

Н. А. Курчанов

ПОВЕДЕНИЕ: ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПОДХОД



Санкт-Петербург
СпецЛит

Николай Анатольевич Курчанов

Поведение:

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПОДХОД

http://www.litres.ru/pages/biblio_book/?art=10245288

*Николай Анатольевич Курчанов. Поведение: эволюционный подход:
СпецЛит; Санкт-Петербург; 2012
ISBN 978-5-299-00514-1*

Аннотация

В книге с эволюционных позиций освещаются все разделы, связанные с поведением: этология, нейрофизиология, теории научения и мотивации. Показана методологическая роль генетики и теории эволюции в изучении поведения. Рассмотрены взаимосвязь поведения и когнитивных процессов, проблемы психики, сознания, памяти. Интеграция данных поведенческих наук – актуальная проблема современного образования. В пособии сделана попытка такой интеграции, что позволяет рассмотреть разделы, входящие в учебные планы разных направлений. Изложенный материал может быть использован студентами биологических, психологических, педагогических факультетов при изучении курсов этологии, зоопсихологии, психологии развития, физиологии высшей нервной деятельности, нейрофизиологии, психофизиологии. Отсутствие излишней детализации делает книгу доступной для студентов гуманитарных

вузов. Пособие также представляет интерес для научных сотрудников, занимающихся вопросами природы человека.

Содержание

Условные сокращения	6
Предисловие	8
Глава 1. Генетическая информация	12
1.1. Понятие генетической информации	13
1.2. Организация генетического материала	20
1.3. Проявление генетической информации	24
1.4. Эпигенетика – новый взгляд на природу наследственности	27
1.5. Лабильный геном	33
Глава 2. Эволюция	39
2.1. Становление и основные положения синтетической теории эволюции	40
2.2. Альтернативные теории эволюции	48
2.3. Вопросы макроэволюции и видообразования	55
2.4. Конфронтация или новый синтез?	63
Конец ознакомительного фрагмента.	65

**Николай Анатольевич
Курчанов**

Поведение:

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПОДХОД

© ООО «Издательство „СпецЛит“», 2011

Условные сокращения

АГ – аппарат Гольджи

АКТГ – адренкортикотропный гормон

АМФ – аденозинмонофосфат

АТФ – аденозинтрифосфат

ВНД – высшая нервная деятельность

ГАМК – γ -аминомасляная кислота

ГМФ – гуанозинмонофосфат

ГТФ – гуанитрифосфорная кислота

ДВП – долговременная потенция

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота

ДП – долговременная память

КГР – кожно-гальваническая реакция

КП – кратковременная память

ЛГ – лютеинизирующий гормон

ЛСД – наркотическое вещество

МГЭ – мобильные (мигрирующие) генетические элемен-

ты

МСГ – меланоцитостимулирующий гормон

ПД – потенциал действия

ПП – пожизненная память

ППК – первичные половые клетки

ПСП – постсинаптический потенциал

РНК – рибонуклеиновая кислота

СКЭ – свободные клеточные элементы

СТГ – соматотропный гормон

СТЭ – синтетическая теория эволюции

ТАТ – тематический апперцептивный тест

ТТГ – тиреотропный гормон

ФКД – фиксированные комплексы действий

ФРН – фактор роста нервов

ФСГ – фолликулостимулирующий гормон

ц-АМФ – циклический аденозинмонофосфат

ц-ГМФ – циклический гуанозинмонофосфат

ЦНС – центральная нервная система

ЭКГ – электрокардиограмма

ЭР – эндоплазматический ретикулум

ЭСС – эволюционно стабильная стратегия

FAP – (fixed action patterns) см. ФКД

MMPI – Миннесотский многопрофильный личностный опросник

MPD – (Multiple personality disorder) множественное личностное расстройство

NGF – фактор роста нервов

Предисловие

Мудрость состоит в том, чтобы, прислушиваясь к природе, поступать с ней соответственно.

Гераклит (544–483 до н. э.), древнегреческий мыслитель

Поведение, особенно сложные его формы, представляет собой наглядный образец выдающегося творчества природы. Эта область с давних времен находилась в фокусе внимания ученых, но до сих пор хранит много загадок и тайн. Интерес к познанию природы поведения не ослабевает и в настоящее время, более того, понимание его закономерностей во многом определяет будущее человечества.

Книги, посвященные различным аспектам поведения, обычно начинаются с длинного списка поведенческих наук. Я также перечислю различные направления и школы, занимающиеся проблемой поведения, с которыми читатели сталкиваются в разных книгах и которые фигурируют в названиях учебных курсов: этология, зоопсихология, бихевиоризм, физиология высшей нервной деятельности (ВНД), психология развития, психофизиология, социобиология, поведенческая экология, генетика поведения, эволюционная психология, социальная психология, психоэндокринология. Этот список можно продолжить.

Представители данных наук нередко придерживались противоположных методологических принципов или рассматривали поведение лишь в одном узком аспекте. Отсутствие взаимопонимания между разными направлениями не позволяло провести четкие границы между сферами их деятельности, создавало терминологическую путаницу и барьеры на пути к интеграции. Можно представить, с какими трудностями сталкиваются неискушенные студенты, приступая к изучению поведенческих дисциплин и подбору литературы по ним. В этом плане роль учебного курса, знакомящего студентов с современными подходами к поведению и психике, доступного студентам всех специальностей, но, одновременно, не обходящего стороной сложные вопросы, особенно актуальна.

При изучении поведения исключительно важно понимание взаимосвязи всех составляющих: генетической детерминации, нейрофизиологических механизмов, влияния внешних условий, а если речь идет о человеке, то необходимо учитывать и воздействие культурной среды. Все аспекты поведения должны рассматриваться в рамках единой методологии, иначе у студентов не может сложиться целостного представления. Такой объединяющей методологией служит эволюционная теория. Она и положена в основу данной книги.

Пособие начинается со знакомства с понятием генетической информации, без чего немислимо изучение любого феномена природы. Именно неграмотность в вопросах гене-

тики среди гуманитариев явилась основной причиной рождения многочисленных и чрезвычайно живучих мифов о природе человека. Становление эпигенетики в самом конце XX в. коренным образом меняет наши представления о роли наследственности и воспитания, противопоставление которых долгие годы предопределяло остроту ключевого вопроса поведенческих наук.

Вторая глава посвящена современному состоянию теории эволюции, которая выступает методологической основой всех аспектов поведения. Теория эволюции в настоящее время также переживает научную революцию и смену парадигмы, что неизбежно отражается на наших представлениях о природе поведения.

Последующие четыре главы рассматривают все аспекты основного вопроса поведенческих наук: природу филогенетической детерминации поведения, научения, мотивации и современный взгляд на их взаимосвязь.

Три главы посвящены нейрофизиологическим и гуморальным механизмам регуляции поведения, начиная с клеточного уровня организации. Особое внимание уделено роли нервной системы – уникального творения природы. Сложность данного вопроса подчеркивает бессмысленность «декоративных» курсов, которыми заполнена программа подготовки психологов. Именно разрыв психологии с естествознанием явился одной из важнейших причин ее затянувшегося кризиса.

Наконец, последние три главы посвящены когнитивным процессам, в которых скрыто наибольшее число тайн. Это проблемы памяти, психики, сознания. Все модели этих явлений, созданные к настоящему времени, не могут считаться удовлетворительными, но знакомство с ними необходимо будущему специалисту.

В книге ясно показано, что только в сравнительных исследованиях можно найти ответы на поставленные вопросы. Несостоятельность позиции антропоцентризма давно доказана. Радует, что ученые, находящиеся на «переднем крае» науки, признают важность роли естествознания в постижении природы человека. Опрос тридцати крупнейших психологов Европы накануне XXI в. показал, что практически все они важнейшим фактором развития психологии в будущем видят влияние достижений биологии, особенно генетики.

Хотелось бы надеяться, что будущая наука о поведении сможет синтезировать все богатство знаний, накопленных разными направлениями. Эта надежда красной нитью проходит через всю книгу, определяя ее содержание.

Глава 1. Генетическая информация

Ключевой проблемой биологии, по-видимому, можно считать вопрос о том, как увековечивает свой опыт живая материя.

М. Дельбрюк (1906–1981), американский генетик, лауреат Нобелевской премии 1969 г.

При изучении любого биологического феномена необходимо знание основных генетических закономерностей. Особенно это относится к изучению поведения. Спор о роли наследственности прошел через историю всех «поведенческих» наук. Во многом причиной этому являлось непонимание спорящими сторонами законов генетики – методологической основы современной биологии.

1.1. Понятие генетической информации

Как хранится и воспроизводится генетическая информация? Какие структуры организма являются ее «хранилищем»? Как генетическая информация проявляется и как изменяется в ряду поколений? Без понимания этих вопросов немислимо подходить к изучению любого аспекта поведения.

Носителями наследственной информации в природе являются нуклеиновые кислоты. Известно два вида нуклеиновых кислот: ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) и РНК (рибонуклеиновая кислота). Генетическая информация записана на молекуле ДНК, которая служит местом ее хранения. Эта информация записана при помощи особых «букв» – нуклеотидов, которые являются мономерами ДНК.

Нуклеотиды ДНК представляют собой сложные молекулярные комплексы, состоящие из азотистого основания, углевода пентозы (*дезоксирибоза*) и остатка фосфорной кислоты. Четыре типа азотистых оснований (*аденин* – А; *тимин* – Т; *гуанин* – Г; *цитозин* – Ц) определяют специфичность четырех типов нуклеотидов ДНК. Таким образом, генетическая информация всех живых существ на Земле записана с помощью всего четырех «букв». Как такое возможно? Дело в том, что «слова», записанные этими «буквами», очень боль-

шие, что позволяет посредством всего четырех «букв» компоновать бесчисленное количество комбинаций. «Слова» генетического «словаря», которыми «описана» жизнь на Земле, называются генами.

Гены – единицы генетической информации. Иногда они небольшого размера, иногда состоят из тысяч нуклеотидов. Дать краткое и точное определение гену весьма сложно – это одна из центральных проблем генетики. Весь XX в. представления о гене непрерывно изменялись. В рамках классической генетики это было, скорее, абстрактное понятие элементарной структуры, отвечающей за определенный признак организма. После рождения молекулярной биологии под геном обычно понимался участок ДНК, кодирующий отдельный признак. Но последующие открытия «перекрывающихся» генов, «мозаичной» структуры, псевдогенов, мобильных генетических элементов, регуляторных последовательностей и многого другого все более усложняли и размывали понятие гена (Курчанов Н. А., 2009). С большой степенью условности остановимся на лаконичном определении гена, которое приводит в своей книге В. З. Тарантул: *«Ген – это физическая (определенный участок ДНК) и функциональная (кодирует белок или РНК) единица наследственности»* (Тарантул В. З., 2003).

Воспроизводится генетическая информация во время репликации. **Репликацией** называется процесс удвоения молекул ДНК. Именно уникальная способность ДНК к само-

удвоению определяет ее ключевую роль в живом организме как носителя наследственности. Каждая молекула ДНК состоит из двух цепей нуклеотидов. Эти цепи соединены друг с другом по **принципу комплементарности** (А – Т, Г – Ц) при помощи водородных связей. Таким образом, информации цепей взаимозависимы: каждая цепь несет информацию о другой.

Начинается репликация с локального участка молекулы ДНК, где двойная спираль ДНК раскручивается, разрываются водородные связи между нуклеотидами соседних цепей и цепи расходятся. К образовавшимся свободным связям каждой цепи присоединяются по принципу комплементарности (А – Т, Г – Ц) свободные нуклеотиды, находящиеся в клетке. Этот процесс идет вдоль всей молекулы ДНК с участием сложного ферментного комплекса. Поскольку у каждой дочерней молекулы ДНК одна нить происходит от материнской молекулы, а другая является вновь синтезированной, данная модель репликации получила название «полуконсервативной» (рис. 1.1). Мы рассмотрели только сам принцип репликации, не вникая в исключительно сложные биохимические процессы.

Две новые молекулы ДНК представляют собой копии исходной молекулы. Полуконсервативный механизм репликации ДНК столь же универсален в природе для воспроизведения генетического материала, как и сама структура ДНК.

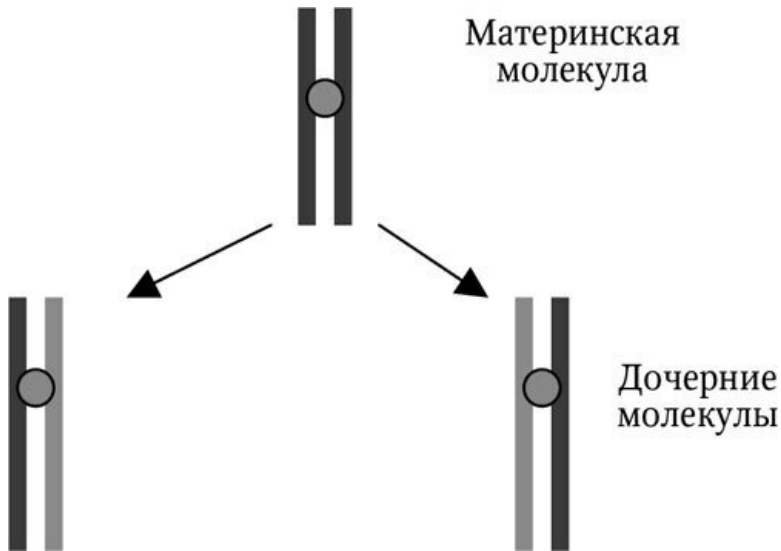


Рис. 1.1. Полуконсервативный принцип репликации ДНК

Другая нуклеиновая кислота – РНК, участвует в процессах реализации генетической информации. Ее нуклеотиды отличаются от нуклеотидов ДНК одним азотистым основанием (*урацил* вместо *тимина*) и пентозой (*рибоза*). В настоящее время считается, что РНК была первой «молекулой жизни», объединившей в себе множество функций. Только потом функция хранения генетической информации перешла к ДНК, а функция катализа – к белкам. Однако разнообразные виды РНК в той или иной мере сохраняют свои первоначальные способности.

плазму для участия в другом важнейшем процессе – трансляции, который протекает на рибосомах.

Трансляцией называется процесс синтеза полипептидной цепочки на нити и-РНК. На и-РНК переписана генетическая информация о структуре белков, которая закодирована последовательностью нуклеотидов. Полипептидная нить из аминокислот, приносимых т-РНК, синтезируется на и-РНК. Этот процесс происходит на рибосомах. Сами рибосомы состоят из многочисленных белков и р-РНК. При трансляции информация переписывается с языка РНК-нуклеотидов на язык аминокислот. Этот процесс, один из самых сложных в природе, происходит в несколько этапов с участием многих ферментов.

Соответствие структуры гена (в нуклеотидах) и структуры кодируемого им белка (в аминокислотах) было названо **коллинеарностью**. Коллинеарность определяется **генетическим кодом**. Кодировка соответствия двух типов записи информации выражается в том, что каждая аминокислота в структуре белка зашифрована последовательностью из трех нуклеотидов – **триплетом** или **кодоном** (рис. 1.3). Расшифровка генетического кода, завершенная к 1965 г., явилась одной из триумфальных побед генетики.

АУГ	ААГ	ГГА	УУА	ЦАУ	-----	АГЦ	ГЦГ	Стоп-кодон	и-РНК
Met	Lys	Gly	Leu	His	-----	Ser	Ala		Полипептид

Рис. 1.3. Колинеарность и-РНК и полипептида, синтезированного в процессе трансляции (в полипептиде показаны комплементарные триплетам аминокислоты)

Процессы репликации, транскрипции и трансляции получили в биологии название **матричных**, поскольку в них одна молекула служит матрицей (образцом) для синтеза другой. Матричные процессы являются определяющими для протекания жизни на Земле.

Порядок переписывания генетической информации в клетке определяет поток информации в живой природе:

ДНК → РНК → белок.

Такая направленность была названа одним из основателей молекулярной биологии Ф. Криком (1916–2004) **центральной догмой молекулярной биологии**. Хотя современная генетика знает и альтернативные пути, этот поток информации реализуется в подавляющем большинстве живых систем.

Единство генетического кода и общность потока генетической информации в живой природе свидетельствуют о единстве происхождения всех живых организмов на нашей планете.

1.2. Организация генетического материала

Структурно-функциональная организация генетического аппарата определяет деление всех живых организмов на прокариот и эукариот. У прокариот (к которым относятся бактерии и археи) ДНК представлена кольцевой молекулой и находится в цитоплазме клетки. У эукариот (к которым относятся все остальные организмы) структурными носителями генетической информации ДНК являются **хромосомы**, находящиеся в ядре.

Хромосомы представляют собой сложную многоуровневую структуру, в которой ДНК взаимодействует с различными белками. Базовым уровнем этой структуры являются **нуклеосомы**, представляющие собой глобулы из восьми молекул белков *гистонов*, обвитых ДНК. Нуклеогистоновая нить в дальнейшем многократно укладывается, формируя компактные хромосомы. Такая структура открывает широкие возможности для регуляции.

Поскольку число генов в организме несоизмеримо больше числа хромосом, то понятно, что каждая хромосома несет много генов. Каждый ген занимает в хромосоме определенное место – **локус**. Гены, расположенные на одной хромосоме, называются **сцепленными**.

Помимо ядра, небольшая доля генетической информации

эукариотической клетки находится в таких органоидах, как митохондрии и хлоропласты, имеющих собственные генетические системы: свои ДНК, разнообразные РНК (и-РНК, т-РНК, р-РНК) и рибосомы, что позволяет осуществлять независимый синтез белка. Кольцевые ДНК этих органоидов явились важным доводом в пользу их бактериального симбиотического происхождения на заре формирования жизни.

Клеточное ядро эукариот разделяет процессы транскрипции и трансляции, что предоставляет широкие возможности для регуляции. Регуляция происходит на всех этапах экспрессии генов эукариот. Дополнительным этапом у них является **процессинг** – процесс сложных преобразований синтезированной в ходе транскрипции РНК. Важнейшая составляющая процессинга и-РНК – **сплайсинг**, при котором происходит вырезание **интронов** (некодирующих областей гена) и сшивание **экзонов** (кодирующих областей). Экзоны и интроны обуславливают «мозаичную» структуру эукариотических генов. Именно в результате процессинга синтезированная в ядре РНК становится функционально активной.

Понимание многообразных механизмов регуляции послужило причиной радикальных изменений наших представлений о структурно-функциональной организации генетического аппарата в настоящее время.

Одним из основателей современной генетики, выдающимся датским ученым В. Иоганнсенем (1857–1927) были предложены базовые генетические термины – ген, аллель, ге-

нотип, фенотип, определяющие генетические характеристики особи.

Гены, расположенные в своих локусах, могут иметь варианты – **аллели**. Локус, имеющий в популяции более одного аллеля, называется полиморфным. Обычно аллели обозначаются буквами латинского или греческого алфавита, а если их много, то с верхним индексом. Количество аллелей разных генов в популяциях организмов может быть различным. Одни гены имеют много аллелей, другие – мало. В любом случае число аллелей ограничено эволюционными факторами: аллели, ухудшающие адаптивные свойства вида либо несовместимые с жизнью, элиминируются естественным отбором.

Конкретный организм эукариот имеет только два аллеля одного гена: по числу гомологичных локусов гомологичных хромосом (отцовской и материнской). Организм, у которого оба аллеля одинаковые, называется **гомозиготой** (по данному гену). Организм, у которого аллели разные, называется **гетерозиготой** (рис. 1.4). Аллели, локализованные на половых хромосомах гетерогаметного пола, могут присутствовать в единственном числе.

Генотип можно представить как совокупность аллелей организма, а **фенотип** – как совокупность его внешних признаков.

Введенный в 1920 г. немецким ботаником Г. Винклером (1877–1945) термин **геном** стал характеристикой целого ви-

да организмов, а не конкретной особи. Это понятие в дальнейшем стало одним из важнейших. К 1980-м гг. XX в. формируется новое направление генетики – геномика. Первоначально геном характеризовали как совокупность генных локусов гаплоидного набора. Однако оказалось, что сами гены занимают относительно небольшую часть генома, хотя и составляют его основу. Большую часть занимают межгенные участки, где есть области с регуляторной функцией, а также районы невыясненного пока назначения. Регуляторные участки неразрывно связаны с генами, являются своего рода «инструкциями», определяющими работу генов на разных этапах развития организма. Поэтому геномом в настоящее время называют всю совокупность ДНК клетки, характерную для ДНК вида.

На современном этапе развития генетики геномика становится одним из ее ключевых разделов. Успехи геномики наглядно продемонстрировало успешное завершение программы «Геном человека».

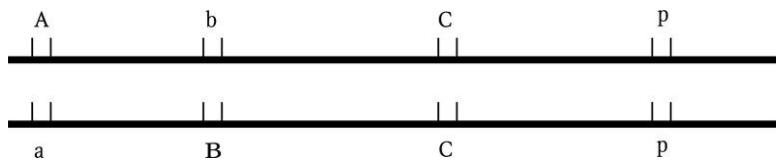


Рис. 1.4. Аллели сцепленных генов двух гомологичных хромосом

1.3. Проявление генетической информации

Как проявляется генетическая информация, локализованная в ДНК-содержащих структурах? Ее проявление отражается в фенотипе, который, согласно современным представлениям, всегда является результатом взаимодействия генов в конкретных условиях внешней среды.

В природе обнаружены самые разные варианты взаимодействия аллелей и неаллельных генов. Ген может подавлять или видоизменять проявление другого гена (Курчанов Н. А., 2009; 2010). На результат такого взаимодействия влияет множество факторов, поэтому перед генетиками открывается все более и более сложная картина. Сами гены стали рассматривать не как единичные образования, а как составляющие единой структуры – транскрипционной сети. «Включение» каждого гена сети производится сигнальными молекулами, причем взаимоотношения между генами внутри сети могут быть очень сложными. В результате этого признак может проявляться (или не проявляться) у особей одного генотипа, а степень проявления признака может варьировать в различных условиях среды.

Проявляемость гена в фенотипе определяет такой показатель, как **пенетрантность**, степень его выраженности – **экспрессивность**, а диапазон варьирования признака (про-

явлений генотипа) – **норма реакции**. Этот диапазон различен для разных признаков. Некоторые признаки имеют однозначную норму реакции или варьируют незначительно. Другие признаки (например, поведенческие) имеют широкую норму реакции.

Наряду с наследственностью, всем живым организмам свойственна изменчивость, под которой понимают свойство приобретать новые признаки. В природе встречаются различные виды изменчивости.

Мутации – это наследственные изменения генетического материала. По характеру изменений генома мутации делятся на генные (изменения нуклеотидного состава ДНК отдельных генов), хромосомные (изменения структуры хромосом), геномные (изменения числа хромосом), цитоплазматические (изменения неядерных генов). Эти основные группы мутаций имеют множество подгрупп, которые подробно рассматриваются в курсе генетики (Курчанов Н. А., 2009; 2010).

Несмотря на неблагоприятный эффект большинства мутаций, способность к мутированию чрезвычайно важна, так как дает возможность организмам изменяться и приспосабливаться к условиям внешней среды. Мутации – основа эволюционных изменений.

Модификации – это изменения фенотипа под действием факторов внешней среды без изменения генотипа. Они обеспечивают приспособленность организма в течение жизни к условиям его существования. Проблема наследования моди-

фикации имеет долгую историю чрезвычайно острых дискуссий. Не меньший интерес представляет проблема возникновения модификаций. Способность к адекватным модификационным изменениям открывает организму более широкие возможности для адаптаций.

Дискуссии о возможностях модификаций особенно болезненно проходили в сфере поведенческих наук. Поведенческие признаки высших организмов контролируются большим числом генов, что определяет широкий диапазон фенотипической изменчивости. Поведенческие признаки, контролируемые единичным геном, могут быть предметом строго генетического анализа, но только у простых организмов. В основном такие признаки исследованы у дрозофилы – классического объекта генетики. Для выражения доли изменчивости, обусловленной различиями в генотипе, был введен показатель **наследуемости**.

Однако оказалось, что понятие наследственности не исчерпывается генотипом. Один и тот же генотип может по-разному «работать», а «режим» его «работы» может передаваться по наследству. На волне революционных открытий конца XX в. рождается новое направление – эпигенетика.

1.4. Эпигенетика – новый взгляд на природу наследственности

Эпигенетика в настоящее время «поставляет» наиболее интересные факты для «строительства» новой парадигмы современной генетики. Термин «эпигенетика» был предложен известным английским генетиком К. Уодингтоном (1905–1975) еще в 1942 г. для обозначения процессов формирования конкретного фенотипа на основе определенного генотипа. Первоначально под такими процессами подразумевались обратимые модификации в ходе онтогенеза.

В настоящее время особое внимание уделяется наследственным изменениям генной экспрессии, происходящим без изменения нуклеотидного состава ДНК. Фундаментальным положением эпигенетики является то, что один и тот же генотип может проявляться разными фенотипами, которые опосредуются разными состояниями генных локусов. Для выражения этих состояний, обусловленных различными эпигенетическими механизмами, появился особый термин – **эпигеном** (Паткин Е. Л., 2008). Выделяют несколько эпигенетических механизмов.

Метилирование ДНК – наиболее распространенный и изученный вариант включения и выключения генной экспрессии при помощи метильной группы, связанной с азотистым основанием (обычно *цитозином*). Метилирование осу-

ществляется целым семейством ферментов *метилтрансфераз*. Особенно велика его роль на ранних этапах развития, когда протекают процессы дифференцировки.

Изменение структуры хроматина в ходе онтогенеза имеет не меньшее значение. Основной способ такой регуляции – разнообразные модификации *гистоновых белков* нуклеосом. С этими модификациями связана активация или выключение специфичных генов. Модификации гистонов играют ключевую роль в формировании *гетерохроматина* (конденсированного нефункционирующего хроматина). Кроме гистонов, в хроматине содержится большое количество других белков, получивших собирательное название *негистоновых*. Модификации таких белков также влияют на активность генов.

Воздействие малых РНК оказалось сопоставимо по своей значимости для регуляции генной экспрессии с активностью регуляторных генов. Многие малые РНК происходят из межгенных участков и интронов матричной РНК, вырезаемых в процессе сплайсинга. Их многообразие обуславливает наличие различных классификаций малых РНК.

РНК-зависимый механизм регуляции экспрессии генов, открытый только в 1995 г., получил название **РНК-интерференции**. В основном он запускается при помощи двуниевых малых РНК (Смирнов А. Ф., 2009). Это открытие радикально изменило наши представления о регуляции генной экспрессии в ходе онтогенеза.

Влиянием малых РНК, может быть, объясняется загадочное явление **парамутации**, при котором аллель «запоминает» свое состояние в предыдущем поколении. Это явление противоречит законам Менделя, согласно которым гены гетерозигот расходятся в половые клетки неизменные. Было предложено несколько моделей, объясняющих возникновение парамутаций, но все они не более чем гипотезы. Возможно, новому поколению при оплодотворении передаются молекулы малых РНК. Вероятно, парамутации широко распространены в природе, обуславливая явления пенетрантности и экспрессивности (Паткин Е. Л., 2008).

Наиболее ярким эпигенетическим феноменом является **геномный импринтинг**, открытый в 1984 г. Он проявляется у млекопитающих и цветковых растений. Геномный импринтинг представляет собой обусловленность экспрессии генов в зависимости от отцовского или материнского происхождения. Зигота, а затем и клетки организма как бы «запоминают» происхождение гена. Несмотря на интенсивное изучение в последние годы, механизм геномного импринтинга во многом остается непонятным. Вероятно, он обусловлен различием в метилировании хромосом.

Предположительно, 0,1 % генов млекопитающих подвергаются импринтингу (Смирнов А. Ф., 2009). Хотя число импринтированных генов относительно невелико, все они играют важную роль, *особенно в регуляции поведения*. Именно из-за наличия импринтированных генов необходимо на-

личие отцовского и материнского геномов для нормального развития зародыша.

В исследованиях генетиков рассматриваются и другие эпигенетические механизмы регуляции генной экспрессии. Они, безусловно, играют свою роль в развитии большинства полигенных болезней человека (Cook G., Hill A., 2001). Относительно недавно показана важная роль влияния внутриутробного развития на организм и его последующее поведение. Так, сходство разнояйцовых близнецов значительно больше, чем сходство обычных братьев и сестер, хотя степень генетической общности в обоих случаях одинакова (Scarr S., 1992).

Дальнейшее изучение эпигенетических механизмов должно раскрыть такое явление, как структурная наследственность, под которой понимается функционирование в качестве матриц трехмерных структур, образующих себе подобных. Самым известным примером являются белки прионы (Шаталкин А. И., 2009).

Более пристальное внимание к эпигенетическим механизмам раскрыло возможность внешнего воздействия на наследственность. Даже такие внешние факторы, как питание, материнская забота, способ оплодотворения, влияют на эпигеном (Паткин Е. Л., 2008). Это влияние может осуществляться путем биохимической модификации ДНК и гистонов, что изменяет генную экспрессию. Если такие модификации затрагивают линии первичных половых клеток (ППК), то

происходит наследование фенотипа. Показана возможность передачи по наследству «рисунка метилирования» генов, что изменяет фенотипические свойства.

Таким образом, некоторые эпигенетические феномены бросают вызов традиционной генетической парадигме. Вековая проблема «наследования приобретенных признаков» возвращается в генетику в новом качестве.

Автономность генов оказалась значительно меньшей, чем предполагалось на заре генетики. Именно поэтому так трудно дать четкое определение гена. Гены генома интегрированы в транскрипционные сети, которые можно рассматривать как самостоятельные структуры генетического аппарата. Их взаимосвязь открывает возможности моделировать и передавать по наследству специфическую активность генома.

А. И. Шаталкин приводит интересное сравнение деятельности организма и современного производства. При этом генотип можно сравнить с технической документацией, а фенотип – с конечным продуктом. Но на производстве нельзя не учитывать роль рабочего коллектива, который реализует технический проект. А в организме? Возможно, эту роль выполняют процессы самоорганизации (Шаталкин А. И., 2009).

Впервые термин «самоорганизующаяся система» был использован одним из основателей кибернетики У. Р. Эшби (1915–1985) еще в 1947 г. (Ashby R., 1956). В настоящее время вопросы самоорганизации активно разрабатываются

в рамках синергетики, чье влияние на биологию все более осязательно. Такой синтез заставляет ученых по-новому понимать явления наследственности и изменчивости, служит веским фактором разработки новой парадигмы.

Другим весомым фактором послужили открытия, опровергающие наши представления о стабильности генома.

1.5. Лабильный геном

Традиционные представления о стабильности геномов, сложившиеся в рамках классической генетики, сильно пошатнулись после открытия мобильных (мигрирующих) генетических элементов (МГЭ). МГЭ – это структуры, которые могут перемещаться в пределах генома или переходить из генома в геном. Они могут встраиваться в различные области генетического аппарата эукариот и прокариот. Процесс перемещения МГЭ получил название **транспозиции**.

МГЭ были открыты Б. Мак-Клинтон (1902–1992) у кукурузы (*Zea mays*) еще в 1940-е гг., однако ее сообщение было встречено генетиками с большим недоверием. Развитие молекулярной генетики подтвердило наличие подобных структур сначала у прокариот, а затем и у эукариотических организмов. Только в 1983 г. Б. Мак-Клинтон была удостоена Нобелевской премии за свое выдающееся открытие.

В настоящее время ко всем МГЭ обычно применяют термин **транспозоны**.

Транспозоны были обнаружены у бактерий, дрожжей, кукурузы, дрозофилы и других эукариотических организмов. Типичные признаки транспозонов – инвертированные повторы на концах и дупликация сайт-мишени (места внедрения). Развитие методов молекулярной генетики показало широкое распространение транспозонов в геномах высших

животных, в том числе и у человека. Их доля в геномах оказалась значительно выше, чем предполагалось ранее. Так, в геноме человека транспозоны составляют до 45 % генетического материала (Смирнов А. Ф., 2009).

В своем большинстве транспозоны являются эволюционным наследием и обусловлены внедрением вирусного или бактериального генома в клетки эукариот миллионы лет назад. Особый интерес представляют *ретровирусы*, которые реализуют путь, альтернативный «центральной догме». Это феномен **обратной транскрипции** – способность строить на своей РНК комплементарную ДНК. Такая ДНК-копия, встраиваемая в чужой геном, получила название **провируса**.

Подавляющее большинство провирусов не функционируют (не экспрессируются), но при определенных воздействиях некоторые из них способны активироваться, что может представлять собой опасность для макроорганизма. Однако некоторые процессы развития, например развитие нейронов, закономерно сопровождаются повышенной активностью транспозонов. Вероятно, явление ретротранспозиции сыграло важную роль в эволюции эукариот. У человека ретротранспозоны составляют более 90 % мобильной части генома (Попов В. В., 2008).

Феномен транспозиции представляет большой теоретический интерес, независимо от конкретной функции МГЭ. Их важная роль в эволюции уже не подлежит сомнению: пока-

зана близость сайтов внедрения МГЭ и хромосомных перестроек. Поскольку МГЭ могут создавать диффузные области гомологии, их копии в разных местах генома обеспечивают возможность реципрокной сайт-специфичной рекомбинации. Такие обмены могут приводить к различным хромосомным перестройкам (делециям, инверсиям, транслокациям), могут изменять систему регуляции генов. Стимулируя хромосомные перестройки, транспозоны могли изменять экспрессию соседних генов. Такая реорганизация играет существенную роль в эволюции геномов.

Показан резкий рост числа транспозиций в популяциях *дрозофилы* при стрессовых воздействиях, что можно рассматривать как модель быстрой регуляции активности генома при изменении условий существования (Ратнер В. А., 2002).

В настоящее время наметилась тенденция оставить понятие «мутация» только для генных мутаций, а хромосомные и геномные мутации рассматривать как варианты естественной генетической рекомбинации. Терминологическая проблема возникла из-за традиционного понимания мутации как отклонения от нормы. Однако дупликации, инверсии, транслокации, центрические слияния, полиплоидия неразрывно связаны с эволюцией геномов. С эволюционной точки зрения, хромосома – это непостоянная структура, а лабильность – естественное состояние генома (Хесин Р. Б., 1984).

Все вирусы представляют собой «мобильные гены». Ви-

русы, плазмиды (мелкие кольцевые ДНК у бактерий), транспозоны можно рассматривать в русле единого явления в эволюции генетической системы. Все эти структуры не только сами способны перемещаться по геному или из генома в геном, но и могут «перетаскивать» соседние участки генома клетки-хозяина. Такое явление получило название **трансдукции**. Его открытие сыграло решающую роль в рождении генной инженерии.

Многообразие мобильных генетических структур послужило основой для формирования гипотезы **горизонтального переноса генов** в эволюции. Этим термином стали называть обмен генетической информацией между неродственными организмами неполовым путем. Хотя участие транспозонов в процессе эволюции не отрицает никто, их значение до сих пор вызывает бурные споры. Одни генетики, допуская возможность горизонтального переноса в природе, не считают, что он играл заметную роль в эволюции. Другие, наоборот, придают ему решающее значение.

Мы не можем пока адекватно оценить эволюционные масштабы горизонтального переноса, но генетические исследования все чаще показывают его распространенность в природе. Уже сейчас ясно, что роль горизонтального переноса важнее, чем предполагалось ранее. Особенно значимо это было на первых этапах эволюции, когда происходило формирование основных групп живых существ.

У высокоорганизованных организмов генетическую ре-

комбинацию обеспечивает половой процесс, что дает необходимую им стабильность. Но нельзя игнорировать роль горизонтального переноса и для высших организмов. Так, многие важные явления, связанные с иммунитетом зародышей млекопитающих, вероятно, находятся под контролем генов, полученных от вирусного генома путем трансдукции. Выдают свое происхождение от транспозонов и многие регуляторные последовательности геномов позвоночных (Марков А., 2010).

Возможно, генотипы всех организмов представляют собой «генофонд мира» как единую структуру (Попов В. В., 2008). Этот взгляд не лишен оснований, что заставляет нас с осторожностью относиться к филогенетическим построениям с помощью геносистематики, по-новому посмотреть на многие положения эволюционной теории, с которой мы познакомимся в следующей главе.



Глава 2. Эволюция

Путь от амёбы к человеку казался философам очевидным прогрессом. Хотя неизвестно, согласилась бы с этим мнением амёба.

Б. Рассел (1872–1970), английский философ, лауреат Нобелевской премии 1950 г.

Теория эволюции – это не только общебиологическая теория, но и мировоззренческая система, уровень разработанности которой имеет решающее значение для развития естествознания. Без анализа эволюционных истоков нельзя адекватно понимать любой аспект поведения. Тема эволюции поведения и психики неотделима от общетеоретических вопросов эволюционной теории.

2.1. Становление и основные положения синтетической теории эволюции

Эволюционизм возник как альтернатива учению о неизменности видов. Вопросы, связанные с возникновением и развитием жизни, прошли через всю интеллектуальную историю человечества. Количество литературы, посвященной истории эволюционных учений, огромно (Завадский К. М., Колчинский Э. И., 1977; Колчинский Э. И., 2002).

Термин «эволюция» впервые был предложен швейцарским натуралистом Ш. Боннэ (1720–1793), который рассматривал ее как процесс развертывания возможностей, заложенных в материю Творцом. В Новое время первые, весьма несовершенные, концепции эволюции мы находим у французского натуралиста Ж. Бюффона (1707–1788) и деда Ч. Дарвина – Э. Дарвина (1731–1807).

Большую известность (правда, уже после смерти автора) приобрела теория французского естествоиспытателя Ж. Б. Ламарка (1744–1829). Свое эволюционное учение он изложил в знаменитой книге «Философия зоологии» (1809), где развивал взгляды о постепенном повышении уровня организации живых существ от простейших до человека.

Ж. Б. Ламарк выделил три основных фактора эволю-

ции: упражнение органов, наследование благоприобретенных признаков, внутреннее стремление организмов к прогрессу. Хотя наследование благоприобретенных признаков во времена Ламарка считалось само собой разумеющимся, его теория не получила признания среди современников. Многие обоснования Ж. Б. Ламарка были неубедительны и явно натянуты. Большинство биологов того времени, в том числе и крупнейший авторитет – французский палеонтолог Ж. Кювье (1769–1832), стояли на позициях креационизма и неизменности видов.

Следует заметить, что эволюция не обязательно должна противопоставляться креационизму. Креационизм постулирует только акт творения жизни, но может допускать ее последующую эволюцию, что мы видим уже у Ш. Боннэ.

В трудах последователей Ж. Б. Ламарка его теория получила развитие, став влиятельным течением эволюционизма. Однако адекватному пониманию его идей часто мешал идеологический фактор. Только сейчас мы начинаем постигать их значение. Несмотря на ошибки, объяснимые уровнем развития биологии того времени, мысли Ж. Б. Ламарка оказались исключительно глубоки.

Из других эволюционистов того времени нельзя не отметить работы французского естествоиспытателя Э. Жоффруа Сент-Илера (1772–1844).

Однако крупнейшее событие в науке XIX в. – это эволюционная теория Ч. Дарвина (1809–1882). Суть теории Ч.

Дарвин изложил в своей эпохальной книге «Происхождение видов», напечатанной в 1859 г. С этой даты многие историки науки ведут отсчет современной биологии. Книга произвела настоящую революцию и в научном мировоззрении, и в умах людей того времени. Дарвинизм быстро стал господствующим течением эволюционизма.

Основными факторами эволюции Ч. Дарвин выдвинул изменчивость, наследственность и отбор. Главным фактором у него выступает естественный отбор. О механизмах наследственности и изменчивости Ч. Дарвин, как и Ж. Б. Ламарк, имел самые смутные представления. Однако, вне зависимости от механизма, изменчивость у него не была привязана к «желаниям» организма или к «высшим силам». Непрерывный ряд мелких изменений от первоначальной формы и составляет материал эволюции. Ч. Дарвин снял мистический ореол таинственности с эволюционного процесса.

Существенно потеснив креационизм в общественном сознании, дарвинизм не остался единственной эволюционной теорией. Дав мощный толчок эволюционному подходу в науке, он одновременно породил альтернативные версии. Одним из самых известных критиков дарвинизма XIX в. был русский зоолог Н. Я. Данилевский (1822–1895), который провел скрупулезный анализ работ Ч. Дарвина.

Начало XX в. отмечено периодом долгой конфронтации дарвинизма с нарождающейся генетикой. Это породило обилие антидарвиновских концепций, предрекающих «скорую

смерть» теории Ч. Дарвина. Наиболее уязвимой стороной дарвинизма в то время считалась природа наследственности. Поэтому рождение **синтетической теории эволюции** (СТЭ), которая базировалась на синтезе популяционной генетики и дарвинизма, стали рассматривать как вторую революцию в истории эволюционной биологии.

Теоретические положения популяционной генетики были разработаны С. Райтом (1889–1988), Р. Фишером (1890–1962), Дж. Холдейном (1860–1936) в 1930–1931 гг. Они изложены в классических работах «*Генетическая теория естественного отбора*» (Fisher R., 1930) и «*Факторы эволюции*» (Haldane J., 1932).

Контуры целостной эволюционной теории впервые были очерчены в работе Ф. Добжанского «*Генетика и происхождение видов*» (Dobzhansky Th., 1937). Часто называют шесть главных «архитекторов» СТЭ: Т. Добжанский (1900–1975), Э. Майр (1904–2005), Б. Ренш (1900–1990), Н. В. Тимофеев-Ресовский (1900–1981), Дж. Симпсон (1902–1984), Дж. Хаксли (1887–1975). Однако на самом деле в создание нового направления весьма весомый вклад внесли более тридцати биологов разных специальностей, что отмечают в своих работах и сами «отцы-основатели». Можно вспомнить таких известных ученых, как К. Дарлингтон (1903–1981), Англия, Г. Хеберер (1901–1973), Германия, Дж. Стеббинс (1906–2000), США. Достоянное место в этом ряду занимает наш соотечественник И. И. Шмальгаузен (1884–1963). Сам

термин «синтетическая теория эволюции» вошел в употребление после выхода книги Дж. Хаксли «*Эволюция. Современный синтез*» (Huxley J., 1942).

С точки зрения СТЭ, **эволюция** – это процесс постепенного ненаправленного изменения частот и видов аллелей во многих локусах.

Элементарной единицей эволюционного процесса в СТЭ была признана **популяция** – изолированная группа особей одного вида, связанная общностью территории и происхождения. Этот термин был предложен В. Иоганнсенем в 1908 г. Совокупность аллелей популяции называется **генофондом**, а процессы, изменяющие генофонд, получили название элементарных эволюционных факторов. По поводу числа факторов среди эволюционистов нет единодушия. Наиболее часто в СТЭ выделяют как эволюционные факторы мутационный процесс, поток генов, дрейф генов и естественный отбор.

Мутационный процесс – процесс образования новых генетических вариантов. Исключительно важным аспектом СТЭ является положение о случайном, ненаправленном характере мутаций. Поскольку мутации – редкое событие, то они изменяют генофонд чрезвычайно медленно.

Поток генов – обмен генами между разными популяциями. Основной источник потока генов – миграции особей, которые способны изменять генофонд значительно быстрее, чем мутации. Диапазон интенсивности миграций различен.

Обмен генов между популяциями может вообще отсутствовать. В таком случае мы наблюдаем **изоляцию** – важнейший фактор видообразования.

Дрейф генов – случайные изменения частот аллелей в популяции. Это понятие в генетику ввел С. Райт (Wright S., 1931). Оно служит предметом долгих дискуссий. Дрейф генов относится к явлениям, во многом обусловленным ошибкой выборки: чем меньше выборка популяции, тем больше будет ошибка выборки.

Естественный отбор – важнейший фактор эволюции в СТЭ. Кратким и удачным определением отбора может служить определение, данное И. Лернером: «*отбор – это дифференциальное воспроизведение генотипов*» (Lerner I., 1958). Данное определение подразумевает, что шансы передать свои признаки следующему поколению у разных генотипов не одинаковы. Один из основателей цитогенетики, английский генетик С. Дарлингтон (1903–1981) охарактеризовал естественный отбор как процесс переноса «...с химического уровня мутации на биологический уровень адаптации» (Darlington C., 1958). В СТЭ отбор рассматривается как единственный направляющий эволюционный фактор. Роль естественного отбора – это один из ключевых дискуссионных вопросов на всем протяжении истории эволюционизма после Ч. Дарвина.

Другим ключевым вопросом стал вопрос единства механизмов эволюции. В СТЭ принято различать разные уровни

эволюционного процесса.

Микроэволюция – процесс адаптивного изменения популяций до возникновения новых видов. Все вышерассмотренные закономерности динамики популяций под действием эволюционных факторов разработаны именно по отношению к микроэволюции.

Макроэволюция – эволюция надвидовых таксонов. Это один из наименее разработанных разделов СТЭ, можно сказать, ее слабое место. Среди сторонников СТЭ преобладают взгляды о единстве механизмов микро– и макроэволюции, что во многом обусловлено представлениями «отцов-основателей» Дж. Симпсона, Б. Ренша, Дж. Хаксли. Это же относится и к пограничному явлению – видообразованию.

Видообразование – процесс образования новых видов. Оно обычно рассматривается как итог микроэволюции, но ряд эволюционистов предлагают считать видообразование самостоятельным разделом.

Таковы (в самом общем виде) основные положения синтетической теории эволюции. Ее становление, можно сказать, прошло триумфально. Середина XX в. знаменуется безраздельным господством идей СТЭ. Хотя и в это время выдвигались альтернативные теории, в целом ведущие эволюционисты проявляли редкое единодушие. Теоретические затруднения рассматривались как естественные аспекты развития науки.

Затем положение изменилось. Новые факты, порождая

новые разногласия, поставили эволюционную биологию на порог третьей научной революции. Чтобы понять суть теоретических разногласий, необходимо кратко познакомиться с историей альтернативных концепций. Они возникли, как уже говорилось, почти одновременно с дарвинизмом.

2.2. Альтернативные теории эволюции

Многообразии альтернативных концепций эволюции обычно группируют в три ветви: ламаркизм, теории направленной эволюции и сальтационизм. Каждая ветвь имеет свою богатую историю. В настоящее время эти названия представляют скорее исторический интерес, поскольку все современные теории исповедуют синтетический подход. Мы рассмотрим этапы формирования каждой ветви.

В основе всех вариаций **ламаркизма** лежит принцип наследования приобретенных признаков. Большинство из этих вариаций сейчас являются достоянием истории. Из первых теорий широкую известность получила теория «психоламаркизма» американского палеонтолога Э. Коп (1840–1897), хотя на самом деле ее трудно отнести к ламаркизму, поскольку она содержит положения разных направлений. Э. Коп активно критиковал теорию естественного отбора, поддерживая как наследование приобретенных признаков, так и направленность эволюции. Он первый выдвинул версию несводимости механизмов микро– и макроэволюции. В области палеонтологии Э. Коп считался крупнейшим специалистом, открывшим ряд фундаментальных закономерностей.

Утверждение «центральной догмы» генетики как методологической основы биологии, казалось, навсегда покон-

чило с проблемой наследования приобретенных признаков, но прогресс иммунологии и становление эпигенетики вновь вернули ее в сферу научного диспута, возродив интерес к идеям многократно похороненного ламаркизма.

Теории направленной эволюции исходят из признака у организмов предрасположенности к изменению в определенном направлении. Такие подходы начали появляться почти одновременно с теорией Ч. Дарвина, но они всегда представляли собой множество отдельных, очень разнообразных течений.

У истоков этого направления стояли такие известные ученые, как немецкий ботаник К. Нэгели (1817–1891), американский палеонтолог Г. Ф. Осборн (1857–1935), немецкий зоолог Т. Эймер (1843–1898). Т. Эймер является основателем влиятельного учения, названного им **ортогенезом**, в рамках которого он развивал идею изначальной целесообразности в природе, отрицая как положения ламаркизма, так и естественный отбор дарвинизма в роли ведущих факторов эволюции. Многие сторонники ортогенеза стояли на виталистических позициях.

Из концепций направленной эволюции наиболее разработанной представляется теория **номогенеза** российского ихтиолога Л. С. Берга (1876–1950). Даже принципиальные противники высоко оценили эрудицию автора, глубину его аргументации, гармоничность системы (Dobzhansky Th., 1975). В настоящее время термин «номогенез» стал опреде-

ляющим для всего направления.

Естественному отбору Л. С. Берг придавал второстепенное значение «сортировщика вариаций». Главную роль он отдавал другому фактору – направленной динамике эволюционных изменений (Берг Л. С., 1977). Эта динамика представляет собой реализацию закономерностей, имманентных живой природе. Таким образом, номогенез отрицает случайность эволюционных изменений и постулирует ход эволюции в определенном направлении. Такая направленность особенно наглядно, по мнению Л. С. Берга, проявляется в явлении конвергенции.

Теоретические взгляды Л. С. Берга разделял А. А. Любищев (1890–1972) – один из последних российских «биологов-энциклопедистов». Близка им и теория биогенеза российского палеонтолога Д. Н. Соболева (1872–1949). Д. Н. Соболев стремился построить таблицу, отображающую эволюционные ряды живых существ. Другой вариант подобной таблицы пытался создать палеоботаник С. В. Мейен (1935–1987). За свои попытки совместить СТЭ и номогенез он «удостоился» критики и с той, и с другой стороны.

Сальтационизм постулирует «скачкообразное» возникновение новых форм путем редких единичных мутаций. Основателем этого направления можно считать выдающегося немецкого эмбриолога Р. Гольдшмидта (1878–1958). Его классический труд «*Материальные основы эволюции*» занимает почетное место среди основополагающих научных тру-

дов эволюционной биологии (Goldschmidt R., 1940).

Сальтационизм хорошо объясняет главную трудность дарвинизма – почти полное отсутствие промежуточных форм. В его пользу были интерпретированы открытия в области молекулярной биологии, особенно работы, показывающие роль регуляторных генов (Britten R., Davidson E., 1969). Мутации регуляторных генов действительно способны вызвать быстрые и значительные изменения (King M.-C., Wilson A., 1975).

Описанные группировки альтернативных концепций характерны для первой половины XX в. Во второй половине XX в. попытки распределить конкретных авторов по данным направлениям всегда были искусственными, поскольку в своих теоретических построениях ученые обычно использовали самые разные идеи эволюционизма.

После непродолжительного периода безраздельного господства СТЭ, с 1970-х гг. начинается новый раунд конфронтации под знаком идей синтеза. Все чаще начинают звучать утверждения, что последние открытия в области генетики, цитологии, палеонтологии не вписываются в теоретические построения СТЭ. Острой критике подверглись «редукционистские» положения СТЭ об эволюции как изменении частот аллелей в популяции, универсальной роли естественного отбора, абсолютизации адаптивности, а также игнорирование структурных и функциональных ограничений в эволюции.

Возникновение теории **прерывистого равновесия**, предложенной в 1972 г. американскими палеонтологами С. Гулдом (1941–2002) и Н. Элдриджем (Gould S., Eldredge N., 1977; Gould S., 1982), спровоцировало новый виток дискуссии. Теория имела успех и нашла многочисленных приверженцев.

Согласно модели прерывистого равновесия, эволюция представляет собой чередование резких коротких скачков, когда и происходит видообразование, с долгими периодами стабильного состояния – стазиса. Важную роль сторонники нового направления отводили разграничению механизмов микро– и макроэволюции, в очередной раз подчеркивая, что внутривидовая изменчивость не ведет к видообразованию. Авторы справедливо указывали на слабый обмен генами между популяциями вида. Ключевое значение в процессе видообразования они придавали изменениям в регуляторных генах. Последующие исследования генетиков подтвердили обоснованность этого положения. В рамках теории прерывистого равновесия было разработано понятие видового отбора как одного из основных факторов макроэволюции, который характеризует баланс образующихся и вымирающих видов (Stanley S., 1979).

Почти одновременно возникают концепции «недарвиновской» эволюции, предложенные молекулярными генетиками (Оно С., 1973; Кимура М., 1985). Правда, их авторы не отвергали дарвинизм, а рассматривали свои теории как

его развитие и анализ на молекулярном уровне. Теория нейтральности М. Кимуры (1924–1994) постулирует нейтральный характер большинства мутаций. Только некоторые мутации полезны или вредны, а значит, подвержены действию естественного отбора. Споры вокруг «удельного веса» нейтральных мутаций не прекращаются до сих пор.

Еще раньше английским эволюционистом В. Винн-Эдвардсом (1906–1997) была выдвинута теория **группового отбора**, согласно которой объектом отбора является группа (Wynne-Edwards V., 1962). В СТЭ таким объектом является отдельная особь. Рождение теории сопровождалось бурными дискуссиями, но она не встретила поддержки большинства эволюционистов. Интересным примером сторонников концепции группового отбора является адаптивная ценность для группы процесса старения, поскольку он ограничивает численность группы и «очищает» ее от изношенных особей.

Исходя из теории группового отбора, тем же В. Винн-Эдвардсом была предложена концепция **саморегуляции** – способности группы регулировать свою численность на оптимальном уровне (Wynne-Edwards V., 1965). Эта концепция была подхвачена противниками СТЭ как опровергающая базовый постулат дарвинизма о тенденции к безграничному размножению и борьбе за существование. Особый резонанс имела экстраполяция концепции на человеческое общество. Была проведена аналогия между нашей цивилиза-

цией и перенаселенной колонией бактерий, в которой включаются механизмы программированной гибели отдельных особей в интересах выживания остальных (Олескин А. В., 2001).

Однако наиболее радикальные изменения взглядов в эволюционной биологии произошли в конце XX в., после открытия эпигенетических закономерностей и распространенности в природе горизонтального переноса. Организация и функционирование генетического аппарата разных организмов оказались значительно более разнообразными и сложными, чем предполагалось ранее (Голубовский М. Д., 2000). Новую остроту приобрели старые «трудные» вопросы эволюционной теории. Это проблемы направленности эволюции, роли естественного отбора, природы адаптации, причин неравномерности темпов эволюции, неполноты палеонтологической летописи, вымирания крупных таксонов на границе геологических эпох и многие другие. Все эти проблемы вытекают из фундаментальных вопросов относительно механизмов макроэволюции, вызывающих острые разногласия. Не меньше споров вызывают механизмы видообразования и само понятие вида.

Кратко рассмотрим некоторые положения этих разделов эволюционной теории.

2.3. Вопросы макроэволюции и видообразования

Поскольку приспособительные изменения популяций (микроэволюция) разительно отличаются от картины разнообразия органического мира (макроэволюция), постоянно идет спор о наличии в макроэволюционных процессах особых факторов, не обнаруживаемых на микроэволюционном уровне. Именно взгляды на макроэволюцию изначально разграничивали конфликтующие стороны в эволюционной биологии. Среди эволюционистов, разделяющих положения СТЭ, преобладают взгляды о единстве механизмов микро- и макроэволюции. В лагере сторонников особых механизмов макроэволюции находятся практически все приверженцы альтернативных концепций. Однако ни одному направлению не удалось создать общепринятую теорию, связав воедино широкий круг вопросов.

Наиболее долгую историю среди вопросов макроэволюции имеет проблема взаимоотношения **онтогенеза** (индивидуального развития) и **филогенеза**.

Филогенез – историческое преобразование организмов (точнее, линия развития данного типа организации). О филогенезе таксона приходится судить на основании реконструкций изменений отдельных признаков. Поскольку филогенез крупных таксонов занимает десятки миллионов лет,

экстраполяции столь продолжительных этапов неизбежно сопряжены с погрешностью.

Взаимоотношение филогенеза и онтогенеза было предметом самого пристального изучения в истории биологии. Можно отметить закон «лестницы существ» Ш. Боне (1720–1793), «теорию параллелизма» И. Меккеля (1781–1833), «закон зародышевого сходства» К. Бэра (1792–1876). Современные исследования в области генетики показали, что фенотип в ходе онтогенеза не строго детерминирован генетической программой развития. Почти в любом онтогенезе можно наблюдать возможность выбора путей. Сами морфогенетические пути представляют собой каскады индукционных взаимодействий. Хотя они исключительно устойчивы, изменения возможны на любой стадии развития. Чем на более ранней стадии онтогенеза возникают какие-либо изменения, тем больший фенотипический эффект мы наблюдаем. Конечно, при этом возрастает вероятность того, что такие изменения вызовут нарушения онтогенеза и образование нежизнеспособных зародышей. Зато в тех случаях, когда потомство оказывается жизнеспособным, возможны макроэволюционные события (Рэфф Р., Кофмен Т., 1986). Это положение имеет особое значение для формирования современных представлений об эволюционном процессе, и мы к нему еще вернемся.

Основной путь эволюционных преобразований в онтогенезе основан на явлении **гетерохронии**. Гетерохрония – это

изменение относительных сроков развития. Все явления гетерохронии связаны с диссоциацией между скоростями развития соматических признаков и гонад. На этих принципах можно выделить два главных эволюционных следствия гетерохронии.

В первом случае у взрослых особей сохраняются признаки ранних стадий развития предков. Это явления **педоморфоза** и **неотении**.

Во втором случае признак взрослой предковой формы становится ювенильным признаком потомков. Это явления **акселерации** и **гиперморфоза**.

Разновидности внутри направлений выделяют исходя из основной области изменения скорости. Возможны как изменение скорости развития соматического признака при неизменной скорости развития гонад, так и, наоборот, изменение скорости развития гонад при неизменной скорости развития соматического признака. Часто эти разновидности понимают как синонимы, поскольку разграничить их трудно.

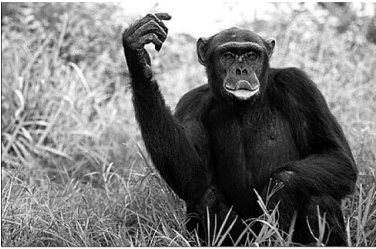
Гиперморфоз – обычный механизм увеличения размеров в эволюционном ряду. Общеизвестными примерами служат гигантские динозавры, третичные млекопитающие, современные киты, растение секвойя. Гиперморфозом объясняется и переразвитие отдельных органов, вроде клыков саблезубых тигров и бивней мамонта. Это явление нам придется вспомнить при анализе эволюции психики человека.

Классическим примером неотении служит избалованный

объект лабораторных исследований – *аксолотль*. Неотения и пedomорфоз – это магистральные пути эволюции многих групп, в том числе и высокоорганизованных: травянистых растений, насекомых и человека.

В новом свете в современной биологии развития представляется старая проблема определенных «планов строения» в пределах систематических групп на протяжении эволюции. Их стабильность все больше привлекает внимание исследователей и начинает получать строго научные обоснования на базе генетических закономерностей.

Общность планов строения обуславливает явление **гомологии** – фундаментального понятия современной биологии. Это понятие было введено английским палеонтологом Р. Оуэном (1804–1892). Гомологичные органы – это органы, развивающиеся из сходных зачатков, другими словами, «*занимающие одинаковые места у видов, с одинаковым планом строения*» (Белоусов Л. В., 2005). Хотя рука обезьяны и крыло летучей мыши не похожи друг на друга, они являются органами гомологичными (рис. 2.1).

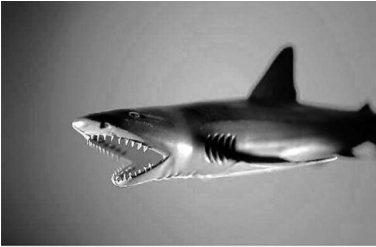


a



б

Рис. 2.1. Примеры гомологичных органов: *a* – рука обезьяны; *б* – крыло летучей мыши



a



б

Рис. 2.2. Примеры конвергенции: *a* – форма тела акулы; *б* – форма тела дельфина

Возникновение в процессе эволюции сходных черт организации у неродственных групп организмов получило название **конвергенции** или **параллелизма**. В СТЭ конвергенция объясняется тем, что в одних и тех же условиях среды отбор вырабатывает сходные приспособления (рис. 2.2). При-

меры конвергенции можно найти практически во всех эволюционных рядах, в том числе и в эволюции человека. Это явление оказалось важным аспектом дискуссий эволюционистов.

Одним из самых веских аргументов приверженцев направленной эволюции служило явление **преадаптации**. Преадаптация – это изменения, адаптивно реализуемые не у того организма, в котором они возникли, а у его потомков (иногда весьма отдаленных). Автором теории преадаптации был французский генетик Л. Кено (1866–1951) – убежденный сторонник направленной эволюции. Он проводил резкую границу между явлениями микро– и макроэволюции. Проблему преадаптации мы рассмотрим чуть ниже.

Неразрывно связаны с вопросами макроэволюции проблемы определения вида и механизмов видообразования, которые и сейчас представляют собой сложнейшую проблему. Невозможно изучать видообразование, не имея определения вида и критериев его выделения. Однако общепринятого определения вида нет, хотя существуют десятки концепций. Представления о том, что такое вид, менялись в истории биологии неоднократно.

Первым сформулировал представление о виде как особой категории английский естествоиспытатель Д. Рэй (1627–1705) еще в далеком 1683 г., и с тех пор споры по этой проблеме не утихают. Ж.-Б. Ламарк поставил перед биологией знаменитую дилемму: *«либо виды без эволюции, либо эволю-*

ция без видов...». Аналогичные мысли высказывал и сам Ч. Дарвин: «Термин „вид“ я считаю совершенно произвольным, надуманным...».

В последующем развитии эволюционной биологии понятие вида становится одним из фундаментальных, хотя споры вокруг него не прекращаются по сей день. В СТЭ наибольшее признание получила концепция американского эволюциониста Э. Майра (1904–2005). Он дает определение вида как «*группы скрещивающихся популяций, репродуктивно изолированных от других групп*» (Майр Э., 1968). Под репродуктивной изоляцией подразумевается нескрещиваемость именно в природе – в экспериментальных условиях иногда возможна межвидовая и даже межродовая гибридизация. Поэтому решающим критерием служит не принципиальная невозможность межвидового скрещивания, а наличие природных изолирующих условий, исключающих (или резко уменьшающих) эту возможность. Изоляция служит решающей предпосылкой для процесса видообразования (Майр Э., 1974). Поскольку существует несколько видов изолирующих механизмов, в СТЭ выделяют несколько способов видообразования.

Разработанная в СТЭ совокупность критериев вида не всегда применима на практике, поэтому в каждом конкретном случае приходится пользоваться только доступными критериями. Кроме того, формирование генетической изоляции как итога видообразования является долгим процес-

сом, который сопровождается прогрессивным уменьшением обмена генов между популяциями. Неясно, насколько малым может быть этот обмен генами, чтобы говорить о наличии генетической изоляции, какие популяции уже можно считать отдельными видами, а какие – еще входящими в один вид. Все это открывает широкие возможности для субъективизма. Неудивительно, что стали столь популярны поиски особых механизмов видообразования в разных теоретических подходах, отделение этих механизмов от внутри-популяционных процессов, интерес к версии сальтационизма.

Таким образом, к концу XX в. эволюционная биология вновь оказалась захвачена борьбой мнений. Хотя необходимо напомнить, что эволюционизм никогда не был однородным течением. Иногда казалось, что дискуссии по данному вопросу закончились, но вот в каком-либо разделе биологии появлялись неожиданные результаты, и «побежденная» теория вновь возрождалась. Как писал известный российский антрополог В. П. Алексеев, *«... вряд ли где еще сталкиваются столь противоречивые мнения, и столкновения бывают столь остры»* (Алексеев В. П., 1984).

Что ждет эволюционную биологию дальше?

2.4. Конфронтация или новый синтез?

Наиболее оправданной позицией многим эволюционистам уже давно представлялся синтез положений СТЭ с концепциями направленной эволюции и сальтационизма на основе достижений генетики. Разные авторы говорили, что пора переходить от противостояния к синтезу идей, что разные подходы не отрицают, а взаимно дополняют друг друга (Алексеев В. П., 1984). Однако перспективы «нового синтеза» к началу XXI в. были весьма неоднозначными.

Многие сторонники СТЭ категорично заявляют, что эта теория уже давно доказала свою жизнеспособность, а последние открытия генетики можно аккумулировать без радикальных теоретических изменений. И добавляют, что сложные моменты не являются для теории непреодолимыми, а просто целенаправленно раздуваются в прессе ее противниками. Американский эволюционист Д. Деннет писал: *«Идеи Ч. Дарвина наглядно доказали свою мощь»* (Dennett D., 1995).

Сторонники альтернативных теорий, наоборот, непрерывно констатировали как свершившийся факт «смерть дарвинизма». Стало модным принижать роль Ч. Дарвина как ученого, доказывать, что он тенденциозно «подбирал факты» под свою «кабинетную» теорию, преподносить его как

заурядную личность. Успех дарвинизма в XIX в. стали объяснять «удачным моментом», падением уровня религиозности в обществе. Наглядный пример сказанному мы находим в работах Ю. В. Чайковского: *«Научное сообщество переходит к новому видению явлений не тогда, когда публикуется решающий факт, а тогда, когда оно готово принять объясняющую его теорию»*

Конец ознакомительного фрагмента.

Текст предоставлен ООО «ЛитРес».

Прочитайте эту книгу целиком, [купив полную легальную версию](#) на ЛитРес.

Безопасно оплатить книгу можно банковской картой Visa, MasterCard, Maestro, со счета мобильного телефона, с платежного терминала, в салоне МТС или Связной, через PayPal, WebMoney, Яндекс.Деньги, QIWI Кошелек, бонусными картами или другим удобным Вам способом.