтому полиморфизм там будет низкий. А нефункциональные участки, где отсеивающий отбор не действует, будут и после формирования вида продолжать накапливать мутации, и мы будем наблюдать высокий внутривидовой полиморфизм последовательностей. Очевидно, что этот подход требует большего количества данных на входе: нам недостаточно знать по одной

последовательности для каждого из видов. Чтобы оценивать внутривидовой полиморфизм, мы должны рассматривать последовательности хотя бы сотни представителей каждого вида. Для белок кодирующих последовательностей этот подход реализован в методе Макдональда-Крейтмана (назван по фамилиям ученых, предложивших его в 1991 г.). Вывод об отборе делается на основании сравнения отношений D_n/D_s и P_n/P_s ,

где D_s – количество синонимичных фиксированных замен на ген.

D_n – количество несинонимичных фиксированных замен на ген.

P_s – количество синонимичных полиморфизмов на ген.

P_n – количество несинонимичных полиморфизмов на ген.

При $D_n/D_s = P_n/P_s$ (соотношение несинонимичных и синонимичных фиксированных замен такое же, как и отношение несинонимичных и синонимичных полиморфных сайтов) – делаем вывод об отсутствии движущего отбора. Все новые зафиксированные мутации нейтральны, т.е. фиксация происходила только за счет дрейфа генов.

Если $D_n/D_s > P_n/P_s$ – т.е. несинонимичные замены фиксировались чаще теоретически ожидаемого количества – делаем вывод о действии положительного отбора.

Если же $D_n/D_s < P_n/P_s$ – т.е. несинонимичных полиморфизмов больше теоретически ожидаемого количества – можно допустить действие балансирующего отбора. Но эта ситуация встречается гораздо реже.

Дополнительно можно рассчитать **индекс альфа**. Формула расчета:

$$\alpha = 1 - \frac{D_s P_n}{D_n P_s}$$

Этот индекс который позволяет оценить, какова доля полезных замен среди всех дивергировавших сайтов. К примеру для человека, после дивергенции от общего предка с шимпанзе индекс альфа составил около 10% (что соответствует примерно 10000 измененных аминокислот).

Позднее был разработан модифицированный вариант теста Макдональда-Крейтмана для некодирующих областей (промоторов и энхансеров). Принцип расчета принципиально тот же, но вместо несинонимичных и синонимичных замен и полиморфизмов рассматриваются замены и полиморфизмы, затрагивающие и не затрагивающие какие-либо известные ДНК мотивы, связываемые транскрипционными факторами. Конечно, такой анализ ограничен группами, имеющими схожий набор транскрипционных факторов, и мотивы их связывания должны быть хорошо изучены в пределах этих групп.

5. Следующие тесты применяются для оценки отбора внутри отдельных популяций одного вида. Широко используется тест «селективного выметания». Суть его в том, что после возникновения новой полезной мутации, испытывающей воздействие интенсивного положительного отбора, в популяции накапливается один вариант гаплотипа, несущий в себе данную мутацию. В итоге вокруг данной мутации возникает область, где уровень гетерозиготности (частот гетерозиготных генотипов) заметно ниже, чем в прилегающих областях (см. рисунок 16). Области селективного выметания тоже обнаруживают методом

скользящего окна. След «селективного выметания» сохраняется не очень долго. Со временем вокруг отбираемого сайта снова накапливается полиморфизм нейтральных мутаций. Этим методом выявляют полезные мутации, возникшие от нескольких сотен до нескольких тысяч лет назад.

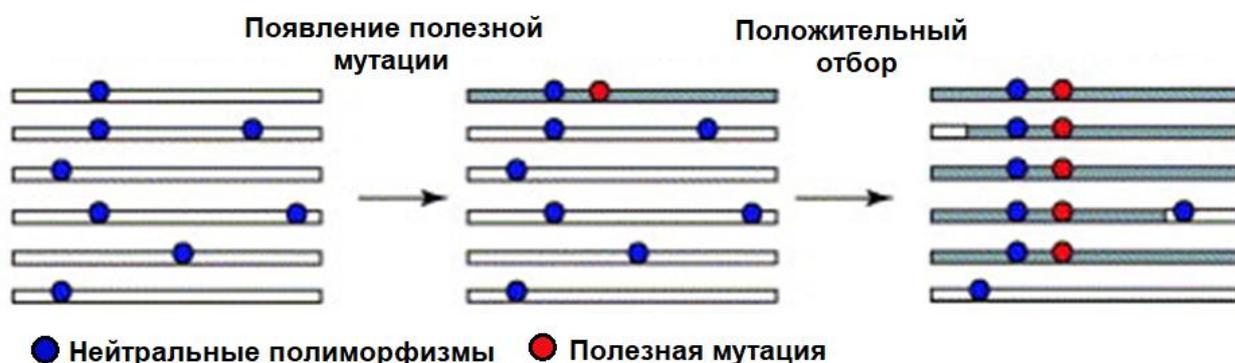


Рисунок 16 – схема образования зоны «селективного выметания» полиморфных сайтов.

6. Рассмотрим также показатель F_{ST} (F-статистика). Он определяет разницу в двух популяциях или субпопуляциях по частотным отношениям аллелей в исследуемой области генома. Он рассчитывается по формуле:

$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T}$$

где H_T – ожидаемая частота гетерозигот в метапопуляции (рассчитанная в соответствии с выражением $H = 1 - p^2$);

H_S – ожидаемая средняя частота гетерозигот в сравниваемых субпопуляциях (также рассчитанная в соответствии с выражением $H = 1 - p^2$).

На рисунке 17 приведены результаты выявления следов отбора по «селективному выметанию» и по F_{ST} в геномах мелких и крупных пород собак. Оба варианта анализа указали на недавний положительный отбор в гене инсулиноподобного ростового фактора у собак мелких пород. Полиморфизмы этого же гена связаны с частью случаев карликовости у людей.

Описанные подходы позволили многое прояснить и в эволюции особенностей человека, как на уровне вида, так и на уровне популяций. К примеру, были установлены неоднократно возникавшие и распространяющиеся мутации, позволившие взрослым людям употреблять молоко. Эти мутации стали сохраняться, очевидно, с появлением молочного животноводства в человеческой культуре.

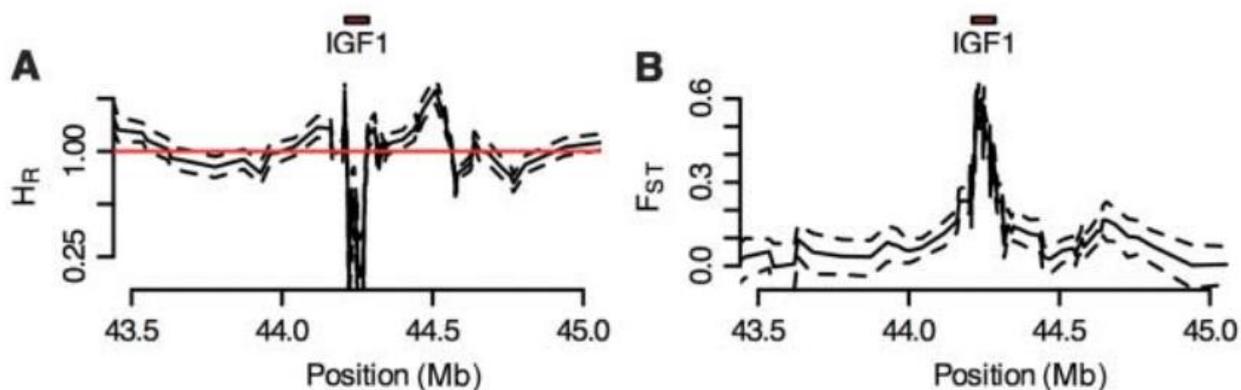


Рисунок 17 – Анализ отбора, позволивший установить ген, изменения которого привели к появлению мелкоразмерных пород собак (иллюстрация из статьи «A Single IGF1 Allele Is a Major Determinant of Small Size in Dogs», 2007 г. А - оценка селективного выметания; В – оценка показателя Fst

Совокупность указанных методов позволяет не только отвечать на фундаментальные вопросы, связанные с эволюционным развитием живой природы, но и имеет ряд практических применений. В контексте медицины – эти подходы служат одним из путей поиска мутаций, связанных с теми или иными патологиями развития. Также может быть полезным обнаруживать мутации, обеспечивающие лекарственную устойчивость болезнетворным микроорганизмам или раковым клеткам. В контексте биотехнологии эти подходы помогают находить те участки генома, на которые могут быть нацелены усилия по отбору или искусственному редактированию с целью получения организмов с хозяйственно ценными признаками.

1.13. Экологические аспекты эволюции. Роль экологических кризисов в эволюции

Значение биотических и абиотических компонентов экологической среды для эволюции фенотипических признаков и дивергенции видов. Пути формирования устойчивых симбиотических комплексов и биогеоценозов. Коэволюция. Эффекты «красной королевы» и цепного видообразования. Концепция филоценогенеза (В. А. Красилов, В. В. Жерихин, А. П. Расницын). Эволюционная роль биогеоценологических кризисов. Особенности когерентного и некогерентного режима эволюции в биоценозе, причины и следствия переключения этих режимов. Особенности эволюции в островных биоценозах.

Эволюция самым непосредственным образом связана с экологией. Ведь именно среда задает, с одной стороны, те ограничения, которым должен отвечать организм, чтобы иметь возможность выживать и размножаться, с другой стороны, предоставляет те или иные возможности для развития в направлении повышения эффективности воспроизводства.

Среда представлена совокупностью абиотических и биотических факторов. Если оценивать меру влияния этих компонентов на эволюционный процесс – на его скорость, разнообразие доступных направлений, то несомненно, гораздо

большой вес имеет именно биотическая компонента. Необходимость организмов постоянно приспосабливаться к другим соседям по месту обитания, с которыми формируются самые разнообразные отношения (трофические, форические, фабрические, топические и др.), которые и сами тоже приспосабливаются к своей среде – запускает самоподдерживающийся процесс, развивающийся подобно снежной лавине в режиме положительной обратной связи. Экологические отношения влияют на эволюцию, а эволюция, в свою очередь, изменяет экологию. Важной частью эволюционного процесса оказывается постоянная конкуренция за эффективность воспроизводства, вытекающая из того факта, что допустимый размер популяции всегда имеет пределы. Вследствие этого к эволюции хорошо подходит знаменитая цитата шахматной королевы из «Алисы в стране чудес»: ««Ну а здесь, знаешь ли, приходится бежать со всех ног, чтобы только остаться на том же месте. Если же хочешь попасть в другое место, тогда нужно бежать по меньшей мере вдвое быстрее!»»

Именно благодаря тому, что животные научились питаться друг другом, возникли мышцы и нервная система животных – позволяющие им направленно двигаться (догоняя жертву или убегая от хищника). Эта гонка вооружений с логической неизбежностью в течение сотен миллионов лет совершенствовала способы передвижения и решения умение решать разнообразные задачи. Рост мозга независимо наблюдается в разных эволюционных линиях – этот процесс называют цефализацией. Появление на определенном этапе разумного существа вроде человека – естественно вытекает из этой же логики.

Взаимодействия внутри вида, связанные с разнообразными отношениями, включая конкурентную борьбу за ресурсы, половых партнеров и территорию, кооперативное решение задач по защите или добыче пищи, репродуктивное поведение, заботу о потомстве и др. послужили причиной развития разнообразных способов коммуникации. Наиболее древняя система коммуникации – химическая – возникает уже у бактерий, она также присутствует и во всех других группах живых существ. К ней впоследствии добавилась коммуникация с использованием визуальных, акустических, электрических и пр. сигналов. Опять же, вершиной сложности на сегодняшний день является та система коммуникации, которая функционирует в человеческом социуме.

В контексте внутривидовых взаимоотношений особого внимания заслуживает способность организовываться в кооперативные группы (стаи, стада, семьи), члены которой демонстрируют способность совместно решать какие-то жизненно важные задачи. В некоторых случаях демонстрируется даже альтруизм – жертвование собственным воспроизводством в пользу других сородичей. Эти случаи привлекали внимание людей давно, в том числе, этому явлению уделил внимание и Дарвин в своем «Происхождении видов». В настоящее время для объяснения эволюции кооперации и альтруизма применяют следующие модели:

1. Родственный отбор – отбор, оперирующий совокупной приспособленностью особей, или проще – отбор, направленный на сохранение признаков, благоприятствующих выживанию близких родичей данной особи.

Такой отбор может формировать и благоприятствовать распространению в ходе эволюции склонности проявлять альтруистичное поведение в первую очередь самым близкородственным особям. Условие, при котором может родственный отбор может благоприятствовать развитию альтруизма задается следующим неравенством:

$$c < rb$$

где: **c (cost)** – прямой проигрыш (выраженный разностью числа прямых потомков) альтруиста в сравнении с эгоистом;

b (benefit) – выигрыш особи (выраженный числом потомков), связанной с помощью, получаемой от альтруиста.

r (relatedness) – степень родства между альтруистом и получателем помощи (выраженная средним числом общих генов). Например, $r = 0,5$ для родителя и его детеныша, $r = 0,25$ для сестер и братьев от одной и той же пары родителей.

В качестве примера можно вспомнить многие виды животных, у которых старшие детеныши даже после достижения потенциально репродуктивно зрелого возраста все же не отделяются, а остаются в родном гнезде или стае, и в этот период вместо того, чтобы производить собственное потомство – помогают родителям выкармливать более юных детенышей. Подобное можно наблюдать у волков, сурикатов. Эту схему объяснения можно применить и к семьям эусоциальных насекомых вроде пчел и муравьев. Рабочие особи с генетической точки зрения являются полноценными самками, тем не менее развитие их репродуктивной системы полностью блокируется, так что они не размножаются, но их заботы о гнезде очень существенны для обеспечения хорошей выживаемости потомства королевы (их матери). Многоклеточный организм тоже можно представить как кооперативное сообщество клеток, где большинство из них (соматические клетки) не участвуют в производстве потомства, но обеспечивают благоприятные условия для эффективной реализации репродуктивного потенциала генеративных клеток.

2. Групповой отбор – это механизм, который тоже позволяет объяснить проявление альтруизма в группе, причем, не требуя условия родства между членами этой группы. Идея группового отбора математически обосновывается «парадоксом Симпсона». Допустим, организмы какого-то вида объединяются в группы – ради совместной добычи пищи (или совместной защиты от врагов). Эта стратегия предполагает вклад каждой особи в получение ресурса и последующее разделение этого ресурса. В сообществах такого типа легко может возникнуть явление социального паразитизма, где отдельные особи-эгоисты пользуются общим ресурсом, не вкладывая собственных усилий в его получение. Такое поведение выгодно для данной особи (в конкуренции с другими членами этой группы), но одновременно уменьшает эффективность всей группы в сравнении с другими группами, в которых социальных паразитов нет или их доля меньше, чем в рассматриваемой группе. Это, соответственно будет означать, что группа с меньшим числом паразитов производит суммарно больше потомков, чем группа с большим числом паразитов.

Допустим, что кооперативное и эгоистичное поведение детерминируется альтернативными аллелями генов, регулирующих поведение. Обозначим

поколение родителей F_0 . Оно представлено группами, величина которой имеет определенные пределы, свойственные данному виду. Потомки F_1 , среди которых будут как кооператоры, так и эгоисты снова будут формировать такие же группы, которые будут различаться по доле паразитов, и снова в выигрыше будут оказываться группы с более высоким средним уровнем склонности к кооперации. Такая ситуация может привести к постепенному возрастанию в ряду поколений склонности к кооперации, но только при условии, что выигрыш эгоистов внутри группы сравнительно невысок, или что хотя бы иногда кооперация внутри группы очень заметно сказывается на успешности репродукции всех ее членов. Если же индивидуальная конкуренция внутри группы сильнее, чем межгрупповая конкуренция, то эволюция будет идти, наоборот, в сторону снижения склонности к кооперации и преумножать обманщиков. Впрочем, когда все превращаются в эгоистов, то теряется и сама возможность паразитировать, такая ситуация вполне может вылиться в вымирание популяции бывших кооператоров.

Также можно ожидать в описанной модельной ситуации волновую динамику, характерную для балансирующего частотно-зависимого отбора: в популяции, где большинство – деятельные кооператоры – выгодно использовать стратегию паразита, такие паразиты будут поддерживаться отбором, их частота будет возрастать, но паразиты становятся уязвимыми, когда особей-кооператоров становится численно немного, ведь они не приспособлены добывать себе ресурсы самостоятельно. Тогда отбор начинает действовать против паразитов и в пользу кооператоров.

Примером вида, у которого регулярно формируются кооперативные группы, составленные неродственными особями, являются рыбы-клоуны. Это хорошо известная группа рыбок, живущих в симбиотическом союзе с актиниями. Каждая такая группа обычно включает до 10 индивидуальных особей, среди которых лишь две самые старшие особи формируют размножающуюся пару (самку и самца), в то время как у остальных особей репродуктивное созревание заблокировано, и они сообща заботятся о безопасности икры от старшей пары рыб. Рыбы помощники могут сами перейти к размножению только в случае смерти или случайной гибели размножающейся пары.

3. Социальный отбор – это механизм поддержания высокого уровня кооперации и альтруизма за счет социального подкрепления. Он может реализовываться в двух формах. А) реципрокный альтруизм, или отложенная выгода: одна особь (альтруист) может «оказать услугу» другой, и тем самым повышается шанс, что спустя какое-то время, получатель помощи сам окажет взаимную услугу своему «другу». Б) наказание – воздействие, направленное на снижение успешности особей, нарушающих нормы кооперативного поведения, со стороны своих соплеменников. В качестве примера реципрокного альтруизма можно привести взаимное подкармливание у летучих мышей-вампиров. Наказание наблюдали в форме коллективных атак на особенно агрессивных особей в стаях хищников и приматов.

Отметим, что описанные модели не являются взаимоисключающими, и

часто взаимодополняют друг друга. В частности, действие всех описанных механизмов легко обнаружить в эволюционной истории социальности человеческого вида. Аналогичные модели работают также и в форме культурных норм в современном социуме.

Концепция филогенеза

Понятие филогенеза предложил ввести Сукачев. Он же предложил и понятие сукцессии, как циклического процесса обновления в экосистемах. Он проводил аналогию между парами понятий филогенез-онтогенез и филогенез-сукцессия. Филогенез – это не просто циклическое обновление экосистемы, но ее необратимое преобразование, основанное на постоянно происходящем эволюционном видоизменении составляющих ее организмов, вымирании старых и появлении новых видов в составе биогенеза. Взаимосвязанность видов внутри системы приводит и к взаимосвязанности их эволюции. Вместе с тем, эта взаимосвязанность не остается константой. Одни связи разрушаются, другие возникают, вся экосистема на одних этапах своего существования интегрирована в большей степени, чем на других. Ее устойчивость и конкурентоспособность существенно зависит от внутренней структуры – составляющих ее видов и взаимосвязей между ними. Эти показатели могут меняться, в том числе и под влиянием внешних факторов, таких как изменение климата, химизма среды, космические излучения, падение крупных космических объектов, вулканическая активность Земли.

В 1970-1980 гг. русские ученые В.А. Красилов, В.В. Жерихин и др. предложили и разрабатывали концепцию о существовании двух сменяющих друг друга режимах филогенеза: когерентного (эволюция в условия поддерживающейся стабильности биогенеза) и некогерентного (эволюция в условиях биогенотического кризиса). Эти режимы существенно различаются по ряду параметров (см. таблицу 5). Переход от одной к другой переход в некогерентную стадию можно рассматривать как точку бифуркации (потери равновесия) для существующей системы, в которой предсказание состояния в новом положении равновесия оказывается плохо предсказуемым. Характерно, что в ходе этих переходов (от когерентной к некогерентной и далее снова к когерентной эволюции) всегда наблюдается смена доминирующих видов в биогенезе. Видам, представленным крупными специализированными К-стратегами подвергаются в большой степени вымиранию и теряют свои доминирующие позиции, а новыми законодателями становятся те виды, которые характеризовались небольшими размерами, многочисленными популяциями, быстрой сменой поколений, слабой специализацией, но также и наиболее гибкой нервной системой, позволявшей достаточно быстро адаптироваться в существенно измененной среде.

Таблица 5 – Особенности когерентной и некогерентной эволюции биоценозов.

Когерентная эволюция	Некогерентная эволюция
<ol style="list-style-type: none"> 1. Преобладает стабилизирующая форма отбора; 2. Основное направление эволюции связано с углублением специализации. 3. Эволюция медленная. 4. Происходит накопление запаса скрытой изменчивости. 5. Вымирания видов редки, скорость возникновения новых видов уравнивается или превышает частоту вымираний. Разнообразие форм жизни сохраняется или возрастает. 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Преобладает движущая форма отбора 2. Основное направление эволюции связано с освоением новых направлений специализации. 3. Эволюция быстрая за счет ускоренного мутагенеза и проявления накопленной скрытой изменчивости. 4. Вымирания видов происходят намного быстрее, чем возникновение новых видов. Вымирают в наибольшей степени крупные специалисты. Разнообразие форм жизни снижается.

1.14. Основные направления и закономерности макроэволюции

Классификация явлений прогресса и регресса (биологический, морфофизиологический прогресс), их характеристики, критерии и соотношения. Пути адапциогенеза: арогенез, аллогенез и катагенез. Специализация как преобладающее направление эволюции. Проблема биологического регресса и вымирания групп. Проблема существования реликтовых групп. Закономерности макроэволюции. Параллелизмы, конвергенции и реверсии в эволюции разных групп организмов.

Макроэволюция – это совокупность процессов возникновения и исчезновения определенных видов, родов и более крупных таксономических групп в масштабе времени, соответствующем многим сотням, тысячам и миллионам поколений. Этот процесс, хоть он и складывается из множества элементарных эволюционных процессов на уровне популяций, подчиняется своим закономерностям, которые трудно уловить при изучении на микроэволюционном уровне. Разными учеными были предложены некоторые такие закономерности, главным образом сформулированные на основании изучения палеонтологического материала.

Первая закономерность – **правило адаптивной направленности эволюции**. Эволюция постоянно адаптирует виды живых существ к тем условиям, в которых они вынуждены выживать. В контексте этого наблюдения часто говорят о прогрессивном развитии жизни. Однако понятие прогресс может интерпретироваться очень неоднозначно. А.Н. Северцов предложил в качестве уточнения использовать понятия **биологический прогресс** и **морфофизиологический прогресс**. Каждое из этих понятий соотносится со своим перечнем критериев. Критериями биологического прогресса какой-либо группы

организмов (таксона) служат:

- 1) рост численности популяций;
- 2) рост ареала распространения;
- 3) рост видового разнообразия.

Стоит обратить внимание, что каждый следующий пункт этого перечня логически вытекает из предыдущего, как его следствие. Биологическому прогрессу можно противопоставить биологический регресс, характеризующийся противоположными тенденциями по всем критериям. Иначе говоря, биологический прогресс – это явление, свойственное периоду расцвета группы, а биологический регресс – соответствует упадку и вымиранию группы. Впрочем, эти два направления могут иногда неоднократно сменять друг друга в истории группы. Можно привести в пример синапсидных амниот. 252 миллиона лет эта группа, процветавшая в Пермском периоде, оказалась на грани исчезновения, и на протяжении следующих почти 190 миллионов лет доминирующей группой среди наземных позвоночных стали завропсиды (рептилии). Но синапсиды породили млекопитающих, и когда пришло время очередного крупного вымирания 66 млн.л.назад, уже завропсиды (в первую очередь, динозавры) подверглись вымиранию (правда, исключая птиц), а вот млекопитающие стали новыми хозяевами планеты.

Морфофизиологический прогресс определяется по следующим критериям:

- 1) рост сложности анатомического строения, физиологии, поведения;
- 2) рост метаболической активности;
- 3) рост эффективности метаболизма.

4) Расширение адаптивной зоны (увеличение разнообразия доступных экологических ниш).

Опять же морфофизиологическому прогрессу можно противопоставить морфофизиологический регресс, определяемый по противоположной направленности эволюционных изменений. Здесь важно отметить, что эволюция может идти как в сторону морфофизиологического прогресса, так в сторону регресса, но в любом случае следуя правилу адаптивной направленности эволюции.

Биологический прогресс или регресс не должен совпадать во времени с морфофизиологическим прогрессом (или регрессом). Биологический регресс наступает тогда, когда группа оказывается неспособна достаточно быстро и гибко изменяться на фоне изменений окружающей среды.

А.Н. Северцов также выделил несколько основных типов адаптации: 1) ароморфозы – усложнения, новые дифференцированные анатомические структуры, типы клеток, формы поведения, отсутствовавшие у предковых форм; 2) алломорфозы – видоизменения имеющихся структур, связанные со специализацией к конкретной нише (изменения форм клювов, конечностей, крыльев и т.п.); 3) катаморфозы – дегенерации тех дифференцированных анатомических структур, типов клеток и др., которые стали излишни в новой освоенной экологической нише. Заметим, однако, что ароморфозы в одних частях строения иногда могут сочетаться с катаморфозами в других. Так, у человека признаки ароморфоза есть в усложнении мозга и поведения, вместе с

тем, у нас редуцирован хвост и шерстяной покров, утрачены многие обонятельные рецепторы. У паразитических червей (например, ленточных) могут быть редуцированы многие системы органов во взрослой стадии (катаморфозы), но при этом они могут иметь существенно усложненный жизненный цикл (ароморфоз).

Адаптивная направленность эволюции предопределяет множественное появление конвергенций и параллелизмов. Эти два явления не всегда можно полностью разделить. Параллелизм – это выработка схожих приспособлений к определенным факторам среды на общей генетической основе (так, предположительно насекомые группы палочников многократно в эволюции разных линий теряли и вновь приобретали крылья). Конвергенция – это приобретение приспособлений к одному и тому же фактору среды на разной генетической основе. В качестве примера можно привести разнообразные типы структур у разных животных, которые позволили им освоить парящий или машущий полет: у белок-летяг это кожная перепонка на боках тела, у ящериц летучих драконов – это перепонка, натянутая на свободные ребра, у древесных лягушек – перепонки между пальцами, у летучей рыбы – плоскости грудных плавников и пр.

Далее рассмотрим **правило интеграции биологических систем** (предложено И.И. Шмальгаузен). Оно существенно опирается на учение о корреляциях, к которому мы уже обращались ранее, в теме 6.1. Появление эволюционно новых элементов в биосистемах (генов в геноме, органов и частей тела в организме, видов в экосистеме) сопровождается образованием регуляторных и коррелятивных связей, определяющих и оптимизирующих функционирование данных элементов внутри соответствующей биосистемы.

Структура интегративных взаимосвязей в биосистеме определяет ее стабильность, пластичность, помехоустойчивость.

Преобразование и оптимизация структуры интегративных связей происходит при содействии движущего и стабилизирующего отбора.

Структура внутренних взаимосвязей играет существенную роль в определении эволюционных возможностей конкретной биосистемы, ограничивая потенциал эволюционного развития в одних направлениях, но облегчая в других.

Правило преемственности: все новое возникает посредством постепенного преобразования на базе того, что имелось у предков. Этим правилом объясняются некоторые «несуразности» в анатомии живых существ (как, к примеру, слепое пятно в глазу у позвоночных). Наличие рудиментарных органов – тоже отражает действие правила преемственности.

Правило смены фаз эволюции. В процессе эволюции наблюдается чередование редких событий арогенеза и множественных событий аллогенеза – фазы прогрессивной эволюции чередуются с фазами эволюции в направлении специализации. Группы организмов также проходят через сменяющиеся стадии биологического прогресса (расцвета), стазиса и биологического регресса (упадка). Схематично это правило отражено на рисунке 18.

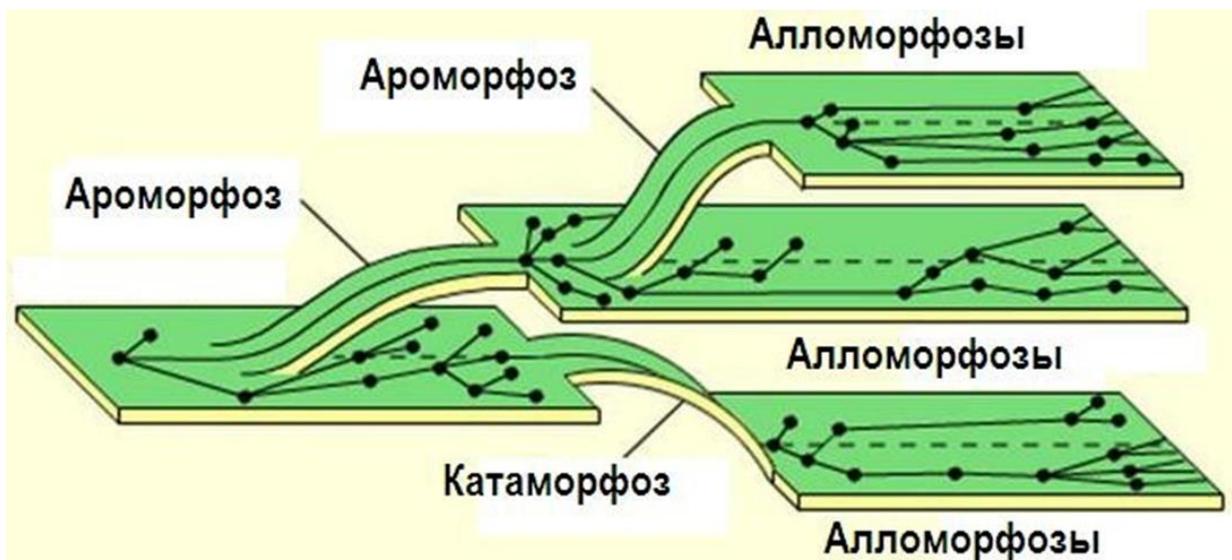


Рисунок 18 – схематичное отображение модели эволюции, где отдельные события арогенеза (усложнения) сменяются этапом, на котором виды разделяются и специализируются за счет аллогенеза.

Правило неравномерности темпов эволюции (также модель прерывистого равновесия). Эволюция не происходит с постоянной скоростью. Периоды быстрого и медленного преобразования перемежаются между собой. Отчасти ускорения могут объясняться влиянием биоценологических кризисов. Другая часть случаев ускорения может быть связана с приобретением каких-то важных ароморфозов, открывающих группе новые доступные экологические ниши.

Правило филогенетической инерции (отмечено Ч. Дарвином, Дж. Симпсоном). Изменчивость какого-либо признака в настоящем времени и его возможность дальнейшей эволюции прямо зависит от скорости преобразования этого признака в недавнем прошлом. Можно предложить этому явлению следующее объяснение. Длительный стабилизирующий отбор усиливает интегрированность онтогенеза и создает коррелятивные ограничения. Движущий отбор, наоборот, способствует ослаблению этих ограничений, повышая эволюционную пластичность признаков.

Правило многообразия форм предковой группы. В стволовой группе каждого современного крупного таксона можно обнаружить появление множества форм, сочетающих в разных комбинациях некоторые примитивные признаки с теми или иными прогрессивными признаками нового таксона. Большинство этих форм со временем исчезают, но одна или несколько продолжают эволюцию и дают начало новому таксону.

Пример: орнитизация у динозавров – утрата зубов, видоизменения чешуи, преобразования строения нижних и верхних конечностей, поясов конечностей, образование воздушных мешков, срастание ключиц (вилочка).

Другие примеры: артроподизация (у первичноротых), ангиоспермизация (у семенных растений), гоминизация (у приматов), маммализация у синапсидных рептилий (вымершая группа).

Достаточно сложно дать ясное объяснение этому правилу. Вероятно, в ходе эволюционной истории в предковых группах сложились какие-то

онтогенетические предпосылки для высоковероятного появления соответствующих отклонений в морфогенезе.

Правило необратимости эволюции (закон Долло). Однажды утраченный в ходе эволюции сложный признак не может появиться снова.

Если какая-то группа организмов в процессе эволюции вновь возвращается в адаптивную зону существования ее предков, то приспособление к этой зоне у «вернувшейся» группы будет неизбежно иным (сравните рыб и дельфинов). Однако реверсии некоторых признаков, как и возникновения схожих адаптаций (через параллелизмы и конвергенции) при освоении схожих стратегий выживания в разных группах организмов все же нередко встречаются в природе. Реверсия фенотипа при этом не означает реверсии генотипа. Генетическая детерминация признака отличается от предковой.

Правило адаптивной радиации. В макроэволюции наблюдается общая тенденция деления существующих видов на серии новых видов благодаря процессам дивергенции и дробления экониш. Общее разнообразие видов в таксонах определяется балансом между процессами возникновения новых видов (адаптивной радиации) и вымиранием видов в данном таксоне.

Более интенсивной адаптивной радиации благоприятствуют:

- 1) широкие экологические возможности видов;
- 2) широкие расселительные возможности видов;
- 3) малые размеры тела и быстрая смена поколений;
- 4) Наличие свободных экологических ниш в биоценозах.

Правило происхождения от неспециализированного предка. Новые крупные и прогрессивные группы организмов возникают, как правило, от сравнительно слабо специализированных предковых видов. Объяснение можно дать исходя из того, что по мере углубления специализации часто наблюдается утрата некоторых (ненужных) функций и как следствие, снижение эволюционного потенциала.

Правило прогрессирующей специализации. Группа, вступившая на путь специализации, как правило, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации в том же направлении.

Объяснение – высокая вероятность снижения адаптивности при попытке смены специализации (запрет на движение вниз по адаптивному ландшафту). Согласно этому правилу, деспециализация и переспециализация являются редкими событиями в эволюции, но, тем не менее, они все же возможны, особенно в условиях значительных перестроек экосистем, и в случае прогрессивного развития группы организмов с расширением адаптивной зоны (освоение суши древними земноводными).

Углубленная специализация (сопровождающаяся увеличением размеров тела и переходом к К-стратегии) может приводить группу в эволюционный тупик и нередко завершается ее биологическим регрессом, вплоть до вымирания.

Отдельно можно отметить также наблюдаемое **ускорение прогрессивной эволюции**, которое может быть объяснено из рассмотренного нами выше правила интеграции биологических систем. Чем больше накапливается

информации, тем больше появляется возможностей для наращивания сложности через интеграцию этих единиц информации. Наглядную демонстрацию явления ускорения эволюции в масштабе геологического времени отображает схема на рисунке 19.

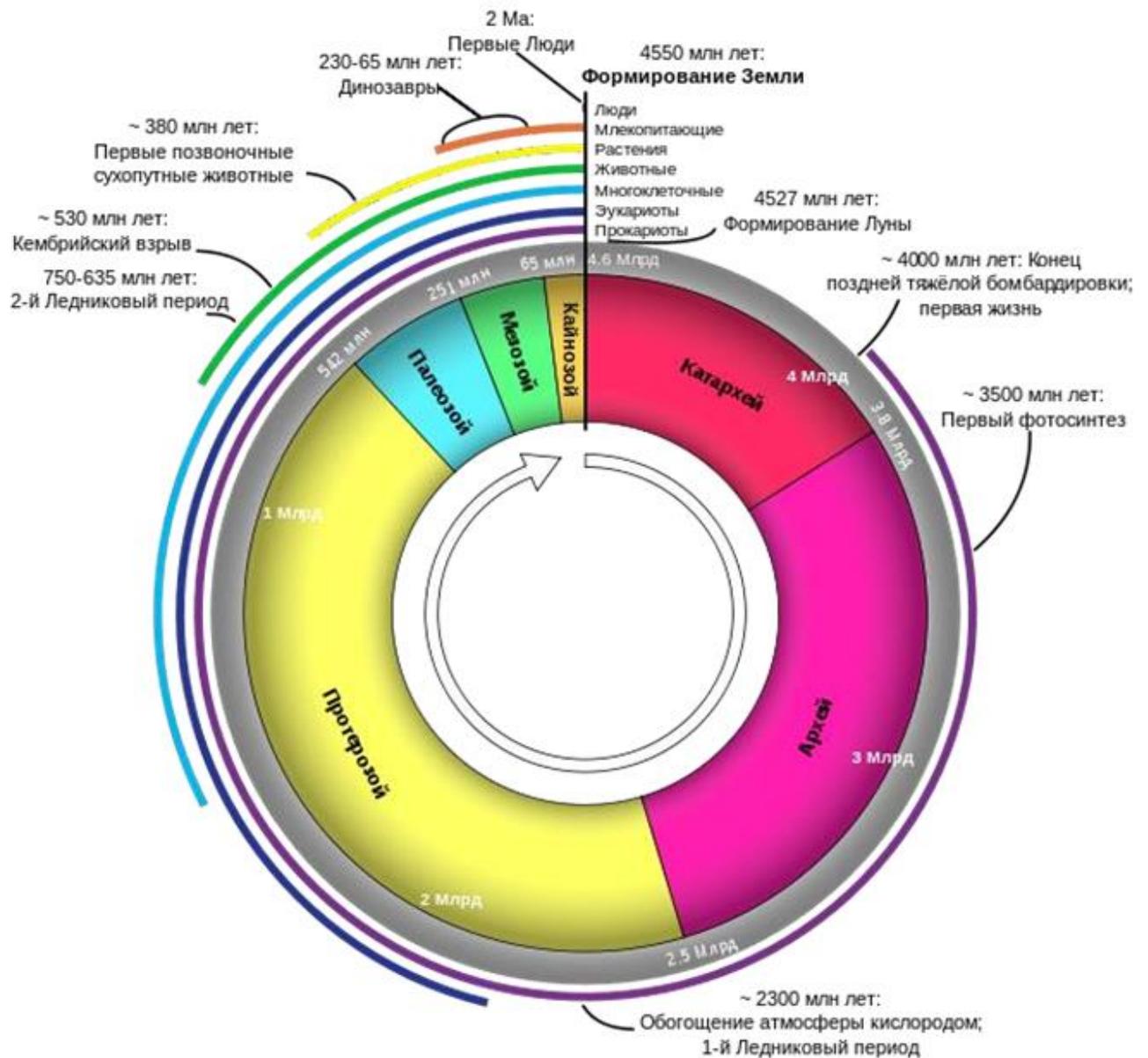


Рисунок 19 – Схема, отображающая основные наиболее крупные события возникновения новых групп организмов. Круг соответствует всему периоду существования Земли (4,5 млрд. лет)

1.15. Основы геохронологии. Методы палеонтологии

Палеонтология и ее методы для реконструкции истории биологической эволюции. Геохронологическая шкала, иерархический принцип ее построения. Принципы стратификации. Методы определения абсолютного возраста геологических формаций и ископаемых. Методы реконструкции экологических условий прошлых эпох (климат, состав атмосферы, расположение материков

и пр.). *Тафономия как наука о формировании окаменелостей.*

Палеонтология – наука о жизни, существовавшей в прошлые геологические периоды. Она включает в себя изучение фоссилий (ископаемых остатков) и определяет эволюцию организмов, а также их взаимодействие с окружающей средой (палеоэкология). Палеонтологические наблюдения были задокументированы ещё в V веке до н. э. Палеонтология как наука была создана в XVIII веке в результате работ Жоржа Кювье по сравнительной анатомии и быстро развивалась в XIX веке.

Палеонтология лежит на границе биологии и геологии, но отличается от археологии тем, что не изучает историю и анатомию современного человека. В настоящее время она использует методы, взятые из широкого спектра наук, включая биохимию, математику и инженерное дело. Использование всех этих методов позволило палеонтологам сделать вклад в эволюционную историю жизни, начиная с того момента, когда Земля стала способна поддерживать жизнь, около 3,8 млрд. лет назад. По мере расширения знаний в палеонтологии появились особые направления, некоторые из которых сосредоточены на определённых типах ископаемых организмов, в то время как другие изучают экологию и аспекты экологической истории, такие как древний климат.

Геохронология (от греч. «*hronos*» - время) – учение о геологическом времени, о хронологической последовательности геологических событий на основе установления хронологических (временных) взаимоотношений между слоями горных пород. Уже в конце XVIII в. была введена геохронологическая шкала, которая с тех пор, конечно, существенно усложнилась. Она имеет иерархическую структуру. Наиболее крупные временные интервалы обозначаются как **эоны**, эоны далее разделяются на **эры**, затем на **периоды**, **эпохи** и **века**.

В геохронологии выделяют относительное и абсолютное датирование.

Относительная геохронология определяет, какие горные породы древнее, какие моложе. Геологические события запечатлеваются в горных породах. Раздел геологии, изучающий слои земной коры, их взаимное расположение и последовательность возникновения, называется стратиграфией (от греч. «*stratum*» слой). Из стратиграфического анализа вытекает стратиграфический метод относительной геохронологии. В его задачу входят расчленение осадочных и вулканогенных пород на отдельные слои или пачки, определение содержащихся в них остатков ископаемой фауны и флоры, установление возраста слоев или пачек, сопоставление выделенных слоев в одном разрезе с соседними, составление сводного разреза отложений региона, а также разработка региональных стратиграфических шкал и создание единой стратиграфической и геохронологической шкалы. Базовый принцип стратиграфии (принцип суперпозиции) еще в XVII в сформулировал датский геолог Н. Стено: суть его в том, что каждый нижележащий слой отложений – старше по возрасту, чем вышележащий, и наоборот.

Основным методом определения относительного возраста осадочных пород является палеонтологический. В основе этого метода лежит закон о

необратимости эволюции органического мира, согласно которому в толщах горных пород последовательно сменяют друг друга неповторяющиеся комплексы ископаемых организмов. Зародившись на самых ранних этапах геологической истории, органическая жизнь на Земле с течением времени развивалась и изменялась. Для различных отрезков истории характерны свои формы органической жизни, отличные от предшествующих и последующих. Важную роль в этом методе играют те группы организмов, которые существовали в течение короткого времени и были распространены во всех морях и океанах или на многих континентах. Такие роды и виды организмов оказались своеобразными реперами в геологической истории и получили название руководящих ископаемых. Руководящими формами ископаемых организмов в континентальных отложениях являются скелеты динозавров или их фрагменты, скелеты птиц, хоботных, приматов, лошадей и следы их жизнедеятельности, а также остатки растений. Среди морских организмов руководящими являются граптолиты, трилобиты, брахиоподы и др.

В настоящее время широко используется палеомагнитный метод корреляции отложений, основанный на том, что все горные породы, как магматические, так и осадочные, в момент своего образования приобретают намагниченность, отвечающую по направлению и по силе магнитному полю данного времени. Эта намагниченность сохраняется в породе, поэтому и называется остаточной намагниченностью. В истории Земли неоднократно происходила смена полярности магнитного поля, когда Северный и Южный полюса менялись местами, а горные породы приобретали прямую (положительную, как в современную эпоху) или обратную (отрицательную) намагниченность. Сейчас разработана подробная шкала смены полярности для всего фанерозойского эона (последние полмиллиарда лет), успешно применяемая, в том числе, для установления дрейфа континентальных плит в течение этого периода истории нашей планеты.

Абсолютное летоисчисление устанавливает возраст горных пород в астрономических единицах (годах). Главными методами абсолютной геохронологии являются радиоизотопные методы, основанные на явлении радиоактивного распада элементов, находящихся в горных породах или минералах. Радиоактивные изотопы в малых количествах входят в кристаллическую решетку многих минералов. С момента образования минерала в нем начинают накапливаться продукты самопроизвольного распада изотопов. Никакие внешние факторы не могут ни ускорить, ни замедлить этот процесс. При распаде материнских изотопов образуются новые дочерние изотопы. В зависимости от того, по изотомам какого радиоактивного элемента и соответствующего ему продукту распада производится определение возраста, в изотопной геохронологии различают несколько методов: уран-свинцовый, калий-аргоновый, рубидий-стронциевый, самарий-неодимовый, радиоуглеродный и др. (таблица 6). Несколько другой процесс лежит в основе радиоуглеродного анализа. Нестабильный изотоп ^{14}C образуется в атмосфере из атомов азота под действием солнечной радиации. При его распаде образуется в основном стабильный изотоп ^{12}C . В живом организме соотношение изотопов

^{14}C и ^{12}C соответствует таковому в атмосфере и более или менее постоянно в разные эпохи. Но после смерти организма, когда нет поступления новых атомов углерода ввиду прекращения питания, в мертвых тканях количество нестабильных изотопов начинает убывать, так что соотношение изотопов ^{14}C и ^{12}C снижается. Отметим, что возраст, детектируемый с помощью радиоизотопного метода, имеет верхний предел, равный примерно 10 периодам полураспада материнского изотопа. Так, радиоуглеродный метод не позволяет точно измерить возраст остатков организмов, умерших более 50 тыс.л.н. Однако разнообразие радиоизотопов позволяет анализировать формации в очень широком диапазоне: от сотен до миллиардов лет (что сопоставимо с возрастом Земли). Геохронологическая шкала в настоящее время строится и описывается посредством сочетания подходов относительного и абсолютного датирования геологических формаций. Наиболее крупные подразделения этой шкалы показаны в таблице 7.

Таблица 6 – Изотопы, используемые для определения возраста геологических формаций и ископаемых остатков.

Материнский изотоп	Дочерний изотоп	Период полураспада
^{238}U	^{206}Pb	4,46 млрд. л.
^{87}Rb	^{87}Sr	48,8 млн. л.
^{235}U	^{208}Pb	0,7 млн. л.
^{40}K	^{40}Ar	1,3 млн. л.
^{232}Th		14 млн.л.
^{14}C	^{12}C	5,7 тыс.л.

Палеоклиматология — наука об истории изменений климата Земли. Ученые располагают достаточно большим арсеналом средств для восстановления климатических условий в тот или иной период. Существуют минералогические признаки климата. Так, например, минерал глауконит, выглядящий как зелёная глина, образуется только при температуре воды ниже $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ и часто используется как признак в климатических реконструкциях.

Оценка температуры вод древних морских бассейнов осуществляется с помощью количественных соотношений изотопов кислорода ^{18}O и ^{16}O в кальците раковин ископаемых беспозвоночных (белемнитов, фораминифер), а также соотношений Ca:Mg и Ca:Sr в карбонатных осадках и скелетах ископаемых организмов. Существенное значение также приобрёл палеомагнитный метод, позволяющий вычислить положение древних широт с использованием остаточной намагниченности некоторых вулканических и осадочных пород, содержащих ферромагнитные минералы (магнетит, гематит, титаномагнетит), приобретённой под влиянием магнитного поля Земли, существовавшего во время формирования этих пород.

При изучении палеоклимата Арктики используется соотношение изотопов ^{18}O и ^{16}O в льдах. По соотношению изотопов кислорода можно рассчитать температуру осадков, которые сформировали многолетние мерзлые породы, а их возраст часто датируется по органическим остаткам в льдах

радиоуглеродным методом.

Тафономия – это наука о процессе fossilization (образования окаменелостей). Ее основателем в середине XX в стал русский палеонтолог И. Ефремов. Эта наука позволяет понять, в каких условиях сформировались те или иные окаменелости, стремится найти способ максимально точно определять места, потенциально продуктивные для поиска и обнаружения интересующих ископаемых.

Таблица 7 – Основные подразделения современной геохронологической шкалы.

Эон	Эра	Периоды	Особенности
Катархей (4,6-4,0 млн.л.н.)	-	-	Нет осадочных пород
Архейский (4,0-2,5 млрд.л.н.)	Эуархей Древний архей Средний архей Новый архей	-	Осадочные породы с признаками деятельности микроорганизмов
Протерозойский (2,5 – 0,54 млрд.л.н.)	Древний протерозой Средний протерозой Новый протерозой	-	Окисленные породы (появился свободный кислород в атмосфере). Эукариотические микроорганизмы. Ранние многоклеточные организмы.
Фанерозойский (0,54 млрд.л.н - наст.вр.)	Палеозойская 539-252 млн.л.н.	Кембрийский Ордовикский Силурийский Девонский Каменноугольный Пермский	Множество остатков настоящих многоклеточных животных, в том числе с минерализованными внутренними или наружными скелетами
	Мезозойская 252-66 млн.л.н.	Триасовый Юрский Меловой	
	Кайнозойская 66 млн л.н. –наст.вр.	Палеогеновый Неогеновый Антропогеновый	

Геохронологическая шкала переутверждается ежегодно с учетом последних данных специальной комиссией. Ее можно найти в последней версии на официальном сайте международной стратиграфической комиссии:

International Commission on Stratigraphy [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://stratigraphy.org/chart#latest-version>. – Дата доступа: 29.03.2024.

1.16. Эволюция в криптозойском эоне

Представления о пребиотической эволюции и абиогенезе. Теория «мира РНК» как доклеточного этапа развития жизни. Предполагаемые сценарии возникновения мира ДНК-РНК-белок. Место вирусов в системе живых организмов и представления об их происхождении.

Представления об эволюции метаболизма живых клеток и микробных

сообществ на ранних этапах эволюционной истории. Происхождение кислородного фотосинтеза. Оксигенизация атмосферы как стимулирующий фактор для прогрессивной эволюции ранних форм жизни. Происхождение эукариот. Теория симбиогенного происхождения эукариот, ее обоснование. Происхождение многоклеточности.

Криптозоом, или эрой скрытой жизни, или прекембрием, называют часть истории Земли, предшествовавшую появлению настоящих многоклеточных животных. Криптозой охватывает большую часть истории Земли: начинаясь с собственно возникновения планеты, 4,6 млрд л.н. и заканчиваясь около 540 млн.л.н., где криптозой переходит в фанерозой. Вторая часть истории Земли – фанерозойский эон, который можно обозначить как «эру явной жизни» (многоклеточных животных) начинается с кембрийского периода, о котором мы поговорим немного позднее.

Криптозой включает в себя три эона. **Катархейский эон** – это тот этап, о котором мы, к сожалению, не имеем возможности составить ясного представления, поскольку для этого периода времени не существует сохранившихся осадочных пород. Он охватывает промежуток с 4,6 по 4,0 млрд.л.н. Предположительно, это время особенно бурной геологической активности, именно в этот период была сформирована твердая литосфера с ее сложным минеральным составом, ядро Земли и ее магнитное поле, в результате сепарации тяжелых и легких элементов возникли жидкая гидросфера и газообразная атмосфера, удерживаемая земной гравитацией. В этот промежуток времени произошло столкновение Земли с другой ныне не существующей планетой солнечной системы, ставшее причиной возникновения спутника Земли – Луны. Это событие также послужило причиной наклона земной оси по отношению к эклиптике, и, как итог, к сезонной смене климатических условий в высоких широтах.

Еще более важно для нас то, что именно в этот промежуток времени происходил синтез тех базовых компонентов, из которых далее сформируется знакомая нам органическая жизнь, появились первые репликаторы и первые клетки (или, возможно, протоклетки – упрощенное подобие современных живых клеток). Реконструкция того, что могло происходить в это время осуществляется несколькими путями:

1) Компьютерное моделирование, нацеленное на установление особенностей химического состава среды на планете того времени, температурного режима, излучения, радиации, осуществимых и неосуществимых в этих условиях реакций;

2) Эксперименты по получению органических молекул простого и сложного состава, в том числе полимеров со свойствами репликаторов, наподобие РНК или ДНК;

3) Моделирование предполагаемых свойств общего предка всей современной жизни с использованием методов коалесценции (реконструкции предка по произошедшим от него современным формам).

Возможность получения органических молекул в простой системе из газов,

типичных для ранней атмосферы Земли была показана в 1953 г. в эксперименте Миллера-Юри. Предложенная ими схема с некоторыми усовершенствованиями (например, добавление минеральных катализаторов – соединений железа и цинка, хелаторов) – позволяет получить углеводы, некоторые аминокислоты, глицерин и жирные кислоты, нуклеиновые основания и нуклеотиды и др. Далее, определены условия для спонтанной полимеризации аминокислот и нуклеотидов в небольшие цепочки. Поскольку полимеризация связана с дегидратацией, то полимеризации способствуют условия, позволяющие убрать избыток воды: высушивание или замерзание смесей, содержащих нужные мономеры.

Учитывая те оптимальные условия, которые должны были способствовать возникновению необходимых химических компонентов для зарождения жизни, наиболее вероятным представляется, что этот этап пребиотической эволюции проходил в зоне наземных геотермальных систем.

Критическим шагом для запуска настоящей биологической эволюции на основе дарвиновского отбора является появление первых репликаторов. На эту роль должна претендовать молекулы, или конгломерат молекул, которые могли бы катализировать собственную репликацию. Пока лучшим кандидатом на эту роль является молекула РНК. Гипотеза существования раннего мира, где жизнь была представлена исключительно самореплицирующимися молекулами РНК носит название «РНК-мира». Приводится следующий перечень аргументов в поддержку данной гипотезы:

1) Молекулы РНК способны к самокопированию по принципу комплементарности, то есть могут служить средством **хранения и передачи наследственной информации**. В настоящее время они играют данную роль у РНК вирусов.

2) Молекулы РНК могут формировать устойчивые вторичные и третичные структуры, и в таком виде выполнять роль как **структурных элементов**, так и **катализаторов** (рибозимов). В настоящее время такую роль играют рибосомные РНК, тРНК, самопроцессирующие интроны.

3) Нуклеозидтрифосфаты содержат макроэргические связи, служащие источником энергии для биохимических реакций (АТФ и др.).

4) Нуклеозиды входят в состав ряда сигнальных молекул, необходимых для включения сигнальных цепей и регуляции клеточной активности (цАМФ, цГМФ).

5) Нуклеозиды входят в состав важных компонентов дыхательных цепей (НАД, НАДФ).

6) Молекулы РНК служат матрицами для синтеза белков и регулируют процессы транскрипции и трансляции (мРНК, рРНК, тРНК регуляторные РНК).

7) Олигонуклеотиды РНК нужны для инициации репликации (фрагменты Оказаки).

8) Функциональные РНК молекулы (аптамеры, рибозимы) можно получать путем «эволюции в пробирке» (в бесклеточной системе), сочетая репликацию и отбор.

Ряд ученых считают, что РНК мир не мог все же существовать «в чистом виде», отстаивая идею о том, что уже в самом своем основании химические

системы, в которых зародилась жизнь должны были содержать жирные кислоты и образуемые ими «пузырьки» - компартменты, внутри которых происходила репликация молекул репликаторов, а также короткие пептиды, которые помогают стабилизировать и молекулы РНК, и мембраны, сложенные жирными кислотами.

Ранние репликаторы или самореплицирующиеся системы со временем усложнились, дополнившись молекулами ДНК в качестве средства хранения информации (для этого должны были возникнуть некоторые новые химические реакции для получения дезоксирибозы и для синтеза РНК на матрице ДНК), а также системой кодирования и синтеза белка – трансляции. Белки-ферменты, как известно, катализируют биохимические реакции намного эффективнее, чем рибозимы. Здесь предполагаются следующие этапы:

1) Аминокислотные цепочки образуются спонтанно вне связи с РНК. Эти цепочки могут взаимодействовать с молекулами РНК и действовать для них в роли стабилизаторов.

2) Возникают рибозимы, повышающие эффективность синтеза разнообразных аминокислот.

3) Возникают рибозимы, соединяющие аминокислоты в пептиды. Они выполняют роль мРНК, тРНК и рРНК (первый матричный синтез белка).

4) тРНК начинают приобретать специфичность в отношении аминокислот. Белки начинают приобретать определенные последовательности, закодированные в РНК. Появляются ферменты.

5) Отбор сохраняет последовательности РНК, кодирующие наиболее эффективные белки-катализаторы. Одна из реакций – превращение нуклеотидов в дезоксинуклеотиды.

6) ДНК замещает РНК как хранитель информации, а белки – как катализаторы.

Мембраны тоже прошли эволюцию: ранние мембраны были построены из жирных кислот. Они не включали в себя белки и были неустойчивыми в сравнении с настоящими липидными мембранами. Липиды и построенные из них мембраны возникли позднее. Они намного стабильнее, но и гораздо хуже проницаемы для гидрофильных соединений, поэтому может обеспечивать жизнь клетки только при условии присутствия в ней мембранных транспортных белков. В конце концов на основе трансмембранного переноса ионов сформировалась система для обеспечения синтеза АТФ, что сделало жизнь гораздо более автономной и независимой от внешних источников энергии (для пребиотической жизни таковыми могли быть тепло геотермальных источников, УФ, радиация и атмосферное электричество). Так появился последний общий предок всех современных клеточных организмов (**LUCA** – от англ. last universal cellular ancestor).

Архейский эон – соотносится с появлением первых описанных осадочных пород. На основании соотношения изотопов углерода ^{13}C и ^{14}C предполагается присутствие клеточной жизни в породах 3,8 млрд.л.н. Далее, в породах возрастом 3,5 млрд.л. найдены строматолиты – микробные сообщества, подобные которым существуют и сегодня в некоторых уголках мира (в частности, в Австралии).

Архейский эон занял примерно 1-1,5 млрд. лет, в течение которых жизнь была представлена исключительно прокариотами и их вирусами (вирусы как минимум не менее древни, чем клеточные организмы, учитывая разнообразие их систем репликации). В течение этого времени появилось все то невероятное разнообразие метаболических реакций и путей, которые известны в мире прокариот (бактерий и архей), обеспечиваемое таким же огромным разнообразием генов и ферментов. Особенно важным событием стало появление электрон-транспортной цепи и фотосинтеза. В архее появились сине-зеленые бактерии, освоившие кислородный фотосинтез. Они же научились также и обезвреживать кислород, присоединяя к нему протоны водорода – то есть осуществлять кислородное дыхание. Со временем появилось множество микроорганизмов, лишенных способности фотосинтезировать, но способных использовать кислород для дыхания.

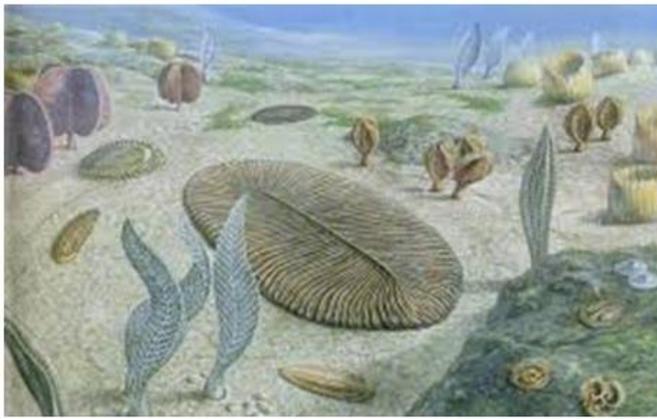
Протерозойский эон, начинающийся 2,5 млрд. лет н.э., знаменуется достижением достаточно высокой концентрации кислорода (была пройдена точка Пастера – концентрация кислорода в атмосфере, равная 1% от современной), запустившим сложные трансформации в биосфере Земли. Кислород из-за высокого окислительного потенциала является токсичным соединением. Даже в наших клетках, прошедших длительный путь адаптации к насыщенной кислородом атмосфере, постоянно возникает большое количество повреждений ДНК, белков и др. молекул, вызванных действием кислорода или его производных. Очевидно, что в то время, когда кислород впервые стал накапливаться в атмосфере, многие группы микроорганизмов вымерли, если не сумели адаптироваться. Более того, в этот период случилось сильное похолодание, заковавшее большую часть планеты в лед на многие десятки миллионов лет – **Гуронское оледенение**. Жизнь тогда сохранилась, вероятно, лишь в изолированных точках геотермальной активности Земли. Тем не менее, благодаря накоплению вулканических парниковых газов планета в конце концов снова оттаяла, а жизнь продолжила эволюционировать. Около 2 млрд. лет н.э. появляются первые **эукариоты**. Их особенности в сравнении с прокариотами включают:

- 1) Клетки в 10 раз больше по диаметру, и в 1000 раз больше по объему, в сравнении с клетками большинства прокариот.
- 2) Система внутриклеточных мембранных структур, включая ЭПР, ядро, аппарат Гольджи, лизосомы и т. д. (компартиментализация клеточных функций).
- 3) Наличие двумембранных органелл митохондрий для дыхания, а у некоторых – также хлоропластов для фотосинтеза.
- 4) Наличие ядра, внутри которого происходит транскрипция, но не трансляция, с двойной мембраной и системой пор.
- 5) Экзон-интронная структура генов, сплайсинг.
- 6) Линейные хромосомы.
- 7) Диплоидность, митоз
- 8) Цитоскелет (новые типы мобильности, упорядоченный транспорт молекул и мембранных везикул в определенные компартменты клетки).
- 9) Мейоз и половой процесс (упорядоченный генетический обмен).

10) Система эпигенетической разметки хроматина (метилирование Ц, модификация гистонов), обеспечивающая лабильную и устойчивую регуляцию экспрессии определенных групп генов.

Все эти инновации требуют объяснения. На сегодняшний день понятно, что многие из них объясняются образованием тесных симбиотических взаимоотношений разных организмов, соединившихся в конце концов в общем предке всех эукариот. Исходя их генного состава, предполагается, что центральную роль в этом симбиотическом комплексе играл организм из группы архей. Все те гены, которые у эукариот связаны с репликацией и другими матричными процессами (транскрипция, трансляция, репарация) – роднят их с археями. С другой стороны, мембраны эукариот организованы так же, как у бактерий. Митохондрии по ряду признаков определены как потомки альфа-протеобактерий. Наши интроны и теломеры могут быть следствием внедрения в хромосомы вирусной ДНК. Очень многие гены эукариот, задействованные в метаболизме и формировании цитоскелета роднят нас с дельта-протеобактериями. Не исключено, что представитель этой группы бактерий был еще одним участником того симбиотического комплекса, из которого в итоге сложился последний общий предок всех современных эукариот (**LECA**).

Промежуток 2-1 млрд.л.н. называют «скучным миллиардом» геологические породы меняются очень мало, и в эволюции жизни тоже не заметно каких-то сдвигов. Но надо понимать, что это время формирования всего разнообразия мира простейших эукариот, лишь часть которого представлена в сегодняшней биосфере. 1 миллиард лет назад начинают появляться первые многоклеточные организмы. На этом этапе это водоросли и грибы, причем вероятно, только водные. Кислород продолжал накапливаться, и в промежутке 800-650 млн.л.н. снова наступает эра Земли-снежка. Этот период получил название **криогенового периода**. Интересно, что к его концу приурочено появление первых многоклеточных животных, правда очень необычных. Эти животные были исключительно мягкотелыми, плоскими, их тело часто имело фрактальное строение и необычные формы симметрии (например, трехлучевая, или двухсторонняя, но с относительным смещением левой и правой сторон в полсегмента) (рисунок 20). Они, вероятно, усваивали питательные вещества и кислород из внешней среды через покровы тела, питаясь с устилавших морское дно бактериальных матов и в большинстве своем не были способны к активному передвижению. Наступивший в конце протерозоя этап, ознаменованный появлением этих странных животных называют **эдиакарским периодом**. Эти существа – все, или, вернее, почти все – вымерли к концу протерозойского эона. Предположительно, в этих же экосистемах обитали и те ранние примитивные формы животных, от которых происходят и современные животные. Большинство ученых считают, что в течение эдиакарского периода уже произошло обособление группы билатерально-симметричных животных и их разделение на линии, давшие начало первиноротым и вторичноротым.



Дикинсония (до 1 м)



Трибрахийд



Кимберелла



Чарния (до 2 м)

Рисунок 20 – примеры животных эдиакарского периода

Показаны отпечатки в ископаемых полородах и реконструкция фауны этого периода в виде рисунка (вверху слева)

1.17. Эволюция в фанерозойском зоне

Кембрийский взрыв – период быстрого формирования основных типов многоклеточных животных. Гипотезы, объясняющие ускорение эволюции форм жизни в кембрийском периоде. Формирование группы хордовых и первых позвоночных. Переход многоклеточных растений и животных в воздушную среду. Появление амфибий. Эволюция амниот и связанные с этим процессом ароморфозы. Дивергенция ранних рептилий. Происхождение птиц и млекопитающих. Массовые вымирания фанерозоя, их предполагаемые причины. Дрейф континентов и его роль в эволюции биоты фанерозоя. Вымирание динозавров и экспансия птиц и млекопитающих в кайнозойской эре.

К началу фанерозоя жизнь уже многократно в разных линиях (грибов, водорослей, животных) стала развиваться в направлении многоклеточности. Этому могло благоприятствовать обогащение среды доступными для развития биомассы продуцентов минеральных элементов, и, как следствие активации фотосинтеза, дальнейшее обогащение атмосферы кислородом. В течение первого периода фанерозоя – кембрийского периода в эволюции животных наблюдается необычайно быстрый рост сложности организации и разнообразия планов строения. Этот период породил все известное разнообразие типов животных (в том числе такие, как хордовые, членистоногие, моллюски). В разных эволюционных линиях независимо возникают наружные или внутренние твердые скелетные элементы, появляются разнообразные способы передвижения, комплексы органов нервной, пищеварительной, выделительной, кровеносной системы, органы чувств. Все эти события укладываются в первые примерно 30 миллионов лет фанерозоя. Поразительная плодовитость

эволюционного процесса этого периода отражена в выражении «кембрийский взрыв». Помимо благоприятствующих этому условий, предположительным ускоряющим фактором стала запущенная «гонка вооружений», связанная с появлением активных подвижных хищников.

Дальнейшая эволюция сопровождалась чередованием длительных периодов относительно устойчивого развития жизни и массовых вымираний, которые в основном и отделяют друг от друга разные периоды и эры (см. таблицы 8, 9, 10). В прошлой истории Земли насчитывают пять особенно крупных вымираний (рисунок 21) и еще ряд менее масштабных. Предположительно, причиной крупных вымираний являлись серьезные климатические перемены, вызываемые особенно мощными и продолжительными извержениями вулканов, либо падением на Землю очень крупных космических объектов (астероидов). Такие события происходят с периодичностью в несколько десятков-сотен миллионов лет.

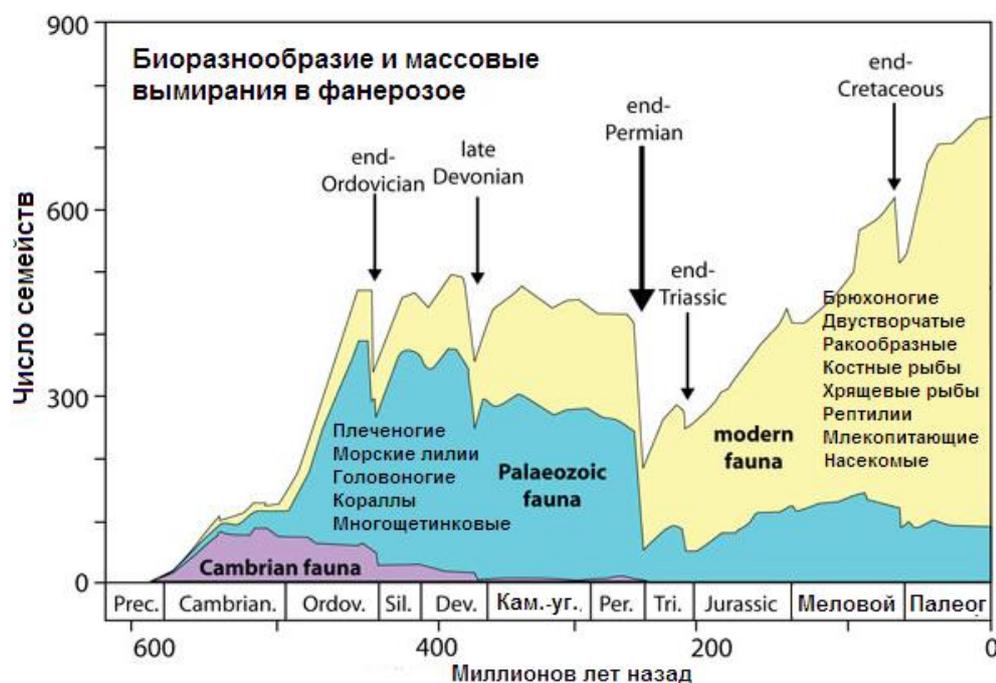


Рисунок 20 – Массовые вымирания фанерозойского эона и динамика разнообразия (выраженное числом семейств среди животных)

Следы мощного вулканизма на Земле представлены вулканическими траппами. Так, вымирание на рубеже палеозойской и мезозойской эры 252 млн.л.н. совпадает по времени с образованием Сибирских траппов, занимающих площадь в миллионы квадратных километров. Вулканическая активность, сформировавшая их, длилась не одну сотню тысяч лет. Указанное вымирание привело к потере 96% существовавшего видового разнообразия фауны того времени, а для выхода уровня биоразнообразия до прежних значений после этого вымирания потребовались десятки миллионов лет.

Таблица 8 – Эволюционные события палеозойской эры

Период	Основные события
Кембрийский 539-485 млн.л.н.	Появляется огромное разнообразие типов многоклеточных животных, в т.ч. с твердыми скелетами, из которых часть вымирают в этом же периоде, а часть соответствуют современным типам, включая губок, кишечнополостных (кораллы), червей, членистоногих, моллюсков, иглокожих, хордовых. Разнообразие грибов и талломных водорослей.
Ордовикский 485-443 млн.л.н.	Расцвет кишечнополостных, губок, мшанок, иглокожих, членистоногих (особенно успешны трилобиты), появление бесчелюстных позвоночных, всех классов моллюсков, появление наземных споровых растений, позднее первых наземных беспозвоночных, в т.ч. насекомых. Завершается вымиранием около 60% форм , включая прежде процветающие группы (моллюски, иглокожие и др.).
Силурийский 443-419 млн.л.н.	Появляются хрящевые и костные рыбы, класс акантод (вымерли в пермском периоде), панцирные рыбы (исчезли к концу девона). Распространение сосудистых растений, высших грибов. Наиболее интенсивная эволюция – у морских побережий. Рост разнообразия наземных членистоногих.
Девонский 419-359 млн.л.н.	Разделение лучеперых и лопастеперых рыб, появление первых амфибий, рост их разнообразия и габаритов. Появление древовидных форм среди плаунов, хвощей, папоротников (параллельная эволюция). Завершается вымиранием около 50% разнообразия . В том числе почти всех бесчелюстных позвоночных.
Каменноугольный 359-298 млн.л.н.	Более холодный и сухой климат. Необычайно высокое содержание кислорода в атмосфере. Формирование лесов (древесные хвощи, плауны, папоротники). Расцвет амфибий, членистоногих (гигантские формы летающих насекомых). В водных экосистемах процветание хрящевых рыб (акул). Появление первых амниот. Разделение их на ветви заврапсид (рептилий и, в будущем, птиц) и синапсид (в будущем, млекопитающих). Появление голосеменных растений. Возникновение симбиоза растений с насекомыми как опылителями.
Пермский 298-252 млн.л.н.	Образование Пангеи. Потепление. Быстрый расцвет синапсид. Расцвет семенных папоротников и голосеменных растений. Завершается вымиранием с потерей около 96% разнообразия . В том числе большинства синапсидных амниот. Исчезли трилобиты. Вымерли древовидные плауны, хвощи, папоротники.

Другое сопоставимое по масштабу вымирание (около 70% потерянного видового разнообразия) отделяет мезозойскую эру (известную как «эра динозавров») и кайнозойскую эру («эра птиц и млекопитающих»). С ним во времени совпадает, во-первых, образование гигантского кратера (Чиксулуб, диаметр 180 км, глубина 20 км), ставшего следствием падения астероида, диаметром около 10 км, в районе Юго-Восточного побережья Мексики, а во-вторых – образование вулканических траппов на Индийской литосферной плите. Свидетельством падения астероида послужило образование в осадочных породах этого периода избыточного количества иридия, заметно превышающего его содержание в земной коре, но обычное для некоторых космических тел солнечной системы.

Таблица 9 – Эволюционные события мезозойской эры

Период	Основные события
Триасовый 252-201 млн.л.н.	Потепление и иссушение климата, появление пустынь. Вымирание почти всех синапсид (кроме некоторых мелких форм), начало расцвета заврапсид, появление первых динозавров. Вымирание семенных папоротников, расцвет голосеменных, появление хвойных. Появление примитивных млекопитающих. Появление цветковых растений.
Юрский 201-145 млн.л.н.	Раскол Пангеи: отделение Лавразии (Северная Америка + Евразия) от Гондваны (все остальные континенты). Отделение Африки от Антарктиды. Высокая температура на всей планете, высокий уровень углекислого газа в атмосфере, слабо выраженная сезонность. Появление все более крупных динозавров. Динозавры возможно частично теплокровные. Появление сумчатых и плацентарных млекопитающих (разделились около 165 млн.л.н.). Млекопитающие – в основном мелкие ночные животные. Появление птиц из ветви динозавров группы завроподы (от небольших видов, возможно приспособленных к жизни на деревьях).
Меловой 145-66 млн.л.н.	Дальнейшее расхождение континентальных плит. Отделение Южной Америки от Африки. Отделение Мадагаскара. Расцвет цветковых растений, вымирание большинства голосеменных, расцвет социальных насекомых-опылителей, диверсификация птиц, плацентарных. Постепенное похолодание. Завершился массовым вымиранием вымирание (70 % разнообразия) , включая всех динозавров, аммонитов (раковинные головоногие моллюски).

Таблица 10 – Эволюционные события кайнозойской эры

Период	Основные события
Палеогеновый 66-23 млн.л.н.	Быстрый рост разнообразия (адаптивная радиация) и габаритов млекопитающих, птиц. Формируются все современные отряды. Начало замерзания Антарктиды. Завершается массовым вымиранием (до 15 % разнообразия).
Неогеновый 23-2,6 млн.л.н.	Сформировалась современная география, климат стал близок к современному, образовалась полярная шапка Арктики (установился ледниковый период). Возникновение всех современных семейств среди млекопитающих и птиц. Эволюция человекообразных обезьян, появление австралопитеков.
Антропогенный 2,6-0,0 млн.л.н.	Появление рода <i>Ното</i> , формирование разнообразия, а затем вымирание всех видов рода, кроме <i>Ното sapiens</i>

1.18. Антропогенез

Методы изучения антропогенеза (палеонтологический, археологический, молекулярно-генетический, лингвистический). Основные этапы антропогенеза. Факторы, определившие становление специфических особенностей современного человека. Роль труда и социальных факторов, естественного и полового отбора в становлении современного человека. Возникновение человечества как закономерный этап развития живого по пути морфо-физиологического прогресса. Расы и пути их формирования. Особенности

современного этапа эволюции человека. Значение эволюционного подхода при решении проблем медицины и биотехнологии.

Вопросы, касающиеся особенностей современного человека как вида (сводка наиболее общих из них приведена в таблице 11) и его становления в эволюции лежат в сфере интересов науки антропологии.

Для изучения этих вопросов используются разнообразные подходы, включающие: палеонтологию, археологию, сравнительную анатомию, сравнительную психологию, этологию, биоинформатический анализ последовательностей ДНК и белков, распределения полиморфизмов в человеческих популяциях.

Таблица 11 – Общие особенности вида *Homo sapiens*

Группы признаков	Частные особенности
Анатомические признаки	<p>Строение таза, позвоночника, грудной клетки, стопы – адаптации к бипедальности.</p> <p>Удлиненные нижние конечности – адаптация к перемещениям на большие дистанции, к бегу.</p> <p>Строение кисти – адаптация к орудийной деятельности.</p> <p>Большой размер мозга (в 3,5 раза больше, чем у шимпанзе).</p> <p>Маленькие челюсти и зубы – в связи с употреблением мягкой пищи.</p> <p>Особенности костей и мышц, связанные с членораздельной речью.</p> <p>Редукция шерстяного покрова, увеличенное количество потовых желез – адаптация к жизни в саванне.</p>
Психика и интеллект	<p>Разнообразие эмоций и их проявлений,</p> <p>Устойчивые привязанности (семья, дружба, родина и др.),</p> <p>Эмпатия,</p> <p>Сокращение инстинктивной (наследственной) составляющей, повышение вклада среды (воспитания) в формирование особенностей психики и поведения,</p> <p>Рефлексивность (самосознание, самооценка),</p> <p>Мышление за рамками «здесь» и «сейчас»,</p> <p>Целеустремленность, планирование, воля,</p> <p>Креативность и интеллект – умение и стремление находить новые решения для новых задач.</p> <p>Иррациональность – стремление к деятельности, не имеющей явного утилитарного назначения (игра, творчество, путешествия и др.),</p>
Поведение	<p>Бипедальность,</p> <p>Язык, речь, письменность,</p> <p>Просоциальность (альтруизм),</p> <p>Разделение труда,</p> <p>Целенаправленное взаимообучение,</p> <p>Инструментальная культура (орудия, огонь и т.д.),</p> <p>Приспособление среды к себе, а не только себя к среде,</p> <p>Двуродительская забота о потомстве, семья,</p> <p>Конформизм (адаптация собственного поведения к социальным нормам и правилам).</p> <p>Существование сложной «духовной» культуры, поддерживаемой не за счет генетических механизмов</p>

В настоящее время люди представлены единственным биологическим видом, систематическое положение которого можно описать следующим образом: класс млекопитающие, отряд приматы, надсемейство узконосые, семейство гоминиды (включающее также 3 вида орангутанов, 2 вида горилл и два вида шимпанзе), триба гоминини (эта триба образована кладой, включающей два вида шимпанзе, *Homo sapiens* и все вымершие виды, возникшие в этих ветвях позднее точки их дивергенции). Палеонтология позволила составить представление о достаточно ветвистом кусте гоминин, существовавших (и сосуществовавших) в прошлом (рисунок 22). Сопоставление хронологии ископаемых остатков указывает на то, что в истории этой группы наблюдалась общая для всего живого тенденция адаптивной радиации – расхождения по экологическим нишам. Также мы можем отследить, как одни группы оказывались более успешными, увеличивая численность и расселяясь на новые территории, а другие оставались малочисленными и в конце концов исчезали.

На основании молекулярных часов было установлено, что последний общий предок человека и шимпанзе жил около 7 миллионов лет назад (хотя некоторые источники могут указывать от 5 до 10 млн.л.н.). Этот вид приматов предположительно имел клыки меньшего размера, чем у шимпанзе, но большего, чем у человека (предполагается, что это следствие разных векторов действия полового отбора в соответствующих ветвях эволюции). В целом, конечно, анатомия человека менялась за прошедшее время сильнее, чем шимпанзе. Именно мы, люди, в большей степени попали под влияние движущего отбора, существенно изменив занимаемую экологическую нишу.

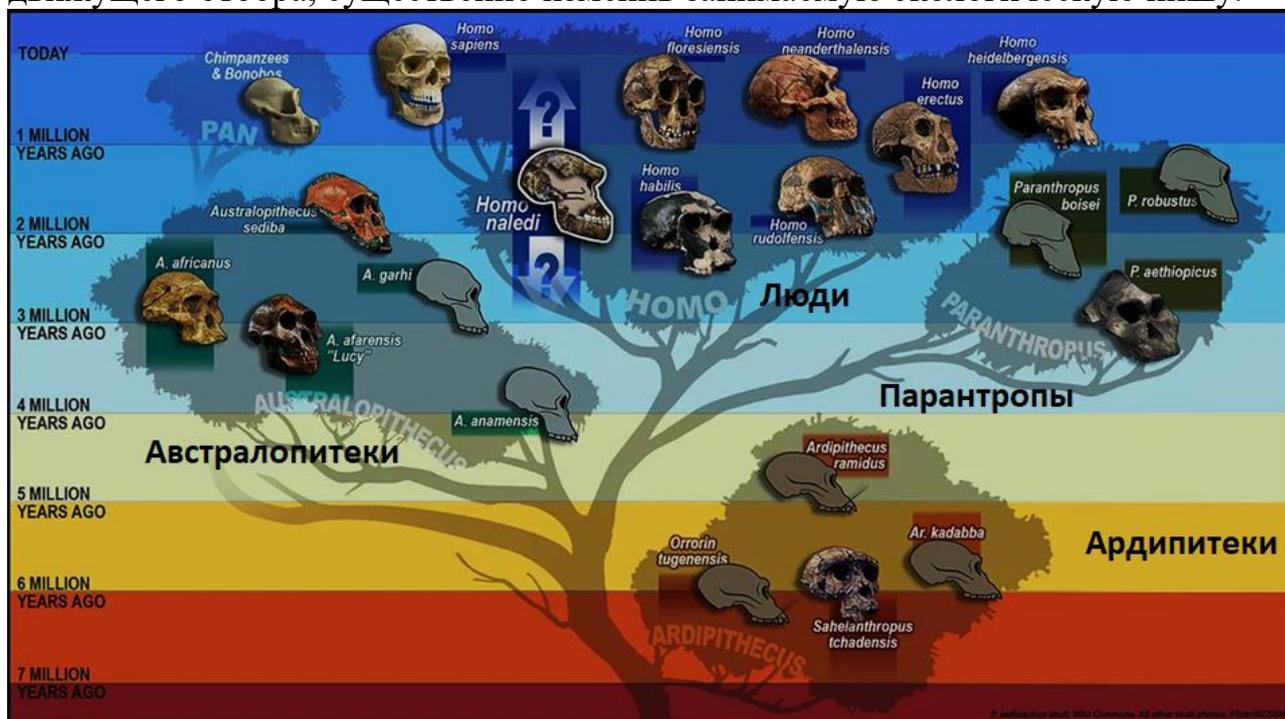


Рисунок 22 – Клада Hominini. Все показанные на схеме виды, кроме человека разумного (*Homo sapiens*) и шимпанзе (*Pan*) являются вымершими.

К сожалению, многое остается не вполне ясным. В частности, остается

множество вопросов о том, какие из более ранних видов (австралопитеков) в действительности дали начало каким-то более поздним видам (представителям рода *Номо*), и в каких отношениях разные обнаруженные популяции древних людей находятся друг к другу. К сожалению, анализ ДНК возможен только для образцов, не превышающих по возрасту несколько десятков тысяч лет. Поэтому выводы приходится делать только на основании сходств и различий анатомии, которые при этом вполне могут ввести в заблуждение. Достаточно вспомнить, как сильно различаются люди по пропорциям, росту и т.д. даже в пределах одного только нашего вида.

Рисунок 23 отражает время, которому соответствуют известные палеонтологам находки ископаемых остатков представителей разных видов гоминин. Самых ранних представителей нашей ветви в настоящее время называют ардипитеками (период их существования 7-4 млн л.н). Впоследствии появляется группа видов, представляющая род австралопитеков, которые дивергировали на ветвь массивных австралопитеков (парантропов) и грацильных австралопитеков. Парантропы эволюционировали как саванные приматы, специализирующиеся на грубой растительной пище. Именно поэтому у этого вида эволюция пошла по пути усиления челюстей, увеличения массивности и сокращения объема черепной коробки и увеличения размера зубов. Парантропы представляют одну из тупиковых ветвей среди древних гоминин. Род *Номо* произошел от какого-то из видов грацильных австралопитеков. В этом роде со временем возник букет видов, расселившихся на разных территориях.

Timeline of hominin evolution

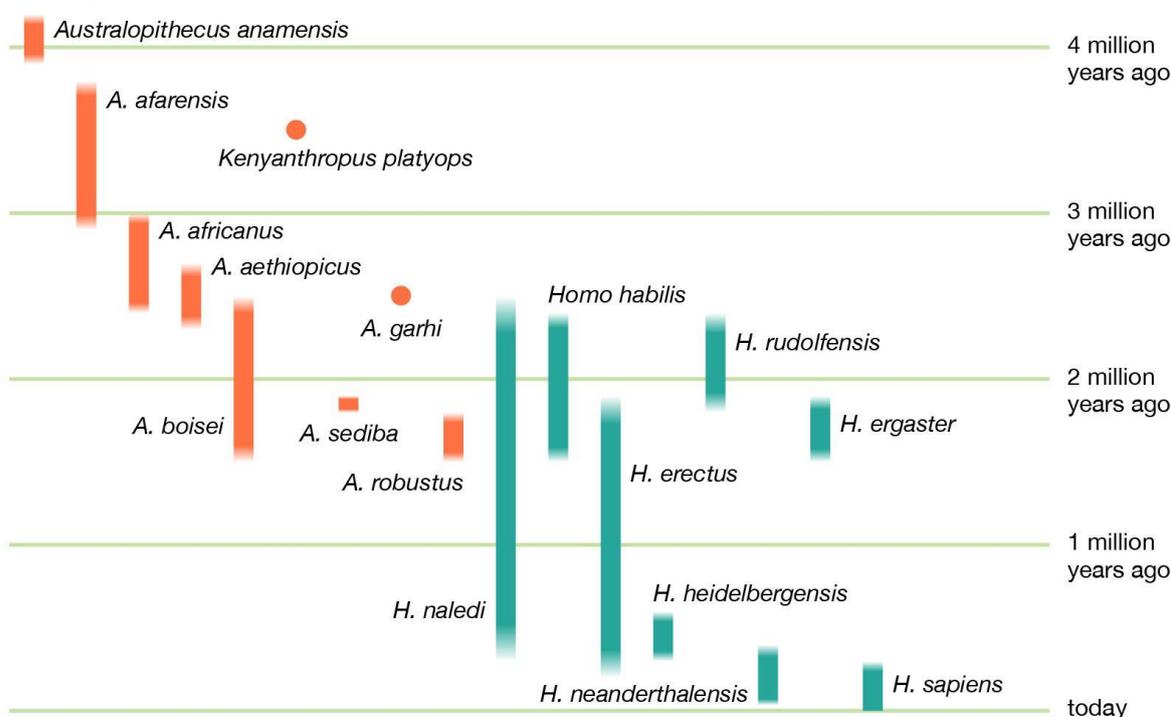


Рисунок 23 – Время существования разных видов гоминин (австралопитеков и людей). Красным цветом отмечены австралопитеки, голубым – представители рода *Номо*.

В таблице 12 приведено описание основных существовавших в

эволюционной истории групп человеческой ветви гоминин в примерном соответствии с хронологической последовательностью. Цель этой таблицы – показать последовательность развития того комплекса признаков, которые свойственны нашему виду, поэтому парантропы в ней отсутствуют.

Таблица 12 – Основные характеристики групп стволовой линии человека

Группа	Время сущ.	Характеристики
Ардипитеки	7-4 млн.л.н.	Обитали в Африке. Рост до 1,2 м. Пропорции головы типичные для обезьян. Размер мозга около 300 мл. Ступни с отведенным большим пальцем (лазали по деревьям), тазобедренный сустав изменен, указывая на регулярное использование прямохождения.
Австралопитеки	4-2 млн.л.н.	Рост до 1,2 м. Пропорции головы типичные для обезьян. Размер мозга до 500 мл. Ступня с типичной для человека ступней. Стабильно бипедальное передвижение. В рационе увеличилось количество корней и мяса. Вероятно падальщики (клептопаразиты?). Единичные грубые каменные орудия (3 млн.л.н.)
Человек умелый (<i>H. habilis</i>)	2,6-1,5 млн.л.н.	Рост до 1,2 м. Пропорции головы типичные для обезьян. Размер мозга до 700 мл. (одновременно уменьшились челюсти). Укоротились верхние конечности. Регулярное изготовление орудий. Заметно увеличилась доля мяса в рационе. Падальщики и охотники (?).
Человек трудящийся (<i>H. ergaster</i>) Человек прямоходящий (<i>H. erectus</i>),	1,8-0,2 млн.л.н.	Рост до 1,7 м. Впервые расселение из Африки (в Азию, на Индонезийские острова с 1,5 млн.л.н.). Размер мозга до 1000-1200 мл. Дальнейшее изменение пропорций челюстей и черепной коробки. Увеличилась длина ног. Изменилась кисть. Вероятно редуцировался шерстяной покров. Адаптации к бегу и ходьбе на дальние дистанции. Разнообразные орудия для охоты и др. Использование огня (обогрев, защита?).
Человек гейдельбергский (<i>H. heidelbergensis</i>)	0,8-0,2 млн.л.н.	Рост до 1,7 м. Обитали в Африке и за ее пределами (в т.ч. в Европе). Размер мозга до 1400 мл. Регулярное использование огня (в т.ч. для приготовления пищи). Строительство временных жилищ из деревянных палок и костей мамонтов. Сложно обработанные и составные орудия. Использование элементов эстетики (орнаменты, пигменты). Предположительно, использование речи в коммуникации.
Неандертальцы Денисовцы	200-40 тыс.л.н. (Евразия)	Рост до 1,7 м. Размер мозга до 1800 мл. Сложная культура. Охотники на крупных животных (использование копий). Одежда, обувь, инструменты для шитья. Присутствуют некоторые элементы эстетики, ритуалы захоронения мертвых. Обитали небольшими группами (до 50 чел.), состоящими из близких родственников.
Человек разумный (<i>H. sapiens</i>)	от 300 тыс.л.н. по наст.вр. (появился в Африке)	Рост до 1,7 м. Размер мозга до 1800 мл. Сложная разнообразная культура. Около 100 тыс.л.н. начали расселяться из Африки. Вплоть до 50 тыс. л.н. продолжали истончаться черты лица, предположительно, это связано с отбором на снижение агрессивности по мере возрастания размеров групп и роли социальности (гипотеза самоодомашнивания).

На протяжении эволюции человеческой линии гоминин ясно прослеживается неуклонное и ускоряющееся со временем увеличение размера мозга (рисунок 24). Очевидно, это происходило при содействии постоянно действующего движущего отбора. Параллельно мы наблюдаем и другие изменения анатомии и способа существования, которые также направляются силой отбора. Отбор – это всегда сила, обусловленная какими-то взаимодействиями организма с теми или иными компонентами среды.

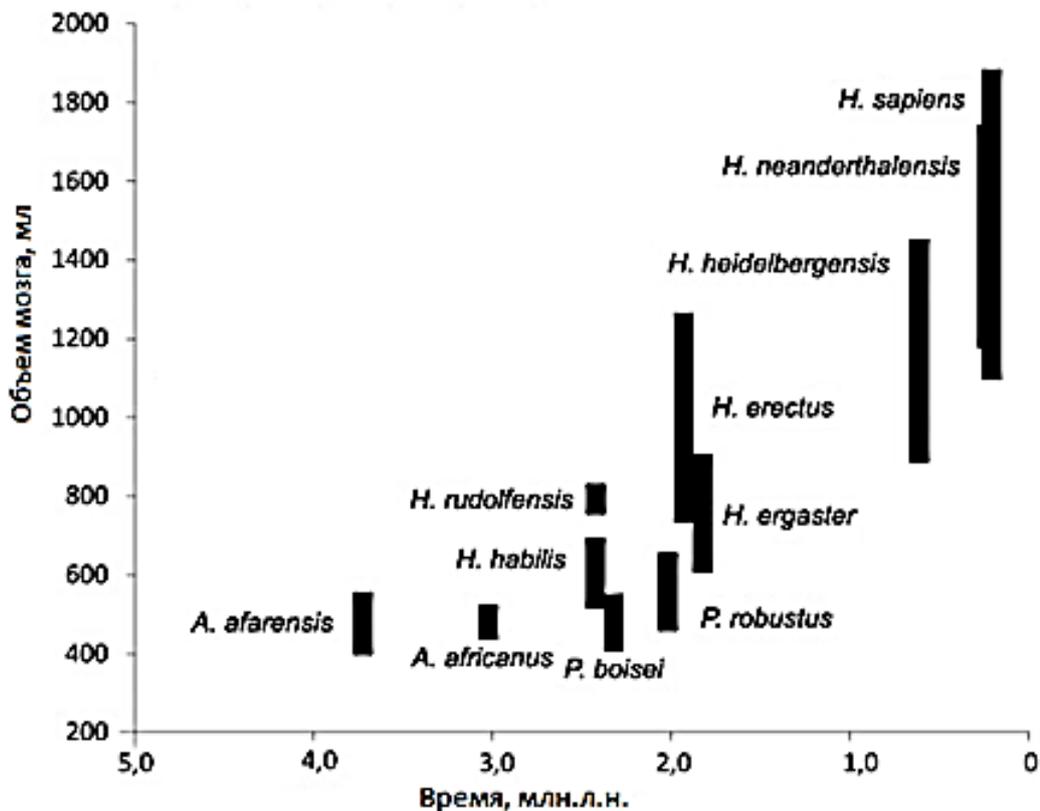


Рисунок 23 – Изменение размера мозга в эволюции гоминин.
(буквой А. обозначены австралопитеки, Н – представители рода *Номо*, Р. – парантропы.)

Совокупность взаимодействий, сделавшим человека тем, каков он есть представлена схемой на рисунке 25. Эти взаимодействия связаны с влиянием на человека и индивидуального отбора на выживание (в контексте взаимодействий я-природа), и полового отбора (в контексте взаимодействия я-ты, конкурируя за полового партнера), и группового отбора (в контексте взаимодействий мы-природа, и, в особенности, в контексте взаимодействий мы-они), и социального отбора, который в случае человека основывается на целенаправленном поддержании культурно закреплённых норм. Взаимная поддержка и наказание – это те способы, при помощи которых социум формирует желательное поведение своих членов. Но если человек оказывается «неподдающимся воспитанию», он вероятнее всего в большинстве случаев исключался из социума, либо бывал просто убит, и не мог продолжить свой род. Собственно, этот механизм и сейчас работает в виде тюрем.

С другой стороны, целый ряд качеств может выделить человека в социуме, помогая ему заслужить высокий социальный статус. Эти качества (и генетические изменения, позволяющие развить такие качества), очевидно, должны были поддерживаться отбором. Эта логика помогает понять, как культура и мозг могли развиваться во взаимосвязи и взаимозависимости по механизму положительной обратной связи. Вероятно поэтому мы наблюдаем экспоненциальный рост мозга у человека в течение последних трех миллионов лет: мозг увеличивался примерно в 1,5 раза за каждый миллион лет.



Сравнительная геномика позволяет отыскивать те изменения в геноме человека, которые стоят за формированием наших видоспецифических особенностей анатомии и психики (выше в теме 6.2 мы говорили о HAR областях). В настоящее время существует и возможность экспериментальной проверки сделанных таким образом предположений с использованием тех или иных модельных систем: можно получать животных (например, мышей) с определенными изменениями в геноме, или органоиды – искусственные миниорганы (например, органоиды мозга). В человеческой эволюционной истории появилось несколько сотен новых генов, уникальных для нашего вида, большая часть которых имеют отношение к развитию мозга. В основном они появились посредством дупликаций. Однако интересно то, что подавляющая часть изменений генома, причастных к нашей эволюции (97%) затрагивают не белок кодирующие последовательности, а регуляторные области. Часть таких изменений представляет собой встраивание новых мобильных элементов.

Эволюция человека продолжалась и после того, как сформировались характерные черты его анатомии. В генетике и признаках людей разных популяций отражена история столкновения человека с различными новыми факторами среды, причем во многих случаях эти изменения были вызваны собственно деятельностью самого же человека. Ученые отслеживают, например, те изменения в генах, связанных с метаболизмом и иммунной системой, которые отбор сформировал в связи с переходом от образа жизни кочующих охотников –собираателей к сельскому хозяйству. Эта перемена повлекла за собой формирование поселков, а затем и городов с большой

численностью и плотностью населения. Как известно, подобные условия благоприятствуют распространению инфекций. Инфекции переносились на людей от домашних животных и мышей, поселившихся рядом с людьми. Люди научились пить молоко во взрослом возрасте. Рацион стал менее разнообразным, жизнь стала более предсказуемой.

Изучение эволюционных аспектов развития человека имеет в том числе и практический интерес. Эволюционная теория помогает понять причины повышенной (в сравнении с другими родственными видами) предрасположенности людей к ряду заболеваний – например, заболеваний аутоиммунной природы, болезней суставов, нарушений психики, онкологий. К примеру, можно рассматривать следующий перечень объяснительных гипотез:

1. Среда человека меняется слишком быстро, и организм не успевает приобрести необходимые эволюционные изменения для адаптации.

2. Отбор эффективно адаптирует гены только в пределах репродуктивно активного возраста, а те генетические варианты, которые вызывают проблемы после прекращения репродукции не подвергаются негативному отбору.

3. Благодаря социальной поддержке и медицине отрицательный отбор не может действовать достаточно эффективно против вредных мутаций и это приводит к накоплению генетического груза в популяции.

4. Некоторые варианты генов имеют неоднозначное влияние – полезное проявление в одних контекстах, но вредное в других (половой отбор против естественного отбора и т.п.), так что они сохраняются балансирующим отбором.

5. Некоторые варианты генов могут быть полезными в одних комбинациях с другими генами, но вредными в других (проявление эпистаза), так что они тоже могут сохраняться балансирующим отбором.

2. ПРАКТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

Практическая часть изучения дисциплины включает в себя 8 занятий.
Примерная тематика практических занятий:

Практическое занятие 1. Этапы становления эволюционной теории.

Практическое занятие 2. Синтетическая теория эволюции (СТЭ).
Моделирование микроэволюционного процесса.

Практическое занятие 3. Генетическая и надгенетическая изменчивость.
Помехоустойчивость и пластичность биологических систем.

Практическое занятие 4. Онтогенетические аспекты эволюции.
Молекулярно-генетические основы эволюционных инноваций.

Практическое занятие 5. Вид и видообразование.

Практическое занятие 6. Филогенетика. Методы эволюционной биологии.

Практическое занятие 7. Экологические аспекты эволюции.
Закономерности макроэволюции.

Практическое занятие 8. Геохронология. Антропогенез.

При подготовке к практическим занятиям рекомендовано прочтение в рамках домашних заданий материалов, основанных на научно-исследовательских публикациях, изучение материала лекций, а также решение задач. Все рекомендованные материалы для подготовки к каждому занятию представлены на образовательном портале. Часть заданий для домашней подготовки предусматривает предоставление письменных отчетов на образовательном портале и оценивается отметкой, которая далее входит в расчет рейтинговой отметки. Практические занятия включают в себя обсуждение прочитанных материалов, обсуждение теоретических вопросов по теме занятия, решение и разбор задач, диспуты по дискуссионным вопросам.

2.1. Примерное содержание практических занятий

Практическое занятие 1

Тема: этапы становления эволюционной теории

Содержание темы

1. Предмет и ключевые вопросы эволюционной биологии. Основные группы используемых методов. Фундаментальное и прикладное значение исследований в области теории эволюции.

2. Развитие эволюционных взглядов в XVII- XVIII в. и первой половине XIX в. Представления об онтогенезе (преформизм и эпигенез) и об эволюционном развитии органического мира (креационизм и трансформизм).

3. Предпосылки, основные положения и оценка первой эволюционной теории Ж. Б. Ламарка.

4. Оппозиция Кювье по отношению к трансформизму (в лице Сент-Иллера). Теория катастроф Кювье. Понятие Кювье о корреляциях.

5. Предпосылки, основные положения и оценка эволюционной теории Дарвина. Комментарии и объяснения Ч. Дарвина по поводу некоторых проблемных вопросов теории эволюции посредством естественного отбора.

6. Развитие эволюционных идей во второй половине XIX в. – начале XX в. Ключевые различия между номогенетической (неоламаркистской) и селектогенетической (неодарвинистской) концепциями, между градуализмом и сальтационизмом.

Терминологический словарь

биологическая эволюция	неодарвинизм (селектогенетическая теория)
борьба за существование	неоламаркизм (номогенетическая теория)
вейсмановский барьер	отбор (естественный, искусственный)
градуализм	сальтационизм
изменчивость (групповая, индивидуальная)	трансформизм
креационизм (деизм, теизм)	теория катастроф
научная теория	теория пангенезиса

Вопросы для размышления и самоконтроля

1. Какие представления о происхождении живой природы существовали в древности? Чем схожи и чем различаются концепции теизма и деизма?

2. Когда впервые были высказаны идеи последовательного (эволюционного) развития живой природы. Назовите наиболее ярких представителей концепции трансформизма. Почему на этом этапе речь не идет о появлении теории эволюции?

3. В чем заключается прогрессивность учения Ламарка? Какие главные направления в эволюции выделял Ламарк? Какие законы лежат в основе эволюционного процесса, согласно его теории?

4. На основании каких наблюдений Ж. Кювье отрицал изменимость видов? Что должна была объяснить предложенная им теория катастроф?

5. В чем можно обнаружить сходства в теоретических построениях Ламарка и Дарвина? В чем состоят основные различия?

6. Какие факторы Дарвин считал определяющими для процесса эволюции? В чем различие между теориями Ламарка и Дарвина в понимании природы и направленности наследуемой изменчивости?

7. Что Дарвин подразумевал под “борьбой за существование”? Как эта концепция приводит к формулировке понятия о “естественном отборе”?

8. Какие формы изменчивости выделял Дарвин? Что он подразумевал под коррелятивной изменчивостью и какую роль отводил ей в эволюции? (см. главу 2 «Происхождения видов» Ч. Дарвина).

9. Почему, с точки зрения Дарвина, естественный отбор действует с гораздо большей эффективностью, чем искусственный? (см. главу 4 «Происхождения видов» Ч. Дарвина.)

10. Дарвин говорил об относительности приспособительного значения любой адаптации. Как вы это понимаете?

11. Как бы вы обосновали тезис о градуалистичности (постепенности) эволюционных изменений в живой природе? Почему этот тезис оспаривался некоторыми современниками Дарвина? Какими контраргументами оперировал Дарвин?

12. Каким образом теория Дарвина отвечает на аргументы Кювье?

13. Как Дарвин объясняет существование «бесполезных» признаков, таких как вторичные половые признаки (например, хвост павлина), альтруизм и т.п.?

14. Что и каким образом объясняла гипотеза пангенезиса Дарвина? Какую гипотезу противопоставил ей Вейсман? Какие опыты по доказательству или опровержению наследования приобретенных признаков проводились в конце XIX-начале XX вв.?

15. Назовите представителей неоламаркизма и неodarвинизма. В чем заключалось отличие данных концепций от исходных теорий Ламарка и Дарвина?

Задания

1. Выпишите 3-4 сходства между эволюционными теориями Ламарка и Дарвина, а затем 3-4 различия между этими теориями.

2. Прочитайте главы 6-12 книги Дарвина «Происхождение видов». Выпишите вопросы, которые обсуждаются автором и ответы, которые он предлагает. Как вы можете оценить эти ответы, исходя из собственного знания современной биологии?

Практическое занятие 2

Тема: Синтетическая теория эволюции (СТЭ). Моделирование микроэволюционного процесса

Содержание темы

1. Характеристика популяции как элементарной единицы эволюции. Понятия генофонда, гетерогенности и полиморфизма популяции.

2. Понятие элементарного явления в микроэволюционном процессе. Связь этого понятия с законом Харди-Вайнберга.

3. Понятие о необходимых (наследственная изменчивость, отбор) и дополнительных (дрейф генов, поток генов, изоляция, горизонтальный перенос, генный драйв) факторах эволюции. Их значение как движущей и направляющей силы эволюционных процессов.

4. Классификация форм изменчивости в СТЭ (модификационная и генетическая изменчивость). Соотносимость этой классификации с классификацией Дарвина (определенная, неопределенная изменчивость).

5. Генетическая изменчивость как поставщик элементарного материала эволюции. Формы генетической изменчивости (мутационная, комбинативная, горизонтальный перенос генов).

6. Определение естественного отбора в СТЭ. Классификации форм естественного отбора (стабилизирующий, направленный, дизруптивный). Механизм эволюции количественных признаков при содействии естественного отбора. Примеры.

7. Балансирующий отбор. Специфическое отличие динамики генофонда при балансирующем отборе. Условия, благоприятствующие данной форме отбора. Частные случаи и примеры (частотно-зависимый отбор, отбор в неоднородной среде, преимущество гетерозигот).

8. Математическое моделирование микроэволюционного процесса. Понятия абсолютной и относительной приспособленности генотипа, коэффициента отбора. Вклад других параметров, влияющих на динамику генофонда популяции (размер популяции, демографический состав, частота мутаций, поток генов и др.).

Терминологический словарь

адаптация	норма реакции
адаптивный ландшафт	пластичность фенотипа
генетическая изменчивость	популяционные волны
генетический драйв	популяция
генотип	поток генов
генофонд	приспособленность (абсолютная, относительная)
гетерогенность популяции	рекомбинация
горизонтальный перенос генов	фенотип
дрейф генов	фиксация аллеля
естественный отбор (стабилизирующий, направленный, дизруптивный)	элементарная единица эволюции
закон Харди-Вайнберга	элементарное явление эволюции
коэффициент селекции	элементарный материал эволюции
макроэволюция	элиминация аллеля
микроэволюция	эффект бутылочного горлышка
мутация	эффект основателя

Вопросы для размышления и самоконтроля

1. Какие достижения биологии начала XX в. сыграли определяющую роль в становлении СТЭ? Назовите наиболее значимых ученых, участвовавших в становлении СТЭ.
2. Что принимается в СТЭ за элементарную единицу эволюции, элементарное явление эволюции, элементарный материал эволюции, элементарные факторы эволюции?
3. Как соотносятся между собой естественный отбор и дрейф генов? Какую роль играют численность популяции, миграции, изоляция в определении эволюционной судьбы новых аллелей?
4. Объясните понятия и приведите примеры действия «эффекта основателя» и «эффекта бутылочного горлышка».
5. Что представляет собой модель адаптивного ландшафта? Как в этой модели можно отобразить эволюционную динамику, действие разных движущих факторов эволюции?
6. Что служит причиной «адаптивного конфликта»? Какие следствия могут вытекать из наличия адаптивного конфликта? Приведите примеры адаптивного компромисса.
7. Может ли отбор (в отсутствие новых мутаций) привести к появлению особей с новыми признаками фенотипа (не встречавшимися в популяции до отбора)? Каким образом реализуется творческая роль отбора?
8. Почему простые математические модели часто не позволяют получить хорошее предсказание микроэволюционного процесса в реальных популяциях?
9. Как можно объяснить необычайно быстрые изменения в фенотипах собак (они все происходят от волков, одомашненных около 30000 лет назад) по сравнению со скоростью изменений фенотипов животных в природе?
10. На какие параметры эволюционного процесса и каким именно образом влияют значения абсолютной и относительной приспособленности? Какова зависимость между величиной коэффициента отбора и скоростью фиксации/элиминации аллелей.

Задания

Решите задачи 1.1-1.4 из сборника задач в этом ЭУМК.

Практическое занятие 3

Тема: Генетическая и надгенетическая изменчивость.

Помехоустойчивость и пластичность биологических систем

Содержание темы

1. Понятие о конститутивных и факультативных компонентах наследственности в ядре и в цитоплазме.

2. Типы мутаций, механизмы их возникновения и эволюционное значение. Спонтанный и индуцированный мутагенез. Роль мобильных элементов в генетической изменчивости.

3. Роль рекомбинации и полового процесса в реализации изменчивости и в сохранении популяционного генофонда.

4. Механизмы контроля изменчивости генотипа и фенотипа в живых клетках и организмах. Эволюционные следствия наличия таких механизмов.

5. Надгенетические формы наследственности и изменчивости, их эволюционное значение. Механизмы эпигенетической регуляции, изменчивости и наследственности.

6. Организация биологических систем и физическая основа их помехоустойчивости (обратные связи, модульность, иерархичность, избыточность, буферизация и др.). Значение механизмов помехоустойчивости в эволюционном процессе.

Терминологический словарь

адаптивный мутагенез	пенетрантность мутации
генетический код	полиплоидия
генные сети	помехоустойчивость
гомеорез	порог Эйгена (пороговая допустимая частота мутаций)
гомеостаз	саморегуляция
делеции	сдвиг рамки считывания
дубликации	биологическая система
избыточность в системе	скрытая изменчивость
инсерции	спонтанный мутагенез
мобильный элемент	транслокации
модульность системы	шапероны
мутация (точечная, хромосомная, геномная)	экспрессивность мутации
нейтральные мутации	эпистаз
обратные связи (положительные, отрицательные)	

Вопросы для размышления и самоконтроля:

1. Как следует понимать тезис о случайном характере мутагенеза? Означает ли это, что мутация может с равной вероятностью произойти в любом месте генома в любой момент времени?

2. Что такое мутаторный фенотип? Чем он может быть обусловлен? В каком случае он может оказаться полезным?

3. Приведите пример эксперимента, демонстрирующего существование стресс-индуцируемого адаптивного мутагенеза у микроорганизмов. Какие механизмы задействованы в реализации этого типа мутагенеза?

4. Приведите пример специфического адаптивного мутагенеза у микроорганизмов и у млекопитающих. В какой мере этот тип мутагенеза может принимать участие в появлении эволюционно новых признаков?

5. Что такое компенсаторные мутации? В чем различие между истинно нейтральными и условно нейтральными мутациями?

6. Что такое пенетрантность и экспрессивность мутации? От чего может зависеть проявление мутантного признака у конкретной особи?

7. Чем можно подтвердить участие обратной транскриптазы в эволюции генома?

8. Беляев продемонстрировал дестабилизирующее действие направленного отбора на некоторые фенотипические характеристики лис. Как можно объяснить полученные им результаты?

9. Какую роль в эволюции играет ненаследуемая надгенетическая изменчивость?

Задание

Выполните задачу 1.5 из сборника задач в этом ЭУМК.

Практическое занятие 4

Тема: Онтогенетические аспекты эволюции

Содержание темы

1. Основы биологии индивидуального развития: стадии, механизмы дифференцировок тканей и органов, генетический контроль. Гомеозисные мутации: их значение в понимании эволюции онтогенеза. Гомология органов: понятие, признаки, примеры.

2. Закономерности эволюции онтогенеза и его связь с филогенезом. Законы Бэра, Мюллера и Геккеля о закономерностях онтогенетического развития.

3. Теория филэмбриогенезов А.Н. Северцова. Теория «песочных часов» в эволюции индивидуального развития. Понятия и примеры архаллаксов, девиаций, анаболий, ценогенезов (эмбриоадаптаций).

4. Понятия и примеры гетеротопии и гетерохронии как пути возникновения новых фенотипов, органов и планов строения.

5. Направления эволюции онтогенеза (автономизация, стабилизация, рационализация). Понятие канализированности и эквивинальности онтогенеза. Причины и механизмы устойчивости и пластичности признаков фенотипа.

6. Функциональная дифференциация и интеграция организма. Корреляции и координации: механизмы, примеры. Влияние корреляций на скорость и направленность адаптивной эволюции.

7. Эпигенетический ландшафт и его эволюционные преобразования (по Шмальгаузену и Уоддингтону). Модель генетической ассимиляции. Объяснение реверсий и параллелизмов.

8. Эволюция доминантности/рецессивности признаков. Функциональная роль генов-модификаторов.

9. Способы и примеры эволюции функций и органов. Смена функции в эволюции. Экзаптации как основной источник эволюционных инноваций.

Терминологический словарь

аллометрия	корреляция: морфогенетическая
анаболия	корреляция морфо-функциональная
архаллакис	(эргонтическая)
биогенетический закон	неофункционализация
генетическая ассимиляция	педоморфоз
гены-модификаторы	серийная гомология
гетеротопия	субфункционализация
гетерохрония	фенокопии
гомеозисные мутации	фенотипическая пластичность
гомология	ценогенез
девиация	эволюционная пластичность
дефункционализация	экзаптация
кооптация	эмбрионизация
корреляция геномная	эпигенетический ландшафт
	evo-devo

Вопросы для размышления и самоконтроля

1. Как связаны между собой фенотипическая и эволюционная пластичность. Чем эта пластичность обеспечивается?

2. Ученые используют оценку асимметрий в строении тела для оценки пластичности или устойчивости тех или иных признаков. Как можно обосновать использование данного подхода?

3. Биогенетический закон подразумевает, что последовательные стадии развития эмбриона соответствуют стадиям эволюции предков. Но в ряде случаев имеют место существенные нарушения такого соответствия. Например, в определенный период развития эмбрионы млекопитающих имеют одновременно жаберные щели и четырехкамерное сердце. Как можно объяснить этот и другие подобные случаи?

4. Ученые полагают, что дифференциация строения организма является эффективным средством оптимизации функций и ухода от адаптивного конфликта? Обоснуйте это утверждение.

5. Как, с точки зрения эволюции онтогенеза, можно объяснить «несовершенства» в устройстве некоторых органов? Возрастные болезни?

6. Ламарк отметил (верно), что активно используемые органы в ходе эволюции усиливаются и развиваются, а неиспользуемые – деградируют. Как можно объяснить этот процесс деградации неиспользуемых органов (с позиции адапционизма и с позиции нейтрализма)?

Задания

1. В 30-е гг. генетики проводили опыты по получению мутаций у мух при помощи облучения (типа аномалии развития крыльев, глаз, пигментации и т.п.). Путем проведения систематического инбридинга в сочетании с отбором получали чистые линии, гомозиготные по данным мутациям. Однако нередко при дальнейшем поддержании линии (без селекции) через некоторое количество поколений выраженность признака постепенно снижалась вплоть до полной реверсии к нормальному фенотипу. Тем не менее при получении гибридов от этих мух с нормальными (немутантными) мухами в F₂ снова выщеплялись особи с выраженным мутантным фенотипом. Предложите возможное объяснение этим данным.

2. У многих животных клетки, испытывая кислородное голодание, выделяют специальный цитокин – фактор роста сосудов. Какой адаптивный смысл в таком механизме? Какой тип корреляции с ним может быть связан? Какие корреляции можно ожидать в анатомии животных в связи с наличием такого механизма? Этот механизм ограничивает или облегчает эволюцию частей тела животного? В каких случаях корреляции иначе влияют на эволюционную пластичность организмов?

Практическое занятие 5

Тема: Вид и видообразование

Содержание темы

1. Основные концепции вида: типологическая (К. Линней), номиналистическая (Ж.Б. Ламарк), биологическая (Э. Майр).

2. Критерии вида (морфо-анатомический, биохимический, физиологический, цитогенетический, этологический, биологический). Ограничения применимости типологических критериев и критерия репродуктивной совместимости (биологического).

3. Видообразование как завершающий этап процесса микроэволюции и начальный этап процесса макроэволюции. Понятие генетического расстояния. Внутривидовые и межвидовые генетические расстояния.

4. Способы видообразования: аллопатрическое (географическое), симпатрическое (экологическое). Перипатрическое и парapatрическое видообразование как частные случаи симпатрического видообразования. Предполагаемые объяснения процесса видообразования в каждом случае.

5. Роль изоляции в процессе видообразования. Формы биологической репродуктивной изоляции (прекопуляционной, презиготической, постзиготической). Предпосылки и механизмы их возникновения. Теория усиления репродуктивной изоляции в условиях вторичной симпатрии и ее обоснование.

6. Видообразование в биоценотических комплексах. Эффект «красной королевы», эффект цепного видообразования. Островные биоценозы и факторы, определяющие численность видов в островных биоценозах (видообразование + вымирание видов + иммиграция) – теория островной биогеографии.

7. Способы сальтационного видообразования (полиплоидизация, хромосомное, гибридогенное, симбиогенное видообразование). Примеры.

Терминологический словарь

ассортативность скрещиваний (положительная, отрицательная)	половой отбор
биологическая концепция вида	постзиготическая репродуктивная изоляция
вид	презиготическая репродуктивная изоляция
видообразование (симпатрическое, аллопатрическое, парапатрическое)	реликтовые виды ("живые ископаемые")
градуалистическое видообразование	репродуктивная изоляция
критерии вида	сальтационное видообразование
	типологическая концепция вида

Вопросы для размышления и самоконтроля

1. Почему вид – генетически закрытая система?
2. Почему на практике систематики чаще применяют типологический критерий вида, чем биологический?
3. Что подразумевается под видообразованием? Почему видообразование является необходимым этапом макроэволюции (т.е. основания новых крупных таксонов)?
4. Какие механизмы репродуктивной изоляции могут вырабатываться в условиях вторичной симпатрии? Почему это происходит и что может этому благоприятствовать?
5. Какова роль полового отбора в видообразовании? Что собой представляет модель Фишеровского убеждения? Приведите примеры.
6. Какова роль системы иммунитета и обоняния на ранних этапах видообразования и в поддержании репродуктивной изоляции видов?
7. От чего может зависеть скорость видообразовательных процессов? Как различается скорость видообразовательных процессов в материковых и островных популяциях? Почему?

9. Каким образом может осуществляться видообразование в условиях симпатрии? Примеры.

10. Почему собаки остаются единым видом при выраженном разнообразии фенотипов?

Задания

Решите задачи 2.1-2.3 сборника задач в этом ЭУМК.

Практическое занятие 6

Тема: Филогения. Методы филогенетического анализа

Содержание темы

1. Филогения. Филогенетические деревья (кладограммы, филограммы). Принцип дихотомии. Понятие длины ветвей (варианты их измерения).

2. Связь филогенетики и систематики. Понятия монофилетической, полифилетической и парафилетической группы. Кладистический принцип в современной систематике.

3. Принцип молекулярных часов. Его обоснование; источники искажений в ходе молекулярных часов.

4. Методы построения филогенетических деревьев: метод ближайшего соседа, метод парсимонии, метод максимального правдоподобия. Статистический анализ достоверности деревьев.

5. Методы выявления следов отбора при анализе геномных последовательностей. Их практическое значение.

6. Аналитические и экспериментальные подходы к исследованию эволюции генов и их функций.

Терминологический словарь

апоморфии	парафилия
бутстрэп анализ	плезиоморфии
гены-ортологи	полифилия
гены-паралоги	принцип молекулярных часов
гомологичные гены	принцип парсимонии
гомоплазии	синапоморфизм
кладистический принцип в систематике	синонимичные и несинонимичные замены
кладограмма	филогенетика
метод максимального правдоподобия	филогенетическая реконструкция
монофилия	филогенетическое дерево

Вопросы для размышления и самоконтроля

1. Почему при построении филогенетических реконструкций исследователи обычно используют сразу несколько разных методов?

2. Какие критерии предъявляются к последовательностям ДНК, которые используются для построения филогенетических деревьев?

3. Какие подходы можно использовать для выявления горизонтального (межвидового) переноса последовательностей?

4. Какие данные (по различиям фенотипа либо по молекулярным различиям) позволяют строить более надежные филогенетические деревья? Почему?

5. Чем можно обосновать использование принципа дихотомии при проведении филогенетического анализа?

6. Укажите специфические синапоморфные черты, свойственные таксону птиц, таксону млекопитающих. Есть ли гомоплазии, свойственные обеим этим группам? Какие признаки группы однопроходных млекопитающих являются плезиоморфными?

Задания

Решите задачи 3.1-3.7 сборника задач из этого ЭУМК.

Практическое занятие 7

Тема: Выявление следов отбора в геномах

Содержание темы

1. Методы, основанные на оценке скорости эволюции последовательностей.

2. Метод, основанный на оценке относительной частоты синонимичных и несинонимичных замен нуклеотидов.

3. Метод, основанный на соотношении замен и полиморфизмов в последовательностях нуклеотидов.

4. Методы, основанные на поиске следов «селективного выметания».

5. Метод, основанный на F-статистике

6. Способы идентификации открытых рамок считывания в геномах.

Вопросы для размышления и самоконтроля

1. Какое фундаментальное и прикладное значение имеют исследования, направленные на поиск следов отбора?

2. Какие сильные и слабые стороны вы можете назвать у рассмотренных методических подходов?

Задания

Решите задачи 3.8-3.11 сборника задач из этого ЭУМК.

Практическое занятие 8

Экологические аспекты эволюции

Закономерности макроэволюции

1. Внутривидовые и межвидовые взаимодействия. Конфликт и кооперация. Модели эволюции альтруизма и кооперации. Роль внутри- и межвидовых взаимодействий в эволюции различных типов адаптаций.

2. Концепция филоценогенеза. Характеристика когерентной и некогерентной стадий филоценогенеза. Эволюционная роль экологических кризисов. Примеры глобальных биоценологических кризисов.

3. Прогрессивные и регрессивные процессы в эволюционной истории групп живых организмов. Концепции биологического и морфофизиологического прогресса. Пути достижения биологического прогресса (классификация типов адаптаций).

4. Адаптивная радиация и специализация как основные тренды эволюции групп живых организмов.

5. Тезис о необратимости и неповторимости эволюционного процесса. Параллелизмы, конвергенции и реверсии в биологической эволюции.

Терминологический словарь

адаптивная зона	конвергенция
адаптивная радиация	морфофизиологический прогресс
адаптивный конфликт	некогерентная эволюция
аллогенез	параллелизм
арогенез	реверсия
атавизм	рудимент
биогеоценоз	специализация
биологический прогресс	сукцессия
вымирание	филоценогенез
катагенез	эволюционный тупик
когерентная эволюция	экологическая ниша

Вопросы для размышления и самоконтроля

1. Какую роль в эволюции имеют внутривидовые и межвидовые взаимодействия организмов? Формированию каких признаков благоприятствуют разные формы таких взаимодействий? Приведите примеры.

2. Какова экологическая и эволюционная роль хищников и паразитов?

3. Что представляют собой модели «группового отбора», «родственного отбора», «реципрокного альтруизма», «полицейского надзора»? Эволюцию каких признаков они объясняют?

4. Как вы считаете, есть ли верхние пределы у биологического прогресса? У морфо-физиологического прогресса? У культурного прогресса?

5. Каковы особенности эволюции островных экосистем? Чем можно объяснить ускорение морфологической эволюции на островах и в кризисных экосистемах?

6. В чем причины и механизмы вымирания видов? Почему на фоне кризиса вымирают скорее доминантные, чем второстепенные виды?

7. Приведите примеры аро-, алло- и катаморфозов.

8. На основании каких данных были сформулированы правила макроэволюции? Приведите примеры, иллюстрирующие действие каждого из сформулированных правил макроэволюции. Объясните причину действия этих закономерностей.

9. Верно ли, что прогрессивная эволюция ускоряется в макроэволюционном масштабе времени? Если да, то как это ускорение можно объяснить?

10. Как можно объяснить сохранение единообразия живых организмов по базовым характеристикам (биохимические пути катаболизма и анаболизма, генетический код, клеточное строение) при высоком разнообразии их морфологии и физиологии?

11. Что такое «реликтовые виды»? Почему они существуют?

Задания

1. Защитники креационизма нередко обращаются к метафоре «обезьяны за печатной машинкой», чтобы обосновать неудовлетворительность объяснения биологической эволюции по Дарвиновскому механизму - через случайные мутации и отбор. Задается вопрос: насколько реалистично предположение, что неграмотная обезьяна, наугад нажимая клавиши печатной машинки, напишет хороший осмысленный текст (роман)? Печатающая обезьяна олицетворяет здесь случайный мутационный процесс. Вероятность напечатать роман подобным образом действительно стремится к нулю. Написать роман может только субъект, наделенный интеллектом и знающий язык. А между тем, геномы живых организмов содержат сложную и хорошо организованную информацию. Очевидно, данная метафора содержит какие-то принципиальные ошибки, ведь наука уверена, что эволюция действительно происходит и очень эффективно, она породила многие миллионы хороших геномов за время существования Земли. В чем же состоит ошибочность метафоры? Выпишите ваши аргументы.

2. Прочитайте главу 5 «Происхождения видов» Дарвина. Какие из изученных в курсе правил он рассматривает? Какое объяснение Дарвин предлагает явлениям параллелизма и реверсии признаков? Как он объясняет различную степень вариабельности признаков? Как он высказывается о роли упражнения и неупражнения в эволюции? О роли определенной изменчивости в ответ на факторы среды? Какими механизмами, известными биологам в настоящее время, можно объяснить приведенные им примеры?

Практическое занятие 9

Тема: Основы геохронологии. Антропогенез

Содержание темы

1. Ученые, заложившие основы палеонтологии и геохронологии. Стратиграфические принципы. Методы палеонтологии и геохронологии. Относительное и абсолютное датирование.
2. Основы периодизации и построения геохронологической шкалы.
3. Время и предполагаемый сценарий появления наиболее простых организмов клеточного строения. Гипотеза биохимической эволюции Опарина. Теория РНК мира.
4. Характеристика протерозойского эона. Эволюция кислородного фотосинтеза и кислородного дыхания. Точка Пастера. Время и сценарий эволюции эукариот.
5. Характеристика палеозойской эры. «Кембрийский взрыв», его теоретические объяснения. Сценарий эволюции рыб, амфибий и рептилий.
6. Характеристика мезозойской эры. Пермь-триасовое и мел-палеогеновое массовые вымирания. Сценарий эволюции млекопитающих и птиц.
7. Характеристика кайнозойской эры. Сценарий эволюции отрядов плацентарных млекопитающих.
8. Антропогенез. Филогенетическое дерево и предполагаемые факторы (экологические, социальные) эволюции человека.

Терминологический словарь

антропогенез	прокариоты
археология	проконсул
геохронология	радиоизотопный метод
геохронологическая шкала	руководящие ископаемые
зеркальные нейроны	стратиграфия
кембрийский взрыв	тафономия
лагерштетт	человек гейдельбергский
ледниковый период	человек прямоходящий
массовое вымирание	человек разумный
неандерталец	человек умелый
палеоклиматология	эмпатия
палеонтология	эон
палеонтологическая летопись	эра
период	эукариоты

Вопросы для размышления и самоконтроля

1. Почему датировки палеонтологического материала не всегда имеют 100-процентную надежность? Какие подходы используют для повышения

надежности получаемых данных при восстановлении эволюционной истории видов?

2. Каким периодам современной шкалы соответствуют первичный, вторичный, третичный и четвертичный периоды шкалы, составленной в 18 в.?

3. Как можно объяснить однократность (во времени) зарождения жизни, почему мы не наблюдаем аналогичных событий в наше время?

4. Какими факторами объясняется появление эукариот, появление многоклеточности?

5. События кембрийского периода обозначают как «кембрийский взрыв»? Что за взрыв имеется в виду? Как его объясняют? Многие животные в кембрийском периоде впервые приобретают различные хватательные придатки и твердые скелеты. Можно ли усмотреть взаимосвязь в появлении этих структур?

6. Какие методические подходы используют для восстановления истории нашего вида и для выявления генов, изменения которых определили эволюцию специфических особенностей вида *Homo sapiens*?

7. Какие факторы и какие формы отбора предположительно определяли направление эволюции человека? Анатомические или поведенческие изменения были первичны в эволюции предков человека?

8. В чем специфика эволюции человека по сравнению с другими организмами? Имеется ли связь между культурной и генетической эволюцией человека?

9. Оправдана ли, по вашему мнению, евгеника как средство управления эволюцией человека? Если да, то в какой форме?

10. После изучения полного курса по теории эволюции, какова ваша позиция в отношении спора между неоламаркизмом и неodarвинизмом?

Задание

Пройдите игру-симуляцию по указанной ссылке. Опишите выводы, которые вы сделали по ходу игры.

Эволюция доверия [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://notdotteam.github.io/trust/>. – Дата доступа: 29.03.2024.

2.2 Сборник задач

1. Задачи по теме “Моделирование микроэволюционных процессов”

1.1. В большой популяции рыб в результате мутации по гену А появился новый аллель. Обозначим исходный и новый аллели как A_1 и A_2 . Впоследствии популяция разделилась на три. Эти популяции оказались в разных условиях (температуры, питания). В таблице ниже приведены средние значения плодовитости и выживаемости разных генотипов в каждой из популяций.

Определите для каждой популяции показатели абсолютной и относительной приспособленности генотипов, коэффициенты отбора. Как предположительно будет меняться генофонд каждой из популяций со временем? Какая форма отбора имеет место в каждом случае? Что может влиять на надежность сделанных прогнозов?

	Генотип	Плодовитость (икринок/год)	Выживаемость мальков (%)
Популяция 1	A ₁ A ₁	440	0,22
	A ₁ A ₂	440	0,3
	A ₂ A ₂	440	0,35
Популяция 2	A ₁ A ₁	480	0,2
	A ₁ A ₂	460	0,2
	A ₂ A ₂	400	0,2
Популяция 3	A ₁ A ₁	500	0,22
	A ₁ A ₂	460	0,3
	A ₂ A ₂	400	0,2

Что может произойти, если популяции встретятся и перемешаются через 100, 10000, 100000000 лет?

1.2. В двух популяциях мышей имеются светлые и темные особи. Наследование зависит от одного гена (В), причем темный окрас доминирует. В первой популяции для темных особей $W = 1$, а для светлых $W = 0,9$. Во второй популяции – наоборот. Как будет изменяться частота аллелей в каждой из популяций со временем? В какой популяции фиксация благоприятного аллеля произойдет раньше? Почему?

1.3. Запустите виртуальную симуляцию по указанной ссылке:

Driftworms Simulation [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.biology.arizona.edu/evolution/act/drift/frame.html> – Дата доступа: 29.03.2024.

Установите размер популяции 5 особей, 50 генераций. Запишите поколение, когда зафиксировался один из генотипов. Повторите эту процедуру 10 раз. Вычислите среднее число генераций, необходимых для фиксации генотипа. Сделайте то же при размере популяции в 10 особей.

Сделайте выводы из полученных результатов: действие какого эволюционного фактора демонстрируется в этой симуляции? Присутствует ли здесь естественный отбор? Как размер популяции влияет на динамику генофонда в заданных условиях? Какой результат вы ожидали бы увидеть при размере популяции в 1000 особей?

1.4. Откройте программу-симуляцию по ссылке:

1. Virtualbiologylab [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://virtualbiologylab.org/population-genetics> – Дата доступа: 29.03.2024.

Эта программа позволяет моделировать изменения частот аллелей и генотипов на протяжении ряда поколений при некоторых заданных переменных

параметрах, таких как Размер популяции (Population size), число поколений (Number of generations), Начальная частота "красного" аллеля (Red Allele Starting Frequency), относительные приспособленности генотипов (Survival Chance) - их здесь три: красный (Red) и синий (Blue) - гомозиготные, фиолетовый (Purple) - гетерозиготный. Также можно установить некоторую частоту мутации с взаимным превращением аллелей (Chance of Red to Blue Mutation - "красного в синий" и Chance of Blue to Red Mutation "синего в красный").

Проведите ряд экспериментов и сделайте выводы из полученных результатов. Для запуска симуляции надо нажимать кнопку Run simulation. Результаты показывают динамику изменения частот аллелей (сплошные красная и синяя линии) и генотипов (пунктирные красная, синяя и фиолетовая линии).

1) Установите размер популяции в 1000 особей, число поколений = 100, начальную частоту красного аллеля 0,2. Приспособленности всех генотипов оставьте равными 1. Запустите симуляцию 5 раз. Этот же эксперимент проведите при размере популяции 50 особей. Действие какого фактора мы наблюдаем в этом эксперименте. Насколько хорошо воспроизводятся результаты повторных экспериментов? Объясните различия результатов эксперимента при разном размере популяции.

2) Установите размер популяции в 500 особей, число поколений = 100, начальную частоту красного аллеля = 0. Частоты мутации аллелей (синего в красный и красного в синий) = 0,003. Приспособленности всех генотипов оставьте равными 1. Запустите симуляцию 5 раз, чтобы проследить воспроизводимость эксперимента. Объясните полученный результат.

3) Сохраните те же настройки, что в условии 2, но измените значения приспособленности генотипов:

Вариант 1: "Красный" - 1, Фиолетовый - 0,9, Синий - 0,9.

Вариант 2: "Красный" - 1, Фиолетовый - 1, Синий - 0,9.

Каждый вариант эксперимента воспроизведите по 10 раз. Сколько раз из 10 было достигнуто преобладание красного аллеля при первом и втором варианте условий эксперимента? В каком варианте эксперимента наблюдается более быстрое изменение частоты аллелей? Объясните полученные результаты.

4) Сохраните те же настройки, что в условии 2, но измените значения приспособленности генотипов:

Вариант 1: "Красный" - 0,9, Фиолетовый - 1, Синий - 0,7. Повторите эксперимент 5 раз.

Вариант 2: "Красный" - 0,7, Фиолетовый - 1, Синий - 0,9. Повторите эксперимент 5 раз.

Какой тип отбора здесь моделируется?

Объясните полученные результаты.

1.5 Запустите программу-симулятор по указанной ссылке:

2. Weasel Program [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.ramcdougal.com/weasel.html> – Дата доступа: 29.03.2024.

Введите небольшую фразу (латинским шрифтом, длиной около 20 символов, например: I LOVE EVOLUTIONARY BIOLOGY) или оставьте фразу по умолчанию – эта фраза должна стать результатом эволюции от изначально случайной последовательности.

1) Запустите эволюцию трижды при уровне частоты мутаций 5% и размере популяции 1000, 100, или 10 особей. Сколько поколений в каждом случае требуется для получения «идеального» результата. Как объяснить наблюдаемую зависимость результата от размера популяции?

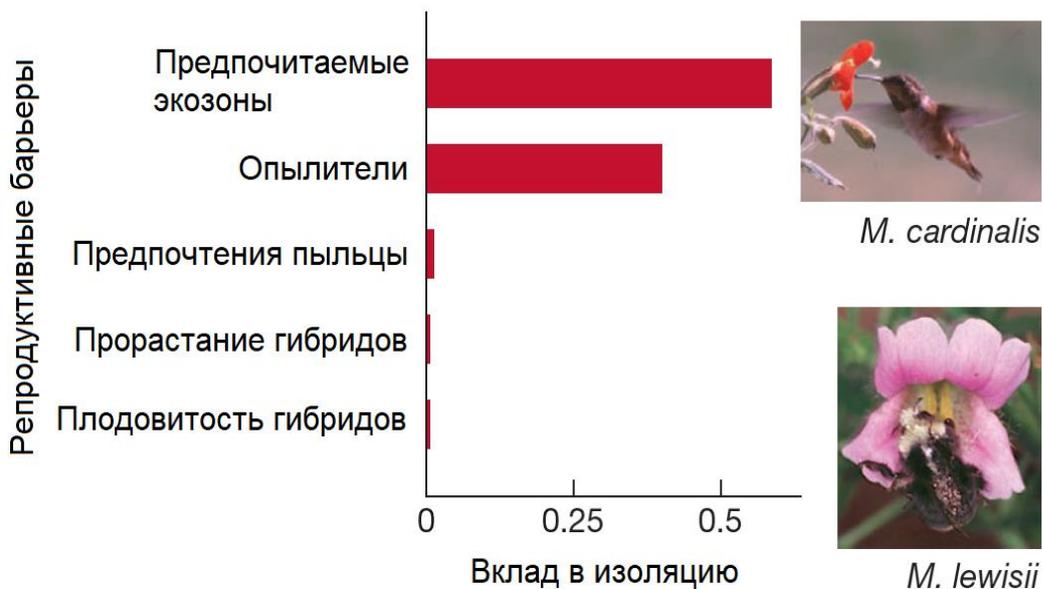
2) Запустите эволюцию при размере популяции 100 особей и частоте мутаций 1, 3, 5, 10, 15%. Как зависит результат от частоты мутаций? Почему?

3) Проведите описанные выше эксперименты с более длинной или более короткой фразой. Как изменяются результаты? Почему?

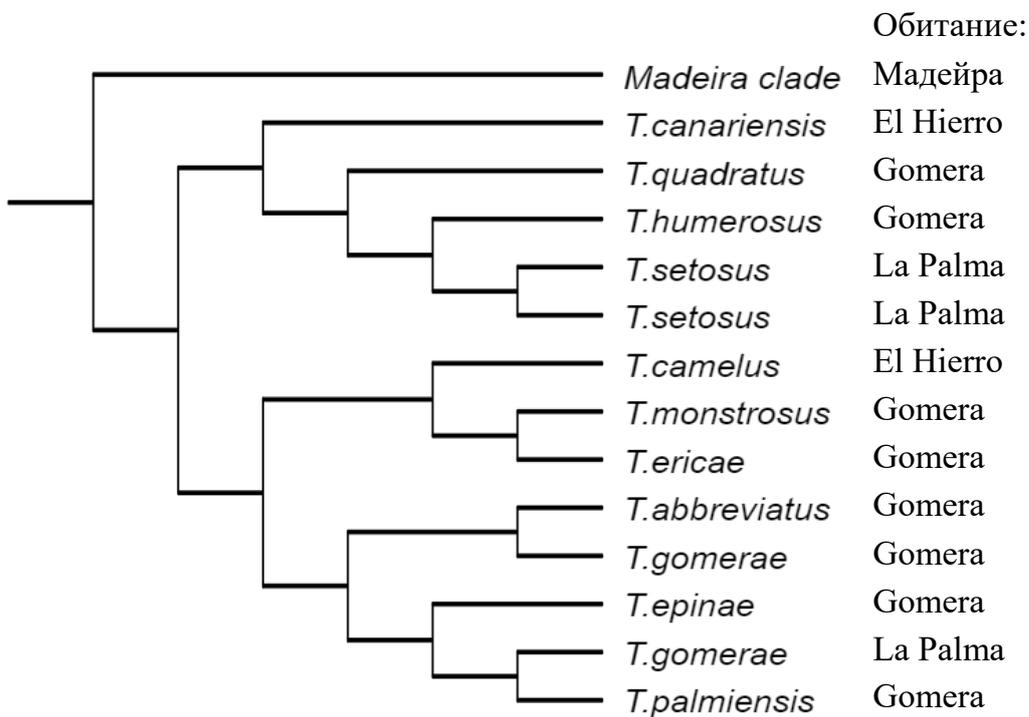
2. Задачи по теме “Вид и видообразование”

2.1. Вам нужно выяснить, принадлежат ли тараканы из общежития БГУ и из общежития Оксфордского Университета одному и тому же виду. Предложите схему решения этой задачи.

2.2. Исходя из рисунка, какой тип изоляции (постзиготическая, презиготическая) определяет в основном самостоятельность двух видов растений рода *Mimulus*? Цветы различаются по предпочтению возвышенных или низинных ландшафтов. Опылителями являются пчелы и колибри.



2.3. Бескрылые жуки из рода *Tarphius* живут во влажных лесах на территории Западной Африки и Европы а также на островах Атлантического океана. На Канарских островах обитает 29 эндемичных видов жуков этого рода. Некоторые из них, обитающие на островах Gomera, El Hierro, LaPalma показаны на кладограмме, построенной на основе сравнительной геномики. Справа указан остров, где обитает соответствующий вид. Отдельная большая клада обитает на острове Мадейра (верхняя ветвь, виды не показаны). Какие виды образовывались симпатрически, а какие аллопатрически? Какой из трех указанных Канарских островов мог быть колонизирован первым, какой последним? Сколько раз (минимум) должны были произойти события переселения жуков с одного острова на другой? Каким образом могло происходить такое переселение?



3. Задачи по теме “методы филогенетического анализа”

3.1. В какой из приведенных пар организмов вы бы ожидали найти наибольшие и наименьшие генетические расстояния (то есть наибольшие и наименьшие различия гомологичных участков ДНК):

костные рыбы – хрящевые рыбы;

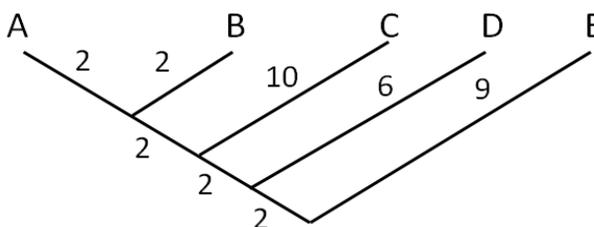
костные рыбы – амфибии;

амфибии – млекопитающие;

птицы – млекопитающие.

На чем основаны ваши предположения?

3.2. Изображено филогенетическое дерево для 5 видов организмов (A, B, C, D) с обозначенными длинами ветвей. Длины ветвей в данном случае соответствуют числу накопленных мутаций в одном из белков за промежутки времени от одного узла дерева до другого. На основании представленной схемы составьте матрицу расстояний для указанных видов. Выполняется ли в данном случае принцип молекулярных часов? Чем могут объясняться отклонения от этого принципа?



3.3. На основании представленной матрицы расстояний исходя из принципа молекулярных часов постройте кладограмму для 6 видов организмов. Какие клады можно выделить в полученном дереве?

	A	B	C	D	E	F
A	0	2	10	6	10	13
B		0	10	6	10	13
C			0	10	4	7
D				0	10	13
E					0	5
F						0

3.4. Каковы предполагаемые филогенетические отношения между **онихофорами, насекомыми и ракообразными**? Все эти формы имеют сегментацию и хитиновый покров. Органы дыхания представлены у ракообразных – жабрами, у онихофор и насекомых – трахеями. Конечности у онихофор имеют нечленистое, а у насекомых и ракообразных – членистое строение. Органы выделения онихофор, ракообразных и насекомых представлены, соответственно, метамерными нефридиями, антеннальными железами и мальпигиевыми сосудами. Изобразите филогенетическое дерево, отражающее родство указанных групп организмов. Опишите вероятную последовательность эволюционных событий.

3.5. В представленной ниже таблице указаны признаки нескольких сортов розы, полученных селекционным путем из шиповника в лаборатории, занимающейся выведением декоративных растений.

	Шиповник	Сорт А	Сорт Б	Сорт В	Сорт Г
Побеги	Разветвл.	Неразветвл.	Разветвл.	Неразветвл.	Неразветвл.
Шипы	Есть	Есть	Есть	Есть	Нет
Число лепестков	5	10	10	>20	>20
Запах	Сильный	Средний	Средний	Слабый	Слабый

Предположите последовательность получения сортов (каждый выведенный сорт стал предшественником для следующего) и обозначьте эпизоды появления новых признаков. Есть ли корреляция между какими-то признаками? Какой методический подход филогенетической реконструкции вы использовали для решения задачи?

3.6. Приведены выравнивания участка гомологичного белка для 5 видов животных.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Вид 1	A	I	A	V	S	Y	D	Q	S	Y	P	T	A	E	L	S	S	R	L	S	G	A	D	R	P	F	S	T	L	P
Вид 2	T	I	A	L	P	Y	D	P	S	Y	P	S	A	E	L	S	S	R	L	T	G	A	E	R	P	F	P	A	I	P
Вид 3	A	I	A	V	S	Y	D	Q	S	Y	P	T	A	E	L	S	S	R	L	S	G	A	D	R	P	F	S	T	L	P
Вид 4	T	V	A	V	S	Y	D	Q	S	Y	P	T	A	E	L	S	S	R	L	S	S	A	D	R	S	F	S	A	L	P
Вид 5	T	I	A	L	P	Y	D	P	S	Y	S	S	A	E	L	S	S	R	L	T	S	A	D	R	P	F	S	A	I	P

Примечание: (вид 1 – аллигатор, 2- ящерица (анолис), 3 – крокодил, 4 – кукушка, 5 – питон).

1) Постройте неукорененное дерево, пользуясь методом парсимонии. Какие позиции не являются информативными? Почему? Есть ли конфликтующие позиции (укажите, если есть)? Как объясняется их существование?

2) Для каких позиций можно указать вероятную аминокислоту в белке последнего общего предка всех указанных видов?

3) Составьте матрицу расстояний. Постройте дерево, пользуясь принципом молекулярных часов. Согласуются ли деревья, полученные с использованием разных подходов?

4) Кто оказывается наиболее близким родственником для кукушки: крокодил, ящерица или питон?

3.7. Изобразите филогенетические деревья для следующих групп видов:

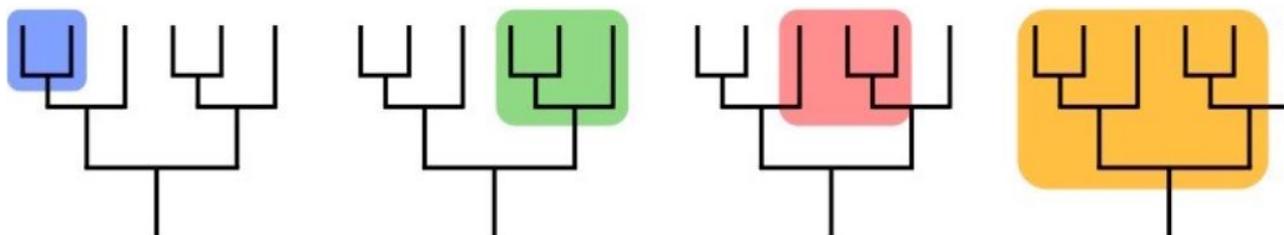
А) божья коровка, пингвин, дельфин, акула, окунь.

Б) кишечная палочка, мох, гидра, ель, дуб.

В) для произвольного списка из 5-6 видов.

Расставьте события наиболее существенных морфо-физиологических преобразований (до 10) в ветвях дерева. Предположите, какому периоду геохронологии соответствуют узлы дерева.

3.8. Каким типам групп (монофилетическая, парафилетическая, полифилетическая) соответствуют объединения ветвей филогенетических деревьев, выделенные на рисунке прямоугольниками разных цветов?



3.9. В списке перечисленных групп найдите те, что могут считаться монофилетическими, парафилетическими или полифилетическими: позвоночные, беспозвоночные, птицы, рыбы, членистоногие, ракообразные, насекомые, трахейнодышащие, голосеменные, млекопитающие, водоросли, теплокровные, деревья, суккуленты, двудольные, однодольные, моллюски, рептилии.

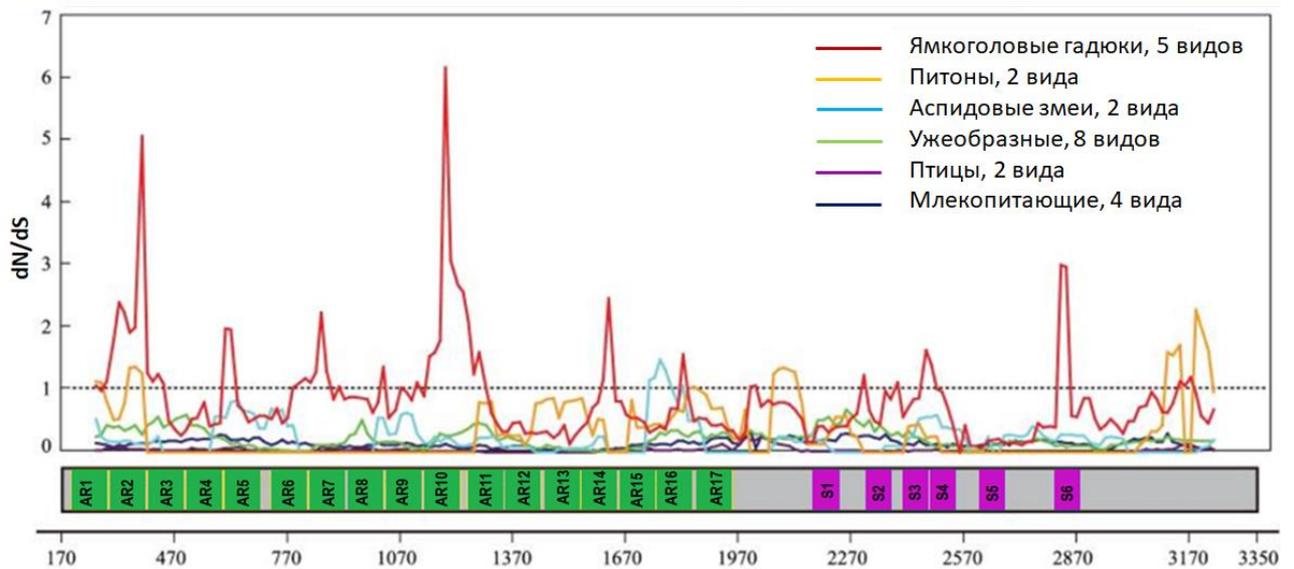
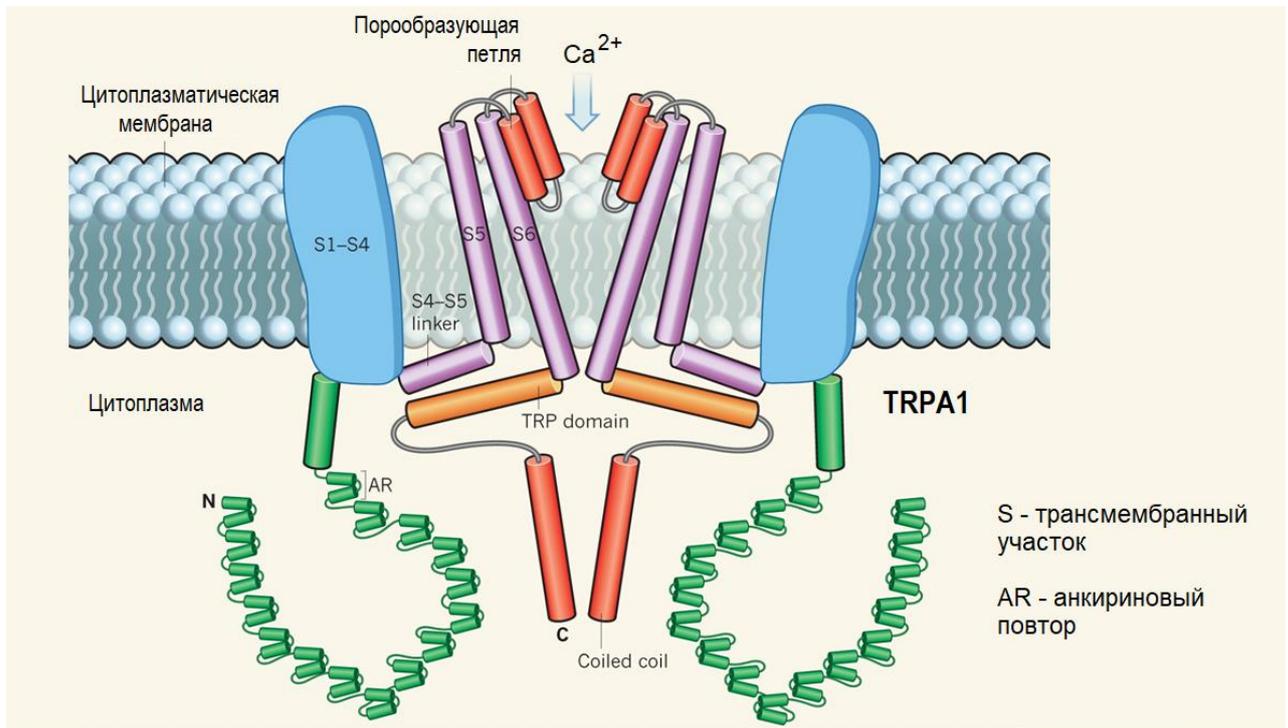
3.10. Ниже показано выравнивание гомологичных участков ДНК для трех видов бактерий. Предполагается, что он перекрывается с началом рамки считывания одного из белков, имеющих у всех трех видов бактерий. С какого нуклеотида, вероятнее всего, начинается трансляция в данном локусе? Обоснуйте ваше предположение.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Вид А	А	Т	Г	А	А	А	А	Т	Г	Ц	Г	А	Т	Г	Т	Г	А	Т	Т
Вид Б	А	Т	Г	Г	Т	А	А	Т	Г	Ц	Г	А	Т	-	-	-	А	Ц	Т
Вид В	А	Т	Г	Г	-	А	А	Т	Г	А	Г	А	Т	Г	Ц	Г	А	Ц	Ц

3.11. В исследовании 2011 г. изучался вопрос эволюционного происхождения повышенной термочувствительности у некоторых гадюковых змей, обладающих специальными термочувствительными ямками. Эта способность обеспечивается работой в ямках рецепторного ионного канала TRPA1, чувствительного к инфракрасному излучению. Этот же рецептор имеется и у других змей, а также у млекопитающих, однако у них он не обладает такими же свойствами. Он известен как кальциевый канал, открывающийся при воздействии механических, химических, термических (холодное, горячее) раздражителей и обеспечивающий инициацию защитных реакций (например, слезоотделение на ветру). Он же отвечает у нас за ощущение боли или зуда. Ученые поставили цель выяснить, какие изменения в этом белке придали ему новые свойства у ямкоголовых змей. На рисунке показана схема устройства рецептора и диаграмма распределения коэффициента dN/dS (отношение несинонимичных и синонимичных замен в эволюции рецептора, этот коэффициент может также обозначаться как Ka/Ks) вдоль гена от 5' к 3' концу (соответственно, от N к C концевому участку белка) у разных групп животных. Расчет делался методом скользящего окна с шириной окна 150 п.н.

Изменения в какой части белка, по-видимому, привели к изменениям в его функциональных свойствах у ямкоголовых змей? Объясните свой ответ. Какие

дополнительные исследования можно провести, чтобы проверить сделанное предположение?



Примечание: задача основана на данных статьи: Geng J, Liang D, Jiang K, Zhang P. Molecular evolution of the infrared sensory gene TRPA1 in snakes and implications for functional studies. *PLoSOne*. 2011;6(12):e28644. doi:10.1371/journal.pone.0028644

3. РАЗДЕЛ КОНТРОЛЯ ЗНАНИЙ

3.1. Перечень контрольных мероприятий управляемой самостоятельной работы студентов

Контроль управляемой самостоятельной работы осуществляется в форме двух письменных контрольных работ, которые включают в себя открытые вопросы и решение задач. Первая работа – по разделам 1-2, вторая работа – по разделам 4-6 учебной программы.

3.2 Методика формирования оценки

Для диагностики компетенций могут использоваться следующие формы: устная; письменная; техническая.

Устная форма диагностики компетенций реализуется в форме ответов в ходе дискуссии по заданным темам на практических занятиях.

К письменной форме диагностики компетенций относятся: контрольные работы; письменные отчеты по домашним практическим упражнениям; рефераты.

К технической форме диагностики компетенций относятся: электронные тесты; практические работы с использованием компьютерных программ-симуляторов для моделирования эволюционных процессов.

Оценка за устные ответы на практических занятиях и в письменных контрольных работах включает в себя полноту ответа, наличие аргументов, примеров.

Оценка реферата осуществляется на основании содержания и полноты раскрытия темы, структуры, ясности и последовательности изложения, логичности выбора использованных источников.

Оценка письменных отчетов о выполненных домашних заданиях учитывает полноту решения поставленной задачи, правильность решения, правильность использования специальных терминов в представленном ответе.

Формой текущей аттестации по дисциплине «Эволюционная биология» учебным планом предусмотрен экзамен.

Итоговая отметка по дисциплине рассчитывается на основе отметки текущей успеваемости (рейтинговой системы оценки знаний) и экзаменационной отметки с учетом их весовых коэффициентов. Вес отметки по текущей успеваемости составляет 40 %, экзаменационной отметки – 60 %.

Отметка текущей успеваемости складывается из следующих составляющих:

- отметка за устные ответы на практических занятиях – 30 %,
- отметка за отчеты по домашним практическим упражнениям – 30 %
- отметка за письменные контрольные работы – 30 %,
- отметка за реферат, представленный на платформе ДО – 10 %,

3.3 Приблизительные темы рефератов

1. Эволюция геномов: общие закономерности, специфика эволюции геномов вирусов, прокариот и эукариот.
 2. Пути формирования новых генов и утраты генов в эволюции.
 3. Зарождение жизни (абиогенез).
 4. Гипотеза мира РНК и ее экспериментальное исследование.
 5. Эволюционное происхождение фотосинтеза и кислородного дыхания.
 6. Эволюционное происхождение эукариот.
 7. Эволюционное происхождение многоклеточности.
 8. Ранняя эволюция *Metazoa*: формирование основных типов многоклеточных животных.
 9. Эволюция стратегий размножения у одноклеточных и многоклеточных организмов.
 10. Эволюция жизненных циклов. Смена прямого и непрямого развития в разных группах животных.
 11. Антропогенез: основные этапы, разнообразие и характеристики видов в стволовой группе человека по данным палеонтологии
 12. Эволюционная психология, ее роль в объяснении специфических черт человеческой психики, мышления и культуры
 13. Различные формы отбора и их роль в эволюции человека
 14. Адаптивная радиация как основной тренд эволюции. Факторы, определяющие ее темпы и направления.
 15. Видообразование и его механизмы у животных и растений
 16. Ключевые этапы в прогрессивной эволюции животных
 17. Ключевые этапы в прогрессивной эволюции растений
 18. Роль симбиоза в макроэволюции
 19. Коэволюция: роль межвидовых отношений (кооперации и конфликта) в эволюции признаков и видового разнообразия
 20. Исследовательские подходы к изучению коэволюции
 21. Эпигенетические процессы изменчивости и наследственности, их связь с эволюцией
 22. Фенотипическая пластичность и ее роль в эволюции
 23. Генетическая ассимиляция: гипотетический эволюционный механизм.
- Проверка в эксперименте
24. Роль генных и геномных дупликаций в эволюции растений и животных
 25. Роль геномных паразитов в эволюции растений и животных
 26. Явление "конструирования ниш", его роль в эволюции
 27. Анализ концепции "Эгоистичного гена" Докинза. Примеры исследований в поддержку или в противовес к этой концепции.
 28. Связь экологических процессов с эволюционной динамикой
 29. Массовые вымирания и их объяснение
 30. Практическое значение применения методов молекулярной филогении

31. Использование молекулярно-биологических и экспериментальных подходов для реконструкции эволюционной истории человека
32. Параллельная и конвергентная эволюция: распространенность и условия возникновения данных явлений
33. Специфика эволюции на островах и в иных типах раздробленных местообитаний. Значение изучения таких процессов
34. Преобразование онтогенеза как основа эволюции фенотипов
35. Онтогенетические и иные ограничения: их роль в эволюции организмов
36. Явления адаптивного конфликта и адаптивного компромисса: их роль в эволюции организмов
37. Исследовательские подходы в области эво-дево. Их роль в изучении эволюции признаков
38. Анализ тезиса случайности генетической изменчивости в контексте современных знаний о физических основах мутационного процесса
39. Квазиламарковские процессы в эволюции (адаптивный мутагенез): анализ распространенности и согласование с базовой концепцией эволюционной теории
40. Комбинаторная изменчивость как фактор эволюции. Механизмы ее реализации в разных группах организмов.
41. Молекулярные методы анализа отбора и их применение для решения практических задач
42. Многоуровневый отбор, его возможные следствия в эволюции.
43. Эволюция поведения и инстинктов.
44. R и K стратегии: эволюционная история, выигрыш и цена.
45. Концепция группового отбора в теории эволюции.
46. Концепция полового отбора в теории эволюции.
47. Концепция балансирующего отбора в теории эволюции.
48. Концепция «расширенного эволюционного синтеза» (extended evolutionary synthesis), примеры исследований в русле этой концепции.
49. Частоты мутаций в разных группах организмов. Эволюция мутабельности. Порог Эйгена.
50. Типы мутаций их причины и эволюционное значение.
51. Адаптивный ландшафт как модель для исследования эволюционных траекторий.
52. Экспериментальные подходы к изучению молекулярной основы эволюции признаков.
53. Использование естественных эволюционных механизмов в биологических и медицинских технологиях.

Примеры вопросов и задач контрольных опросов

Вопросы и задачи контрольных вопросов аналогичны вопросам и задачам, представленным в подразделах 2.1 и 2.2 практического раздела данного ЭУМК.

Вопросы для подготовки к экзамену

1. Основные положения и понятия теории эволюции Дарвина. Предпосылки и аргументация. Представление об относительности адаптивного значения приобретаемых признаков.

2. Неоламаркизм и неodarвинизм. Ключевые положения и различия. Оценка с точки зрения современной биологии.

3. Предпосылки оформления СТЭ. Популяция как элементарная единица эволюции. Понятие элементарного явления и элементарных факторов эволюции.

4. Мутационная изменчивость как фактор эволюции. Мутации, положение о ненаправленном характере мутагенеза. Факторы, определяющие частоту мутаций в разных группах организмов.

5. Комбинационная генетическая изменчивость. Способы ее реализации в разных группах организмов. Роль комбинационных процессов в сохранении и в эволюции геномов.

6. Надгенетическая изменчивость и фенотипическая пластичность. Механизмы, формирование их в ходе эволюции, эволюционное значение.

7. Движущий и деструктивный отбор, условия реализации. Их творческая роль в эволюции.

8. Стабилизирующий и дестабилизирующий отбор, условия реализации. Их творческая роль в эволюции. Правило смены фаз эволюции.

9. Адаптивный мутагенез. Типы, механизмы. Связь процессов транскрипции, мутации и рекомбинации. Роль систем репарации в сохранении и эволюции геномов.

10. Половой отбор. Гипотезы его эволюционного происхождения. Роль полового отбора в эволюции признаков. Примеры. Изучение полового отбора в эксперименте.

11. Групповой отбор, многоуровневый отбор. Гипотезы о механизме реализации. Роль в эволюции видов и надвидовых комплексов. Примеры.

12. Положительный, отрицательный, балансирующий отбор. Частотно-зависимый отбор. Сверхдоминирование. Примеры.

13. Влияние численности и плотности популяции на динамику микроэволюционного процесса. Связь с процессами дрейфа и отбора. Популяционные волны. Эффекты «основателя» и «бутылочного горлышка».

14. Модель адаптивного ландшафта Райта. Отображение процессов отбора и дрейфа в этой модели. Оценка эволюционной роли дрейфа генов. Динамика адаптивного ландшафта.

15. Поток генов и горизонтальный перенос генов как факторы эволюции. Специфика этих процессов в разных группах организмов. Интрогрессия как механизм горизонтального переноса генов.

16. Математическое моделирование процессов микроэволюции. Понятия абсолютной и относительной приспособленности, коэффициента селекции. Расчет изменения частот генов/генотипов в ряду поколений. Оценка реалистичности модели.

17. Мутации типа хромосомных перестроек: разнообразие, механизмы возникновения. Возможные функциональные следствия. Факторы, влияющие на частоту их возникновения.

18. Мутации типа коротких полиморфизмов: разнообразие, механизмы возникновения. Возможные функциональные следствия. Факторы, влияющие на частоту их возникновения.

19. Мутации типа вариации числа копий сегментов хромосом (потери, приобретения): механизмы возникновения. Возможные функциональные следствия. Факторы, влияющие на частоту их возникновения. Механизмы компенсации дозы гена (на примере X хромосомы).

20. Происхождение и эволюционная роль вирусов и мобильных элементов. Механизмы распространения мобильных элементов в геноме. Коэволюция мобильных элементов и транскрипционных факторов.

21. Происхождение генных семейств. Эволюция функций генов: псевдогенизация, неофункционализация, субфункционализация. Примеры.

22. Эволюционные способы возникновения новых генов, кодирующих эволюционно новые белки или новые регуляторные некодирующие РНК.

23. Экспрессия генов и ее регуляция. Изменение экспрессии генов в эволюции фенотипических признаков: механизмы, примеры.

24. Организм как система. Специфика биологических систем. Механизмы помехоустойчивости живых клеток и организмов, эволюционное объяснение формирования этих механизмов.

25. Модульность и избыточность как структурная характеристика биологических систем разного уровня (клетка, организм, экосистема). Эволюционное значение.

26. Положительные и отрицательные обратные связи в саморегуляции биологических систем разного уровня (клетка, организм, экосистема). Эволюционное значение.

27. Способность клеток и организмов к самокоррекции и самовосстановлению. Механизмы, примеры. Эволюционное значение.

28. Механизмы контроля подбора родительских пар у организмов с половым размножением. Генетические и средовые факторы, влияющие на выбор партнера. Ассортативность скрещиваний (положительная, отрицательная): адаптивное значение, эволюционные следствия.

29. Концепции вида (типологическая, номиналистическая, биологическая). Критерии вида. Ограничения в применимости морфо-анатомического и репродуктивного критериев.

30. Аллопатрическое, симпатрическое, парапатрическое видообразование. Механизм формирования репродуктивного барьера в каждом из этих случаев. Примеры.

31. Понятия градуалистического и сальтационного видообразования. Способы сальтационного видообразования. Примеры.

32. Классификация форм репродуктивной изоляции (презиготической, постзиготической). Гипотеза Добржанского об усилении репродуктивной изоляции в области вторичной симпатрии. Примеры.

33. Анагенез, кладогенез, стасигенез как пути эволюции биологических видов. Реликтовые виды.

34. Ключевые вопросы эволюционной биологии. Классические и современные методы в эволюционной биологии. Эволюционные эксперименты.

35. Концепция молекулярных часов. Причины отклонений в молекулярных часах и вносимые ими ошибки при филогенетических реконструкциях. Способы «калибровки» молекулярных часов.

36. Методы филогенетического анализа. Связь филогенетики и систематики. Кладистический принцип в систематике. Понятие монофилетической, парафилетической, полифилетической группы.

37. Методы выявления следов отбора на основе геномного анализа. Практическое значение таких исследований.

38. Концепции градуализма и сальтационизма в объяснении эволюции новых признаков и таксонов. Теория прерывистого равновесия. Аргументация сторонников данных концепций.

39. Эволюция функций органов и частей тела: расширение, сужение, смена функции. Принцип компенсации функций коэволюционирующих систем органов. Примеры.

40. Мультимеризация, олигомеризация, гипертрофия, концентрирование организменных структур и другие способы усиления функции и образования новых органов. Примеры.

41. Канализованность и эквивинальность онтогенеза. Объяснение этих свойств с точки зрения организации генетического контроля онтогенеза. Гены-дирижеры развития. Понятие фенкопии. Показательные эксперименты.

42. Гетеротопии и гетерохронии в эволюции онтогенеза. Принцип мозаичной эволюции и его объяснение с точки зрения организации генетического контроля онтогенеза.

43. Интегрированность онтогенеза и ее объяснение. Классификация типов корреляций по Шмальгаузену. Примеры. Эволюционное значение.

44. Биогенетический закон Мюллера-Геккеля и его корректировка в концепции филэмбриогенезов Северцова. Понятия и примеры архаллаксов, девиаций и анаболий.

45. Законы онтогенетического развития К. М. Бэра. Соотнесение с концепцией «песочных часов» в эволюции онтогенеза. Объяснение наблюдаемых закономерностей эволюции различных стадий онтогенеза.

46. Филоценогенез. Механизмы поддержания помехоустойчивости биогеоценоза. Смена когерентной и некогерентной фаз эволюции, их характеристика, скорости и характер эволюционных процессов в каждой фазе.

47. Внутривидовые взаимодействия. Типы адаптаций, эволюционно связанных с этими взаимодействиями.

48. Межвидовые взаимодействия. Типы адаптаций, эволюционно связанных с этими взаимодействиями.

49. Коэволюция видов в экосистемах. Эффект «красной королевы», эффект цепного видообразования. Эволюционные объяснения формирования факультативных и облигатных симбиозов.

50. Особенности геномов разных групп организмов. Парадокс величины C , его эволюционное объяснение. Факторы, определяющие сложность организации высших организмов (многоклеточные животные, растения).

51. Понятия и критерии биологического и морфофизиологического прогресса/регресса. Примеры. Правило смены фаз эволюции.

52. Классификация типов адаптаций по Северцову: понятия ароморфоза, алломорфоза, катаморфоза. Альтернативная современная классификация на адаптации общего и специального значения.

53. Понятия адаптивного конфликта и адаптивного компромисса. Объяснение дискретности таксонов с точки зрения эволюционных ограничений, накладываемых внутренними и внешними факторами.

54. Правило интеграции биологических систем. Ускорение прогрессивной эволюции (нарастания сложности) в масштабе биосферы. Объяснение этих феноменов.

55. Правило необратимости эволюции, его объяснение. Реверсии признаков в эволюции организмов. Их объяснение с точки зрения организации и генетического контроля онтогенеза.

57. Понятие аналогичных и гомологичных органов. Параллелизмы и конвергенции в эволюции, их объяснение. Рудименты и атавизмы. Примеры.

58. Правило происхождения от неспециализированного предка. Правило прогрессирующей специализации. Эволюционные тупики, их объяснение.

59. Адаптивная радиация. Условия, благоприятствующие ускорению адаптивной радиации. Правило неравномерности темпов эволюции, его объяснение.

60. Правило многообразия переходных форм. Понятие эволюционного потенциала группы. Вымирания видов и их объяснение.

61. Происхождение эукариот. Прогрессивные признаки эукариот. Теория симбиогенного происхождения эукариот, ее обоснование.

62. Происхождение жизни на Земле. Моделирование этих процессов в эксперименте. Обоснование гипотезы существования единого общего предка клеточных организмов. Гипотеза РНК мира.

63. Геохронологическая шкала: ее структура, ключевые события. Массовые вымирания и их объяснения.

64. Методы палеонтологических исследований. Определение относительного и абсолютного возраста ископаемых. Методы реконструкции климата и других параметров среды в древние эпохи.

65. Эволюционная история растений (от появления фотосинтеза до покрытосеменных растений) в соотнесении с геохронологической шкалой.

66. Эволюционная история животных (от простейших до продвинутых многоклеточных) в соотнесении с геохронологической шкалой. Филогения основных типов в группах первичноротых и вторичноротых.

67. Филогенетические отношения грибов, растений и животных. События возникновения многоклеточности в эволюции живых организмов. Ароморфозы, связанные с развитием многоклеточности.

68. Филогенетические отношения бактерий, архей и эукариот. Изменение

представлений об их филогенетических связях на протяжении 20 и 21 вв.

69. Эволюционная история человека (от появления приматов до *Homo sapiens*) в соотнесении с геохронологической шкалой. Разнообразие промежуточных форм.

70. Видовые особенности человека (анатомические, этологические и пр.). Факторы (природные, социальные), участвовавшие в становлении общевидовых признаков человека и специфических особенностей различных рас и национальностей.

4. ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ РАЗДЕЛ

4.1. Учебно-программные материалы

Эволюционная биология: учебная программа учреждения высшего образования по учебной дисциплине для специальностей 1-31 01 04 Биоинженерия и биоинформатика, 1-31 01 01 Биология (по направлениям), 1-33 01 01 Биоэкология. УД-12788/уч. – Режим доступа: <https://elib.bsu.by/handle/123456789/313058>. – Дата доступа: 31.03.2022.

4.2. Рекомендуемая литература

Основная

Иорданский, Н. Н. Эволюция жизни : учебное пособие для вузов, для студ., обуч. по естественнонаучным направлениям / Н. Н. Иорданский. - 2-е изд., испр. и доп. - Москва : Юрайт, 2023. - 396 с.

Дополнительная

1. Грант, В. Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории / В. Грант. – Москва: Мир, 1991. – 488 с.

2. Гродницкий, Д. Л. Две теории биологической эволюции / Д. Л. Гродницкий. – Саратов: Научная литература, 2002. – 160 с.

3. Дарвин, Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь / Ч. Дарвин. – Москва: Просвещение, 1987. – 383 с.

4. Дарвин, Ч. О выражении эмоций у человека и животных / Ч. Дарвин, П. Экман - Санкт-Петербург: Питер, 2013. - 315 с.

5. Докинз, Р. Расширенный фенотип: длинная рука гена / Р. Докинз. – Москва: АСТ Астрель, 2017. – 512 с.

6. Еськов, К. Ю. История Земли и жизни на ней / К. Ю. Еськов. – М.: МИРОС-МАИК "Наука/Интерпериодика", 2000. – 352 с.

7. Иорданский, Н. Н. Организмы, виды и эволюция / Н. Н. Иорданский. – Москва : Либроком, 2018. – 176 с.

8. Кимура, М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности / М. Кимура. – М., 1985. – 398 с.

9. Колчанов, Н.А., Кодирование и эволюция сложности биологической организации / Н. А. Колчанов, В. В. Суслов // Эволюция биосферы и биоразнообразия: сб. к 70-летию А. Ю.Розанова. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – С. 60-97.

10. Марков А. В. Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы / А. В. Марков. – М.: Астрель, 2010. – 527 с.

11. Марков А. В. Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий /

- А. В. Марков, Е. Б. Наймарк. – М.: Астрель, 2014. – 656 с.
12. Марков А. В. Эволюция человека. В 2 ч. / А. В. Марков. – М.: Астрель, 2011. – Ч.2 Обезьяны, кости и гены – 464 с.
13. Марков А. В. Эволюция человека. В 2 ч. / А. В. Марков. – М.: Астрель, 2011. – Ч.2 Обезьяны, нейроны и душа – 512 с.
14. Озернюк Н.Д. Эволюция онтогенеза. / Н.Д. Озернюк, В.В. Исаева. – Москва: Тов-во научных изданий КМК. М., 2016. – 407 с.
15. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981. – 398 с.
16. Расницын, А.П. Избранные труды по эволюционной биологии / А.П. Расницын. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. – 347 с.
17. Рэфф, Р. Эмбрионы, гены и эволюция / Р. Рэфф, Е. Кофмен. – М.: Мир, 1986. – 402 с.
18. Северцов, А. С. Теория эволюции / А. С. Северцов. – М.: ВЛАДОС, 2005. – 380 с.
19. Спирин А. С. Биосинтез белков, мир РНК и происхождение жизни / А.С. Спирин // Вестник РАН. – 2001. – Т. 71, №4. – С. 320-328.
20. Шестаков, С. В. О ранних этапах биологической эволюции с позиций геномики / С. В. Шестаков // Палеонтологический журнал. – 2003. – № 6. – С. 50-57.
22. Шмальгаузен, И. И. Факторы эволюции : теория стабилизирующего отбора / И. И. Шмальгаузен. – М.: Наука, 1968. – 451 с.
23. Яблоков, А. В. Эволюционное учение: учеб. пособие., перераб. и доп. 6-е изд. / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов. – М.: Высш. шк., 2006. – 310 с.

4.3 Электронные ресурсы

1. Элементы науки [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://elementy.ru/> – Дата доступа: 29.03.2024.
2. Биомолекула[Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://biomolecula.ru/> – Дата доступа: 29.03.2024.
3. Теория эволюции как она есть [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://evolution.powernet.ru> – Дата доступа: 29.03.2024.
4. Эволюция человека [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://antropogenez.ru> – Дата доступа: 29.03.2024.
5. Understanding Evolution [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://evolution.berkeley.edu/evolution-101> – Дата доступа: 29.03.2024.
6. Web PopGen [Электронный ресурс]. – Режим доступа: https://sites.radford.edu/~rsheehy/Gen_flash/popgen – Дата доступа: 29.03.2024.
7. Virtualbiologylab [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://virtualbiologylab.org/population-genetics> – Дата доступа: 29.03.2024.